Д. П. НАЙДИН

МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОБИОЛОГИЯ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

Д. П. НАЙДИН

Глубокоуважаемому
Виктору Александровичу Трусову

МОРФОЛОГИЯ И ПАЛЕОБИОЛОГИЯ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1969

УДК 564.581:56(116.3)

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

2—10—1
182—68

ВВЕДЕНИЕ

Начиная с 1946 г. автор предлагаемой работы принимал участие в разработке стратиграфической схемы расчленения верхнемеловых отложений Русской платформы и ее обрамления. Оказалось, что многие вопросы стратиграфии (и, конечно, прежде всего вопросы сопоставления) верхнего мела для такой огромной территории не могут быть решены без достаточно ясных представлений о палеогеографии. Выяснилось, что ряд ценных данных для палеогеографических реконструкций может дать изучение морфологии и палеобиологии представителей семейства Belemnitellidae Pavlow. Данная работа и представляет изложение результатов этого изучения.

После краткого обзора трудов, в которых затрагиваются вопросы палеобиологии верхнемеловых белемнитов (глава I), излагаются результаты изучения морфологии скелетных остатков белемнителлид (глава II), вещественного состава ростров (глава III), патологических изменений ростров (главы IV—V), их прижизненных и посмертных повреждений (главы VI—VII), особенностей захоронения ростров (глава VIII) с целью выяснения условий обитания, образа жизни белемнитов и реконструкции их тела (главы XI—XII).

Все эти вопросы рассматриваются в плане сопоставления с современными головоногими моллюсками. Обращение к современному материалу помогло автору разобраться если не во всех, то во всяком случае во многих особенностях строения, образа жизни и условий обитания белемнитид. Поэтому в работу введены глава IX, в которой содержится краткая характеристика строения тела современных Decapoda, и глава X, представляющая сводку имеющихся в литературе данных по биологии современных внутреннераковинных головоногих моллюсков.

В последней, XII главе показано, что выявление особенностей этологии и экологии белемнителлид позволяет получить ряд важных данных о палеогеографии позднемеловых бассейнов (прежде всего, о их глубине и температуре).

Работа была завершена весной 1965 г. При подготовке рукописи к печати в нее были внесены некоторые дополнения в связи с появлением новых публикаций. К сожалению, большой труд Ю. А. Елецкого (1966) стал известен автору слишком поздно, и содержащиеся в нем крайне важные и ценные данные по морфологии, филогении и классификации ископаемых внутреннераковинных головоногих моллюсков в данной работе учесть не удалось. По этой же причине не учтены весьма интересные материалы Г. К. Кабанова (1967) о строении скелетных остатков дибранхиат, о их химическом и минералогическом составе, о травматических и патологических изменениях ростров белемнитид.

Автор выражает глубокую благодарность всем многочисленным коллегам-«меловикам» за советы и критику, А. А. Богданову, всемерно и постоянно содействовавшему проведению работы, а также Г. Я. Крымгольцу, В. В. Меннеру и В. Н. Шиманскому, просмотревшим рукопись и сделавшим ряд ценных замечаний.

В тексте данной работы приняты следующие сокращения родовых и подродовых названий: *Act.— Actinocamax, B.— Belemnitella, Bel.— Belemnella, Bl.— Belemnellocamax, G.— Gonioteuthis, Gon.— Goniocamax, Pr.— Praeactionocamax.*

ГЛАВА I

ВОПРОСЫ БИОЛОГИИ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ В РАБОТАХ РАЗЛИЧНЫХ АВТОРОВ

Верхнемеловые белемниты — и в том числе белемнителлиды — СССР до последнего времени изучались достаточно односторонне. Выяснялись главным образом вопросы систематического положения отдельных представителей белемнителлид, устанавливаемого только по рострам. Особое внимание почти все исследователи (особенно в последние десятилетия) обращали на выяснение стратиграфической значимости верхнемеловых белемнитов. Точно так же и за рубежом верхнемеловые белемниты в основном изучались в указанных двух аспектах — систематическом и стратиграфическом.

Исследования строения ростра и других частей скелета верхнемеловых белемнитов с целью реконструкции всего их тела, выявления функций отдельных частей тела, получения представлений об образе жизни и условиях обитания белемнитов отсутствуют. Лишь разрозненные отрывочные сведения по этим вопросам можно найти в работах некоторых авторов. Почти совсем не изучались патологические изменения верхнемеловых ростров, прижизненные и посмертные их нарушения, условия захоронения ростров и другие подобные вопросы. Короче говоря, биология белемнитов верхнего мела почти совершенно не изучена. Все представления о строении белемнитид и их экологии и этологии основаны исключительно на материале юрских и нижнемеловых белемнитов.

Мы ограничиваемся лишь самым кратким обзором тех трудов, в которых содержатся материалы о строении ростров и фрагмоконов верхнемеловых белемнитов, необходимые для реконструкции их тела и выяснения назначения отдельных частей тела, а также данные об условиях и образе жизни белемнителлид.

В значительной мере именно на верхнемеловых белемнитах было показано еще Бленвиллем (Blainville, 1827), Квенштедтом (Quenstedt, 1849) и некоторыми другими исследователями прошлого века, что орнаментация ростров представляет отпечатки кровеносной системы. В прошлом же веке были сделаны совер-

шенно правильные выводы (также в значительной мере на материале белемнитов верхнего мела) о том, что на продольных сечениях ростра можно проследить последовательное его развитие по «линиям нарастания» (Quenstedt, 1849 и др.; Zittel, 1881—1885).

Земан (Saemann, 1861—1862), Шлютер (Schlüter, 1876) и другие авторы отметили, что характер завершения переднего конца ростров актинокамаксов свидетельствует о том, что приальвеолярная часть ростра у них была образована не кальцитом, а каким-то легко разрушавшимся органическим веществом.

В работах ряда авторов XIX в. содержатся отрывочные данные о строении фрагмоконов верхнемеловых белемнитов (см. главу II). Было показано, что верхнемеловые белемниты принципиально ничем не отличаются от юрских и нижнемеловых белемнитид.

В начале текущего столетия работами Вегнера (Wegner, 1905), Штейнмана (Steinmann, 1910) и Новака (Nowak, 1913) были расширены представления о скульптуре поверхности ростров верхнемеловых белемнитов. Упомянутые авторы показали, что разветвленная сеть «морщин» на поверхности ростров представляет сеть кровеносных сосудов различного ранга. Несколько позже Абель (Abel, 1916) при реконструкции общего облика белемнитов и сравнении их с ныне живущими эндокохлиями пришел к выводу, что терминальным плавникам современных кальмаров должны соответствовать плавники белемнитид. По его мнению, плавники прикреплялись к ростру на участке развития бороздок. Штоллей (Stolley, 1911, 1919, 1927) считает, что парные плавники скорее всего прикреплялись к ростру вдоль дорсо-латеральных бороздок. Нэф (Naef, 1922) также считает, что плавники у белемнитид располагались в самой задней части тела животного, в области ростра. Плавники, являясь выростами мускульной мантии, не крепились «наглухо» к ростру, а имели с ним подвижное сочленение (подобно современным кальмарам) вдоль спинно-боковых уплощений, наиболее отчетливо развитым у белемнитов верхнего мела.

В первые два десятилетия XX в. были дополнены представления исследователей XIX в. о развитии ростров. В основном эти представления разработаны на материале верхнемеловых ростров, легко раскалывающихся продольно. Штоллей (Stolley, 1911, 1919) и Абель (Abel, 1916), в частности, полагали, что развитие ростров начинается с эмбрионального ростра, появляющегося еще в зародышевую стадию существования животного.

В это же время внимание исследователей привлекла брюшная борозда, связанная со щелью, рассекающей альвеолярную полость. Еще ранее (Neumayr, 1889 и др.) было высказано предположение, что в прорези брюшной щели расположена особая пластина — Ostracumlamelle. Штоллей (Stolley, 1919, 1927) отрицал существование подобной пластины; по его мнению, образование, напоминающее пластину, возникает в результате перекристалли-

зации и загрязнения щели. Нэф (Naef, 1922) показал, что брюшная щель не является зияющей, доходящей до фрагмокона, что в ее прорези заключена особая пластинка, отличная, однако, от остракумламелле Неймайра. В целом как строение, так и, особенно, назначение брюшной щели остались для них неясными. Однако в основном именно по наличию отчетливо выраженной брюшной щели выделено семейство Belemnitellidae Pavlow (1941).

В работах по верхнемеловым белемнитам, опубликованных в 20—60 годах XX в., почти совершенно отсутствуют какие-либо материалы по биологии.

Так, в работах Елецкого нет никаких высказываний о строении тела верхнемеловых белемнитов, о назначении ростров, об условиях и образе жизни белемнителлид. В ряде его статей имеются ссылки на предположения Шлютера, Крика и других авторов о том, что приальвеолярные участки ростров актинокамаксов были сложены не кальцитом, а каким-то органическим веществом. Разветвленную сеть отпечатков на поверхности ростров Елецкий относит к кровеносной системе. В некоторых его статьях (Jeletzky, 1946, 1948) высказывается предположение о том, что в брюшной щели размещалась некая пластинка (остракумламелле Неймайра), связанная с кровеносной системой. По Елецкому, подобная пластина имелась только у белемнителлид. В одной из последних статей Елецкий (Jeletzky, 1961, стр. 523—524), останавливаясь на деформациях ростров североамериканских актинокамаксов, высказывает предположение о возможности существования мягкого пластичного материала в их приальвеолярной части.

В трудах С. Н. Колтыпина (1953), В. К. Василенко и С. С. Размысловой (1950), И. И. Никитина (1958 и др.), Д. П. Найдина (1952 и др.), Биркелунд (Birkelund, 1956, 1957) и многих других авторов также либо содержатся лишь разрозненные высказывания о биологии верхнемеловых белемнитов, либо подобные высказывания совсем отсутствуют.

Исключение составляет работа Конгеля (Kongiel, 1962), в которой имеются очень интересные предположения о биологии верхнемеловых белемнитов. Как и большинство предшествующих исследователей, Конгель принимает разветвленную сеть отпечатков на поверхности ростров за следы кровеносной системы. По его мнению, плавники прикреплялись в области дорсо-латеральных бороздок. Отрицая существование особой пластины (в понимании Неймайра) в прорези брюшной щели, Конгель полагает, что в щель входила кромка мантии. Расположение щели в передней части ростра свидетельствует о тесном слиянии ростра с телом. По его предположению, у многих более древних белемнитид, лишенных брюшной щели, ростр был менее тесно связан с телом животного. При движении эти белемнитиды управляли ростром с помощью мускулов, прикрепленных на участках различных бороздок, отсутствующих у верхнемеловых форм.

Весьма важны выводы Конгеля о существовании трех возрастных стадий у белемнитов верхнего мела: юной, взрослой и старческой. В частности, отпечатки сосудов, по его допущению, резко проявляются только у ростров двух последних стадий в связи с развитием плавников.

В монографии Конгеля имеется специальный раздел, посвященный выяснению условий обитания верхнемеловых белемнитов (стр. 125—128). Для Конгеля нет сомнений в том, что белемниты верхнего мела были нектонными, быстро передвигавшимися животными, не связанными с морским дном. Ростр использовался животным для облегчения движения и маневрирования в воде. Форма ростра и развитие всех остальных его признаков зависели от плотности воды, в которой обитал белемнит. В холодной, следовательно более плотной, воде функционирование ростра затруднялось. В связи с этим у форм, обитавших в холодной воде (по сравнению с белемнитами, жившими в теплой воде), более интенсивны отпечатки сосудов (более сильная мускулатура!), был более длинный первый видимый ростр и т. п. Более подробно представления Конгеля рассмотрены в главе XII.

Появившиеся за последние десять лет работы, в которых описаны частные случаи уродств и повреждений верхнемеловых белемнитов (Колтыпин, 1953; К. А. Кабанов, 1959; Г. К. Кабанов, 1964; Finzel, 1963; Schmid, 1963), более подробно разобраны в главе IV.

Как уже отмечалось выше, наиболее важные представления о строении скелетных остатков белемнитид, необходимые для воссоздания общего облика этих животных или выяснения функций отдельных частей их тела, получены при изучении юрских и нижнемеловых форм. Ценные сведения содержатся в работах Гранджана (Grandjean, 1910), Нэфа (Naef, 1922), Кристенсена (Christensen, 1925), Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936), Ханаи (Hanai, 1953), Стевенса (Stevens, 1965), Г. К. Кабанова (1964).

Остатки юрских белемнитид Западной Европы с сохранившимися отпечатками мягких частей послужили объектом для реконструкций всего тела белемнитид. Наиболее обоснованными являются реконструкции, предложенные Криком (Crick, 1907), Абелем (Abel, 1916), Нэфом (Naef, 1921a, 1922), Преллем (Prell, 1921, 1922), Эрнстом (Ernst, 1964). Реконструкции упомянутых авторов отличаются одна от другой как деталями, так и достаточно существенными чертами: числом рук, местоположением плавников и т. п. (см. главу XII).

Замечания, касающиеся условий обитания и образа жизни белемнитид, содержатся в работах перечисленных авторов. В 1902 г. Йекелем была организована специальная дискуссия об образе жизни ископаемых эндокохлий. Из более новых работ представляют значительный интерес работы Пугачевской (Pugacrewska, 1961), В. А. Густомесова (1956, 1961), В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой (1964, 1966) и др.

ГЛАВА II

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ ОСТАТКОВ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Из различаемых обычно трех элементов скелета белемнитов — ростра, фрагмокона и проостракума — в ископаемом состоянии сохраняется почти исключительно лишь первый. В нашей коллекции насчитывается около 25 тыс. ростров и всего лишь у нескольких десятков экземпляров удалось наблюдать остатки фрагмокона. Образования, которые относят к проостракуму, нам обнаружить не удалось.

Характер имевшегося в нашем распоряжении материала, естественно, определил и содержание данной главы: в ней будут изложены некоторые особенности строения в основном ростра и в меньшей мере фрагмокона.

ФРАГМОКОН

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Часть раковины белемнитид, гомологи которой имеются и у других головоногих моллюсков,— фрагмокон состоит из протоконха (начальной камеры) и несколько уплощенного с боков, слабо согнутого к брюшной стороне (см. рис. 10, 25), разделенного на камеры конуса — собственно фрагмокона, облекаемого конотекой.

Именно на основании наличия фрагмокона у белемнитов Эрхард (Naef, 1922, стр. 194) еще в 1724 г. сопоставил их с аммоноидеями и наутилоидеями. В. Н. Шиманский (1956, стр. 70—71) подчеркивает, что единственным путем для выяснения соответствия видов и родов белемнитид, систематика которых основана на рострах, видам и родам других цефалопод является изучение частей скелета, гомологичных у тех и у других. Несомненно, изу-

чение фрагмоконов — филогенетически наиболее древней части скелета белемнитов — имеет большое значение.

В нашей коллекции имеется, к сожалению, всего лишь 21 ростр либо с уцелевшими неизменными участками фрагмокона (2—3 ростра), либо с измененными в результате вторичных процессов элементами фрагмокона, однако с сохранившимися признаками строения. В последнем случае, при фоссилизации элементы фрагмокона выстилаются тонкой пленкой кремнезема (обычно халцедона) или фосфата кальция, а первичные элементы фрагмокона (септы, стенки камер и т. д.) исчезают. При этом образуются ложные элементы фрагмокона (например, септы, сложенные двумя слоечками халцедона, как показано на рис. 1 и рис. *7-1а*, *2*). Подобные образования Шлютер (Schlüter, 1876, пояснение к табл. LIV, фиг. 17) назвал псевдофрагмоконами.

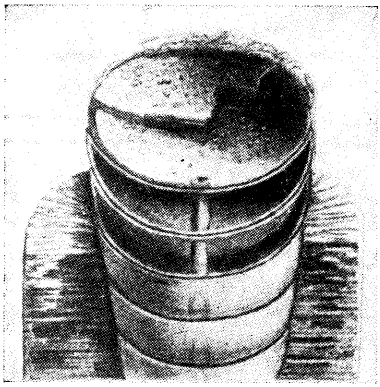


Рис. 1. Псевдофрагмокон *Belemnitella mucronata*. × 3. (По Шлютеру, 1876; табл. LIV, фиг. 17). Видны ложные двойные септы и стенки камер, сложенные вторичным халцедоном; первичные септы и стенки исчезли в результате окремнения

Кроме того, в нашем распоряжении имеется несколько десятков внутренних слепков альвеолярной полости, образующихся после утраты фрагмокона и часто сохраняющих некоторые важные признаки строения последних. Подобные слепки в геологической и палеонтологической литературе XIX в. назывались альвеолитами (Naef, 1922, стр. 195). Этот термин, как нам представляется, вполне приемлем и ныне.

В коллекции имеется около 10 ростров с остатками протоконха, характер сохранности которого такой же, как и фрагмокона.

Небольшой материал, которым мы располагаем, позволяет сделать лишь небольшие дополнения к существующим представлениям о строении фрагмокона и протоконха, изложенным в трудах Гранджана (Grandjean, 1910), Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936), Кристенсена (Christensen, 1925) и особенно подробно в последнее время рассмотренным Г. К. Кабановым (1963, 1964).

Сведения о строении фрагмоконов и псевдофрагмоконов верхнемеловых белемнитов содержатся в работах ряда авторов прошлого столетия: Квенштедта (Quenstedt, 1849, табл. 30, фиг. 31), Марка (Mark, 1858, табл. VII, фиг. 8), Шлютера (Schlüter, 1876, табл. LIV, фиг. 17; табл. LV, фиг. 10—12), д'Орбиньи (d'Orbigny, 1855, табл. 31, фиг. 4—5), Фрича и Шлёнбаха (Fritsch, Schloenbach, 1872, табл. 16, фиг. 14), Моберга (Moberg, 1885, табл. VI,

фиг. 20—21), Грипенкерла (Griepenkerl, 1889, табл. IX, фиг. 1, 2) и др.

В следующем ниже тексте опускается последовательное изложение строения отдельных элементов и фрагмокона в целом — все это содержится в работах Кристенсена, Гранджана, Мюллер-Штолла и Кабанова.

Здесь же излагаются некоторые данные, которые удалось получить при изучении фрагмоконов верхнемеловых белемнитов, так как работы упомянутых выше исследователей основаны почти исключительно на материале нижнемеловых и, главным образом, юрских белемнитов.

Кроме того, более подробно автор останавливается на некоторых не вполне ясных вопросах строения раковины белемнитов.

КРАТКИЙ ОБЗОР ПРЕДСТАВЛЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ АВТОРОВ О СТРОЕНИИ ФРАГМОКОНА

Ознакомление с литературой показывает, что не совсем ясным вопросом устройства раковины белемнитов является строение так называемой конотеки и ее соотношение с фрагмоконом.

Шлютер (Schlüter, 1876, стр. 202), Грипенкерл (Griepenkerl, 1889, стр. 109) и другие авторы давно уже отмечали существование конотеки — стенки фрагмокона. По мнению Шлютера и Грипенкерла, конотека толще на спинной стороне фрагмокона и тоньше на брюшной, так как на брюшной стороне резче видны перегородочные линии.

Гранджан (Grandjean, 1910, фиг. 17) окружает фрагмокон однослойной кальцитовой конотекой, в которой на отдельных участках добавляется мембрана, сложенная фосфатом кальция (рис. 2). Кристенсен (Christensen, 1925, стр. 136; см. рис. 3) установил, что стенка фрагмокона, или конотека, состоит из двух слоев, сложенных бесцветным прозрачным кальцитом и обычно плохо отличимых друг от друга. Г. К. Кабанов (1963, стр. 123, рис. 2а; 1964) также считает, что собственно конотека состоит из двух слоев; вместе с третьим внутренним слоем, к которому крепятся септы и который является собственно стенкой фрагмокона, упомянутые два слоя образуют внешнюю стенку фрагмокона.

Нэф (Naef, 1922, стр. 13—15, 30—31, 166—168, 208—212) различает первичные части раковины белемнитов, гомологи которых можно найти у древних наутилоидей: фрагмокон, конотеку и проостракум. Для раковины моллюсков они сложены обычными двумя слоями — остракумом и гипостракумом. К фрагмокону относится камерная часть раковины, в которой в результате дифференциации гипостракума возникли септы и сифонные дудки. К конотеке относится передняя, некамерная часть раковины, также состоящая из остракума и гипостракума. На остракуме хорошо видны изогнутые линии нарастания и, кроме того, тонкие продольные линии (рис. 4 и 5); все эти линии прослеживаются

на гипостракуме в виде отпечатков. Самая передняя часть раковины, образующая обычно ложковидную пластину на спинной стороне раковины, выделяется в проостракум (Naef, 1922, фиг. 63, 66, 72, 87, 90 и др.). Проостракум, как и остальные первичные элементы раковины, сложен остракумом и гипостракумом, причем последний к переднему краю проостракума может «выклиниваться». Проостракум состоит из трех основных пластинок:

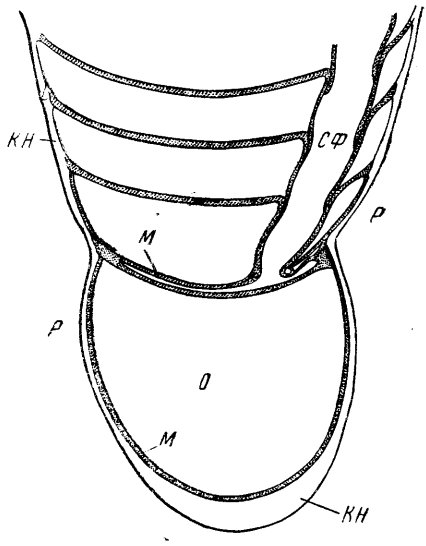


Рис. 2. Строение начальных камер фрагмокона и протоконха *Pseudobelus pistilliformis*, ×50. (По Гранджану, 1910, фиг. 17):

Р — кальцитовый ростр; *КН* — кальцит конотеки; *М* — первая септа; *СФ* — сифон; *О* — протоконх. Серым цветом показаны участки, сложенные фосфатом кальция, белым — кальцитом

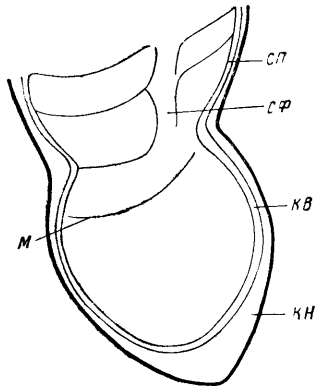


Рис. 3. Строение начальных камер фрагмокона и протоконха *Dactyloteuthis irregularis* Schloth. Сильно увеличено. (По Кристенсену, 1925, табл. V, фиг. 23):

КН — внешний слой конотеки; *КВ* — внутренний слой конотеки; *М* — эмбриональная разделительная мембрана; *СП* — септальные слои стенок раковины; *СФ* — сифон

спинной — наиболее длинной и двух боковых. На внешней поверхности остракума хорошо прослеживаются такие же линии нарастания, как и на конотеке, а также перовидная скульптура в виде струек, расходящихся вперед от осевой линии спинной пластинки в обе стороны; в виде отпечатков линии нарастания видны также на гипостракуме (Naef, 1922, фиг. 63*в*, 87). Проостракум рассматривается в качестве дорсального ограничения жилой камеры (вентральную стенку жилой камеры образует мускульная мантия). Следовательно, Нэф применяет морфологическое деление первичных элементов раковины, однако все время подчеркивая, что проостракум является наиболее молодой частью раковины.

Однако подобное деление Нэфом не выдерживается строго. Очень часто под конотекой он понимает также просто оболочку

фрагмокона, состоящую из остракума и пластинчатой (без септ и др.) части гипостракума (стр. 31, 166, 211 и др.). В этом случае, следовательно, фрагмокон является, так сказать, главным первичным элементом раковины, а конотека его оболочкой, имеющей продолжение вперед в виде пластины проостракума.

К вторичным элементам раковины белемнитид Нэф (Naef, 1922; стр. 175—176) относит ростр. Ростр образован третьим слоем раковины моллюсков — периостракумом, обволакивающим снаружи остракум. Раковина моллюсков обособляется частью эпидермиса, покрывающего мантийную полость, — раковинным эпителием. Поэтому, по Нэфу, в высшей степени неправильно говорить, что раковина «образована мантией». Образование вещества раковины (карбонаты и конхиолин) происходит двумя путями: при накоплении остракума (фарфоровидного или призматического слоя) осуществляется краевое нарастание, в результате которого раковина растет в ширину и длину, при наслоении тонких листочков гипостракума (перламутрового слоя) происходит нарастание в толщину. Гипостракум формируется большей частью раковинного эпителия, а в образо-

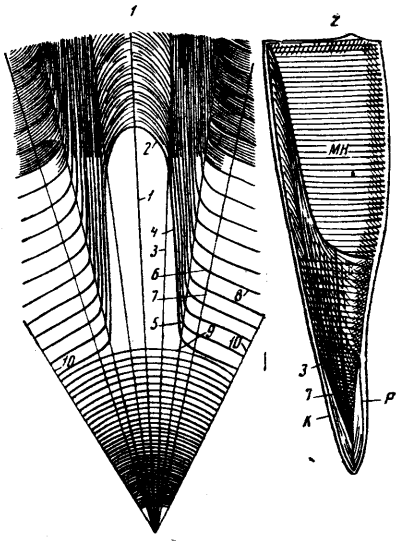


Рис. 4. Реконструкция задней части *Megateuthis giganteus* (Schloth.). (По Нэфу, 1922, фиг. 73):

1 — развертка конотеки фрагмокона и задней части проостракума; *2* — реконструкция задней части тела; *Р* — ростр; *МН* — мускульная мантия; *К* — кожа; *1* — срединная спинная линия; *2* — правая половина срединной пластины; *3* — срединная асимптота; *4* — правая боковая пластина; *5* — боковая асимптота; *6* — боковая изогнутая зона; *7* — боковая линия; *8* — вентральная часть конотеки; *9* — перегородочные линии; *10* — срединная брюшная линия

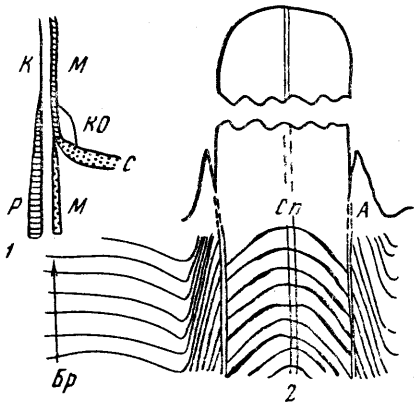


Рис. 5. Детали строения фрагмокона *Eobelemnites caneyense* Flower. (По Флауеру, 1945; фиг. 1*в* и 1*с*):

1 — реконструкция поперечного сечения стенки фрагмокона: *К* — конотека; *Р* — ростр; *М* — муральная часть перегородки; *С* — свободная часть перегородки; *КО* — камерные отложения; *2* — проекция бороздок конотеки: *Бр* — брюшная сторона; *Сп* — спинная сторона; *А* — асимптоты.

Относительная толщина линий показывает степень их отчетливости. Верхняя часть (выше «*Сп*») реконструирована и разорвана

вании остракума принимает участие лишь его краевая часть. Часто, вследствие образования особой складки, эпителий перекрывает внешнюю часть раковины и образует третий слой раковины — периостракум или внешний слой. У белемнитов вся раковина перекрывается подобной складкой, образующей толстый периостракум (Naef, 1922, стр. 11—15).

Нэф различает собственно ростр (Rostrum s. str.) — постальвеолярную часть периостракума и его альвеолярную часть — ножны (Scheide). На переднем участке раковины альвеолярная часть периостракума в виде тонкого чехла перекрывает проостракум (стр. 176). На тонких слоях периостракума, т. е. на внутренней стенке альвеолы, могут быть видны (еще более отчетливо, чем на гипостракуме) отпечатки скульптуры остракума (стр. 212 и др., фиг. 63*c*, 71*c*).

Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936, стр. 170 и др.) после тщательного микроскопического изучения многочисленных ростров лейасовых белемнитов и сопоставления полученных результатов с имеющимися сведениями о строении раковин других моллюсков по-другому произвел гомологизацию слоев раковины белемнитид и двустворок и, в частности, установил, что так называемая «конотека» может быть рассмотрена с различных позиций: морфологической и генетической и распадается на ряд элементов.

По наблюдениям Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936, стр. 161—175, 214—215, 219), «конотека» состоит из трех слоев:

stratum callosum — первый внешний слой, образованный чешуеобразно располагающимися листочками, тесно связанными с веществом ростра; представляет вместе с начальной камерой (bursa primordialis) наиболее ранние образования раковины;

stratum album — в толщину составляет всего лишь от $^1/_{10}$ до $^1/_4$ толщины предыдущего слоя; в шлифе выделяется тонкой отчетливой белой полоской, в пределах которой более дробные элементы не распознаются; в строении bursa primordialis не участвует;

stratum profundum — внутренний слой и морфогенетически самый молодой из всех трех слоев; расположен параллельно stratum album; более толстый, чем stratum album, но тоньше, чем stratum callosum; наблюдаются тонкие пластинки, параллельные ограничивающим поверхностям слоя; в сложении начальной камеры участия не принимает.

Комплекс этих трех слоев называется Мюллер-Штоллом velamen triplex. Они изображены на текст. рис. 1, а также фиг. 2 и 3 табл. IX его работы.

По времени образования stratum callosum и bursa primordialis являются первичными, и поэтому Мюллер-Штолл называет их архитекой (стр. 165), причем bursa primordialis является наиболее ранней частью архитеки. Архитека соответствует призматическому слою раковин двустворок.

Stratum profundum, который можно назвать внешней эндотекой, вместе со слоями фрагмокона образует эндотеку (стр. 166), соответствующую перламутровому слою раковин двустворчатых моллюсков.

Stratum album рассматривается Мюллер-Штоллом в качестве самостоятельного морфологического элемента. По-видимому, он соответствует призматическому слою.

Наконец, ростр (и эпиростр), занимающий краевое положение по отношению к остальным элементам раковины, Мюллер-Штолл называет амфитекой. Ростр нельзя сопоставить ни с одним из слоев двустворок и других моллюсков, и гомологизация его с периостракумом двустворок, проведенная Нэфом (табл. 1), представляется Мюллер-Штоллу неправильной. Морфогенетически — это наиболее позднее образование раковины (табл. 2).

Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936, стр. 172, 174, 215, 219) под фрагмоконом предлагает понимать только элементы внутренней эндотеки, участвующие в сложении собственно камер (внешние стенки камер и т. д.). В литературе под фрагмоконом обычно понимают всю коническую часть: и внутреннюю эндотеку, и окружающие ее слои (velamen triplex, «конотека»).

Обычно выделяемые в литературе три главные части раковины белемнитов — проостракум, фрагмокон и ростр (табл. 2), с точки зрения Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936, стр. 171, 172), не совсем обоснованы. Прежде всего, неправильно говорить о «проостракуме», так как при этом имеется в виду нечто, лежащее «перед» остракумом, т. е. архитекой. Однако это не так, так как проостракум является частью velamen triplex. Таким образом, velamen triplex состоит из двух частей: части, непосредственно облекающей фрагмокон, обычно называемой «конотекой», и части, выступающей вперед в виде языка, которую называют проостракумом; по времени образования проостракум является наиболее молодой частью velamen triplex. Проостракум начинается у самой последней камеры, вместе с ней образует собственно оболочку животного и может быть сопоставлен с жилой камерой аммонитов.

Следовательно, под терминами «фрагмокон», «конотека» и «проостракум» в их общепринятом употреблении следует понимать лишь определенные топо-анатомические участки раковины.

В качестве естественных анатомических подразделений раковины белемнитид Мюллер-Штолл (стр. 172) различает: 1) velamen triplex с bursa primordialis, 2) фрагмокон, 3) ростр (с эпиростром).

Роже (Roger, 1947, стр. 225—227) и Мутвей (Mutvei, 1964, стр. 86—87), также как Мюллер-Штолл, считают, что ростр белемнитид не может соответствовать периостракуму двустворок (см. табл. 1 и 5). Это совершенно особое образование, не имеющее эквивалентов в раковине двустворок. Так называемая «конотека», по Мутвею, состоит из двух слоев: перламутрового и

Таблица 1

Сопоставление слоев раковины белемнитид, выделяемых различными авторами, со слоями раковин двустворок

Слои раковин двустворок	Слои раковин белемнитид			
по А. Г. Эберзину (1962)	по Нэфу (Naef, 1922)		по Мюллер-Штоллу (1936)	по Мутвею (1964)
	Периостракум (внешний слой)— ростр; образуется особой складкой мантии, перекрывающей всю внешнюю поверхность раковины		Ростр	«Ростр»
Периостракум (конхиолиновый слой); образуется краем мантии				Периостракум?
Наружный призматический слой остракума; образуется краем мантии	Остракум (фарфоровидный слой); образуется краем мантии	Фрагмокон (конотека и простракум)	Stratum callosum Stratum album	
Внутренний пластинчатый или перламутровый слой остракума; образуется всей мантией	Гипостракум (перламутровый слой); образуется всей мантией		Stratum profundum	Перламутровый слой (внешний слой «конотеки»)
Гипостракум; образуется в месте прикрепления мускулов			Фрагмокон	Полупризматический слой (внутренний слой «конотеки»)

См. также табл. 5, стр. 201.

полупризматического (рис. 6-*1*, табл. 1 и 5). Ханаи (Hanai, 1953) различает в конотеке, по крайней мере, два слоя. Подробно вопрос о месте ростра в раковине белемнитид см. главу XI.

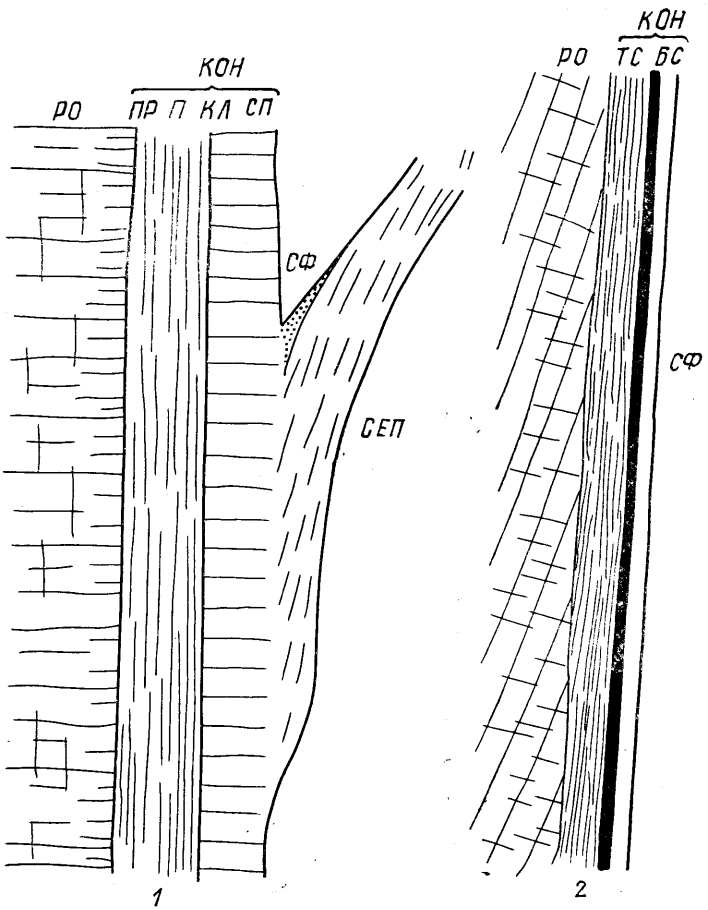


Рис. 6. Характер сочленения ростра и фрагмокона:

1—*Megateuthis giganteus* (Schloth.), ×20. (По Мутвею, 1964, фиг. 8*В*); *РО*—ростр; *КОН*—конотека (первичная стенка раковины) и ее элементы: *П*—перламутровый слой, *СП*—полупризматический слой, *ПР*—конхиолиновый слой (возможно периостракум), *КЛ*—конхиолиновый слой; *СЕП*—септа раковины и ее элементы; $П_1$—перламутровый слой, *СФ*—сферулитово-призматический слой;
2—белемнелла, ×10: *РО*—ростр; *КОН*—конотека (*ТС*—толстый слой, *БС*—белый слой); *СФ*—стенка фрагмокона

КОНОТЕКА

В альвеолярных полостях тысяч ростров белемнелл и белемнителл прекрасно видны слои, которые, несомненно, можно сопоставить с двумя внешними слоями velamen triplex Мюллер-

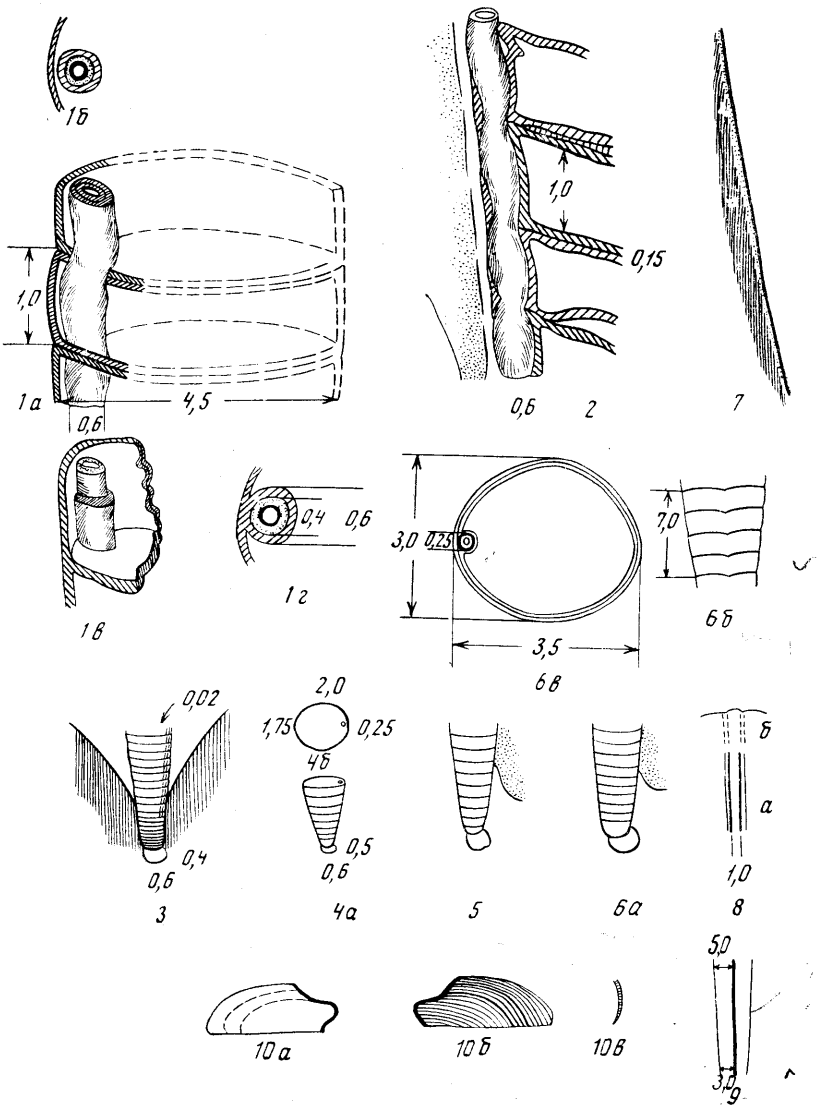


Рис. 7. Детали строения фрагмокона и ростра (размеры в *мм*):

1—участки брюшной части фрагмокона *Belemnitella mucronata* (г. Амвросиевка, Донецкая обл., № 680): *а*—участок фрагмокона на расстоянии 10 *мм* от протоконха; *б*—поперечное сечение стенки фрагмокона и сифона в верхней части (щель есть); *в*—участок сифона (щели нет); *г*—поперечное сечение стенки фрагмокона и сифона в нижней части (щели нет); *2*—участок сифональной части фрагмокона *Belemnitella langei minor* (балка Коноплянка, Луганская обл., № 76/26) в продольном разрезе на расстоянии 15 *мм* от вершины альвеолы; точками показана щелевая пластина; *3*—вершина фрагмокона и протоконх *Goniocamax lundgreni uilicus* (пос. Черноводский, Актюбинская обл., № 245/2); вертикальная штриховка—ростр; хорошо видны стенки псевдоальвеолы; *4*—то же, *B. langei langei* (гора Бактыгарын, Актюбинская обл., № 5473/45); *а*—продольный разрез, *б*—поперечное сечение; стенки и септы фрагмокона фосфатизирова-

Штолла (см. рис. 18, 19, 28 и др.). На рис. 7-*7* точками показан слой, который мы сопоставляем со stratum callosum.

Этот же слой показан на рис. 6-*2* (ТС). Слой сложен тончайшими листочками, расположенными асимптотически к стенке альвеолы и тесно связанными с веществом ростра. Листочки налегают друг на друга подобно черепице, поэтому снизу вверх по стенке альвеолы мы наблюдаем переход от наиболее старых листочков ко все более молодым. Они прекрасно видны на табл. VI, фиг. 21 работы Моберга (Moberg, 1885) (рис. 8). Второй слой (stratum album) показан на рисунке черной линией. Этот слой образует собственно поверхность альвеолярной полости и выстилает неровности поверхности предыдущего слоя. Он тоньше предыдущего, под микроскопом представлен сплошной белой тонкой линией. На поверхности слоя часто хорошо прослеживаются перегородочные линии, более отчетливые на брюшной стороне, чем на спинной стороне альвеолы, а также наблюдается узкая неглубокая спинная бороздка, ограниченная очень пологими валиками (рис. 7-*8*).

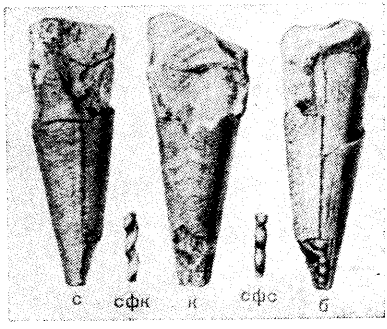


Рис. 8. Линии нарастания толстого слоя конотеки и сифон *Belemnitella mucronata*. (По Мобергу, 1885, табл. VI, фиг. 21):

Альвеолит с линиями нарастания: с — со спинной стороны, к — сбоку, б — с брюшной стороны (хорошо прослеживается изгиб линий в переднем направлении, а также продольные линии). Сифон (ядро): сфк — сбоку, сфс — со спины

Как нам представляется, оба описанных слоя полностью могут быть сопоставлены с упомянутыми слоями Мюллер-Штолла, изображенными им на табл. IX, фиг. 3. Еще ранее Грипенкерл (Griepenkerl, 1889, табл. IX, фиг. 2*b*) выделил оба эти слоя. Они прекрасно видны на зарисовке поперечного сечения альвеолы в работе Нэфа (Naef, 1922, рис. 71*i*).

Собственно эти два слоя в данной работе называются конотекой. По составу они ничем не отличаются от вещества ростра.

ны; *5*—то же, *Belemnella sumensis* (с. Крымское, Луганская обл., № 6195/5); справа точками показана стенка брюшной щели; *6*—то же, *Bel. lanceolata inflata* (с. Станично-Луганское, Луганская обл., № 7061/1); *а*—продольный разрез; *б*—сифональные лопасти на перегородочных линиях; *в*—поперечное сечение фрагмокона; *7*—схема соотношения вещества ростра (штрихи), толстого слоя (точки) и белого слоя (черная линия) конотеки белемнителл и белемнелл; *8*—схема строения спинной бороздки в альвеолярной полости белемнителл и белемнелл: *а*—вид участка стенки альвеолы с бороздкой и окаймляющими ее пологими валиками; *б*—то же в поперечном сечении; *9*—валики вдоль брюшной щели в альвеолярной полости *Bel. lanceolata* (с. Новоселовка, Луганская обл., № 3—63): длина участка 28 *мм*, его нижний край—на расстоянии 35 *мм* от начала брюшной щели на поверхности ростра (общая длина ростра около 140 *мм*, постальвеолярная длина 80 *мм*); *10*—одна из двух пластинок, предположительно завершающих передний край ростра белемнеллы: *а*—с поверхности (смычный край внизу; зияющий край—вверху; пунктиром показаны очень пологие валики); *б*—изнутри (показаны тонкие линии, повторяющие очертания зияющего края); *в*—поперечное сечение (см. рис. 31-*1*)

Однако подчеркнем, что конотека не является самостоятельным элементом и генетически не может быть отделена от собственно фрагмокона.

Чтобы не вводить новых терминов, эти слои, следуя Мюллер-Штоллу, названы соответственно толстым (внешний по отношению к фрагмокону; тесно связан со слоечками ростра) и белым (внутренний по отношению к фрагмокону, образует поверхность альвеолы). Принятый, так сказать, «объем» конотеки и соответствие этого «объема» представлениям Нэфа и Мюллер-Штолла показаны на таблицах 1 и 2. Конотека в подобном понимании соответствует двум внешним слоям стенки фрагмокона — собственно конотеке, по Г. К. Кабанову (1963, стр. 123, *К* на рис. 2а; 1964), и внешнему слою конотеки, по Кристенсену (см. рис. 3).

Выше указывалось, что Нэф проследил на конотеке фрагмоконов юрских белемнитов тонкие линии нарастания, которые отчетливо выражены на внешней поверхности остракума, а на остальных слоях представлены отпечатками. Никаких линий нарастания или отпечатков, подобных описанным Нэфом, на нашем материале (кроме трех случаев, о которых сказано ниже) не было обнаружено. Либо они не сохраняются, либо их нет на конотеке верхнемеловых белемнитов. Возможно, что линии нарастания очень нерезко выражены или вообще не выражены на начальных участках конуса фрагмокона.

Но более вероятным нам представляется, что линии нарастания у верхнемеловых белемнитов выражены несколько по-другому. В альвеолярных полостях, или еще лучше на альвеолитах, обычны тонкие черепитчато наслоенные листочки, образующие волнистые линии; на брюшной стороне эти линии имеют отчетливый изгиб к передней части фрагмокона (рис. 8). Эти черепитчатые листочки собственно и образуют описанный выше толстый слой конотеки. На рис. 8, кроме того, хорошо видны тонкие продольные линии. Вероятно, эти линии представляют остатки скульптуры конотеки. Лишь у одного ростра *Bel. lanceolata* (см. рис. 7-*9*) в альвеолярной полости мы наблюдали вдоль брюшной щели узенькие валики (на альвеолите — бороздки). С каждой стороны щели расположено по одному валику; по направлению к передней части фрагмокона расстояние между щелью и каждым валиком постепенно возрастает.

Кроме того, на слоях конотеки прослеживается спинная бороздка, соответствующая спинному килю фрагмокона (рис. 9-*2б*). Глубина бороздки — несколько миллиметров, ширина около 1 *мм*. Бороздка окаймлена весьма невысокими валиками (рис. 7-*8*, 19-*1*, *2*). Спинная бороздка видна не только на белом слое, но также и на толстом слое конотеки (рис. 8).

Шлёнбах (Schloenbach, 1867, стр. 589—615) описал *Belemnites hoeferi* Schloenb., отличающийся от *Belemnites mucronata* Schloth. только отсутствием спинной бороздки. Шлютер (Schlü-

ter, 1876, стр. 203) сомневался в самостоятельности вида Шлёнбаха. Бём (Böhm, 1891—1892) также присоединился к этому мнению. Моберг (Moberg, 1894, стр. 74) полагал, что отсутствие спинной бороздки у *Belemnites hoeferi* не позволяет отнести его к роду *Belemnitella*. Следовательно, Моберг придавал важное значение этому признаку, позволяющему поставить вопрос о выделении даже нового рода.

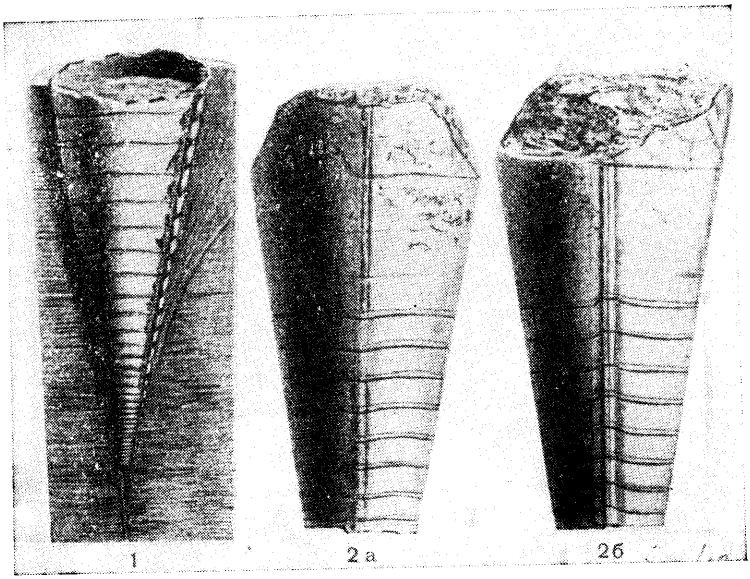


Рис. 9. Характер расположения септ и строения перегородочных линий *Belemnitella mucronata*, $\times 1^1/_2$. (Цоесфельд, ФРГ). (По Шлютеру, 1876, табл. LV, фиг. 12 и 11):

1—число септ кверху резко сокращается; справа—сифон; *2а*—лопасти на перегородочных линиях на брюшной стороне; *2б*—седла на перегородочных линиях, совпадающие с килем фрагмокона (спинная сторона)

Утверждение Шлёнбаха об отсутствии спинной бороздки у *Belemnites hoeferi* — явное недоразумение. Среди десятков тысяч ростров верхнемеловых белемнитов Русской платформы не было обнаружено ни одного, у которого отсутствовала бы спинная бороздка. Впрочем, И. Ф. Синцов (1915, стр. 147—148) указывает, что у верхнемеловых белемнитов нередко отсутствует эта бороздка. Однако фактический материал при этом не приводится. Никаких подобных данных не приводят также современные карпатские геологи, упоминающие *Belemnitella hoeferi* (Schloenb.) в своих стратиграфических работах (Andrusow, 1956, стр. 209 и др.).

В заключение описания конотеки белемнителл и белемнелл следует отметить, что часто, вследствие разрушения, она может

отсутствовать, и тогда в альвеолярной полости выходят черепитчато налегающие слоечки вещества ростра (см. рис. 8). В этом случае налицо переход от альвеолы к псевдоальвеоле (см. ниже).

СОБСТВЕННО ФРАГМОКОН

Все, что находится внутри альвеолярной полости, выстланной конотекой, характеризуется иным химическим составом. Гранджан (Grandjean, 1910) и другие исследователи отмечали участие фосфата кальция в сложении фрагмокона. Характер вторичных изменений фрагмокона также говорит о его ином, по сравнению с ростром и конотекой, первичном химическом составе. Как правило, в ископаемом состоянии развиваются окремнение (широкое развитие халцедона в альвеолярных полостях верхнемеловых белемнитов отмечал еще Шлютер, 1876) и фосфатизация.

Как и Г. К. Кабанов (1964), мы считаем, что stratum profundum тесно связан с септами фрагмокона. Впрочем, подобного же взгляда придерживался и сам Мюллер-Штолл, объединявший stratum profundum (внешняя эндотека) вместе с собственно фрагмоконом (внутренняя эндотека) в эндотеку (см. табл. 2).

Следовательно, в настоящей работе под собственно фрагмоконом понимается лишь фрагмокон в представлении Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936, стр. 174: cavum cellare, saeptum cellare, cortex cellaris) вместе со stratum profundum, т. е. слои собственно гипостракума (см. табл. 2), что соответствует септальным слоям стенок раковины и внутреннему слою конотеки Кристенсена (см. рис. 3) и собственно стенке фрагмокона Г. К. Кабанова (1963, стр. 123, «сф» на рис. 2*а*), разумеется, вместе с внутренними элементами фрагмокона.

Характернейшей чертой общего строения фрагмокона верхнемеловых белемнитов, как и других белемнитов, является отчетливый изгиб его вершины к брюшной стороне (рис. 10, 25). Вентральный изгиб вершины фрагмокона, по Нэфу (Naef, 1922, стр. 47, 210, 213, фиг. 71 и др.), возникает в противовес противоположному изгибанию проостракума. В свою очередь, вентральный изгиб вершины фрагмокона приводит к дорсальному изгибу ростра в целом.

Вентральный изгиб вершины фрагмокона более резко выражен у белемнелл, чем у белемнителл.

В поперечнике фрагмокона верхнемеловых белемнитов проявляется некоторое уплощение боковых сторон. Эрнст (Ernst, 1964, стр. 158, фиг. 21), основываясь на описании и изображении Земаном (Saemann, 1861—1862, стр. 1025—1029) ростра гониотейтиса, предполагает, что конусность фрагмокона вперед значительно уменьшалась, и конечный диаметр его раструба вряд ли был больше диаметра ростра.

Отмечается заметное изменение угла вершины конуса фрагмокона, что отражается на величине альвеолярного угла. У бе-

Таблица 2

Основные элементы раковины белемнитов по различным авторам

Топо-анатомические подразделения, обычно применяемые в литературе	Анатомические подразделения, по Мюллер-Штоллу (1936)	Морфогенетические подразделения, по Мюллер-Штоллу (1936)	Подразделения, применяемые в настоящей работе
Фрагмокон { Проостракум — передняя часть velamen triplex; Конотека — задняя часть velamen triplex	Bursa primordialis	Архитека	Протоконх
	Velamen triplex { Stratum callosum		Толстый слой конотеки
	Stratum album		Белый слой конотеки
	Stratum profundum	Внешняя } эндотека	Собственно фрагмокон } Фрагмокон
	Фрагмокон	Внутренняя } эндотека	
	Ростр (и эпиростр)	Амфитека	Ростр

лемнелл и актинокамаксов этот угол более острый, чем у белемнителл.

В. Н. Шиманский (1956, стр. 71) отметил, что у *Bel. lanceolata* фрагмокон узкоконический, а у *B. mucronata* фрагмокон ширококонический. В связи с этим находится и высота камер и соответственно число камер: у белемнелл они выше и их меньше, чем у белемнителл.

Наконец, для фрагмоконов верхнемеловых белемнитов характерно наличие очень невысокого и неширокого непрерывного спинного киля, с двух сторон окаймленного очень неглубокими желобками и соответствующего бороздке на слоях конотеки (см. выше).

Наш материал позволяет познакомиться со следующими элементами строения собственно фрагмокона.

Септы фрагмокона очень тонкие: их толщина составляет несколько сотых миллиметра. Всегда отчетливо наблюдается двуслойное строение септ; изредка, как это отмечает Г. К. Кабанов (1964), по-видимому, появляется третий слой.

Обычно септы, как и стенки фрагмокона, не сохраняются. При процессах фоссилизации внутренние участки камер выстилаются пленкой фосфатов или, чаще, кремнезема (обычно халцедона) — образуются ложные удвоенные септы и стенки фрагмокона (см. рис. 1, *7-1*, *7-2*): возникает псевдофрагмокон в смысле Шлютера. Толщина ложных двойных септ достигает 0,15—0,20 *мм* (см. рис. *7-1*, *7-2*). Септы, следующие сразу же за первой септой, почти плоские (рис. *7-3*, *7-6а*). Расстояние между септами (соответственно и высота камер) возрастает к передней части фрагмокона. На первые 10 *мм* длины фрагомокона (считая от протоконха) приходится от 19—21 (белемнеллы) до 24—25 септ (белемнителлы). На последующем отрезке длиной 10 *мм,* вследствие увеличения расстояния между септами, насчитывается 7—9 септ. На отрезке 20—30 *мм* от вершины альвеолы насчитывается всего 5—6 септ. Как и Эрнст (Ernst, 1964, стр. 159), мы полагаем, что появлению каждой новой камеры фрагмокона соответствует нарастание очередного кальцитового слоя ростра.

Первая камера, следующая сразу за протоконхом, может быть либо меньше (см. рис. *7-5*), либо больше (см. рис. *7-6а*) второй камеры.

Характер сочленения септ со стенками фрагмокона на нашем материале выяснить не удалось. Подошвообразного уплощения (Кабанов), с помощью которого примыкает септа к стенке, мы не наблюдали. Не удалось также проследить проникание септ в стенку (Grandjean, 1910). Нам представляется первый способ более вероятным, причем, по-видимому, муральная часть перегородки (Шиманский, 1960, стр. 158) была очень неширокой, так как расстояние между собственно перегородочной линией и муральной линией очень невелико.

Перегородочные трубки отделить от соедини-

тельных колец не удалось. На наших рисунках (см. рис. 7-*1*, 7-*2*) стенки камер показаны как единый элемент. Возможно, что складки на стенках некоторых камер близ сифона (см. верхнюю камеру на рис. 7-*2*) являются местом сочленения перегородочной трубки и соединительного кольца. Однако нужно заметить, что

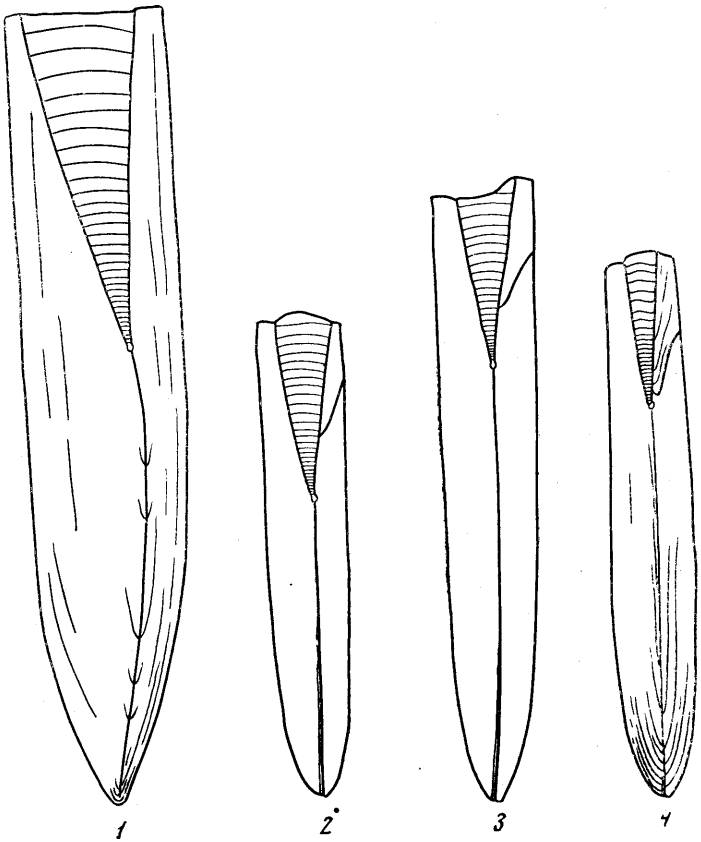


Рис. 10. Положение фрагмокона у некоторых белемнитов: *1—Pachyteuthis* sp. (верхняя юра, Воскресенск, Моск. обл.); *2—Belemnitella mucronata* (Эмба, № 97); *3—Belemnitella langei minor* (балка Коноплянка, Луганская обл., № 76/26); *4—Belemnella lanceolata inflata* (с. Станично-Луганское, Луганская обл., № 7061/1)

у экземпляров с сохранившимся первичным строением септ и остальных элементов фрагмокона под микроскопом хорошо видно, что сифон через камеры проходит в трубке, не разделяющейся на какие-либо элементы.

Перегородочная линия — след сочленения септ со стенками фрагмокона — изредка хорошо может быть прослежена на альвеолитах, а также на псевдофрагмоконах. Основные осо-

ности рисунка перегородочной линии, наблюдаемые также на нашем материале, были подмечены еще Шлютером (Schlüter, 1876, стр. 202, табл. LV, фиг. 11) и Грипенкерлом (Griepenkerl, 1889, стр. 109, табл. IX, фиг. 1).

Особенности эти состоят, во-первых, в развитии необычайно пологого выгиба линии (лопасти) на брюшной стороне (см. рис. 7-*6б*, 9-*2а*); во-вторых, в наличии резкого изгиба вверх, т. е. образовании седла на киле спинной стороны фрагмокона (на рисунке Шлютера, см. рис. 9-*2б*, намечается двураздельность этого седла); в-третьих, в существовании заметного плавного изгиба линии кверху на боковых сторонах фрагмокона (это хорошо видно на табл. IX, фиг. 1*а* работы Грипенкерла). Четвертая особенность перегородочной линии заключается в том, что она обычно двойная: задняя линия выражена значительно резче передней (см. рис. 9). По-видимому, задняя, более резкая линия представляет собственно перегородочную линию, а передняя, менее отчетливо выраженная, является муральной линией, т. е. отражает муральную часть септы (Flower, Gordon, 1959, стр. 809—842; Шиманский, 1960, стр. 158—162).

Сифон, проходящий через септы, приближен к той стороне ростра, на которой расположена брюшная щель. Характер его сочетания с протоконхом и первыми септами остался не выясненным. На расстоянии 8—10 *мм* от протоконха видно, что сифон резко приближен к брюшной стороне (см. рис. 7-*1а, г*, 7-*2*, 7-*6в*). Еще выше он несколько отделяется от брюшной стороны (см. рис. 7-1*б*, *в*).

В вершинной части фрагмокона сифон очень тонкий (диаметр его до 0,02 *мм*), почти цилиндрический, обычно отчетливо утолщающийся кверху.

Следовательно, сифон в целом представляет трубку, несколько расширяющуюся кверху. Наиболее существенная особенность этой трубки, подмеченная еще старыми авторами (Mark, 1858, табл. VII, фиг. 3; Schlüter, 1876, табл. LIV, фиг. 17; Moberg, 1885, табл. VI, фиг. 20, 21 и др.), состоит в четковидном ее расширении, соответствующем камерам (geniculum siphonale Мюллер-Штолла), и сужении при пересечении септ (sulcus saeptalis Мюллер-Штолла), из-за чего сифон имеет форму перекрученного жгута (см. рис. 8).

Вследствие прежде всего различия в вещественном составе собственно фрагмокон не был прочно соединен с конотекой и ростром. Этим, вероятно, объясняется исключительно редкое сохранение собственно фрагмокона в ископаемом состоянии.

ПРОТОКОНХ

Протоконх (эмбриональная или начальная камера; bursa primordialis, по Мюллер-Штоллу), расположенный в вершине конуса фрагмокона, имеет полусферическую форму. Его высота, изме-

ренная по оси фрагмокона, всегда меньше (0,35—0,50 *мм*) ширины (0,60—0,65 *мм*) его вздутой части. Обратное соотношение между этими двумя измерениями не наблюдалось.

Наиболее характерная особенность протоконха, хорошо видимая на рис. *7-3, 4, 5, 6,* а также на прекрасных изображениях в работах Мюллер-Штолла и Г. К. Кабанова, заключается в том, что он резко сдвинут к брюшной стороне ростра.

От первой камеры протоконх отделен первой септой (saepta primordialis Мюллер-Штолла). По нашим наблюдениям, она либо немного менее выгнута, чем последующие септы (рис. *7-3*), либо, что бывает у верхнемеловых белемнитов чаще, наоборот, более выгнута, чем непосредственно примыкающие к ней септы (см. рис. 2 и рис. *7-5, 6а;* также см. Grandjean, 1910, фиг. 17; Müller-Stoll, 1936, табл. IX, фиг. 1).

Как по химическому составу, так и морфогенетически, собственно фрагмокон тесно связан с протоконхом. Нам кажется, что объединять протоконх со stratum callosum в единое морфогенетическое образование, как это делает Мюллер-Штолл (см. выше, а также табл. 2), неправильно. Толстый слой конотеки возникает позже собственно фрагмокона.

РОСТР

СТРОЕНИЕ СОБСТВЕННО РОСТРА

Наиболее важными чертами строения ростров верхнемеловых белемнитов являются, во-первых, неоднородность вещества ростров, обусловленная последовательным нарастанием отдельных участков и возможностью в связи с этим выделения стадий развития ростров и, во-вторых, наличие поверхностной скульптуры ростров.

Первый видимый ростр

Еще Квенштедт (Quenstedt, 1849) обнаружил на продольных расколах юрских белемнитов «маленький ростр», который он назвал «эмбрионом».

Штоллей (Stolley, 1911, 1919) и Абель (Abel, 1916) предполагали, что ростр появляется уже в зародышевую стадию развития животного. Штоллей обнаружил у ростров нижнемеловых белемнитов внутреннее ядро, которое он назвал «эмбриональным ростром», по форме и структуре резко отличающееся от остального ростра. Абель (1916, стр. 130—131) придавал эмбриональному ростру очень важное значение и разделил белемниты по типу эмбрионального ростра на две группы, которым он придал ранг семейств: Conirostridae (с коротким коническим ростром, текст. фиг. 49—51 работы Абеля) и Clavirostridae (с тонким длинным ростром, текст. фиг. 47 и 48 там же). Близки к точке зрения

Штоллея и Абеля о времени появления ростра представления Ханаи (1953), который считает, что так называемый примордиальный ростр (см. главу XII) формируется раньше протоконха.

Прелль (Prell, 1921), Нэф (Naef, 1922) и Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936) считали маловероятным появление ростра в зародышевую стадию. По Мюллер-Штоллу, ростр появляется достаточно поздно, и поэтому совершенно неправильно говорить об «эмбриональном ростре». Прелль отмечает, что вторичная раковина (и в том числе ростр) появляется лишь после возникновения нескольких воздушных камер фрагмокона. Поэтому следует говорить не об эмбриональном, а о начальном ростре.

Г. Я. Крымгольц (1939, стр. 9) также считает, что эмбриональным ростром следовало бы называть ту часть ростра, которая по времени развития связана с протоконхом. Однако на продольных расколах белемнитов иногда наблюдается маленький ростр, возникающий в более поздние стадии развития фрагмокона и представляющий собой начальные стадии образования ростра. Этот маленький ростр отличается от остального ростра своей большей плотностью.

Однако, как было показано Елецким (Jeletzky, 1946, 1948a, 1949 и др.), С. Н. Колтыпиным (1953), Д. П. Найдиным (1952) и некоторыми другими авторами, у верхнемеловых белемнитов отчетливо прослеживается ранняя стадия развития ростра, различно выраженная у различных родов и видов. Эту стадию они называют «первым видимым» или «юным ростром» (рис. 11). Последний, конечно, ничего общего не имеет с собственно эмбриональным ростром, так как мы, так же как и Мюллер-Штолл, считаем, что на эмбриональной стадии развития никаких рострального образований еще не было.

Под первым видимым ростром в настоящей работе понимается различимая невооруженным глазом юная стадия, ограниченная появлением на апикальной линии «елочки» (рис. 12-*2*). Под микроскопом видно, что первый видимый ростр образован густо расположенными линиями нарастания (рис. 11, 13). У белемнелл в задней части первого видимого ростра поверхность отдельных стадий нарастания несет тончайшие продольные «ребрышки». Например, у одного экземпляра *Bel. sumensis* первый видимый ростр длиной около 40 *мм* и толщиной 0,7—0,8 *мм* имеет продольные ребрышки только в задней трети. Подобные продольные «ребрышки» наблюдались неоднократно у *Bel. lanceolata* и *Bel. sumensis* и всегда в задней части первого видимого ростра. В поперечном шлифе «ребристая» часть первого видимого ростра имеет фестончатый контур (рис. 11), причем отмечается постепенное сглаживание фестонов при движении от центра к периферии.

Фестончатое строение начальных стадий юрских ростров было отмечено Филлипсом (Phillips, 1868; часть IV, табл. XXIV и др.) и Пугачевской (Pugaczewska, 1961, табл. VIII, фиг. 1-*7*; табл.

XXV, фиг. 7), а Г. К. Кабановым (1964) — для некоторых нижнемеловых белемнитов и для *Bel. lanceolata*. Как Пугачевская, так и Кабанов подчеркивают, что фестончатое строение юные ростры имеют только в задней части.

Подобное фестончатое строение напоминает резко выраженную продольную складчатую ребристость (с «ребрами-складка-

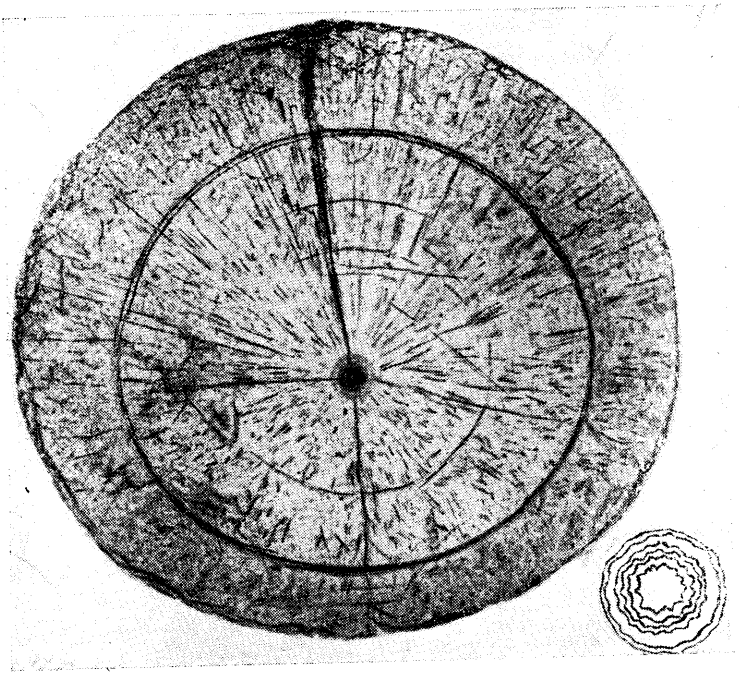


Рис. 11. Поперечный шлиф ростра *Belemnella lanceolata* (Купянск, № 962/2). Хорошо видны фестончатое строение первого видимого ростра и граница между двумя стадиями нарастания, ×4; справа внизу — схема центрального участка, ×15.

На всех изображениях поперечных сечений ростров здесь и далее брюшная сторона показана внизу.

ми») нижнемезозойских аулакоцератид и верхнепалеозойских белемнитов.

Изредка в пределах первого видимого ростра прослеживаются невооруженным глазом более ранние линии нарастания. Так, например, у *B. mucronata*, изображенного на рис. 12-*3*, хорошо виден короткий конический ростр длиной всего 2—3 *мм*, т. е. короче первого видимого ростра этого вида. У одного экземпляра *Bel. sumensis* обнаружен рострик длиной всего лишь 5 *мм* при толщине около 1 *мм*. По-видимому, подобные рострики внутри первого видимого ростра близки к «примордиальному ростру»

Нэфа (Naef, 1922, стр. 203, фиг. 71*p* и др.). Как указывает Нэф, примордиальному ростру» соответствуют несколько камер фрагмокона. Собственно настоящий примордиальный ростр, очевидно, удалось наблюдать лишь Ханаи (Hanai, 1953, стр. 66, 73, табл. VI, VII): у нижнемеловых неогиболитов он длиной всего лишь 0,415 *мм*, но с уже различимыми (конечно, под микроскопом) «конусами» (см. рис. 72).

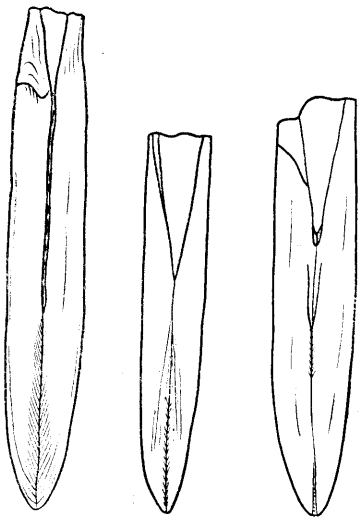


Рис. 12. Спинно-брюшные расколы некоторых ростров:

1—образование ложного «первого видимого ростра» при диагенезе: *Belemnella sumensis* (Эмба, № 5477/11); линии нарастания видны только в пределах заштрихованного контура; *2*—то же, *Belemnitella* sp. (Эмба № 145/1); линии нарастания в пределах нижнего конуса не прослеживаются, поверхность раскола гладкая, как у спайки (ср. с фиг. 5 *B* и 6 табл. IV работы Кристенсена, 1925); *3*—первый видимый ростр короче обычного для данного вида, *Belemnitella mucronata* (Эмба № 418/1); короткий конический ростр длиной 2—3 *мм*

К вопросу о начальных стадиях развития ростра мы вернемся еще раз в главе XII.

Крайне редки случаи, когда первый видимый ростр отсутствует (см. главу о патологических изменениях ростров).

Мы расходимся с заключениями Конгеля (Kongiel, 1962, стр. 12—13 и др.) о том, что длину первого видимого ростра измерить невозможно, так как его апикальный конец трудно различим, и что первый видимый ростр не имеет никакого таксономического значения.

В нашем случае видимый ростр совпадает с внутренним ядром нижнемеловых белемнитов, которые Штоллей (Stolley, 1911) называл «эмбриональным ростром», и является совершенно определенной стадией развития ростра. Кристенсен (Christensen, 1925, стр. 129) отрицает существование подобной стадии. По Кристенсену, внутренняя приосевая часть ростра часто имеет более плотное микроскопическое строение, характеризуется большей плотностью и прозрачностью, отличается от остальных участков ростра исчезновением линий нарастания (Spitzenkegel Кристенсена, см. текст. рис. 5*B* в его работе).

В данном случае, как нам кажется, имеет место явное недоразумение. Кристенсен, по-видимому, понимает под «эмбриональным ростром» (первым видимым ростром), с одной стороны, действительно диагенетические образования, которые мы также наблюдали на расколах некоторых верхнемеловых белемнитов (рис. 12-*1, 2*), а с другой стороны, собственно первые видимые ростры.

По нашим наблюдениям, ложный «первый видимый ростр» может быть выражен двояко: либо лишь в приосевой части ростра

прослеживаются линии нарастания, а остальной ростр не несет их (рис. 12-*1*), либо, наоборот, приосевые участки ростра на продольных расколах обладают гладкой блестящей, как у спайки, поверхностью и лишены линий нарастания (рис. 12-*2*). Последний случай ничем не отличается от изображений в работе Кристенсена (Christensen, 1925, табл. IV, фиг. 5*B* и 6). Характерно, что ложные «первые видимые ростры» развиваются в задней части ростра и всегда представлены конусом, расширяющимся вниз (см. главу VII).

Линии нарастания

Одной из самых замечательных особенностей строения ростров белемнитов вообще и верхнемеловых, в частности, является чередование слоев различной окраски и толщины. Это хорошо подмечено на рисунках продольных и поперечных сечений ростров в работах старых авторов (Quenstedt, 1849; Рулье, 1854 и др.). Циттель (Zittel, 1881—1885) заметил, что чередование слоев ростра обусловлено развитием ростра. Слои ростра Циттель сравнил с годовыми кольцами деревьев и назвал их «линиями нарастания». Этот термин был принят всеми последующими исследователями.

Кристенсен (Christensen, 1925, стр. 119) отметил, что «ростр несет историю своей онтогении и лишь остается ее прочитать».

По Мюллер-Штоллу (Müller-Stoll, 1936, стр. 176, 219), ростры Belemnitidae и Aulacoceratidae состоят из чередующихся слоечков органического и неорганического вещества, образовавшихся при росте ростра. Тонкие слоечки органического состава, в ископаемом состоянии окрашенные окислами железа, называются laminae obscurae [1], а чередующиеся с ними более толстые и светлоокрашенные слоечки кальцита называются laminae pellucidae [2].

Свиннертон (Swinnerton, 1935, часть I, стр. XIII) также выделяет «линии роста» (growth-lines) и, кроме того, заключенные между ними «пластины роста» (growth-laminae).

Подобным же образом представляют строение собственно ростра Нэф (Naef, 1922, стр. 206), Зох (Zoch, 1940, стр. 482—483) и многие другие авторы. Так, Нэф пишет, что ростр состоит из конхиолиновых пластин, вложенных одна в другую в виде фунтиков, пространство между пластинами заполнено радиально построенным веществом раковины.

По мнению Г. К. Кабанова (1964), термин «линия нарастания» малоудачен, так как он не учитывает «объемного строения». Кабанов взамен этого термина предлагает термин «чехлики». Однако никто никогда (в том числе и Циттель) не понимал «линии нарастания» как плоскости. По нашему мнению, термин «линии нарастания» достаточно ясный, понятный и, несомненно, отражает

[1] Obscurus (лат.) — темный, мрачный.
[2] Pellucidus (лат.) — прозрачный, светлый.

стадии развития ростра. Заменять его совершенно неопределенным термином «чехлики» вряд ли нужно.

Как показывают рисунки 13, 14 и 18, слоечки, слагающие ростр, различной толщины: тонкие (конхиолиновые пластины Нэфа, laminae obscurae Мюллер-Штолла) — темноокрашенный, обогащенный окислами железа микрозернистый карбонат кальция и толстые (laminae pellucidae Мюллер-Штолла) — мелкие призмочки кальцита, ориентированные перпендикулярно к линиям

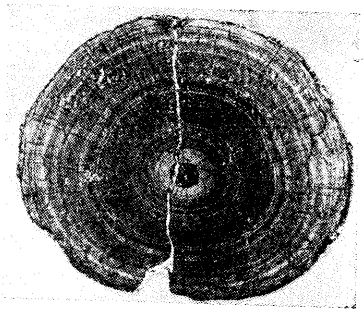


Рис. 13. Поперечный шлиф средней части ростра *Belemnellocamax mammillatus volgensis*, ×1,5 (Саратовская обл., № 101). Прекрасно выражены линии нарастания; заметно также различие в характере линий нарастания первой и второй стадий роста

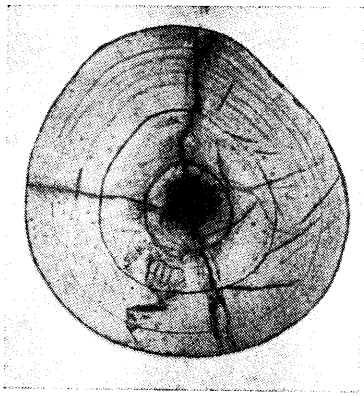


Рис. 14. Поперечный шлиф ростра *Goniocamax lundgreni uilicus* у начала альвеолы, ×2,5 (пос. Черноводский, № 245). Округло-треугольные очертания поперечного сечения прослеживаются уже с юных стадий развития; линии нарастания более отчетливы на спине, чем на брюшной стороне

нарастания. Следовательно, эти призмочки перпендикулярны также и к поверхности ростра. Как хорошо видно на продольных и круговых сечениях ростров, призмочки соприкасаются вдоль линии, идущей от вершины альвеолы до вершины ростра и называемой апикальной (см. ниже), довольно плотно соприкасаясь на большем протяжении ростра там, где угол между призмочками противоположных сторон ростра очень небольшой (например, брюшной и спинной), т. е. где они почти перпендикулярны к апикальной линии. В задней части ростра угол между призмочками противоположных сторон довольно значителен и, следовательно, к апикальной линии они не перпендикулярны. Здесь призмочки менее плотно прилегают друг к другу.

Как показал Шмид (Schmid, 1960, стр. 533—540), угол между осями призмочек спинной и брюшной сторон изменяется в процессе роста ростра. Шмид измерял в спинно-брюшной плоскости

ростров через каждые 2,5 *мм* начиная от протоконха до вершины ростра угол α (являющийся дополнительным до 180° к углу β между длинными осями призм спинной и брюшной сторон). В работе Шмида приведены результаты измерения угла α у нескольких экземпляров белемнителл из верхнего кампана и у 6 экземпляров *Bel. lanceolata junior* Now. из нижней части нижнего маастрихта Люнебурга (север Западной Германии). Построенные графики (рис. 15) наглядно показывают различия в характере изменения углов в процессе онтогенеза у белемнителл и белемнелл. У первых величина угла колеблется от 11 до 20° близ протоконха; на расстоянии 2,5 *мм* от протоконха угол несколько уменьшается, но затем начинает возрастать. У представителей рода *Belemnella* угол близ протоконха равен 4—8°; на отрезке от 2,5 до 10 *мм* угол равен 0°, а затем вновь возрастает. Таким образом, наиболее резкие различия наблюдаются на юных стадиях развития ростров. Нарастание величины угла по мере удаления от протоконха происходит не прямолинейно, а ступенчато (рис. 15). Этот факт Шмид объясняет колебаниями условий, благоприятных для роста ростра в толщину и в длину. Утолщение ростра происходило, вероятно, в теплое летнее время, а в длину ростр рос главным образом зимой. В целом поперечное сечение ростра напоминает поперечник ствола дерева (см., например, фото в статье Glock, Agerter, 1963), что было отмечено еще К. Ф. Рулье (1854, стр. 361).

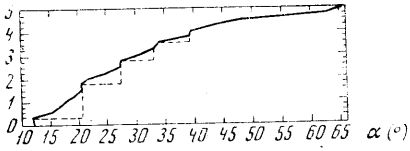


Рис. 15. График, показывающий изменение угла α по мере удаления от протоконха у *Belemnitella mucronata senior*. (По Шмиду, 1960, фиг. 3). Отмечается четыре раза повторяющееся замедление или даже приостановка в нарастании значения угла (горизонтальная ось) на все более коротких отрезках (вертикальная ось). $\alpha = 180 - \beta$, где β — угол, образованный длинными осями призм кальцита спинной и брюшной сторон ростра

Юри и др. (Urey, 1951 et al.), а в последнее время Боуэн и Фонтес (Bowen, Fontes, 1961, 1962, 1963), Т. С. Берлин и др. (1966), А. В. Жирмунский и др. (1967) показали, что отношение O^{18}/O^{16} на различных участках поперечного сечения ростров юрских белемнитов различно, что связано с сезонностью накопления вещества ростра.

Мы полагаем, что существует определенная зависимость между чередованием относительно толстых (кальцитовых) слоечков и тонких (при жизни животного существенно органических по составу), с одной стороны, и образованием камер фрагмокона, с другой. Подобное же мнение было высказано Эрнстом (Ernst, 1964, стр. 159), который считает, что появлению каждой новой камеры фрагмокона соответствует образование нового кальцитового слоя ростра — для компенсации возрастающей подъемной

силы фрагмокона; тонкие слоечки формируются в промежутке между фазами образования двух смежных камер.

Просмотр нескольких тысяч продольных расколов и нескольких сотен круговых сечений ростров верхнемеловых белемнитов показал, что толстые и тонкие слоечки — линии нарастания — располагаются не равномерно, а в определенном порядке.

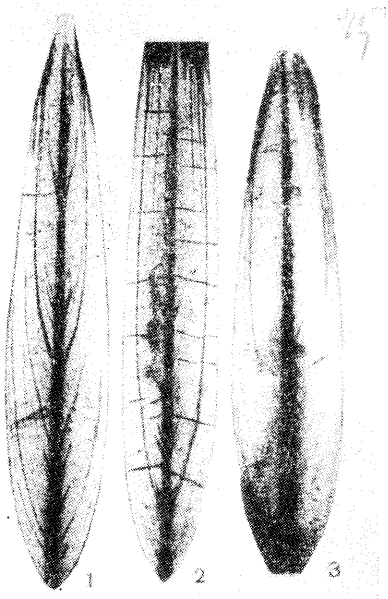


Рис. 16. Продольные шлифы ростров:

1—Neohibolites clava Stoll. (Крым, № 39); *2—Neohibolites clava* Stoll. (Крым, № 24); *3—Actinocamax verus fragilis* Arkh. (Пензенская обл., № 164). Увеличение примерно 2—2,5. Прослеживаются две резко выраженные стадии нарастания

Прежде всего, вдоль осевой (апикальной) линии ростра линии нарастания расположены наиболее густо. Здесь их можно наблюдать только в шлифе или на пришлифовке под микроскопом (см. рис. 11, 13). Собственно этот участок и образует то, что мы называем первым видимым ростром (см. выше).

В остальном объеме ростра обычно отчетливо выделяются две части, резко отделенные одна от другой более толстой, чем остальные, темноокрашенной линией нарастания (laminae obscurae) (см. рис. 11, 16, 17, 18, 19 и др.). Эта линия обычно представляет собой очень сближенные тончайшие слоечки, которые по своей природе также являются линиями нарастания (см. рис. 11). Мы ее называем граничной линией.

Весьма часто внутренняя, более старая часть ростра, заключенная в пределах граничной линии, обладает несколько более темной окраской по сравнению с внешней, более молодой частью ростра (см. рис. 21, 36 и др.). Нередки случаи, когда граничной линии соответствует смещение линии основания брюшной щели и явная приостановка в нарастании ростра (см. рис. 21). Приостановка нарастания ростра и связанное с нею смещение линии основания щели обычно приурочено именно ко времени формирования утолщенной laminae obscurae, представляющей описываемую граничную линию. Это хорошо можно проследить на рис. 36-*1*, 41, 42.

Даже если граничная линия не выражена резко, то все же внутренняя и внешняя части ростра отчетливо отличаются друг от друга (см. рис. 13).

Конечно, на многих рострах либо невозможно выделить какую-либо определенную линию нарастания, либо резко выражены линии нарастания на других участках ростра, либо имеется несколько (более одной) резких утолщенных laminae obscurae. Тем не менее у подавляющей части изученных ростров прослеживается именно отмеченное выше «двухъярусное» строение, которое мы связываем с определенными стадиями развития животного. Первый «ярус» составлен первым видимым ростром и стадиями

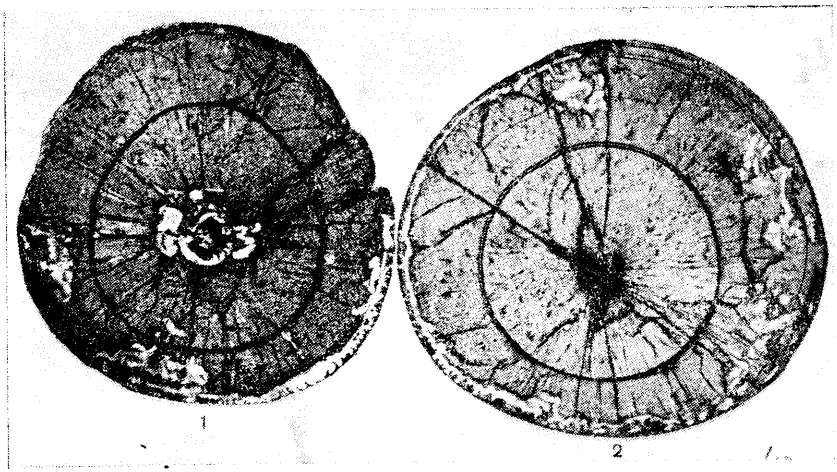


Рис. 17. Поперечные шлифы *Belemnitella mucronata mucronata*, ×3 (с. Маяки, № 5197/3):

1 — на уровне первого видимого ростра, *2* — примерно в середине ростра. Резко выражены две стадии нарастания; белое — халцедон и опал

молодого ростра (обычно две стадии), а второй — это стадии взрослого ростра (обычно их две).

У очень крупных старых ростров (особенно у белемнелл) прослеживается также третий, внешний «ярус» слоев, который образовался в старческую стадию развития подобных ростров.

Уже Квенштедт (Quenstedt, 1849; табл. 36) отличал резко выраженные утолщенные линии нарастания от остальных линий. Нэф (Naef, 1922, стр. 207, фиг. 71 *m*) отмечал у крупных ростров существование двух-трех подчеркнуто резко выраженных линий нарастания. Возникновение их он связывал с определенными сезонами года. Обитатели верхней части пелагиали, каковыми были белемниты, не могли не зависеть от смены сезонов года. По мнению Нэфа, так называемый «эмбриональный ростр» Штоллея фиксирует окончание первого года жизни.

В монографии Пугачевской (Pugaczewska, 1961), где большое внимание уделено выяснению стадий развития ростров юрских

белемнитов, имеется несколько изображений ростров с отчетливо выраженными двумя стадиями (табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 1; табл. XIII, фиг. 8 и 9; табл. XXV, фиг. 6). По данным Пугачевской (Pugaczewska 1961, стр. 118—119), для юрских белемнитов характерны не две, а три стадии развития: непионическая, неаническая и эфебическо-геронтическая (рис. 20). Эти стадии были установлены Фишером (Fischer, 1947, стр. 1—24) на материале пермских белемнитид Гренландии на основании изменения, во-первых, формы ростра (игловидная в непионическую стадию и

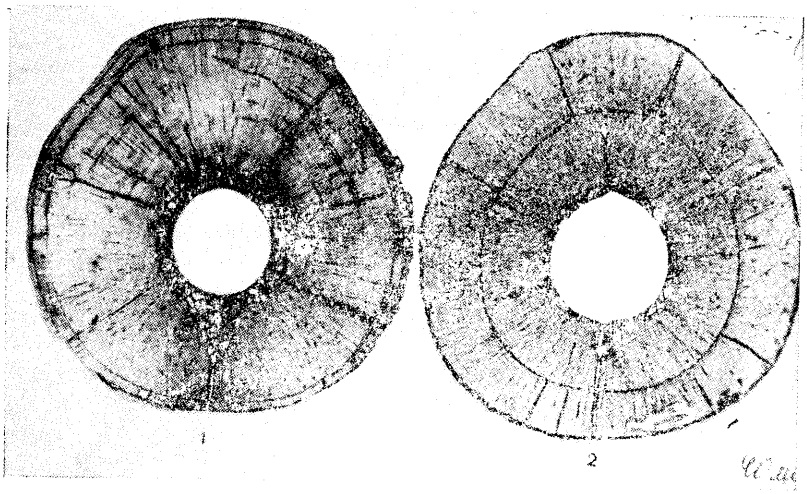


Рис. 18. Поперечные шлифы ростров на уровне внутреннего конца линии основания брюшной щели. Ув. примерно ×2,5:

1—Belemnitella mucronata senior (с. Пушкари, Черниговская обл., № 159/24); *2—B. m. mucronata* (с. Подвалье, Куйбышевская обл. № 8029/5). Видна конотека; *1*—на спинной стороне линии нарастания резче, чем на брюшной; *2*—две стадии роста

веретеновидная на более поздних стадиях), во-вторых, поперечного сечения (круглое у юных ростров, овальное у ростров неанической и эфебическо-геронтической стадии), в-третьих, внутренней структуры (особи непионической стадии без внешней скульптуры и без резкой дифференциации внутренней части, в неаническую стадию начинает усложняться поверхностная скульптура и появляются элементы внутренней структуры, в эфебическо-геронтическую стадию отмечается наиболее полное развитие всех признаков).

Конгель (Kongiel, 1962, стр. 10—14) в развитии ростров верхнемеловых белемнитов выделяет также три стадии в основном по степени развития отпечатков сосудов. У ростров юной стадии поверхность либо гладкая, либо очень слабо скульптированная. У ростров взрослой и старческой (геронтической) стадий хорошо развиты отпечатки сосудов, часто развита псевдогрануляция.

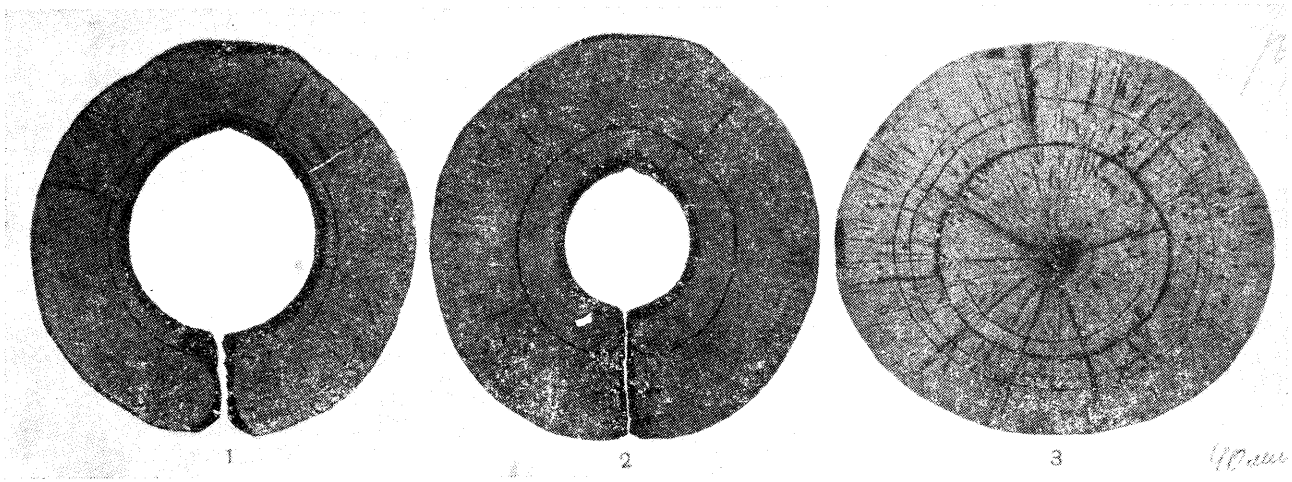


Рис. 19. Поперечные шлифы различных участков ростра *Belemnella lanceolata*, ×3 (Ульяновская обл., № 369): *1* — выше вершины альвеолы; брюшная щель пересечена полностью; *2* — выше вершины альвеолы; пересечен только внутренний участок щели; видны конотека, спинная борозда, подворачивание линий нарастания у щели, две стадии развития ростра; *3* — сечение нижней части ростра; отчетливо выражены две стадии развития и радиальная структура

Однако на последней, старческой стадии у ряда форм происходит сглаживание отпечатков вплоть до их почти полного исчезновения. Интересны представления Конгеля о характере перехода от взрослой стадии к старческой. На определенном этапе онтогении при определенном диаметре ростра нормальное его развитие прекращается и начинают образовываться слои светлого кальцита. По Конгелю, это начало старческой стадии развития особи. В дальнейшем у особей с еще большим диаметром толщина слоя светлого кальцита достигает примерно 1 *мм*, а отпечатки сосудов становятся мельче, различаются плохо и могут даже совсем отсутствовать. Этот слой, который Конгель называет «коровым слоем» (cortex layer), напоминает слой laminae pellucidae, образуется в течение нормальной онтогении ростра. Конгель полагает, что на рубеже взрослой и старческой стадий мантия прекращает секрецию laminae obscurae и отлагает лишь laminae pellucidae. Таким образом, в старческую стадию формируется внешняя оболочка ростра — «коровый слой», т. е. отмеченный выше внешний «ярус» ростра.

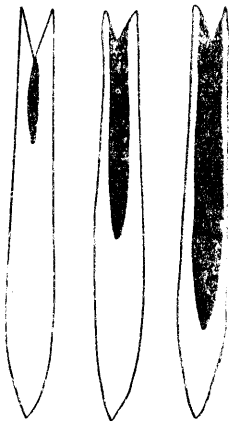


Рис. 20. Три стадии развития *Belemnopsis canaliculatus* (Schloth.). (По Пугачевской, 1961, фиг. 13)

Итак, у большинства ростров верхнемеловых белемнитов на основании изучения как поперечных, так и продольных сечений отчетливо выделяются две основные стадии нарастания: первая, охватывающая первый видимый ростр и стадии молодого ростра, и вторая, включающая стадии взрослого ростра. Кроме того, у очень крупных ростров может быть выделена третья основная стадия — старческая.

Стадии нарастания ростра вне всякого сомнения соответствуют стадиям развития животного (об этом более подробно см. в главе XII).

В пределах как внутренней (соответствующей первой основной стадии нарастания), так и внешней части (соответствующей второй основной стадии нарастания) ростра формирование отдельных, так сказать, элементарных линий нарастания проходит неравномерно на различных участках ростра. Это можно проследить на любом продольном сечении ростров. Именно на этой основе выделяются различные стадии развития ростра. На продольных расколах иногда отмечается выпадение отдельных линий нарастания.

Неравномерное нарастание прослеживается также на поперечных сечениях ростров. Оно, прежде всего, выражается в том, что на брюшной стороне линии нарастания располагаются более густо, чем на спинной (см. рис. 11, 17, 18). Часто отмечается, что

на спинной стороне линии нарастания выражены значительно более резко, чем на брюшной (см. рис. 14, 18-*1*). Кроме того, на круговых сечениях альвеолярных полостей белемнелл и белемнителл видно, что брюшная и спинная стенки альвеолы толще боковых стенок. Это связано с тем, что на боковых стенках линии нарастания расположены теснее и, кроме того, некоторые из них здесь выпадают; на брюшной и спинной сторонах линии нарастания представлены полнее (см. рис. 27).

Но наиболее наглядно неравномерность нарастания различных участков ростра прослеживается по положению граничной линии. Прежде всего, сама граничная линия выражена различно на различных участках ростра: в задней части ростра она может быть сложной, расщепляющейся на тонкие слоечки (см. рис. 11, 19-*3*), а в передней — обычно плотной, без заметного расщепления на отдельные слоечки (см. рис. 18-*2*, 19-*1,2*), реже расщепленной (см. рис. 29).

Далее отмечается неравномерность наращивания различных стадий. Так, например, по положению граничной линии нарастания можно установить, что наращивание в толщину в средней и задней части ростра проходит примерно одинаково как в первую, так и во вторую основные стадии (рис. 19-*3*). В приальвеолярной же части ростра происходит наращивание главным образом во вторую основную стадию (см. рис. 19-*1*, *2*).

На круговых сечениях ростров можно проследить постепенное изменение характера очертаний ростра по мере его развития. В целом можно подтвердить выводы Пугачевской (Pugaczewska, 1961) о том, что самые юные стадии развития обладают почти правильно круглым поперечником ростра; затем, на последующих стадиях, по линиям нарастания отчетливо прослеживаются спинно-боковые уплощения и общие очертания молодых ростров в общем почти ничем не отличаются от очертаний взрослых (см. рис. 11, 13 и др.).

Однако отмечаются случаи, когда ростры на очень ранних стадиях развития приобретают очертания взрослых особей. Например, у гониокамаксов округло-треугольные очертания поперечного сечения ростра появляются очень рано (см. рис. 14).

Апикальная линия

Апикальной, или осевой, линией ростра мы называем линию, идущую от вершины альвеолярного конуса до вершины ростра, вдоль которой соприкасаются радиально ориентированные призмочки карбонатов, слагающих ростр (рис. 21). Эта линия (apex rostralis, Apicalfaden Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936, стр. 176) по своему происхождению аналогична линиям нарастания ростра: это есть след постепенного перемещения вершины (апекса) ростра по мере его роста. Подобного же взгляда на при-

роду апикальной линии придерживается Зох (Zoch, 1940, стр. 499—500).

Как и Кристенсен (Christensen, 1925, стр. 124), мы считаем, что апикальная линия отчетливо бывает выражена вследствие более резкого развития линий нарастания вблизи апекса и более интенсивного загрязнения и других вторичных изменений по линиям нарастания в этой части ростра. Именно поэтому возникает «елочка» (см. рис. 12-*2*) — вложенные друг в друга апикальные конусы, ограниченные резкими, несколько расширенными линиями нарастания. По оси ростра более энергично протекают процессы разрушения ростра (см. главу VII). Часто вдоль оси образуется как бы «трубочка», расширяющаяся к задней части ростра, особенно ясно развитая у мелких актинокамаксов (см. рис. 16-*3* и 30-*1*).

Рис. 21. Продольный раскол ростра *Belemnitella mucronata* (Эмба, № 147/3). Хорошо видна стадия молодого ростра, смещение линии основания брюшной щели и отклонение апикальной линии к спинной стороне

Мюллер (Müller, 1951, стр. 27) считает, что у белемнитов имеется именно апикальная трубочка (Apikalrohre), но не апикальная линия. По его мнению, эта трубочка не несла определенной функции в организме животного; при жизни животного она была заполнена хрящом, связанным на апексе с мантией. Это предположение Мюллера ни на чем не основано; странно предположить существование хряща, не несущего никакой функции. Нэф (Naef, 1922, стр. 203—206) также полагает, что апикальная линия не представляет простую линию, а является телесным элементом ростра, который он предлагает называть «осевой нитью» («Axenfaden»).

Отмеченное выше расширение апикальной линии в задней части ростров верхнемеловых белемнитов (см. рис. 12-*3*, 21-*3*, 37-*4*, *6*, 41-*1* и др.) связано с тем, что в этой части радиальные призмочки карбонатов противоположных сторон ростра подходят друг к другу под довольно острым углом и поэтому соприкосновение между ними здесь менее плотное, чем в остальной части ростра. Это, в свою очередь, обусловлено тем, что апикальные конусы у поздних стадий развития ростра крупнее, чем у более молодых. На самом апексе расширение апикальной линии выражено маленьким круглым отверстием. Это отверстие прослеживается даже на мукро.

У верхнемеловых ростров прослеживается та же особенность апикальной линии, которая была изучена В. А. Густомесовым (1956) на материале юрских белемнитов: чем сильнее изогнута вентрально вершина конуса фрагмокона, тем сильнее изогнута с приближением к брюшной стороне апикальная

линия. По Нэфу (Naef, 1922, стр. 47, 210, 213), вентральный изгиб вершины фрагмокона должен был компенсироваться (для сохранения возможности горизонтального плавания) дорсальным изгибом вершины ростра. При этом происходило более интенсивное нарастание спинной стороны ростра и сдвиг апикальной линии к брюшной стороне ростра. Прелль (Prell, 1921, стр. 5) также отмечает сдвиг вершинного конца ростра к спинной стороне по отношению к вентрально отклоняющемуся конусу фрагмокона.

Дорсальное изгибание вершины ростра будет тем больше, чем сильнее вентрально изогнут фрагмокон. Ростры с изогнутой апикальной линией (и соответственно с изогнутым фрагмоконом) обладают выгнутой спинной стороной и не бывают совершенно прямыми. У белемнитов, обладающих значительным углом конуса фрагмокона, ростры относительно толстые. При угле конуса фрагмокона меньше 20° отмечается незначительное искривление и смещение апикальной линии, ростры относительно стройные (см. рис. 71 в работе Нэфа).

У белемнелл, у которых вершина фрагмокона изогнута несколько сильнее, чем у белемнителл, соответственно и апикальная линия искривлена несколько больше и в общем несколько ближе расположена к брюшной стороне. Таким образом, эксцентриситет апикальной линии (Густомесов, 1961, стр. 196—199) у белемнелл немного больше, чем у белемнителл. Довольно значителен эксцентриситет апикальной линии у ростров белемнеллокамаксов.

Достаточно часто встречающиеся отклонения в развитии апикальной линии описаны в подразделах «Нарушения вершины ростра» и «Нарушения апикальной линии» главы IV.

Мукро

У всех белемнителлид с различной степенью отчетливости выражено оттягивание вершины с образованием тонкого шипика, называемого мукро (см. табл. I, фиг. 1 и 6). Особенно рельефно мукро прослеживается у белемнителл, у которых сохранившаяся длина его достигает 4—5 *мм*.

В пределах вершины и особенно мукро радиальные призмочки карбонатов противоположных сторон ростра располагаются друг к другу под острым углом. С этим связано расширение в пределах мукро апикальной линии и образование на его острие маленького отверстия (см. выше). У отверстия несколько закругленные края, так что возможно предположить подворачивание вовнутрь его мантии, облекавшей ростр. Последняя в привершинной части ростра и на самом мукро была очень тонкой, «кожистой», вероятно, почти лишенной кровеносных сосудов. Возможно, шипик-мукро выступал из обтягивающего «кожистого» покрова наподобие шипа современной сепии (?).

Спинно-брюшная плоскость

Продольные расколы ростров легко могут быть получены вдоль его спинно-брюшной плоскости, являющейся одновременно плоскостью симметрии.

Спинно-брюшная плоскость, по которой происходит раскалывание, отчетливо может быть выявлена у ростров хорошей сохранности при соответствующем освещении. Так, если осветить ростр слева, то его левая половина будет светлее правой. Это явление Клаан (Klähn, 1925, стр. 93—102) называет «светло-темным эффектом» и связывает его с полным отражением от «граничной плоскости» (т. е. спинно-брюшной плоскости).

Отчетливое выражение спинно-брюшной плоскости обусловлено диагенетическими процессами (см. стр. 166), но проходящими, так сказать, направленно в соответствии с некоторыми особенностями первичного строения ростра. Прежде всего, позади брюшной щели у некоторых белемнитов (белемнеллокамаксы, негиболиты и др.) развивается спайка, несомненно, связанная с брюшной щелью. В области развития спайки сцепление между элементами вещества ростра, лежащими по обе ее стороны, ослаблено. Поэтому иногда спайка определяется как поверхность, по которой ростр легко раскалывается. В самом термине «спайка» заложено сравнение со спайностью кристаллов. По-видимому, позади спайки на брюшной стороне это сцепление, хотя и становится более значительным по сравнению с участком спайки, но менее сильно выражено, чем в остальной части ростра. У ростров тех родов, у которых нет спайки, на брюшной стороне по спинно-брюшной плоскости также, по всей видимости, связь вещества ростра была менее прочной, чем в остальной части ростра.

Таким образом, вдоль спинно-брюшной плоскости на брюшной стороне ростров возникает как бы «ослабленная зона», включающая брюшную щель, спайку (если она есть) и участок задней части ростра. То, что брюшная щель и спайка являются «ослабленной зоной», вероятно, не требует доказательств. Но почему на участке позади щели на брюшной стороне она также прослеживается? Вероятно, прежде всего, потому, что на этом участке ростр имеет наименьшую толщину. Кроме того, возможно, что развитие «ослабленной зоны» связано и с какими-то невыясненными качественными и структурными особенностями брюшной стороны ростра.

Скульптура поверхности ростра

Общие замечания

Второй характерной особенностью ростров верхнемеловых белемнитов, как отмечалось выше, является наличие скульптуры поверхности.

Морфологически выделяются спинно-боковые (дорсо-латеральные) бороздки и площадки, или уплощения, боковые (латеральные) бороздки, отпечатки кровеносных сосудов, грануляция и псевдогрануляция, различные элементы продольной скульптуры (штрихи, «морщинки», «ребрышки» и т. п.).

У различных родов и видов скульптура поверхности выражена различно. В целом скульптурные элементы имеют важное таксономическое значение.

В процессе обработки материала, а также после изучения литературных данных как по современным, так и ископаемым эндокохлиям оказалось возможным дифференцировать наблюдаемые признаки скульптуры поверхности ростров по их происхождению.

Выделяются следующие три основных генетических типа скульптуры поверхности ростров верхнемеловых белемнитов: скульптурные элементы, связанные с кровеносной системой; скульптурные элементы первичной поверхности ростра; скульптурные элементы, связанные с плавниками.

Кроме того, выделяется четвертый, смешанный тип.

Обоснование подобного деления приводится по мере изложения материала, а также в главе XII.

Основные сведения о скульптуре поверхности ростров, имеющиеся в литературе

Впервые Бленвилль (Blainville, 1827), а вслед за ним Квенштедт (Quenstedt, 1849) отметили, что разветвленная скульптура на рострах верхнемеловых белемнитов представляет отпечатки кровеносных сосудов. Шлютер (Schlüter, 1876) слова «кровеносные сосуды» употребляет в кавычках, тем самым подчеркивая свое сомнение в возможности отождествления поверхностной скульптуры с кровеносной системой.

Вегнер (Wegner, 1905) показал, что в скульптуре ростров верхнемеловых белемнитов преобладают элементы, которые действительно являются следами кровеносной системы мантии. Упомянутый автор по существу впервые описал скульптуру поверхности ростров. Он показал, что зарисовки беспорядочно расположенных отпечатков в книгах Циттеля и других авторов неправильны. Отпечатки располагаются в определенном порядке; выделяются крупные сосуды: дорсо-латеральные и латеральные, от которых ответвляются отпечатки более мелких сосудов. Наиболее резко система отпечатков выражена у рода *Belemnitella*. У актинокамаксов отпечатки эти также имеются, но значительно менее резко выражены, так как у них преобладает грануляция поверхности.

По Вегнеру, грануляция образуется при пересечении отпечатков сосудов с продольными штрихами. Природа последних Вегне-

ром не поясняется. Вегнер указывает, что у белемнителл также иногда прослеживается типичная тонкая грануляция. Как и у актинокамаксов, она возникает при пересечении продольной штриховки с кровеносными сосудами. Кроме того, у белемнителл на брюшной стороне близ альвеолы иногда образуется подобие гранул, вследствие того, что отпечатки сосудов здесь становятся очень глубокими. Наконец, Вегнер отмечал постепенное изменение характера грануляции в зависимости от стратиграфического положения актинокамаксов.

Штейнман (Steinmann, 1910) несколько дополнил представления Вегнера о строении скульптуры ростров белемнитов. В частности, он выявил (там же, стр. 112, фиг. 5), что дорсо-латеральные бороздки у белемнителл несколько сужаются в месте перехода к дорсо-латеральным площадкам, которые также относятся к кровеносной системе. Штейнман показал, что характер гранул у актинокамаксов на различных участках ростра различен. На брюшной стороне гранулы в виде маленьких округлых бугорков, а на спинной — они в виде удлиненных зернышек, вытянутых вдоль ростра в соответствии с продольной штриховкой (там же, стр. 115, фиг. 6). На основании поверхностного сходства в скульптуре ростров мезозойских белемнитов Штейнман делает ряд выводов о филогенетических связях между отдельными семействами и родами.

Весьма детально скульптуру поверхности ростров верхнемеловых белемнитов изучил Новак (Nowak, 1913). В частности, один из основных признаков, позволяющий различать роды *Belemnitella* и *Belemnella,* был установлен Новаком. У белемнителл дорсо-латеральные бороздки почти ровные; отпечатки главных сосудов в задней части ростра располагаются к дорсо-латеральным бороздкам под острым углом. У белемнелл дорсо-латеральные бороздки несколько извилистые, а отпечатки главных сосудов ответвляются от них под тупым углом (Nowak, 1913, табл. 43, фиг. 36).

Изучение характера ветвления отпечатков кровеносных сосудов, начатое Новаком, в последнее время было продолжено Елецким (Jeletzky, 1946, стр. 101; 1949, стр. 257—260 и др. работы), Биркелунд (Birkelund, 1957, стр. 10—11), Д. П. Найдиным (1952, стр. 48—49). Упомянутые авторы подчеркивают большое таксономическое значение характера ветвления сосудов и других элементов скульптуры ростров.

Абель (Abel, 1916) использовал данные Вегнера, Штейнмана и других авторов о поверхностной скульптуре ростров при своих реконструкциях тела белемнитов. В частности, он высказал предположение о том, что дорсо-латеральные площадки и бороздки, латеральные и другие бороздки намечают места прикрепления плавников. Полностью разделяет выводы Абеля о значении бороздок Даке (Dacqué, 1921).

Штоллей (Stolley, 1927) считал, что Абель не совсем прав в своих построениях, так как он не проводит различий между

бороздками латеральными, дорсо-латеральными, апикальными и т. д. По Штоллею, лишь некоторые бороздки были участками прикрепления плавников. В целом же Штоллей отмечает, что биологическое значение многих бороздок до сих пор не ясно. Однако, по его мнению (там же, стр. 31—32), разветвленная система отпечатков вряд ли может представлять что-либо иное, кроме отпечатков кровеносных сосудов. Дорсо-латеральные бороздки были главными кровеносными сосудами, питавшими заднюю часть тела животного.

Штоллей (Stolley, 1897, 1916, 1927 и др.) придавал большое таксономическое значение поверхностной скульптуре ростров — грануляции. Так, основываясь только на том, что у *Actinocamax bohemicus* Stoll. грануляция выражена в виде поперечных морщинок, как и у *Actinocamax verus* Mill., Штоллей (Stolley, 1916, стр. 100—102) предположил филогенетическое родство между этими двумя, в остальном абсолютно несхожими, формами.

Нэф (Naef, 1922, стр. 198—199) и Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936, стр. 177, 220) также не сомневались в том, что разветвленная сеть отпечатков на поверхности ростров является следами кровеносной системы. Нэф на основании привлечения результатов изучения строения современных декапод произвел дифференциацию скульптуры поверхности белемнителл. К собственно кровеносной системе он отнес спинно-боковые бороздки и неясные их продолжения вперед, идущие вдоль спинно-боковых площадок, а также боковые бороздки и все многочисленные более мелкие отпечатки. Спинно-боковые площадки же он считал гладкими поверхностями (Gleitfläche), по которым скользили хрящи основания плавников, являвшихся дериватами мантии (Naef, 1922, стр. 35—37, 199; подробнее см. главу XII). Следует отметить, что Нэф в противоположность большинству других исследователей (Штоллей, Абель, Новак, Биркелунд, Найдин и др.) не считал возможным использовать характер отпечатков кровеносных сосудов в качестве систематического признака.

Весьма важны наблюдения Конгеля (Kongiel, 1962, стр. 10—11) за возрастными изменениями скульптуры поверхности ростров и главным образом отпечатков кровеносной системы. Эти наблюдения полностью совпадают с нашими: молодые ростры гладкие, либо слабо скульптированные; с ростом главные отпечатки становятся резче, а число мелких возрастает; однако у старческих экземпляров из верхнего кампана и маастрихта, у которых развит cortex layer, отпечатки становятся заметно мельче и могут совсем исчезать.

Конгель, в противоположность Биркелунд (Birkelund, 1957) и Елецкому (Jeletzky, 1951), считает, что при изучении верхнемеловых белемнитов не следует большое значение придавать элементам продольной скульптуры. Продольная скульптура (штрихи, струйки, «ребрышки» и т. п.) есть признак атавизма. По-видимому, действительно, у древних представителей белемнитид продоль-

ная скульптура была доминирующей. Так, Флауер и Гордон (Flower, Gordon, 1959) описывают резко выраженную продольную скульптуру у каменноугольных белемнитов Северной Америки. Г. К. Кабанов (1964) считает, что продольная морщинистость у некоторых мезозойских белемнитид, скорее всего, преемственная от более древних форм.

Заключая этот краткий обзор, следует отметить, что предыдущими исследователями обращалось значительное внимание на скульптуру ростров белемнитов. Были описаны различные типы скульптуры и была показана их таксономическая значимость. Все авторы достаточно единодушны в объяснении значения основных элементов скульптуры, связывая их с плавниками (спинно-боковые площадки) и кровеносной системой (спинно-боковые и боковые бороздки, а также более мелкие ветвящиеся отпечатки).

Резко отличное мнение недавно было высказано Г. К. Кабановым (1964), который предполагает, что образования, относящиеся всеми исследователями к отпечаткам кровеносной системы, являются «следами мускулов задней части тела животного».

Скульптурные элементы, связанные с кровеносной системой

У ростров всех верхнемеловых белемнитов хорошо прослеживаются боковые бороздки и двойные спинно-боковые бороздки. Боковые бороздки у некоторых актинокамаксов не сохраняются.

Отпечатки более мелких сосудов (те, которые отходят непосредственно от спинно-боковых бороздок, и их продолжения в пределах спинно-боковых площадок, называются главными) очень редко видны у актинокамаксов, достаточно отчетливо прослеживаются у гониотейтисов и наиболее рельефно выражены у белемнителл и белемнелл.

Основными стержнями всей системы отпечатков на ростре являются спинно-боковые бороздки и их продолжения вперед в пределы спинно-боковых площадок (главные двойные кровеносные сосуды).

Указываемое Штейнманом (Steinmann, 1910) сужение спинно-боковых бороздок в месте их сопряжения со спинно-боковыми площадками отмечалось у белемнителл и гониотейтисов.

Устройство спинно-боковых бороздок и характер ответвления от них отпечатков главных сосудов (сокращенно в тексте — главных отпечатков) различны у белемнителл и белемнелл (см. ниже). На экземплярах хорошей сохранности видно, что от спинно-боковых площадок и бороздок на всем их протяжении отходит как на спину, так и на брюшную сторону через интервалы в несколько миллиметров примерно одинаковое число главных отпечатков. Наиболее резко главные отпечатки видны на вентро-латеральных участках ростра (и особенно в задней части ростра). Главные отпечатки (числом 2—4), отходящие на спину, обычно можно наблюдать лишь в задней части ростра. Отпечатки обычно не видны

также на самих спинно-боковых площадках. Однако на экземплярах очень полной сохранности они видны и здесь. В очень редких случаях у патологически измененных ростров наблюдались утолщенные сосуды (желобки), расположенные поперек спинной стороны передней части ростра (см. раздел «Искажения поверхностной скульптуры ростра», стр. 113).

Главные отпечатки отходят в обе стороны от каждой из бороздок, составляющих парные спинно-боковые бороздки. Причем отмечается пересечение главной бороздкой одной из спинно-боковых бороздок (рис. 22).

Главные отпечатки дихотомически разветвляются, и от них ответвляются более мелкие сосуды, часто образующие на брюшной стороне ростра (особенно в приальвеолярной и задней части) густую сеть. На первый взгляд кажется, что эта сеть представляет беспорядочный узор. Однако оказывается, что подавляющая часть даже самых мелких отпечатков на одной стороне направлена навстречу отпечаткам другой стороны. У белемнелл, у которых главные отпечатки отходят под тупым углом, основная масса отпечатков ориентирована почти перпендикулярно к длине ростра. У белемнителл главные отпечатки ответвляются под более острым углом. Угол между спинно-боковыми бороздками и отпечатками сосудов Конгель (Kongiel, 1962, стр. 11) называет «васкулярным углом». Однако тут же Конгель отрицает установленное еще Новаком (Nowak, 1913) различие значения этого угла у белемнелл и белемнителл. Часть отпечатков одной стороны переходит в отпечатки противоположной. Это обычно хорошо видно на брюшной стороне ростра. Значительно большую редкость представляет соединение отпечатков на спине.

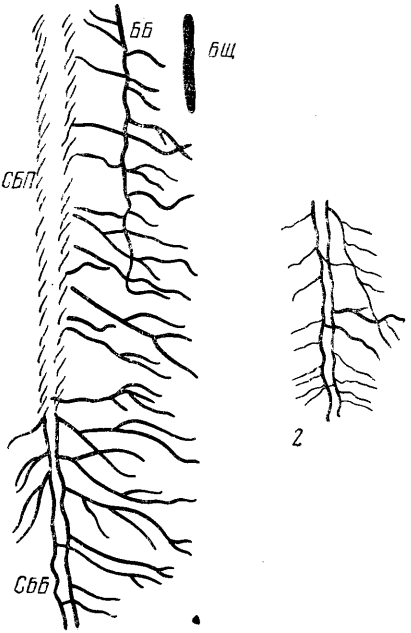


Рис. 22. Характер ветвления крупных отпечатков сосудов у белемнелл:

1—Belemnella lanceolata inflata (Миллерово, Ростовская обл., № 888/1); *2—Belemnella lanceolata lanceolata* (с. Радичев, Черниговская обл., № 6111-2/1); *БЩ*—брюшная щель; *СБП*—спинно-боковое уплощение; *СББ*—спинно-боковые бороздки; *ББ*—боковая бороздка

Боковая бороздка, расположенная в передней части ростра и часто прослеживаемая до середины и даже в задней части ростра, редко представляется в виде ровной прямой линии (как, например, на табл. I, фиг. 10*а*). Чаще же она извилистая, распадается на ряд отрезков (табл. I, фиг. 1); от нее на брюшную

сторону отходят мелкие ветвящиеся отпечатки сосудов. Кроме того, редкими почти прямыми сосудами боковая бороздка соединена с краевым желобком, идущим вдоль спинно-боковых площадок. Весьма интересно, что отходящие из района спинно-боковых площадок главные отпечатки пересекают боковую бороздку и уже затем на брюшной стороне начинают ветвиться (рис. 22, табл. I, фиг. 1 и 2).

Боковую бороздку мы также относим к отпечаткам главных сосудов.

Отмечается различная степень выражения отпечатков в зависимости от возраста белемнита. Юные ростры либо почти гладкие, либо обладают нерезко выраженными отпечатками. По мере роста ростров крупные отпечатки становятся более резкими и глубокими, а также растет число мелких отпечатков. У старых крупных ростров некоторых видов белемнелл и реже белемнителл отмечается развитие псевдогрануляции (см. ниже). Интересно также и то, что наиболее резко отпечатки сосудов выражены у форм, у которых почти не прослеживается продольная штриховка и, наоборот, при развитии продольных элементов скульптуры степень выражения отпечатков сосудов резко снижается.

Общее строение (наличие отпечатков различного «ранга», характер их ветвления) и расположение отпечатков говорит о том, что это, действительно, отпечатки кровеносной системы.

Описанные отпечатки в общем напоминают васкулярную систему на внутренних поверхностях створок палеозойских брахиопод (Öpik, 1934; Лихарев, 1960). Однако подавляющая часть васкулярных ветвлений брахиопод представляет не отпечатки (как у белемнитов), а, наоборот, утолщения и лишь немногие из них являются углубленными каналами. По Эпику (Öpik, 1934, стр. 36), утолщения возникают непосредственно под сосудами, вследствие более интенсивного накопления карбонатов по сравнению с остальной поверхностью мантии. Сосуды заполнены особой жидкостью, условно называемой кровью (сердца у брахиопод нет) (Лихарев, 1960, стр. 117, 138—139).

Назначение всей системы отпечатков у белемнитид, как это предполагал Штоллей (Stolley, 1927),— снабжение кровью задней части тела. Приуроченность основных элементов системы к зоне расположения плавников (см. ниже), конечно, не случайна; отсюда отходили кровеносные сосуды (отпечатки которых, естественно, не сохранились) и в плавники. То, что в области спинно-боковых площадок плохо прослеживаются отпечатки сосудов (в том числе и продолжающих спинно-боковые бороздки), вероятно, можно объяснить более значительной в этом месте толщиной мантии.

Видимо, именно от толщины мантии зависит степень выражения отпечатков сосудов. Там, где мантия была достаточно тонкой, эти отпечатки выражены хорошо (приальвеолярная часть и задняя часть брюшной стороны ростра). Там же, где мантия была

толще, отпечатки выражены хуже или даже совсем исчезают, так как кровеносные сосуды проходили в мягких тканях на некотором удалении от ростра (спинно-брюшные площадки). Возможно, этим же объясняется слабое развитие отпечатков у актинокамаксов: мантия у них была толще (?). Однако нужно иметь в виду, что в случае очень тонкой мантии кровеносные сосуды также могли почти совсем отсутствовать. Так, по нашему предположению, в привершинной части ростра и на мукро, а также на переднем отрезке спинной части ростра мантия была очень тонкой, обтягивающей ростр. Поэтому на таких участках ростра почти нет отпечатков. Нэф (Naef, 1922, стр. 31) предполагает, что раковина белемнитид возможно была покрыта лишь кожистой тканью (Hautfalte), но не «обрастала мантией», как обычно говорят. Конгель (Kongiel, 1962, стр. 126) также считает, что мантия на ростре была тонкой.

Боковые бороздки и система густых отпечатков сосудов в приальвеолярной области ростра связаны с желобками стенок брюшной щели (см. ниже описание брюшной щели). У экземпляров хорошей сохранности видно, что все отпечатки сосудов, подходящие почти под прямым углом к краю щели, переходят в желобки щели (см. рис. 26-*3*). Однако число желобков в 2—3 раза больше числа отпечатков сосудов у края щели. Часть желобков, не переходящих в отпечатки сосудов, либо резко обрывается у края щели, либо, переходя этот край, образует на нем коротенькую «насечку». Как нам представляется, желобки, не имеющие продолжения в отпечатках сосудов поверхности ростра, продолжались в сосуды мягких частей, облекавших приальвеолярный край ростра.

Скульптурные элементы первичной поверхности ростра

На поверхности ростра различаются элементы, присущие самому ростру, а не представляющие отражение строения мантии (кровеносная система и плавники). К элементам первичной скульптуры относятся, во-первых, брюшная борозда и, во-вторых, грануляция, продольные штрихи и «морщинки» апекса.

Брюшная борозда. При рассматривании ростров с брюшной стороны ниже щели на ее продолжении прослеживается коротенький неглубокий желобок, который мы называем брюшной бороздой. Наиболее отчетливо эта борозда выражена у белемнеллокамаксов, у которых ясно установлено, что она связана со спайкой (Jeletzky, 1946, стр. 90—100, фиг. 3). Менее рельефно брюшная борозда выражена у других белемнителлид, не имеющих спайки. В целом, очевидно, брюшная борозда генетически связана с брюшной щелью и спайкой. Она представляет выражение на поверхности ростра загибов во внутрь слоев ростра подобно тому, как это прослеживается в районе щели (см., например, рис. 19-*2*).

Грануляция. Грануляция поверхности характерна главным образом для подрода *Gonioteuthis*. Она выражается в развитии тонких зернышек-гранул и «морщинок-ребрышек» почти на всей поверхности ростра; грануляция отсутствует лишь на спинно-боковых уплощениях и на апикальной части ростра.

Различаются два основных типа грануляции.

На спинной стороне ростра развиты мелкие, почти округлые, обычно несколько удлиненные по длине ростра бугорки. Бугорки расположены либо беспорядочно (Sharpe, 1853, табл. I, фиг. 7 *c*), либо собраны в цепочки, вытянутые вдоль ростра (табл. I, фиг. 6; см. также Moberg, 1885, табл. V, фиг. 1). Это грануляция первого типа.

На брюшной стороне, а также на брюшно-боковых участках ростра видны тонкие, слегка извивающиеся, ориентированные почти поперек длины ростра «морщинки-ребрышки», расстояние между которыми в 2—3 раза больше их ширины (второй тип грануляции). «Морщинки-ребрышки» расчленяются на коротенькие отрезочки, длина которых не превышает 3—4 *мм* и на которых видны отдельные бугорки. В целом получается рисунок, напоминающий «шагреневую поверхность» ростров мелких актинокамаксов (см. Moberg, 1885, табл. IV, фиг. 18 *y*; Birkelund, 1957, табл. 2, фиг. 4 *d*), но более грубый (табл. I, фиг. 8 и 10). Весьма часто «морщинки-ребрышки» распадаются на отдельные удлиненные бугорки-гранулы, расположенные поперек длины ростра.

Скульптура поверхности ростров собственно гониотейтисов с отчетливо выраженным преобладанием поперечных удлиненных гранул и морщинок несколько напоминает описанные и изображенные Клингхардтом (Klinghardt, 1932, стр. 162, фиг. 2) остатки мантии верхнеюрского представителя теутид *Plesioteuthis prisca* Rüppell. Мантия последнего обладает поверхностью, покрытой тонкими поперечными к удлинению гладиуса «морщинками»; «морщинки» слабо извилистые; часть их распадается на отдельные удлиненные «ребрышки».

Грануляция первого типа характерна также для некоторых представителей гониокамаксов. По-видимому, «шагреневая поверхность» мелких актинокамаксов — тонкие, несколько извивающиеся морщинки, усеянные мелкими бугорочками (см. Birkelund, 1957, табл. 2, фиг. 4 *d*),— представляет разновидность грануляции второго типа.

Как уже отмечалось выше, Вегнер и Штейнман объясняют возникновение грануляции пересечением отпечатков кровеносных сосудов и продольной штриховки. Возможно, что это объяснение правильно, так как часто отмечается расположение гранул на спине в виде продольно вытянутых цепочек, а направление «морщинок-ребрышек» на брюшно-боковых участках и на брюшной стороне ростра в общем совпадает с направлением главных сосудов (если они видны). Но подобным образом, как нам кажется, в основном возникает псевдограну ляция.

Относительно же происхождения собственно грануляции мы придерживаемся иного мнения. Еще Марк (Mark, 1858, стр. 260—262) высказал предположение о том, что гранулированная поверхность ростров *Gonioteuthis quadrata* может быть сопоставлена со спинной поверхностью пластины современной *Sepia officinalis,* на которой виден своеобразный рисунок, состоящий из концентрически расположенных удлиненных валиков и бугорков. На тонкой раковине современной спирулы также прослеживаются мельчайшие «червячки» — гранулы, многие из которых собираются в продольно ориентированные ряды (в целом у спирулы отмечается сочетание тонкой продольной и концентрической скульптуры).

Своеобразная бугорчатая поверхность раковины миоценовых спирулиростр, по предположению Берри (Berry, 1922, стр. 327—334, фиг. 1—3), отражает васкулярную структуру облекающей мантии.

Мы склонны предполагать, что настоящая грануляция представляет первичную поверхность ростров. Важно подчеркнуть, что грануляция, как и отпечатки сосудов, не является посмертным образованием и не представляет форму сохранности поверхности: у одного и того же экземпляра грануляция может быть прослежена на различных стадиях развития ростра.

Конечно, иногда трудно отделить настоящую грануляцию от псевдограну ляции, так как на поверхности ростров имеет место наложение различных генетических типов скульптуры.

С нашей точки зрения, весьма важными являются данные о том, что и у мягкой, не сохраняющейся в ископаемом состоянии передней части ростра гониотейтисов имелись те же элементы скульптуры, что и у «твердого» ростра. Шмид (Schmid, 1961, стр. 7) на продолжении одного ростра *Gonioteuthis quadrata* обнаружил пустоту, соответствующую передней части ростра, стенки которой несли все признаки обычной скульптуры поверхности: грануляцию, штрихи, бороздки. В этом мы видим еще одно доказательство первичности элементов скульптуры поверхности ростров гониотейтисов.

Продольная скульптура. Второй элемент первичной скульптуры ростров верхнемеловых белемнитов — это продольные штрихи, «морщинки», «ребрышки» и т. п. (табл. I, фиг. 4, 5, 7). По всей видимости, все перечисленное представляет различное проявление одного и того же морфологического элемента.

На рострах белемнителл и белемнелл, на которых плохо выражены отпечатки сосудов, хорошо прослеживаются продольные «ребрышки», разделенные тонкими бороздками. Высота «ребрышек» — несколько десятых миллиметра. «Ребрышки» бывают на всех участках ростра. Наибольшей шириной они обладают в нижней части ростра. У взрослых экземпляров *Bel. arkhangelskii* в задней части спинной и брюшной стороны на отрезке, равном 10 *мм*, насчитывается до 12—14 «ребрышек» (табл. I, фиг. 4). «Ребрышки» прослеживаются также на боковых сторонах.

В передней части ростра «ребрышки» значительно тоньше (табл. I, фиг. 5). Так, у одного экземпляра *Bel. lanceolata* на спинной стороне близ альвеолярной щели на отрезке, расположенном поперек ростра и длиной 5 *мм*, приходится около 20 «ребрышек»; у крупного экземпляра *B. mucronata* «ребрышки» располагаются на спине близ начала альвеолярной щели примерно с такой же густотой. Отмечается, что «ребрышки» примерно в 2—3 раза шире разделяющих их бороздочек; «ребрышки» и бороздочки слегка извилисты, выклиниваются по длине ростра, замещаясь новыми, и в целом вся скульптура напоминает как бы мазок, оставленный толстой грубой кистью.

Таким образом, если на рострах сглажены отпечатки сосудов, то достаточно резко проступают продольные «ребрышки», более широкие и менее густые в задней части ростра и более тонкие и густо расположенные в его передней части. «Ребрышки» могут присутствовать также и у экземпляров с резко выраженными отпечатками сосудов, но на тех участках ростра, где последние не прослеживаются или сильно сглажены (обычно на спинной стороне).

Что же собой представляют эти «ребрышки»? Как недавно показали Пугачевская (Pugaczewska, 1961, табл. VIII, фиг. 1—7; табл. XXV, фиг. 7) и Г. К. Кабанов (1964), ростры мезозойских белемнитов на самых ранних стадиях развития обладают отчетливо выраженной продольной штриховкой. Наши наблюдения также показали, что у белемнелл очень юные ростры, приближающиеся к той стадии, которую мы называем первым видимым ростром, имеют резкие тонкие длинные продольные «ребрышки», различимые только под микроскопом. На поперечных шлифах сечение этих юных ростров имеет форму фестончатого круга (см. рис. 11). Однако оказывается, что продольная скульптура сохраняется и на взрослых рострах. В этом нет ничего удивительного. Флауер и Гордон (Flower, Gordon, 1959) отмечают, что для североамериканских каменноугольных белемнитов очень характерны узкие «ребрышки», разделенные бороздками. Характерно как бы «наезжание» одних «ребрышек» на другие и выклинивание их по длине ростра. В целом элементы продольной скульптуры верхнемеловых белемнитов напоминают продольную скульптуру («ребра-складки») триасовых аулакоцератид (см. например, *Aulacoceras timorensis* Wanner на фиг. 13 в работе Роже — Roger, 1952) и каменноугольных белемнитов (см. Flower, Gordon, 1959, табл. 113—115).

Для многих мезозойских белемнитид продольная штриховка является очень характерной. И. Ф. Синцов (1915, стр. 143) отметил, что продольные штрихи присущи всем верхнемеловым белемнитам, если их поверхность хорошо сохранилась. Действительно, продольная штриховка неоднократно отмечалась при описании многих видов и подвидов (Найдин, 1964).

Наконец, продольная скульптура характерна для скелетных

элементов современных декапод. На раковине спирулы отмечаются тончайшие продольные струйки. Ростры некоторых современных кальмаров обладают продольными бороздками-«морщинками» (Кабанов, 1964).

Как мне представляется, продольная штриховка является несколько измененной посмертными процессами первоначальной скульптурой поверхности ростра. «Ребрышки», «морщинки» и т. п. представляют почти неизмененные элементы прижизненной скульптуры ростров. По-видимому, рисунок поверхности ростра и поверхности мантии был один и тот же. Этот рисунок (т. е. продольные «ребрышки») наиболее отчетливо сохранился на тех участках ростра, которые, видимо, были плотно обтянуты тонкой мантией.

Для большей части ростров верхнемеловых белемнитов, если внимательно рассмотреть их поверхность, наблюдается сочетание указанных двух основных элементов скульптуры: отпечатков кровеносной системы и рисунка поверхности.

Грипенкерл (Griepenkerl, 1889, стр. 109) дает несколько иное объяснение продольной штриховки ростров белемнитов. Он сравнивает их с продольной исштрихованностью костей позвоночных и предполагает их сходное происхождение в результате прикрепления волокон соединительной ткани периоста.

Скульптура апекса. Своеобразная скульптура наблюдается на поверхности, прилежащей непосредственно к вершине ростра. Здесь часто (обычно у патологически измененных ростров) видны очень тонкие довольно густые продольные «морщинки» (табл. I, фиг. 3). Они несколько напоминают подобные же образования у юрского белемнита, описанного Пугачевской (Pugaczewska, 1961, табл. I, фиг. 8), но у последнего «морщинки» расположены менее густо и выражены погрубее. Грубые «морщинки» хорошо выражены на апексах ростров многих юрских белемнитов (Phillips, 1869, часть IV, табл. XXIII, XXIV). Крайне схожи «морщинки» на апексах верхнемеловых белемнитов с «corona plicata» Мюллер-Штолла (Müller-Stoll, 1936, стр. 185, 219, табл. I, фиг. 12, табл. II, фиг. 1). Флауер и Гордон (Flower, Gordon, 1959) указывают, что продольная скульптура, характерная для каменноугольных белемнитов, наиболее резко выражена на апикальных участках ростров.

«Морщинки» эти отличаются от описанных выше продольных «ребрышек» своей большей невыдержанностью по числу и ширине: между «морщинками», прослеживающимися на всей привершинной части, появляются вставные, совсем коротенькие «морщинки», часто выклинивающиеся, как волокна; отмечаются промежутки, не занятые «морщинками» и т. д.

«Морщинки» на апексе, несомненно, также являются прижизненными образованиями. Они, по всей видимости, отражают особенности строения мантии на заостренной части ростра. Здесь, по-видимому, мантия могла собираться в складки, и в этих слу-

чаях образовывались описываемые в данном разделе «морщинки». То обстоятельство, что наиболее часто и резко эти «морщинки-складочки» прослеживаются у патологически измененных ростров, позволяет предположить, что именно у болезненных особей мантия могла, так сказать, «обвисать» на вершине ростра (см. раздел «Искажения поверхностной скульптуры ростра», стр. 112).

Скульптурные элементы, связанные с плавниками

Спинно-боковые площадки. Спинно-боковые площадки, или уплощения, лишь в первом приближении представляются таковыми. У крупных *B. m. senior* с постальвеолярной длиной ростра 90 *мм* хорошо видно, что спинно-боковые площадки посредине очень слабо выпуклые; их ширина у альвеолярного края 5—6 *мм*; адапикально они постепенно сужаются, незаметно, но очень быстро сменяясь спинно-боковыми бороздками. Как на крупных экземплярах *B. m. senior*, так и на более мелких рострах *B. m. mucronata* видно, что спинно-боковые площадки со стороны спины ограничены двумя тонкими бороздками, идущими параллельно одна другой и в целом образующими краевые спинно-боковые бороздки (табл. I, фиг. 1). Эти краевые спинно-боковые бороздки сопоставляются с двойными спинными бороздками, описанными Нэфом (Naef, 1922, фиг. 70 *c*). От краевых спинно-боковых бороздок отходят отпечатки сосудов в сторону спины. Бороздки часто неясно выражены и сливаются в один пологий желобок.

От брюшно-боковых участков ростра спинно-боковые площадки ограничены очень пологим желобком, который можно назвать краевым желобком. Краевой желобок, видимо, сопоставляется с вентральной граничной каймой и вентральной бороздкой Нэфа (Naef, 1922, соответственно 1 и 2 на фиг. 70 *c*).

От краевого желобка на брюшную сторону отходят многочисленные отпечатки сосудов. Некоторые из этих сосудов соединяются непосредственно с боковой бороздкой (см. выше). Краевой желобок часто очень неясно выражен, расплывчат. Поэтому обычно (при недостаточно хорошей сохранности) кажется, что спинно-боковые площадки ограничены с обеих сторон пологими желобками.

Сходное строение имеют спинно-боковые площадки также у белемнелл и гониотейтисов. У ростра *Bel. lanceolata inflata*, у которого постальвеолярная длина ростра равна 80 *мм*, ширина спинно-боковых площадок близ альвеолы 4 *мм*. У ростров *Bel. arkhangelskii* такой же длины ширина площадок близ альвеолы 3—4 *мм*.

Очень редко спинно-боковые площадки превращаются в один желобок небольшой ширины и с пологими стенками. Так, у ростра *Bel. arkhangelskii* (постальвеолярная длина 80 *мм*) имеется

подобный желобок, ширина которого у альвеолы составляет всего лишь 2 *мм*.

Поверхность спинно-боковых площадок гладкая. Лишь в исключительных случаях удавалось заметить на площадках отпечатки сосудов. Так, у одного экземпляра *Bel. l. lanceolata* были обнаружены отпечатки нескольких сосудов, отходящих от краевых спинно-боковых бороздок не в сторону спины, а через спинно-боковые площадки на брюшно-боковые участки ростра.

Остался неясным характер соединения спинно-боковых площадок со спинно-боковыми бороздками. Может быть, краевые спинно-боковые бороздки адапикально переходят в спинно-боковую бороздку, расположенную со стороны спины, а краевой желобок переходит во вторую (брюшную) спинно-боковую бороздку. Но может быть и второй вариант соединения: краевые спинно-боковые бороздки и спинно-боковые бороздки образуют единую систему, а краевой желобок не связан со спинно-боковыми бороздками и является самостоятельным образованием, подобным боковой бороздке.

Нэф в специальном разделе своей работы (Naef, 1922, стр. 35—37) подчеркивает тесную связь строения раковины и плавников. Отмечается, что у подавляющей части современных декапод парные плавники размещаются в задней части тела. Они расположены ближе к спинной стороне тела, где часто оба плавника либо сильно сближены, либо даже сливаются. Подобное же расположение плавников у современных и ископаемых декапод отмечается Абелем (Abel, 1916) и Йекелем (Jaeckel, 1958).

Нэф и Йекель указывают, что у современных декапод плавники образованы мускульной мантией. Плавники представляют продольные мускулистые выступы мантии, в основании которых находятся плавниковые хрящи. Эти хрящи, по Нэфу, не прикреплялись «наглухо» к раковине, а скользили по особым поверхностям последней — спинно-боковым площадкам.

Нам представляется приемлемой реконструкция плавников белемнитов, предложенная Стевенсом (Stevens, 1965). Несомненно, плавникам соответствовали на ростре спинно-боковые площадки (рис. 23).

Вдоль спинно-боковых площадок в теле белемнита дорсально и вентрально по отношению к плавникам проходили крупные сосуды. Эти сосуды и их разветвления (краевые спинно-боковые бороздки, краевые желобки) накладывались на элементы скелетной части (площадки).

Совмещение остатков нескольких элементов организма при фоссилизации отмечалось в литературе. Так, например, на текстовой фиг. 2 статьи Клингхардта (Klinghardt, 1932) видно пересечение «ребрышками» и «морщинками» мантии *Plesioteuthis prisca* Rüppell контура желудка.

Следовательно, строго говоря, спинно-боковые площадки, или уплощения, должны быть отнесены к смешанному типу скульпту-

ры поверхности. Так как основным все же в описанном сочетании являются гладкие плавниковые площадки, то спинно-боковые площадки рассматриваются в данном подразделе.

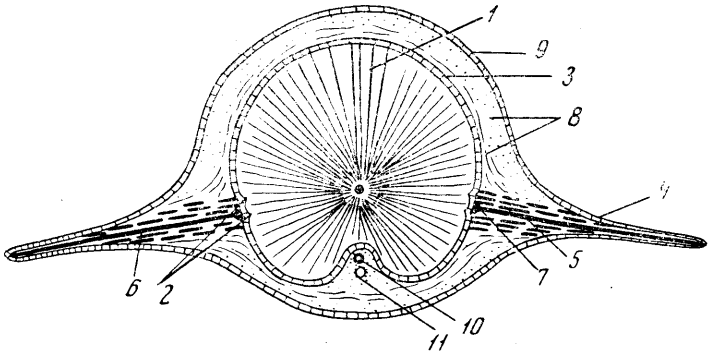


Рис. 23. Предполагаемое поперечное сечение тела белемнита в месте расположения плавников. (По Стевенсу, 1965, фиг. 18):

1 — ростр; *2* — боковые линии; *3* — эпителий ростра; *4* — боковой плавник; *5* — срединный слой соединительной ткани; *6* — мускульные волокна плавника; *7* — хрящевой тяж (?); *8* — соединительная ткань, продольные и поперечные мускульные волокна; *9* — кожа; *10* — задняя артерия; *11* — задняя вена

Скульптура смешанного характера

Псевдогрануляция. Изучение поверхности многочисленных ростров белемнителл и белемнелл показывает, что у представителей этих двух родов часто развивается псевдогрануляция, могущая быть, как это отмечал еще Вегнер (Wegner, 1905), двух типов.

К первому типу относится образование бугорков в приальвеолярной части брюшной стороны ростров белемнителл и особенно белемнелл вследствие интенсивного развития глубоких и разветвленных оттисков кровеносных сосудов. При их пересечении образуются округлые или несколько вытянутые бугорки. Подобного типа псевдогрануляция довольно обычна у крупных старых ростров *Bel. arkhangelskii.*

По-видимому, к этому же типу принадлежит псевдогрануляция одного из ростров *Bel. lanceolata,* в средней части совершенно гладкой спинной стороны которого беспорядочно расположены мелкие круглые зернышки. В целом поверхность спины этого ростра весьма напоминает гранулированную поверхность спинной стороны представителей подрода *Gonioteuthis.*

Второй тип псевдогрануляции возникает при пересечении продольной штриховки с отпечатками сосудов, главным образом, на брюшной и спинной сторонах в передней части ростра белемнителл и белемнелл. Нередки экземпляры, обладающие псевдогрануляцией этого типа, среди ростров *B. junior, Bel. lanceolata, Bel. arkhangelskii* и др.

У одного ростра *Bel. arkhangelskii* почти округлые, довольно крупные «гранулы» имеются на спинной и брюшной сторонах. У другого экземпляра этого вида на спинной стороне в передней половине ростра имеются удлиненные «гранулы», длинные оси которых расположены поперек длины ростра. Эти «гранулы» необычайно похожи на грануляцию брюшной стороны гониотейтисов. Аналогичная псевдогрануляция наблюдалась у одного ростра *B. mucronata senior*.

Таким образом, возникновение псевдогрануляции первого типа целиком связано с развитием кровеносной системы, и лишь псевдогрануляция второго типа является собственно смешанной. Так как автору казалось нецелесообразным разрывать описание псевдогрануляции,— достаточно отчетливо различимой морфологически, но не всегда ясно генетически,— оба ее типа описаны в данном подразделе.

СТРОЕНИЕ АЛЬВЕОЛЯРНОЙ ЧАСТИ РОСТРА

Общий характер строения альвеолярной части и альвеолярной полости

Та часть ростра, которая непосредственно охватывает фрагмокон, характеризуется теми же основными особенностями строения, что и остальной ростр. Существенное отличие в развитии альвеолярной части, отмеченное еще Нэфом (Naef, 1922, стр. 206), заключается в том, что линии нарастания располагаются здесь много гуще, некоторые из них выпадают; на брюшной и спинной сторонах линии нарастания развиты полнее, поэтому брюшная и спинная стенки альвеолы толще ее боковых стенок (см. рис. 27); наращивание стенок альвеолы протекает главным образом во вторую основную стадию развития ростра (см. рис. 19).

Морфологически альвеолярная часть ростра отличается от остального ростра, во-первых, заметным утонением стенок альвеолярной полости, причем уменьшение толщины спинной стенки происходит менее быстро, чем остальных; во-вторых, наличием разрыва сплошности слоев вещества ростра с образованием брюшной щели (см. ниже).

Фрагмокон и протоконх размещаются в полости, называемой альвеолярной или просто альвеолой.

Альвеолярная полость заметно смещена к брюшной стороне ростра (см. рис. 10). Общие очертания альвеолярной полости коррелятивно связаны с формой фрагмокона. Как и фрагмокон, поперечник альвеолы слабо сдавлен с боков: спинно-брюшной диаметр ее всегда больше бокового (см. рис. 27), а вершина весьма незначительно изогнута к брюшной стороне.

Кроме того, замечено, что стенки альвеолы и угол альвеолярного конуса по мере роста ростра изменяются. Наблюдается очень незначительное изгибание стенок (наиболее отчетливо прослеживается изгиб спинной стенки) и уменьшение альвеолярного угла с возрастом ростра. Поэтому, если измерять альвеолярный угол неполного взрослого ростра, то будет получено значение угла для молодой стадии, которое будет больше угла, измеренного на полном экземпляре, у которого сохранилась более молодая часть альвеолярной полости. При описании обычно приводятся осредненные значения альвеолярного угла.

Брюшная щель

Строение брюшной щели, являющейся наиболее характерным признаком сем. Belemnitellidae, до сих пор плохо изучено. Наличие брюшной щели у белемнителлид было подмечено еще д'Орбиньи (d'Orbigny, 1855 и др.).

Неймайр (Neumayr, 1889, стр. 52), основываясь на работах Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1873) и Дэлоншана, считал, что брюшная бороздка Canaliculati связана с зияющей щелью, в которой располагается тонкая Ostracumlamelle. О существовании пластинки в щели белемнитов писал еще Квенштедт (Quenstedt, 1849, стр. 468).

Штоллей (Stolley, 1919, стр. 24—26; 1927, стр. 111—112) считает, что выделение Ostracumlamelle основано на заблуждении. По его убеждению, никакой пластинки в щели нет, а за таковую принимают образование, возникающее при забивании щели шламмом или при перекристаллизации кальцита. Г. Я. Крымгольц (1939, стр. 8) также отрицает существование подобной пластинки.

По мнению Нэфа (Naef, 1922, стр. 247—248), у белемнопсин отсутствует образование, которое можно было бы отнести к Ostracumlamelle Неймайра. Однако Нэф не отрицает присутствия в щели какой-то пластинки, которую он предлагает обозначить более нейтральным термином «Stratum medianum». По Нэфу (Naef, 1922, стр. 200—201, фиг. 70 *d*), брюшная щель вовсе не является сквозной, доходящей до фрагмокона, как обычно считают. В действительности, щель не достигает конотеки, отделяясь от нее упомянутой пластинкой.

Елецкий (Jeletzky, 1946, стр. 94—95) считает, что относимые различными авторами к Ostracumlamelle элементы многих белем-

нитов действительно являются вторичными образованиями за исключением сем. Belemnitellidae. У белемнителлид стенки зияющей брюшной щели покрыты белым тонким кальцитовым слоем, несущим прямые или изогнутые желобки, вероятно, связанные с отпечатками кровеносных сосудов на поверхности ростра. Этот слой Елецкий принимает за образование, соответствующее Ostracumlamelle Неймайра.

Конгель (Kongiel, 1962, стр. 13) считает, что желобки кальцитового слоя, покрывающего стенки брюшной щели, нельзя связывать с кровеносной системой. По его предположению, это линии нарастания. Конгель отмечает поразительное сходство кальцитового слоя, выстилающего стенки щели, с так называемым «коровым слоем» (cortex layer) ростра, возникающим при переходе зрелой стадии ростра в старческую. Конгель (Kongiel, 1962, стр. 125) предполагает, что край мантии (trimming of the mantle) заходил в брюшную щель.

Брюшная щель хорошо выражена с поверхности у белемнителл и белемнелл; у остальных представителей белемнителлид наблюдаются лишь реликты щели (Ernst, 1964, фиг. 16 *d*, 17).

Щель пронизывает ростр и открывается в полость альвеолы. Ширина щели 0,25—0,30 *мм* и меньше. Слои ростра у щели резко обрываются, несколько подворачиваясь внутрь, как это видно на круговых сечениях (см. рис. 19-*1*, *2*, 24-*1*, 27-*2*, 28). На продольных сечениях также виден заворот линий нарастания ростра внутрь при приближении к основанию щели (рис. 24-*2*).

Вдоль щели ростр легко раскалывается, и на обеих половинках его можно наблюдать элементы строения щели, имеющие важное таксономическое значение.

Прежде всего привлекают внимание тонкие желобки, покрывающие стенки брюшной щели. В их расположении намечается определенная для того или иного вида закономерность. У всех изученных форм отмечаются следующие особенности рисунка, образуемого желобками.

Во-первых, желобки начинаются у внешнего края стенки брюшной щели на равном расстоянии друг от друга и сходятся в одном месте у задней части внутреннего края стенки щели (рис. 24-*2*, 25-*1*, 26 и др.). Не всегда видно схождение желобков в одном месте: это, по-видимому, объясняется слишком густым их расположением и невозможностью распознать здесь отдельные желобки (рис. 25-*2*). Схематический рисунок Конгеля (Kongiel, 1962, фиг. 19) представляется нам совершенно неверным, так как на нем не показано схождение желобков в одном месте.

Во-вторых, можно выделить две части, различающиеся характером расположения желобков: нижнюю (заднюю) и верхнюю (переднюю) части щелевой пластины (*НЩП* и *ВЩП* на рис. 25).

В нижней части щелевой пластины желобки расположены обычно густо, могут быть почти прямыми или в различной степени изогнутыми (это является видовым признаком); у отдельных видов нижняя часть щелевой пластины развита очень полно (на-

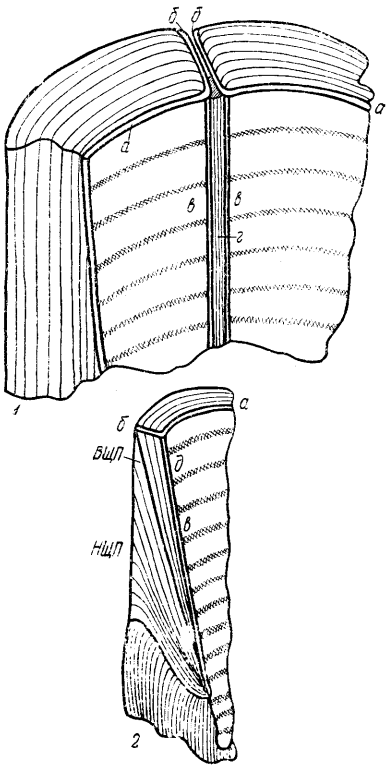


Рис. 24. Схематические зарисовки брюшной щели *Belemnitella mucronata*, № 1064/2 (1) и Belemnella lanceolata, № 785/11 (*2*). Увеличено:

а — конотека; *б* — кальцитовый слой (пластинка) на стенках брюшной щели; *в* — продольные желобки в месте перехода конотеки в кальцитовый слой стенки щели; *г* — кальцитовая пластинка с продольными штрихами на торцевой части, выходящей в альвеолу; *д* — та же пластинка на продольном расколе; *ВЩП* — верхняя (передняя) часть щелевой пластины; *НЩП* — нижняя (задняя) часть щелевой пластины

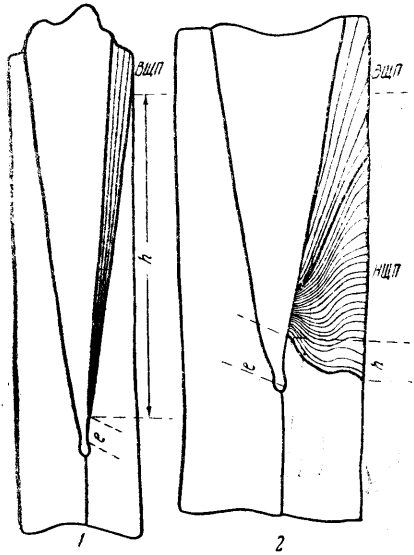


Рис. 25. Строение брюшной щели:

1 — развита только верхняя (передняя) часть щелевой пластины (*ВЩП*); *2* — присутствуют верхняя и нижняя (задняя) часть щелевой пластины (*НЩП*); *е* — индекс Шатского; *h* — щелевой индекс

пример, у *Bel. arkhangelskii*; см. рис. 25-*2*), у других эта часть может быть сильно редуцирована или совсем отсутствовать (например, у *B. praecursor*; см. рис. 25-*1*). В верхней части стенки брюшной щели желобки часто менее густые, чем в нижней, всегда совершенно прямые, длинные, расположенные под очень острым углом к стенке альвеолы, как бы асимптотически сближаясь с нею (см. рис. 24-*2*, 25-*1*, 26-*1* и др.).

В-третьих, на ряде ростров (*Bel. arkhangelskii, B. mucronata* и др.) удалось установить, что отдельные желобки на закругленном внешнем крае стенки щели переходят в отпечатки мелких сосудов поверхности ростров (рис. 26-*3*).

Ни в коем случае эти желобки не могут быть линиями нарастания, как предполагает Конгель. Линии нарастания продолжают в пределах стенок брюшной щели линии нарастания ростра. На стенках щели эти линии вследствие пересечения с желобками выглядят в виде тонкого пунктира (рис 26-*2*). То, что желобки стенок щели тесно связаны с кровеносной системой, доказывается также тем, что наиболее густо отпечатки кровеносных сосудов обычно расположены именно на приальвеолярном участке брюшной стороны.

Далее, кальцитовый слой стенок щели нельзя сопоставлять с «коровым слоем» (т. е. с внешней оболочкой старческих особей), так как этот кальцитовый слой имеется уже у юных особей. Понимая это, Конгель (Kongiel, 1962, стр. 13) совершенно бездоказательно пытается объяснить этот странный факт тем, что «внутри щели конечная стадия эволюции ростра проходит на более ранних этапах, нежели на его поверхности».

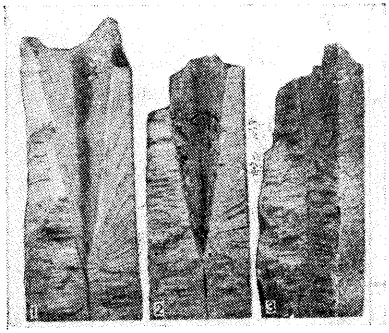


Рис. 26. Строение брюшной щели *Belemnella arkhangelskii:*

1 — скульптура поверхности стенки щели (Эмба, № 1423/2—1; *2* — то же (Мангышлак, № 29/13); *3*—связь отпечатков сосудов поверхности ростра и желобков стенки щели, число отпечатков сосудов меньше числа желобков (Эмба, № 72/1)

При рассматривании под бинокуляром видно, что обе стенки брюшной щели выстланы тонким слоем (пластинками) светлоокрашенного кальцита, переходящим в конотеку альвеолярной полости (см. рис. 24). Слои стенок примерно вдвое тоньше конотеки. В их строении неясно выражена слоистость, параллельная стенкам. По-видимому, отмеченные выше желобки более резко выражены на внутренних, обращенных к стенкам поверхностях каждого слоя, так как желобки очень резко проявляются на расколах, лишенных следов слоев.

Привлекает внимание также и тот факт, что кальцитовые слои иногда пронизаны каналами, по-видимому, принадлежащими червям (см. стр. 144). Следовательно, эти слои существовали до фоссилизации и не являются продуктом вторичных процессов, как это утверждал Штоллей.

Переход конотеки в слои стенок щели резкий. Вдоль каждого перегиба, образованного конотекой и кальцитовым слоем щели, на участке, относимом еще к конотеке, протягивается очень узкий желобок (*в* на рис. 24-*1*). По-видимому, именно желобки вдоль внутренней прорези щели Нэф (Naef, 1922, стр. 248) называет «двумя параллельными резкими линиями». На внешнем закругленном (в отличие от угловатого, резкого внутреннего края) крае

стенки щели отмечается незаметный переход кальцитового слоя в поверхностный слой ростра.

В редких случаях удавалось наблюдать еще одну кальцитовую пластинку, заполняющую прорезь щели (*г* на рис. 24-*1*). При рассматривании со стороны альвеолы видно, что торцевая часть этой пластинки, выходящая в альвеолярную полость, несет тонкие продольные штрихи. В прорези щели пластинка не прослеживается глубоко. При раскалывании ростра эта пластинка оказывается на одной из половинок в виде узкой полосочки вдоль внутреннего края стенки брюшной щели. Осталось неясным, является ли эта пластинка самостоятельным элементом, или же она представляет утолщенную внутреннюю часть слоев (пластинок), выстилающих стенки щели.

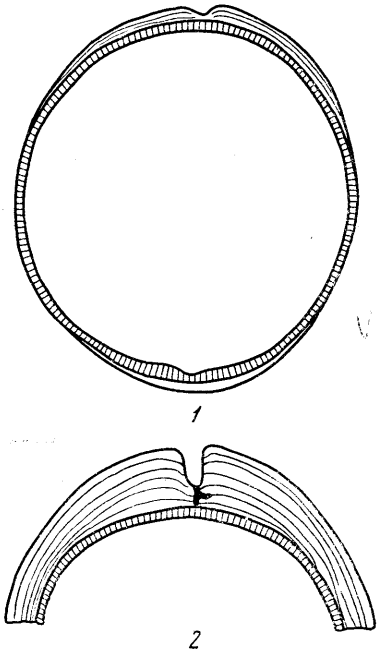


Рис. 27. Поперечные сечения стенок альвеолы:

1—Belemnitella mucronata (№ 768/3); *2—Belemnella lanceolata* (№ 6168/8). Несколько увеличено. Брюшная щель (на рисунках вверху) не прорезает внутреннюю часть альвеолярной поверхности—конотеку, показанную мелкими штрихами

Таким образом, оказывается, что в прорези брюшной щели несомненно имеется два скульптированных кальцитовых слоя (или пластинки), образующих ее стенки. Кроме того, возможно имеется еще и третья пластинка. Поэтому применяющееся название «щелевая пластина» не совсем правильно. Однако оно удобно при описании и под ним собирательно понимаются все элементы прорези щели.

Изложенное выше показывает, что брюшная щель построена достаточно сложно и вовсе не всегда заполнена вмещающей породой, как это считал Штоллей.

Как и во времена Нэфа (Naef, 1922, стр. 200—201) назначение щели остается проблематичным.

Ясными представляются следующие связи брюшной щели с другими элементами раковины белемнита.

1. Щель и щелевая пластина, несомненно, связаны с каким-то органом (или органами?), расположенным на брюшной стороне тела животного. Об этом свидетельствует ее вентральное положение. Связь (по крайней мере, непосредственная) с фрагмоконом представляется сомнительной, так как на последнем не обнаруживается никаких следов подобной связи.

2. Желобки щели соединяются с отпечатками кровеносных сосудов поверхности ростра и не представляют, как полагал Кон-

гель, линии нарастания (каждый желобок последовательно удлиняется по мере роста ростра и не может быть линией нарастания; кроме того, линии нарастания, секущие поперек желобки, иногда просматриваются на стенках щели). Следовательно, скульптированные пластинки стенок были связаны с мантией. По-видимому, с обеих сторон ростра в щель заходили края мантии.

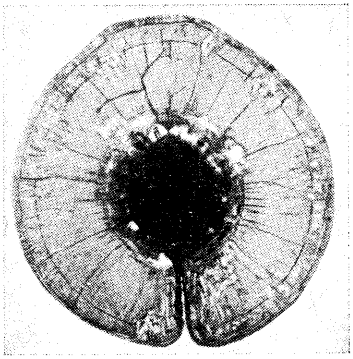


Рис. 28. Поперечный шлиф ростра *Belemnella lanceolata*, ×2 (гора Аккая, Крым, № 5173/6): вся брюшная щель пересечена: в альвеоле остатки конотеки; окремнение — с поверхности и изнутри

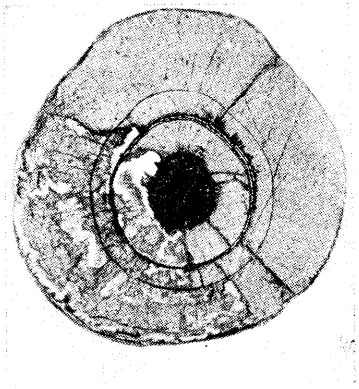


Рис. 29. Поперечный шлиф ростра *Belemnitella mucronata* непосредственно выше вершины альвеолярного конуса ×2 (с. Маяки, Донецкая обл., № 5192/17): граничная линия между двумя резко выраженными слоями расщеплена на несколько более тонких слоечков; кроме того, видна еще одна дополнительная линия; окремнение только с одной стороны

3. Щель с одной стороны связана со спайкой, а с другой, вероятно, переходит в зияющий раструб альвеолы ростра (см. последний раздел настоящей главы). Назначение спайки, впервые описанной М. С. Швецовым (1913) и затем Г. Я. Крымгольцем (1939), Елецким (Jeletzky, 1946, 1948) и другими авторами, также неясно. Несомненно, спайка представляет «ослабленную зону» ростра, прилежащую к щели.

После выяснения некоторых морфологических особенностей строения брюшной щели возникает ряд новых вопросов.

Если желобки связаны с кровеносной системой, то почему они сходятся в одном месте и что это за место (морфологически оно никак не выражено ни на фрагмоконе, ни на ростре)? Если предположить, что желобки не связаны с кровеносной системой, а представляют отпечатки каких-то тяжей, то непонятно, что это за тяжи, и тем более непонятным представляется их схождение

в одном месте. Почему различаются нижняя и верхняя части каждой стенки?

Еще более запутывают наши представления о строении щели описанные ниже случаи ненормального развития щели (см. главу IV). Оказывается, щель может сильно сокращаться, значительно «зарастать» (см. рис. 39) и бывают случаи, когда щель не бывает зияющей (см. рис. 27, 40). Следовательно, она не относится к числу жизненно необходимых элементов тела животного.

Недавно Эрнст (Ernst, 1964, стр. 157) высказал предположение, что на брюшной стенке фрагмокона прикреплялся брюшной плавник, проходивший через брюшную щель; стенки щели увеличивали поверхность прикрепления плавника, являвшегося рулевым управлением тела белемнита. Это предположение не учитывает ни морфологии фрагмокона (нет никаких следов крепления), ни брюшной щели (прежде всего, ее узости).

В самой осторожной форме можно предположить, что щель и ее элементы были связаны с воронкой тела животного. Это предположение основано лишь на том, что как щель у белемнитов, так и воронка у современных декапод расположены вентрально.

Альвеолярный излом, псевдоальвеола, конелли

Альвеолярный излом и псевдоальвеола являются посмертными образованиями. Однако их формирование, несомненно, связано с особенностями первичного состава передней части ростров некоторых родов верхнемеловых белемнитов. Поэтому эти образования описаны в данной главе, а не в главах, освещающих посмертные изменения ростров.

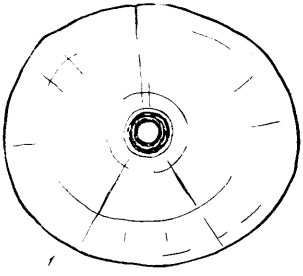
Еще Вольтц (Voltz, 1839, стр. 524—526) отмечал, что переднее завершение ростров актинокамаксов в виде выступающего конуса или, наоборот, в виде ямки связано с тем, что ростр здесь был рогового состава. Земан (Saemann, 1861—1862), Шлютер (Schlüter, 1876) и Крик (Crick, 1904) связывали возникновение конуса или ямки с разрушением передних участков ростра, сложенных каким-то неустойчивым органическим веществом и не содержащих совсем или содержащих незначительные количества карбонатов кальция. Наблюдения Шмида (Schmid, 1961, стр. 7) показали, что поверхность передних участков ростра гониотейтисов, не сохраняющихся в ископаемом состоянии, обладала теми же элементами скульптуры, как и остальной ростр (см. подраздел «Скульптура поверхности ростра»).

Образование альвеолярного излома и псевдоальвеолы отмечается не только у некоторых верхнемеловых, но также и у ряда нижнемеловых (Swinnerton, 1952—1955, часть IV, табл. XIV—XV; часть V, табл. XVI; работы Штоллея и многих других авторов) и юрских форм (Quenstedt, 1849, табл. 29; Pugaczewska, 1961, табл. XXII, XXV и др.).

Изображения псевдоальвеол и альвеолярных изломов ростров верхнемеловых белемнитов с сохранившимися реликтами альвеолярного конуса имеются в работах Шлютера (Schlüter, 1876, табл. LIV, фиг. 12), Земана (Saemann, 1861—1862, табл. XX, фиг. 1), Моберга (Moberg, 1885, табл. V, фиг. 23, 24), Елецкого (Jeletzky, 1948, стр. 223—225, фиг. 1, 3, 4)

Несмотря на то что псевдоальвеола и альвеолярный излом возникают посмертно (как видно, например, на рис. 30-2 стенки псевдоальвеолы секут линии нарастания ростра), они имеют важное систематическое значение, так как характер их развития различен у отдельных родов (актинокамаксы, гониотейтисы, белемнеллокамаксы), видов и даже подвидов. Это связано с различиями в первоначальном составе приальвеолярных участков ростров.

Вольтц (Voltz, 1839, фиг. на стр. 324), а за ним Крик (Crick, 1904, фиг. на стр. 409), Эрнст (1964, фиг. 16 *d*) показали графически образование альвеолярного излома и псевдоальвеолы различной глубины у различных видов в зависимости от степени разрушения передней части ростра.



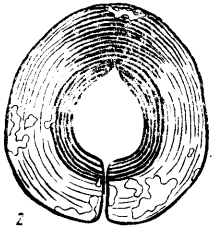


Рис. 30. Поперечные сечения ростров:

1—средняя часть ростра *Actinocamax verus fragilis*, ×5; (Ульяновск, № 8028). Видна «трубочка» в осевой части ростра; *2*—передняя часть ростра *Gonioteuthis granulata quadrata*, ×2 (с. Закотное, Донецкая обл., № 7201-А/18). Стенки псевдоальвеолы секут линии нарастания; внизу—брюшная щель; на спинной стороне прослеживается более интенсивное разрушение ростра; белое—халцедон

Важное систематическое значение, в основе которого также лежат различия первичного состава скелетных частей животного, имеют возникающие посмертно различные образования в альвеолярных полостях белемнителл и белемнелл.

К ним, прежде всего, относятся так называемые конелли, возникающие в псевдоальвеолах гониотейтисов и белемнеллокамаксов, а также в альвеолах некоторых белемнитов. Под конелли Квенштедт (Quenstedt, 1885) понимал округлые конические бугорки на ядрах ископаемых цефалопод, представляющие реликты скелетных образований. Холдер (Hölder, 1954) отмечает, что конелли возникают у аммонитов, наутилид, а также у белемнитов.

Конелли белемнитов представляют округлые в плане бугорки, от очень мелких до довольно крупных (2—4 *мм* в диаметре), конической формы, с отчетливо различимыми концентрическими слоечками вещества ростра и радиальной штриховкой на образующих конуса (см. рис. 57; см. также Hölder, 1954, текст. фиг. 4).

Подобные конические бугорки в псевдоальвеолах некоторых

верхнемеловых белемнитов были замечены Шлютером (Schlüter, 1876, табл. LIV, фиг. 12), Равном (Ravn, 1921, стр. 38) и другими авторами. В последнее время на них особое внимание обратил Елецкий (Jeletzky, 1948, стр. 229—231; 1949а, стр. 415—418, текст. фиг. 1—4; 1955, стр. 484, табл. 58, фиг. 5), назвав их «covering substance». По его мнению, «covering substance» (внутриальвеолярная поверхность, покрытая мелкими бугорками) является этапом в эволюционном процессе кальцитификации первоначально неустойчивого (органического?) вещества альвеолярной части верхнемеловых ростров и представляет переходную стадию от актинокамаксоподобной поверхности псевдоальвеолы типа *Actinocamax lundgreni* к типичной гладкой конотеке *Belemnitella* ex gr. *mucronata*. Поэтому «covering substance» имеет важное систематическое значение. В частности, конелли различны по форме, величине и положению их в альвеолярной полости различных подвидов ранних белемнителл — *B. propinqua* и *B. praecursor*.

Конгель (Kongiel, 1962, стр. 129) считает, что конелли являются типичным диагенетическим образованием.

Мы считаем, что как и образование излома и псевдоальвеолы, так и возникновение конелли обусловлено не столько воздействием посмертных процессов разрушения, сколько первоначальным составом ростров. Последний был различным у различных родов и видов. Поэтому характер образования при разрушении бугорков-конелли у различных родов и видов был различным.

В противоположность Елецкому мы полагаем, что конелли представляют остатки не только конотеки (у примитивных белемнителл в бугорках действительно распознаются остатки конотеки). У гониотейтисов и белемнеллокамаксов конелли развиваются по более глубоким частям альвеолярной части ростра (см. рис. 57).

По всей видимости, первоначальным составом вещества приальвеолярной части ростров объясняется также возникновение в псевдоальвеолах некоторых крупных актинокамаксов, гониотейтисов и белемнеллокамаксов тонкой белой пленки карбонатов, стирающей концентрические слоечки вещества ростра, обладающей гладкой поверхностью (п с е в д о к о н о т е к а).

О ХАРАКТЕРЕ ПЕРЕДНЕЙ ЧАСТИ РАКОВИНЫ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

Самые тонкие передние части альвеолярного края ростров белемнителл и белемнелл сохраняются необычайно редко.

В коллекции имеется экземпляр *Bel. lanceolata* (№ 145, Хвалынск), у которого сохранился очень тонкий, несколько обломанный раструб переднего края альвеолы. Толщина стенок раструба — несколько десятых миллиметра; сложены они кальцитом, имеющим линии нарастания, как у ростра. В сложении стенок раструба принимают участие самые молодые листочки ростра.

У крупного экземпляра *B. mucronata* (№ 768/3, Луганская обл.), у которого также сохранились передние части альвеолы, на поперечном сечении альвеолы примерно на расстоянии 65 *мм* от вершины видно, что боковые стенки тоньше брюшной и спинной стенок (см. рис. 27-*1*).

Кроме того, в нашем распоряжении имеются три сдвоенные кальцитовые пластинки, которые, по-видимому, являются крайними передними завершениями ростров (см. рис. 7-*10*, 31).

Каждая пластинка (экз. № 10/2а и экз. № 6213-3) обладает закругленным узким краем, плавно переходящим в удлиненный край. Вдоль закругленных краев на поверхности пластинки прослеживается очень пологий неясно выраженный желобок. Вдоль второй длинной стороны пластинка плотно смыкается с другой пластинкой, построенной совершенно так же. Вместе они образуют как бы обложку книги, однако не составляя целого: между ними отмечается отчетливый шов. Пластинки заметно выпнутые; они обращены друг к другу вогнутыми частями. Пространство между пластинками заполнено породой. Противоположная смычному краю сторона зияющая. Характер устройства четвертого края каждой пластинки установить не удалось, так как он оброман.

Внешняя поверхность пластинок совершенно гладкая, за исключением упомянутых выше желобков и очень тонкой, параллельной смычному краю штриховки.

На внутренней поверхности развиты также продольные штрихи, но несколько погрубее, а также многочисленные тончайшие линии, начинающиеся у смычного края и в общем повторяющие контуры закругленного края.

Длина пластинки экз. № 10/2а (Закаспий) вдоль смычного края 20 *мм* при ширине 17 *мм*; толщина ее в передней части 0,6 *мм*, к краям толщина уменьшается примерно вдвое.

Длина пластинки экз. № 6213-3 (Сев. Кавказ) 20 *мм*, ширина 8 *мм*, наибольшая толщина 0,3 *мм*.

В поперечном сечении каждой пластинки видны тончайшие линии, параллельные их поверхностям, ничем не отличающиеся от линий нарастания ростров.

В целом так же выглядит двойная пластинка экз. № 7103 (с. Крымское, Сев. Донбасс). Она несколько меньше (длина 15 *мм*, ширина 6 *мм*) и значительно тоньше: это тонкий хрупкий листочек, в поперечном сечении которого, однако, прослеживаются тончайшие линии, параллельные поверхностям. Вдоль закругленного зияющего края на внешней поверхности каждой пластинки отчетливо видны пологие валики и желобки; в остальном внешняя поверхность совершенно гладкая.

Внутренняя поверхность каждой пластинки покрыта многочисленными тончайшими непрерывными «ребрышками» и разделяющими их «желобками» такой же ширины (на отрезке длиной 1 *см*, перпендикулярном «ребрышкам», их насчитывается около 100),

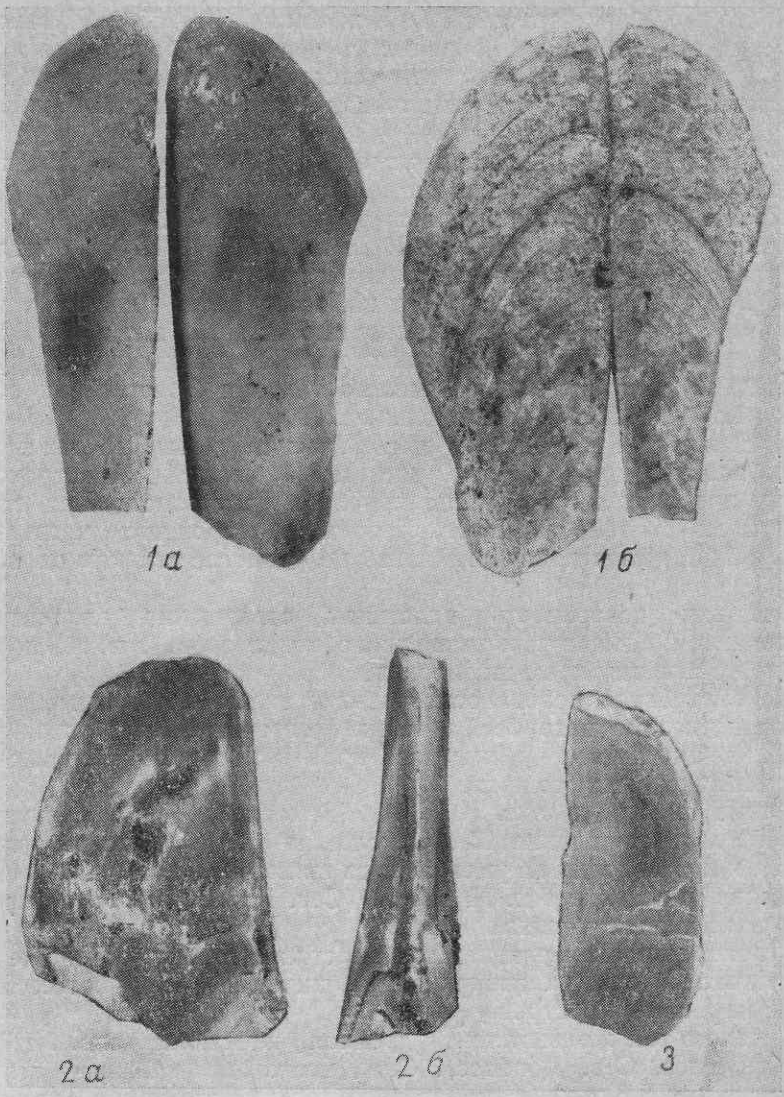


Рис. 31. Предположительно передние участки ростров белемнелл (см. также рис. 32):

1—Belemnella sumensis, $\times 3^1/_2$ (с. Крымское, Луганская обл., экз. № 7103). Вид с дорсальной (?) стороны (*а*—с поверхности, *б*—изнутри); *2—Belemnella arkhangelskii* (?), ×2 (Закаспий, экз. № 10/2а); *а*—вид с боковой стороны, справа смычный (дорсальный ?) край; *б*—вид со стороны смычного края; *3—Belemnella arkhangelskii* (?), ×2 (р. Бол. Зеленчук, Сев. Кавказ, экз. № 6213-3). Вид с боковой стороны, слева смычный край

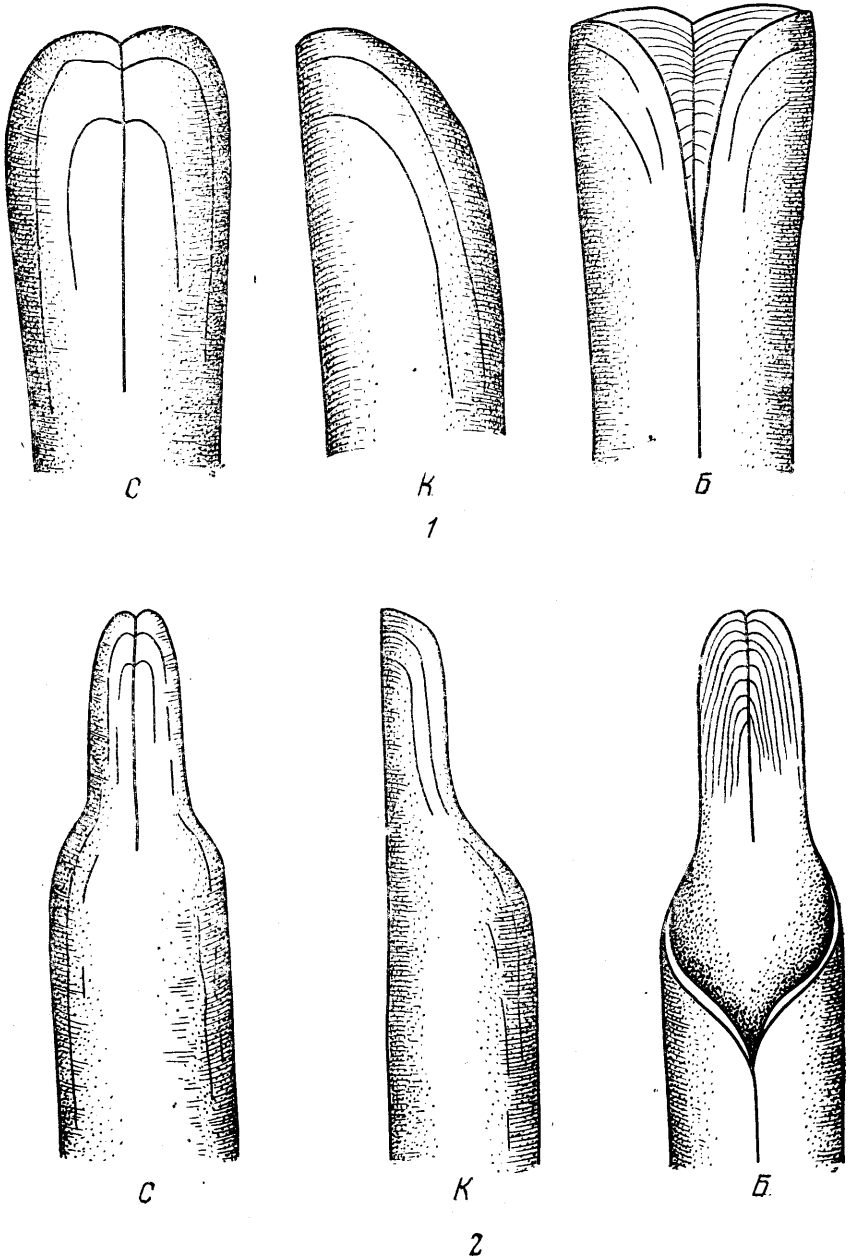


Рис. 32. Два возможных варианта реконструкции переднего края ростра белемнелл: *1* — вариант с закругленными краями на брюшной стороне; *2* — вариант с ложковидным выступом на спинной стороне (см. также рис. 31):

С — со спинной стороны; *К* — сбоку; *Б* — с брюшной стороны

идущими вдоль зияющего края. Кроме того, близ смычного края имеются очень тонкие продольные «ребрышки».

Все три пластинки были найдены вместе с рострами белемнелл (экз. № 10/2а вместе с многочисленными *Bel. arkhangelskii*, экз. № 6213-3 также вместе с этим видом). Экз. № 7103 представляет несомненное продолжение альвеолярной части небольшого ростра *Bel. sumensis* (длина его около 11 *см*). Пластинки экземпляра резко вытянутые: они облекают ядро породы, продолжающееся в альвеолярную полость ростра. Обломанная часть пластинок как бы продолжает стенки альвеолы (непосредственный переход в промежутке 2—3 *см* не наблюдался из-за повреждения). Можно думать, что смычный край пластинок соответствует спинной, а зияющий — брюшной стороне ростра. Расстояние между обеими пластинками у обломанного края меньше, чем у противоположного закругленного края.

Таким образом, складывается впечатление, что эти пластинки представляют передний край раструба альвеолы.

Естественно возникает вопрос: продолжением каких элементов ростра являются эти пластинки? На этот вопрос однозначного ответа получить не удалось. Изучение литературных источников показало, что вопрос о строении передних частей ростров и о их соотношении с фрагмоконом и проостракумом недостаточно ясен.

В поле пластинки экз. № 7103 были предварительно определены как пластинки проостракума. Действительно, они по форме и по рисунку несколько напоминают спинные пластинки проостракумов юрских белемнитов (Naef, 1922, фиг. 63, 73, 90 и др.).

Однако вряд ли пластинки экз. № 7103 могут быть проостракумом. Проостракум, судя по данным Гексли (Huxley, 1864), Нэфа (Naef, 1922) и других авторов, должен быть в 2—3 раза длиннее ростра, а в нашем случае пластинки очень приближены к ростру и, следовательно, в целом много короче ростра.

Остальные две наши парные пластинки, первоначально отнесенные ,собравшим их Ю. И. Кацем также к проостракумам, еще менее напоминают проостракумы.

Не могут быть наши пластинки и передним свободным краем фрагмокона вследствие их значительной толщины (экз. № 6213-3 и 10/2а) и расположения скультуры на вогнутых, внутренних поверхностях.

Остается предположить, что они являются передними завершениями собственно ростров и именно их дорсальных участков. Нэф (Naef, 1922, стр. 176, 208) отмечает, что периостракум, т. е. ростр (его часть, которую он называет Scheide) в виде чехла перекрывает не только весь фрагмокон, но также и проостракум. Следовательно, элементы ростра должны простираться далеко вперед на спинной его стороне (как, например, на фиг. 95*а* в работе Нэфа). Правда, на подавляющей части рисунков в работе Нэфа не только проостракум, но и весь фрагмокон обычно не перекрываются слоями ростра.

Как можно видеть на многочисленных спинно-брюшных расколах ростров верхнемеловых белемнитов, спинной участок приальвеолярной части длиннее и толще брюшного.

Поэтому вряд ли правильно принимать, что передняя часть ростра завершалась симметрично построенным раструбом. Скорее всего, спинная сторона этого раструба должна выдаваться вперед по сравнению с брюшной.

Предположение о том, что описываемые пластинки являются дорсальным завершением передней части ростра, как будто бы подтверждается расположением скульптуры на выгнутых внутренних поверхностях пластинок. Их, следовательно, можно истолковать как отпечатки на ростре линий нарастания и продольных линий задней части проостракума или передних участков фрагмокона (ср. Naef, фиг. 73 и др.; см. рис. 4 и 5).

Возможны два варианта завершения альвеолярной части ростров верхнемеловых белемнитов (рис. 32): либо в виде раструба с зияющим вентральным краем (*1*), либо в виде подобного же раструба, но с дополнительным «языком» на спине, соответствующим спинной пластине проостракума (*2*). Вероятно, возможны и иные варианты реконструкции переднего края ростров (например, он может быть фестончатым, как на фиг. 65*a, b* в работе Нэфа). Во всяком случае, по нашему убеждению, контур переднего края ростра должен повторять очертания пластин проостракума.

Наконец, самый интересный вопрос: вопрос о месте проостракума. Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936), Нэф (Naef, 1922) и многие другие исследователи считают, что проостракум является передним продолжением конотеки. Мы также присоединяемся к этому мнению. Однако в литературе высказывались и другие взгляды. Так, Коршельт и Хайдер (Korschelt, Heider, 1893, стр. 1142, фиг. 676) предполагают, что проостракум является продолжением кальцитовых слоев ростра. Иногда в одной и той же работе проостракум представляется как продолжение то ростра, то конотеки (например, в работе Роже — Roger, 1952, фиг. 6, 8, 58).

Если описываемые в данном подразделе пластинки действительно представляют передние края альвеолы, то проостракум должен был выдаваться еще много дальше вперед. Если проостракум выполнял опорные функции (Крымгольц, 1958, стр. 153) и был к тому же частью жилой камеры (Müller-Stoll, 1936, стр. 172; Naef, 1922, стр. 31), то он должен был быть достаточно солидным образованием и вряд ли исчез бы совершенно бесследно. Между тем нам никогда не приходилось находить подобные образования в верхнемеловых отложениях Евразии даже в слоях, переполненных рострами.

Можно думать, что проостракум верхнемеловых белемнитов не был ни известковистым (упомянутые выше авторы считают, что он был именно таковым), ни такого же состава, как фрагмокон.

Проостракум верхнемеловых белемнитов мог быть образован каким-то несохраняющимся в ископаемом состоянии материалом, аналогичным тому, которым сложены передние части ростров актинокамаксов, гониотейтисов и белемнеллокамаксов.

Однако предположению о том, что пластинки, изображенные на рис. 7-*10*, 31 и 32, являются остатками крайних передних (следовательно, наиболее молодых) частей ростра, противоречат следующие пункты. Во-первых, на поперечном сечении альвеолярных конусов ростров всегда хорошо видно, что боковые стенки тоньше спинной и брюшной. У пластинок же наибольшая толщина приурочена к их средней, т. е. боковой части. Во-вторых, пластинки (№ 10/2а и 6213-3) вообще значительно толще раструба альвеолы. В-третьих, пластинки почти не обладают необходимой при размещении в месте раструба альвеолы конусностью.

Поэтому возможно, что описываемые в настоящем подразделе пластинки являются какими-то неизвестными скелетными элементами белемнитов.

ВЫВОДЫ

I

Из различаемых обычно трех частей скелета белемнитов — ростра, фрагмокона и проостракума — в ископаемом состоянии сохраняется почти исключительно лишь первый. Из 25 тыс. ростров верхнемеловых белемнитов, имевшихся в распоряжении автора, лишь у нескольких десятков экземпляров наблюдались остатки фрагмоконов. Проостракумы не были обнаружены.

II

1. Изучение фрагмоконов белемнитов имеет большое значение для выяснения соответствия таксономических подразделений белемнитид, систематика которых основывается на строении ростров, подразделениям других головоногих, систематика которых разработана по признакам раковины, в целом гомологичной фрагмокону белемнитид.

2. В распоряжении автора имелось всего около 20 ростров с уцелевшими неизменными участками фрагмокона, либо с фоссилизированными элементами фрагмокона, несущими все особенности его строения (псевдофрагмоконы). У 10 ростров сохранились остатки протоконха. Кроме того, в коллекции имеется несколько десятков внутренних слепков альвеолярной полости, сохранивших некоторые детали строения фрагмокона (альвеолиты).

3. Конотекой в работе называется внешняя часть стенки фрагмокона. Она разделяется на два слоя: внешний (по отношению к фрагмокону), сложенный тонкими листочками, асимптоти-

чески расположенными к стенке альвеолы и тесно связанными с веществом ростра — толстый слой (сопоставляется со stratum callosum Мюллер-Штолла) и внутренний, значительно тоньше предыдущего, под микроскопом выраженный сплошной белой линией — белый слой (stratum album Мюллер-Штолла). Оба слоя соответствуют двум внешним слоям velamen triplex Мюллер-Штолла, внешнему слою конотеки Кристенсена.

На белом слое конотеки хорошо запечатлеваются перегородочные линии фрагмокона. На обоих слоях прослеживается неглубокая продольная спинная бороздка.

4. Под собственно фрагмоконом понимается фрагмокон (внутренняя эндотека) вместе со stratum profundum (внешняя эндотека) Мюллер-Штолла, что соответствует фрагмокону вместе с септальными слоями стенки раковины и внутренним слоям конотеки Кристенсена.

Собственно фрагмокон был связан с ростром слабо. На его спинной стороне прослеживается продольный киль, соответствующий спинной бороздке альвеолы.

Угол вершины конуса фрагмокона различен у различных родов белемнителлид, что отражается на величине альвеолярного угла. У белемнителл угол конуса фрагмокона немного больше, чем у белемнелл. С этим коррелятивно связана высота камер и соответственно их число: у белемнителл они выше и число их меньше, чем у белемнелл.

5. Протоконх (начальная камера), расположенный в вершине конуса фрагмокона, но резко сдвинутый к брюшной стороне, имеет полусферическую форму. Его высота, измеренная по оси фрагмокона, всегда меньше (0,35—0,50 *мм*) ширины (0,60—0,65 *мм*) его вздутой части.

III

А. 1. Одной из важных черт строения ростра является его неоднородность, обусловленная последовательным нарастанием отдельных слоев. Тем самым представляется возможность выделения стадий развития ростра.

2. а) Ростр состоит из чередующихся слоечков кальцита и измененного органического вещества, образовавшихся по мере нарастания ростра. Эти слоечки называются линиями нарастания.

б) Наблюдается определенная закономерность в расположении линий нарастания. У большинства форм объем ростра отчетливо делится на две части резко выраженной утолщенной темноокрашенной линией нарастания, называемой граничной линией. Появление граничной линии связано с определенной фазой развития животного. Первый видимый ростр (юная стадия развития ростра, различимая невооруженным глазом, составленная тончайшими густо расположенными линиями нарастания и обла-

дающая (у белемнелл) тонкой струйчатой поверхностью] и стадии молодого ростра, лежащие внутри контура граничной линии, образуют первую основную стадию нарастания. Часть ростра, лежащая вне граничной линии, составленная стадиями взрослого ростра, образует вторую основную стадию нарастания. У очень крупных старых ростров (особенно у белемнелл) наблюдается еще третий внешний «ярус» слоев, соответствующий третьей основной (старческой) стадии.

в) Эти стадии отвечают юной, взрослой и старческой стадиям, выделенным Конгелем у верхнемеловых белемнитов, и непионической, неанической и эфебическо-геронтической стадиям юрских белемнитов, по Пугачевской.

г) Прослеживается определенная последовательность в нарастании: средняя и задняя части ростра нарастают в толщину примерно одинаково в первую и вторую основные стадии. Передняя часть ростра растет главным образом во вторую основную стадию.

3. Апикальная линия по своему происхождению аналогична линиям нарастания: это есть след постепенного перемещения вершины ростра по мере роста ростра. Апикальная линия приближена и дугообразно изогнута к брюшной стороне; ее задний привершинный участок всегда отогнут к спинной стороне. Общий вентральный изгиб апикальной линии и дорсальное отклонение ее заднего участка тем больше, чем больше вентральный изгиб конуса фрагмокона.

4. Со спинно-брюшной плоскостью ростра, являющейся его плоскостью симметрии, совпадает «ослабленная зона» ростра (к ней приурочены наименьшая толщина ростра, брюшная щель и у некоторых форм спайка). Поэтому по спинно-брюшной плоскости ростры относительно легко раскалываются.

Б. 1. Сложная орнаментация поверхности ростров является следующей характерной особенностью ростров белемнителлид.

Морфологически выделяются спинно-боковые бороздки, спинно-боковые площадки, боковые бороздки, отпечатки кровеносных сосудов, грануляция, псевдогрануляция, различные элементы продольной скульптуры.

В целом скульптурные элементы имеют важное таксономическое значение, так как они различны у различных родов и видов.

2. Выделяется три основных генетических типа скульптуры поверхности ростров белемнителлид: 1 — скульптурные элементы, связанные с кровеносной системой; 2 — скульптурные элементы первичной поверхности ростра и 3 — скульптурные элементы, связанные с плавниками. Кроме того, выделяются скульптуры смешанного типа.

3. Скульптурные элементы, связанные с кровеносной системой.

а) Основными стержнями системы являются спинно-боковые бороздки и их продолжения вперед в пределы спинно-боковых площадок: главные двойные кровеносные сосуды, краевые спинно-боковые бороздки и краевые желобки. От них ответвляются главные сосуды, в свою очередь дихотомически разветвляющиеся на сеть более мелких сосудов. К кровеносной системе относятся также боковые бороздки.

б) Наличие оттисков различного «ранга», характер их ветвления и расположения свидетельствуют о их принадлежности к кровеносной системе.

в) Характер отпечатков кровеносной системы различен у различных белемнителлид. Так, у белемнителл спинно-боковые бороздки почти ровные, а отпечатки главных сосудов отходят от них под острым углом. У белемнелл спинно-боковые бороздки извилистые; главные отпечатки ответвляются от них под тупым углом.

г) Степень выражения отпечатков сосудов различна на различных участках ростра, что связано с различиями в толщине мантии. Наиболее полно отпечатки выражены в приальвеолярной и в задней частях брюшной стороны ростра, где мантия была достаточно тонкой, но хорошо развита. На участках, где мантия была обтягивающей (апекс, передняя часть спинной стороны ростра), отпечатки выражены плохо. Они почти совершенно отсутствуют также на тех участках, на которых мантия, наоборот, была толстой, и кровеносная система, вероятно, проходила на некотором удалении от ростра (спинно-боковые площадки).

д) Отмечается различная степень выражения отпечатков в зависимости от возраста. Юные ростры почти лишены отпечатков. По мере роста ростров крупные отпечатки становятся более резкими и глубокими, а число мелких возрастает.

е) На поверхности взрослых (редко) и старческих (часто) ростров белемнителл и белемнелл при пересечении глубоких разветвленных сосудов образуются бугорки — псевдогрануляция первого типа.

4. Скульптурные элементы первичной поверхности ростра.

а) Брюшная борозда — короткий желобок, продолжающий назад брюшную щель — генетически связана с брюшной щелью. Наиболее отчетливо брюшная борозда выражена у белемнеллокамаксов, у которых она является поверхностным отражением спайки.

б) Грануляция характерна для мелких актинокамаксов и особенно для некоторых представителей рода *Gonioteuthis*, разделяется на два типа: 1 — бугорки-гранулы (округлые в плане) располагаются либо беспорядочно, либо собраны в цепочки, вытянутые по длине ростра, 2 — удлиненные бугорки-гранулы или то-

ненькие «морщинки-ребрышки» ориентированы поперек удлинения ростра.

в) Элементы продольной скульптуры представлены различными штрихами, «морщинками», «ребрышками» и т. п. Продольная штриховка является несколько измененной посмертными процессами первичной скульптурой ростра, а «ребрышки» и «морщинки» — почти неизмененными элементами первичной поверхности.

г) Подчеркивается, что элементы продольной скульптуры характерны для многих мезозойских белемнитид, а также для каменноугольных белемнитов и, кроме того, наблюдаются на раковинах некоторых современных эндокохлий (например, у спирулы).

д) Наконец, к элементам первичной скульптуры поверхности ростра относятся густые продольные «морщинки», часто прослеживаемые на апексе.

е) На поверхности ростров всегда наблюдается сочетание двух перечисленных элементов скульптуры, причем отмечается более интенсивное развитие оттисков кровеносной системы при слабом развитии продольной скульптуры и наоборот.

5. Скульптурные элементы, связанные с плавниками.

К ним относятся спинно-боковые площадки, ограниченные со спинной стороны двойными краевыми спинно-боковыми бороздками, а от брюшно-боковых участков ростра — ординарными краевыми желобками (см. выше). Спинно-боковые площадки — плавниковые площадки — намечают положение плавников в теле животного.

Спинно-боковые площадки представляют сочетание, во-первых, плавниковых площадок, во-вторых, отпечатков кровеносной системы. Таким образом, строго говоря, они относятся к скульптуре смешанного характера.

6. К смешанной скульптуре относится псевдогрануляция второго типа, возникающая при пересечении продольных штрихов и отпечатков кровеносных сосудов.

IV

1. Альвеолярная часть ростра, в которой размещена альвеолярная полость или альвеола, заключающая фрагмокон и протоконх, характеризуется, во-первых, заметным утоньшением стенок альвеолярной полости в переднем направлении, во-вторых, более густым расположением линий нарастания, в-третьих, наличием разрыва сплошности слоев вещества ростра с образованием брюшной щели.

2. а) Брюшная щель — наиболее характерный признак сем. Belemnitellidae — хорошо выражена у белемнителл и белемнелл; у других белемнителлид наблюдаются лишь реликты щели.

б) Стенки щели сложены тонкими пластинками кальцита, переходящими в конотеку и покрытыми тонкими желобками. Рисунок, образованный желобками, различен у различных видов и подвидов. На каждой стенке выделяются две части, отличающиеся характером расположения желобков: задняя (нижняя) часть щелевой пластины (желобки густые, извилистые) и передняя (верхняя) часть щелевой пластины (желобки менее густые, часто совершенно прямые, располагаются под острым углом к стенке альвеолы). Для некоторых белемнителл и белемнелл характерно почти полное исчезновение задней части щелевой пластины.

в) У некоторых ростров наблюдалась, помимо пластинок стенок щели, еще третья кальцитовая пластинка, заполняющая прорезь щели.

г) Все желобки стенок щели сходятся в одном месте у задней части внутреннего края щели. Отдельные желобки на внешнем крае каждой стенки переходят в отпечатки мелких сосудов поверхности ростра; таким образом, они были связаны с кровеносной системой. Соединение щели или ее элементов с фрагмоконом не установлено.

д) Брюшная щель, несомненно, была связана с каким-то органом (или органами?), располагавшимся на брюшной стороне тела животного.

3. Альвеолярный излом, псевдоальвеола, конелли (округлые конические бугорки на стенках псевдоальвеолы) и псевдоконотека (тонкая белая пленка на стенках псевдоальвеолы) являются посмертными образованиями. Их формирование целиком связано с особенностями первичного состава альвеолярной части ростров. Все эти образования имеют важное систематическое значение.

4. Три сдвоенные кальцитовые пластинки, найденные вместе с рострами белемнелл, возможно, являются передними завершениями ростров, скорее всего, их дорсальных участков.

5. Так как в верхнемеловых отложениях Русской платформы до сих пор не были обнаружены следы проостракумов, то возможно, что у верхнемеловых белемнитов проостракумы, как и передние участки ростров актинокамаксов, гониотейтисов и белемнеллокамаксов, были сложены материалом, не сохраняющимся в ископаемом состоянии.

ГЛАВА III

НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ О ВЕЩЕСТВЕННОМ СОСТАВЕ РОСТРОВ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Так же как и большинство современных исследователей (Виноградов, 1944; Прокофьев, 1964; Суздальский, 1964; Lowenstam, 1954, 1961 и др.), мы считаем, что химический и минеральный состав органических остатков может дать важные данные для определения условий среды обитания организмов. Мы полагаем, что положение, сформулированное А. П. Виноградовым (1937—1944), о том, что в особенностях химического состава организмов скрыты и хранятся признаки их происхождения, справедливо и для верхнемеловых белемнитов.

За последние годы в литературе появилось очень много работ, посвященных выяснению вещественного состава остатков различных ископаемых организмов. Изучение химического и минерального состава, а также состава органических компонентов ископаемых форм осуществляется самыми разнообразными методами исследований.

В течение ряда последних лет Т. С. Берлин и А. В. Хабаков (1960, 1961, 1962, 1966, 1966а) применяли некоторые методы исследований (в том числе новые) для изучения вещественного состава ростров верхнемеловых белемнитов из коллекции автора. В данной главе приводятся лишь некоторые результаты этого изучения. Полные же результаты исследований, проведенных во ВСЕГЕИ, вскоре будут опубликованы Берлин и Хабаковым.

МИНЕРАЛЬНЫЙ И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ РОСТРОВ

МИНЕРАЛЬНЫЙ СОСТАВ

Рентгеноструктурный анализ показал, что ростры верхнемеловых белемнитов сложены кальцитом. Кривые нагревания вещества ростров подтверждают результаты этого анализа. Наконец, каль-

цитовая природа ростров верхнемеловых белемнитов была доказана при изучении их в инфракрасном спектре.

Кальцитом сложены не только собственно ростры, но и конотека (см. главу II). По данным Гранджана (Grandjean, 1910, стр. 496—519), ростр и конотека фрагмокона сложены кальцитом, но септы и сифон фрагмокона, а также протоконх образованы желтоватым аморфным фосфатом кальция (см. рис. 2). По его данным, в состав вещества фрагмокона одного из белемнитов входят: $Ca_3(PO_4)_2$—84,0%, $CaCO_3$—9,5%, остаток — 6,5%.

Бёггильд (Böggild, 1930, стр. 231) и А. П. Виноградов (1944, стр. 182) отмечают, что ростры белемнитов образованы кальцитом; в сложении фрагмокона, по их мнению, не исключено участие, помимо фосфатов, также и арагонита. Более поздними исследованиями (Lowenstam, 1954a; Lowenstam, Epstein, 1954; Берлин и Хабаков, 1966a и др.) также было доказано, что собственно ростр белемнитов кальцитовый.

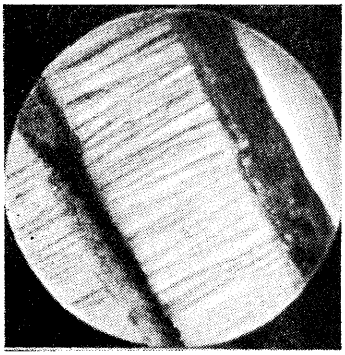


Рис. 33. Продольный шлиф ростра мелкого актинокамакса из коньякских мергелей Вестфалии, ×80. (По Гёке, 1956, фиг. 5). Светлые широкие полосочки — прозрачные кристаллы кальцита (laminae pellucidae), темные узкие полосочки — мельчайшие кристаллики кальцита, окрашенные окислами железа (laminae obscurae)

Несколько слов о составе вещества фрагмокона. В главе II уже отмечалось, что собственно фрагмокон характеризуется иным химическим составом по сравнению с ростром и конотекой. Подобное заключение было сделано на основании характера вторичных изменений. Как правило, в ископаемом состоянии собственно фрагмокон верхнемеловых белемнитов подвергается окремнению или (реже) фосфатизации. Никакими другими данными о составе фрагмоконов верхнемеловых белемнитов мы не располагаем.

Как на продольных, так и на поперечных сечениях ростров видно, что кристаллы кальцита удлиненные, тонкие, образующие радиально-лучистые агрегаты. На продольных расколах ростров можно видеть, что ориентировка удлиненных осей кристаллов кальцита несколько изменяется вдоль по апикальной линии ростра (см. главу II). На рострах хорошей сохранности видно, что радиальные «лучи» представляют не единые кристаллы, проходящие от апикальной линии к поверхности ростра взрослой (или старческой) стадии развития, а состоят из мелких таблитчатых кристаллов, удлиненные оси которых расположены по радиусу ростра. Таблитчатые кристаллы кальцита образуют полосочки шириной в среднем нескольких десятых долей миллиметра, редко 1—2 *мм*. Особенно хорошо полосочки наблюдаются в шлифах (рис. 33; см.

также рис. 13, 14 и др.). Эти полосочки Мюллер-Штолл (Müiier-Stoll, 1936) назвал laminae pellucidae (см. стр. 31).

Относительно широкие полосочки светлого прозрачного кальцита чередуются со значительно более тонкими полосочками, образованными почти непрозрачным веществом, обогащенным окислами железа и заключающим мельчайшие зерна кальцита, лишенные какой-либо ориентировки, и аморфным карбонатом (см. стр. 31; laminae obscurae, по Мюллер-Штоллу). По Мюллер-Штоллу (Müller-Stoll, 1936) и Гёке (Göke, 1956), laminae obscurae в значительной степени сложены органическим веществом.

Таким образом, ростр представляет чередование относительно толстых полосочек кристаллов карбоната и тоненьких полосочек, которые сложены ожелезненным микрозернистым и аморфным карбонатом. Так же как Мюллер-Штолл и Гёке, мы полагаем, что тоненькие темные полосочки были обогащены органическим веществом. Чередование упомянутых полосочек, несомненно, свидетельствует о каких-то периодических изменениях в функционировании мантии.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

По данным многочисленных химических анализов установлено, что карбонат ростров всегда содержит магний и стронций. А. П. Виноградов (1944, стр. 25—27) подчеркивает, что оба эти элемента всегда присутствуют в минеральной части скелетов беспозвоночных, причем обычно они представлены карбонатами $SrCO_3$ и $MgCO_3$. В арагонитовых скелетах $MgCO_3$ обычно мало (менее 1%) и, наоборот, относительно много в кальцитовых скелетах, так как $MgCO_3$ изоморфен с кальцитом. С другой стороны, арагонитовые скелеты содержат относительно больше стронция, чем кальцитовые, так как $SrCO_3$ изоморфен с арагонитом. В рострах верхнемеловых белемнитов содержатся примерно равные количества магния и стронция (0,1—0,3 весовых процентов, редко больше). Следовательно, магния в них примерно столько же, сколько в раковинах современной сепии (Turek, 1933, стр. 298).

Во всех рострах содержатся незначительные количества (обычно 0,003—0,01 весовых процентов) алюминия, марганца, железа; в некоторых рострах, кроме того, присутствует титан. Все эти элементы отмечены в современных беспозвоночных организмах моря. В сводке А. П. Виноградова (1937, стр. 109—110; 1944, стр. 66) указывается присутствие марганца в раковине современной сепии.

Во всех рострах содержится кремнезем (от 0,01 до 1%). Мы думаем, что это первичный кремнезем, так как и в раковинах современных головоногих моллюсков содержатся небольшие количества SiO_2. Кларк и Уэллер (Clarke, Wheeler, 1922) отмечают небольшое содержание SiO_2 в раковинах *Nautilus* и *Argonauta*. В сводке Виноградова также отмечается кремнезем в скелетных остатках современных головоногих. Однако не исключена возмож-

ность, что в какой-то мере обнаруженный кремнезем является вторичным, так как в рострах часто развивается окремнение (см. стр. 169).

Большой интерес представляет натрий. Деке (Deecke, 1923, стр. 57) исследовал содержание калия, натрия и хлора в раковинах некоторых современных головоногих моллюсков и в рострах белемнитов. В ростре нижнеюрского *Belemnites elongatus* было обнаружено 0,54% K_2O+Na_2O, а в ростре *Belemnites clavatus* — до 3,12% K_2O+Na_2O. В рострах верхнемеловых белемнитов с острова Рюгена были обнаружены следы Cl и 1,68% K_2O. Подобные значительные количества щелочей, по мнению Деке, свидетельствуют о формировании ростров под воздействием морской воды. Эти данные привлекли внимание Виноградова (1937, стр. 87—88), который считает, что содержание в раковинах ископаемых цефалопод растворимых солей вероятно связано с относительно большим содержанием в них органического вещества. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 541) отмечает значительные количества растворимых солей в раковине современной сепии.

Фосфор не был обнаружен в рострах представителей Belemnitellidae. Интересно, что качественная реакция на фосфор обнаружила его следы во вмещающих породах. Следы фосфора установлены в ростре неогиболита из Нижнева (Зап. Украина). Но это связано с тем, что ростр плохой сохранности происходит из сеноманского фосфоритоносного пласта.

О содержании фосфатов в раковинах современных эндокохлий в литературе имеются разноречивые указания. Кларк и Уэллер (Clarke, Wheeler, 1922, стр. 41) отмечают лишь следы P_2O_5 для сепии. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 541—544) также указывает, что в раковине сепии присутствуют лишь следы фосфата кальция. Бютчли (Bütschli, 1908—1910) и А. П. Виноградов (1937, стр. 86—87) отмечают до 3% фосфатов в раковинах сепии и спирулы.

Большой интерес представляет крайне незначительное содержание меди в некоторых рострах (около 0,001—0,003 весовых процента). По всей видимости, это связано с тем, что ископаемые эндокохлии содержали медь в таких же относительно значительных количествах (по сравнению с другими беспозвоночными животными), как и современные их представители.

А. П. Виноградов (1937, стр. 134—135) отмечает, что медь является непременным компонентом гемоцианина крови головоногих. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 541—544) указывает, что в теле современной сепии (в том числе и в раковине) много меди (особенно много в крови).

Какие-либо различия в химическом составе различных частей ростра не были установлены. Собственно ростр и конотека также характеризуются одинаковым химическим составом.

В целом химический элементарный состав ростров верхнемеловых белемнитов близок к составу скелетных остатков современных сепиид. В этом нет ничего удивительного. Виноградов (1944,

стр. 143) на основании изучения химического состава огромного количества современных и ископаемых организмов, принадлежащих различным типам и классам, пришел к заключению, что химический состав древних организмов в пределах определенных родов и классов в основных своих чертах отвечал составу современных организмов тех же родов и классов.

Т. С. Берлин и А. В. Хабаков (1960, 1966) разрабатывают метод определения палеотемператур по отношению Ca/Mg в карбонатах. В частности, ими недавно закончено исследование отношения Ca/Mg в тех же экземплярах ростров верхнемеловых белемнитов, по которым проводилось определение изотопных палеотемператур. Были получены данные, сопоставимые с результатами наших исследований.

НЕКОТОРЫЕ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВЕЩЕСТВА РОСТРОВ

Т. С. Берлин и А. В. Хабаков (1960, стр. 408; 1961, стр. 195—208) провели интересные и важные исследования по определению электрокинетического потенциала (дзета-потенциала) карбонатных пород с целью выяснения условий их образования. Оказалось, что карбонаты неорганогенного происхождения имеют положительный электрокинетический потенциал, а органогенные карбонаты — отрицательный потенциал. Все исследованные ими ростры белемнитов показали положительный потенциал. По их мнению (1961, стр. 197), это не может быть объяснено лишь минеральными особенностями вещественного состава белемнитов. «Условия возникновения и роста ростров белемноидей в корне отличаются от условий образования остальных исследованных нами карбонатных органических остатков». Эти различия, по Берлин и Хабакову, состоят прежде всего в том, что белемниты, в отличие от всех остальных изученных организмов, обладали внутренним скелетом. Мы также думаем, что от положения скелета существенно зависел знак электрокинетического потенциала. Кроме того, необходимо иметь в виду, что на знак и величину потенциала, как подчеркивают Берлин и Хабаков, большое влияние оказывают различные примеси. Возможно, что содержащиеся в рострах примеси также влияют на дзета-потенциал ростра.

В дальнейшем предстоит выяснить причину «аномальности» дзета-потенциала ростров белемнитов. Можно лишь добавить, что сам по себе факт положительного электрокинетического потенциала ни в коем случае не является доказательством хемогенного происхождения карбоната ростров.

О ПЕРВОНАЧАЛЬНОМ СОСТАВЕ РОСТРОВ

Нет никаких оснований сомневаться в том, что ростр при жизни животного был существенно карбонатным. О первоначально карбонатном составе ростров свидетельствует их химический эле-

ментарный состав, близкий к химическому составу скелетных остатков некоторых современных головоногих. Трудно себе представить посмертные превращения, приводящие к появлению образования такого же точно состава, как и органогенный карбонат. Мы согласны с выводом Деке (Deecke, 1923, стр. 54) о том, что содержание 93—96% карбонатов кальция и магния в раковинах само по себе обеспечивает их фоссилизацию без существенного изменения состава.

О прижизненном образовании карбонатов, по нашему мнению, свидетельствует сложение ростров. Только прижизненным нарастанием можно объяснить образование коротеньких кристалликов laminae pellucidae, прерывающихся темноокрашенными laminae obscurae. Если бы имело место вторичное, посмертное образование карбонатов, то в таком случае, как же объяснить сохранность laminae obscurae, хорошо видимых на рис. 33? Ясно, что при вторичных процессах эти последние должны были бы исчезнуть.

К. А. Кабанов (1959) и Г. К. Кабанов (1964) полагают, что при жизни ростры были эластично-упругими и только посмертно стали жесткими, твердыми. Для объяснения сохранения структуры ростра предполагается, что в процессе перекристаллизации (весьма быстрой, так как на дне моря, по мнению упомянутых авторов, ростры были уже твердыми) создаются структуры, адекватные прижизненным структурам. Но при этом не объясняются ни избирательность перекристаллизации, при которой очень часто сохраняются «чехлики» (т. е. laminae obscurae Мюллер-Штолла), ни ее быстрый темп, не поясняется, как совмещался неизвестковый упруго-эластичный ростр с известковым фрагмоконом и т. п.

По нашему мнению, вероятно, не совсем правильно говорить как о первоначально исключительно карбонатном (и следовательно, твердом) ростре, так и о ростре, существенно сложенном органическим веществом (и следовательно, упруго-эластичном). Вероятно, минеральная (в основном карбонаты) и органическая составляющие в рострах верхнемеловых белемнитов находились в каких-то определенных пропорциях, причем, очевидно, в передней части ростра некоторых родов (антинокамаксы, гониотейтисы, белемнеллокамаксы) органическое вещество преобладало (см. главу II). Мы думаем, что передние участки ростров представителей упомянутых родов даже могли быть в известной мере «упруго-эластичными». Кстати, Елецкий (Jeletzky, 1961, стр. 523—524) допускает возможность существования пластичного материала в приальвеолярной части актинокамаксов.

Конечно, для получения правильного представления о прижизненном состоянии ростров необходимо располагать данными об их органическом веществе. В биологической и тем более в палеонтологической литературе под органическим веществом в раковинах головоногих моллюсков обычно понимают то конхиолин, по составу близкий хитину (Naef, 1922, стр. 12; Müller-Stoll, 1936, стр. 167; Lang, 1900, стр. 79; Догель, Зенкевич, 1940, стр. 484—486 и др.),

то хитин (Jaeckel, 1958, стр. 541—544; Schäfer, 1962, стр. 191; Акимушкин, 1963, стр. 5 и др.), то называют это органическое вещество неопределенным термином «роговое вещество» (Акимушкин, 1963, стр. 10 и т. д.; см. также раздел «Раковины теутид» в главе IX). Турек (Turek, 1933, стр. 296) на основании результатов изучения химического состава раковин некоторых современных цефалопод пришел к выводу, что органическое вещество в них представлено смесью хитина и конхиолина. Г. К. Кабанов (1964) установил, что ростр кальмара *Moroteuthis* хитиновый. По всей видимости, состав органики очень разнообразен и различен у различных таксономических единиц.

Есть сведения о присутствии в рострах верхнемеловых белемнитов значительных количеств органического материала (Реймент, 1961, стр. 14).

О значительных количествах органического материала в рострах предполагают Мюллер (Müller, 1951, стр. 144—146) на основании характера развития процессов окремнения ростров и А. П. Виноградов (1937, стр. 87—88) на основании содержания в них растворимых солей (см. выше). Кроме того, о несомненно высоком содержании органических веществ в остатках ископаемых цефалопод свидетельствуют данные Виноградова (1944, стр. 64, табл. 33) о том, что современные головоногие моллюски, как правило, содержат в раковинах больше органического вещества, чем остальные моллюски. Турек (Turek, 1933, стр. 297) также отмечает значительно более высокое содержание органических веществ в раковинах цефалопод по сравнению с другими беспозвоночными. Так, по его данным, в раковинах гастропод содержится 0,17—2,20%, а в раковинах цефалопод 3,07—6,99% органических веществ. Органических веществ значительно больше в раковинах теутид, чем в раковинах сепиид.

Имеются указания о сохранности конхиолина в раковинах цефалопод на протяжении сотен миллионов лет (Grégoire, 1959, стр. 1157—1158; 1964, стр. 868; Fujiwara, 1962, стр. 139—149).

В последние годы были опубликованы результаты определения аминокислот в ископаемых раковинах (вплоть до палеозоя) (Abelson, 1957, стр. 87—92; Florkin и др., 1961, стр. 440—442 и другие работы). Так, по данным Флоркена и соавторов, в перламутровом слое палеогеновых наутилоидей содержатся разнообразные аминокислоты (серин, пролин, аланин и др.).

Вернемся к вопросу о минералогическом составе ростров верхнемеловых белемнитов. Как мы полагаем, карбонат кальция ростров уже при жизни белемнитов был представлен в основном кальцитом. Известно, что кальцит является более устойчивой модификацией $CaCO_3$ по сравнению с арагонитом, и поэтому часто отмечается превращение арагонита в ископаемых раковинах в кальцит (Виноградов, 1944; Deecke, 1923; Ladd, 1957 и др.). В случае белемнитов, по нашему мнению, подобного превращения не было,

так как их ростры уже при жизни были преимущественно кальцитовыми. Доказательства тому мы видим в следующем.

В современных морских водоемах, как показали исследования Лоуенштама и Эпштейна (Lowenstam, Epstein, 1957), Эмери, Трасей и Ладда (Emery, Tracey, Ladd, 1954), Ревелла и Файрбриджа (Revelle, Fairbridge, 1957), арагонит образуется преимущественно на мелководных участках, а кальцит, наоборот, характерен для более глубоководных зон моря. С другой стороны, по наблюдениям Лоуенштама (Lowenstam, 1954, 1954a), Лоуенштама и Эпштейна (Lowenstam, Epstein, 1957), арагонит образуется при более высоких температурах, чем кальцит. Так, в бермудской ассоциации современной фауны существуют формы, содержащие в раковинах одновременно кальцит и арагонит. Лоуенштам (Lowenstam, 1954a, стр. 311, фиг. 1 и 2) установил, что содержание арагонита в подобных раковинах заметно возрастает с увеличением температуры и, наоборот, при более низких температурах накапливается преимущественно кальцит. По данным Додда (Dodd, 1963, 1964), особенности структуры раковин некоторых современных двустворок, состоящих одновременно из арагонита и кальцита, зависят от условий обитания и, прежде всего, от температуры.

Мы полагаем, что условия обитания белемнитов — относительно невысокие температуры, глубины порядка первых сотен метров (см. последние главы работы) — были более благоприятны для образования кальцита, но не арагонита. Тем не менее, очевидно, либо на определенных стадиях развития, либо в теплые сезоны года помимо кальцита в рострах белемнителлид (может быть лишь некоторых) накапливался также арагонит.

ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ВЕЩЕСТВЕННОГО СОСТАВА СКЕЛЕТНЫХ ОБРАЗОВАНИЙ БЕЛЕМНИТИД

Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936, стр. 167) отметил, что у Chitinoteuthidae ростры целиком были хитиновыми. У Aulacoceratidae, по его данным, ростры в основном были конхиолиновыми, но со значительной долей $CaCO_3$. Наконец, у Belemnitidae ростры становятся в основном карбонатными, но с определенным содержанием конхиолина.

Тот факт, что у ряда верхнемеловых белемнитов значительные участки ростров были образованы не карбонатами, а каким-то органическим веществом, а также высказанные в последнем разделе предыдущей главы замечания, что проостракумы верхнемеловых белемнитов могли быть образованы несохраняющимся в ископаемом состоянии материалом, позволяют предположить, что на заключительных этапах существования белемнитид начался обратный процесс, так сказать, декальцификации их скелетных частей.

Таким образом, подобный характер эволюции скелетных частей прослеживается не только у теутид (у которых процесс утраты скелетом неорганических компонентов начался значительно

раньше, чем у белемнитид) и сепиид, а также октопод (утративших скелет еще в конце мезозоя), но и у белемнитид.

А. П. Виноградов (1944, стр. 146—147), намечая общую тенденцию развития скелета беспозвоночных, пришел к выводу, что хитиновый тип скелета у беспозвоночных является наиболее древним. Уже в палеозое, хитиновый скелет импрегнировался либо фосфатами кальция и кальцитом, либо одним кальцитом.

Эволюция же скелета эндокохлий представляет в известной мере нарушение указанной тенденции. По мере развития эндокохлий они, как правило, все в большей степени утрачивали минеральные составляющие твердого скелета за счет возрастания роли органических компонентов.

ВЫВОДЫ

1. По данным рентгеноструктурного и других анализов установлено, что ростры и конотека верхнемеловых белемнитов сложены в основном кальцитом. Собственно фрагмокон и протоконх были образованы фосфатами.

2. Химический и спектральный анализы показали относительно значительные содержания в рострах Mg и Sr (0,1—0,3, редко больше весовых процентов), а также незначительные количества (обычно в пределах 0,003—0,01 весовых процента) алюминия, марганца, железа, а в некоторых рострах также титан. Во всех без исключения рострах присутствует от 0,01 до 0,3 весовых процентов натрия. В некоторых рострах обнаружена медь (порядка 0,001—0,003 весовых процента). В целом химический элементарный состав ростров верхнемеловых белемнитов близок к составу скелетных частей современных сепиид.

3. На основании представлений автора об образе жизни белемнитов (относительно невысокие температуры, глубины порядка первых сотен метров) и имеющихся данных об условиях образования современных карбонатов (кальцит по сравнению с арагонитом образуется при более низких температурах и в более глубоководных зонах моря) высказывается заключение, что кальцит ростров формировался при жизни белемнитов.

4. Ростры белемнителлид содержали значительные количества органического материала. Передние участки ростров актинокамаксов, гониотейтисов и белемнеллокамаксов, а также, по-видимому, проостракумы всех белемнителлид целиком были образованы органическим веществом, не сохранявшимся в ископаемом состоянии. Таким образом, доля органических компонентов в скелетных образованиях белемнитид возросла по сравнению с предыдущими эпохами мезозоя. Это, очевидно, находится в соответствии с проявившейся в течение мезозоя и кайнозоя общей тенденцией сокращения минеральных веществ и, наоборот, возрастания роли органических веществ в скелете эндокохлий.

ГЛАВА IV

ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В литературе известны описания патологических явлений у криноидей (Яковлев, 1956), брахиопод (Сарычева, 1949), двустворчатых моллюсков (Коробков, 1950; Султанов, 1951 и др.), аммоноидей (Камышева-Елпатьевская, 1951, 1966; Друшиц, 1954; Безносов и Шевырев, 1956; Kaufman, Kesling, 1960; Heller, 1964; Thiermann, 1964; Schmidt, 1961; Géczy, 1965, Guex, 1967 и др.), наутилоидей (Шиманский, 1948, 1956; Шиманский и Журавлева, 1961), фораминифер (Мамедов и Бабаев, 1965; Wilde, 1965), иглокожих и некоторых других групп (Pożaryska, Urbanek, 1955). Имеются обобщающие сводки по палеопатологии многих групп организмов (Moodie, 1923; Tasnadi-Kubaczka, 1962).

Поврежденные и ненормально развитые ростры белемнитов до настоящего времени описывались редко. Между тем Абель еще в 1916 г. (стр. 210) отмечал важное значение изучения повреждений ростров для воссоздания образа жизни белемнитов. Можно добавить, что изучение повреждений может дать многое для выяснения некоторых особенностей строения белемнитов в целом и ростров в частности.

Как показывает наш материал, поврежденные и ненормально развитые ростры верхнемеловых белемнитов отнюдь не являются редкостью. Так же, как это установлено для верхнеюрских белемнитов В. А. Густомесовым (1961, стр. 199), уродства и повреждения у верхнемеловых белемнитов имеют массовый характер. Как будет показано позже, в литературе нередко некоторые ненормально развитые ростры описывались в качестве самостоятельных видов. То, что патологические признаки могут быть приняты за систематические, отмечают также В. Г. Камышева-Елпатьевская (1951, стр. 214; 1966, стр. 93), Таснади-Кубачка (Tasnadi-Kubacz-

ка, 1962, стр. 72), В. Н. Шиманский и Ф. А. Журавлева (1961, стр. 111—117) и другие исследователи.

Таким образом, изучение аномально построенных и поврежденных ростров имеет непосредственное отношение к систематике.

КРАТКИЙ ОБЗОР ТРУДОВ, В КОТОРЫХ ИМЕЮТСЯ ДАННЫЕ ПО ПАТОЛОГИИ РОСТРОВ БЕЛЕМНИТОВ

Отдельные уродливые ростры белемнитов были описаны и изображены 100—150 лет тому назад рядом авторов (Blainville, 1827; d'Orbigny, 1842; Quenstedt, 1849 и др.). Достаточно подробное описание, сопровождаемое зарисовками поврежденных ростров, было проведено лишь Дюваль-Жувом (Duval-Jouve, 1841). Дюваль-Жув изучил большую коллекцию нижнемеловых белемнитов. На четких рисунках в его работе изображены различные случаи переломов ростров молодых стадий развития с последующим их «залечиванием» *Hibolites subfusiformis* Rasp. и представителей рода *Duvalia* (рис. 34).

В последующие десятилетия появляются разрозненные сведения о поврежденных и уродливых рострах (Schlüter, 1876; Müller, Wollemann, 1906), но единственной основательной работой по повреждениям ростров продолжительное время оставалась упомянутая работа Дюваль-Жува. Именно на основании данных Дюваль-Жува были сделаны многие выводы об образе жизни белемнитов Абелем (Abel, 1916, стр. 210—218) и Нэфом (Naef, 1922, стр. 223). В работах этих двух авторов воспроизводятся зарисовки поврежденных ростров Дюваль-Жува [1].

Основываясь на изображениях Дюваль-Жува, Абель (в его работе эти изображения помещены на фиг. 83—85) приходит к заключению, что все повреждения ростров имеют травматический характер. Предположение, что белемниты — животные открытого моря и хорошие пловцы — могли бы получить подобные повреждения в борьбе с другими животными, Абелю кажется вряд ли возможным, ибо на рисунках Дюваль-Жува показаны нарушения задней части ростров. По его мнению, у быстрых пловцов задняя часть тела не могла повреждаться, и, скорее всего, эти повреждения возникали при ударе о твердые объекты на морском дне.

Ссылаясь опять-таки на рисунки Дюваль-Жюва, Абель приходит к выводу, что повреждались только молодые ростры. Тонкие молодые ростры при ударе могли ломаться. Массивные же ростры взрослых особей не могли ломаться.

Нэф отмечает, что белемниты, очевидно, обитали в пределах литорали, так как, по его мнению, только здесь могли происходить столкновения, приводившие к возникновению повреждений, подобных показанным на рисунках Дюваль-Жува. Кроме того, по мнению Нэфа, имеющиеся материалы свидетельствуют о высокой жизнеспособности белемнитов.

[1] Абель повторяет еще раз эти же зарисовки Дюваль-Жува в работе 1935 г.

Даке (Dacqué, 1921, стр. 697—698), воспроизводя все те же рисунки Дюваль-Жува, разделяет поврежденные ростры на две группы: повреждения, залеченные без искажения очертаний взрослых ростров (возможны случаи утраты задней части молодого ростра), и сильные повреждения, которые сказались на внешней форме ростров в виде искривления и т. п.

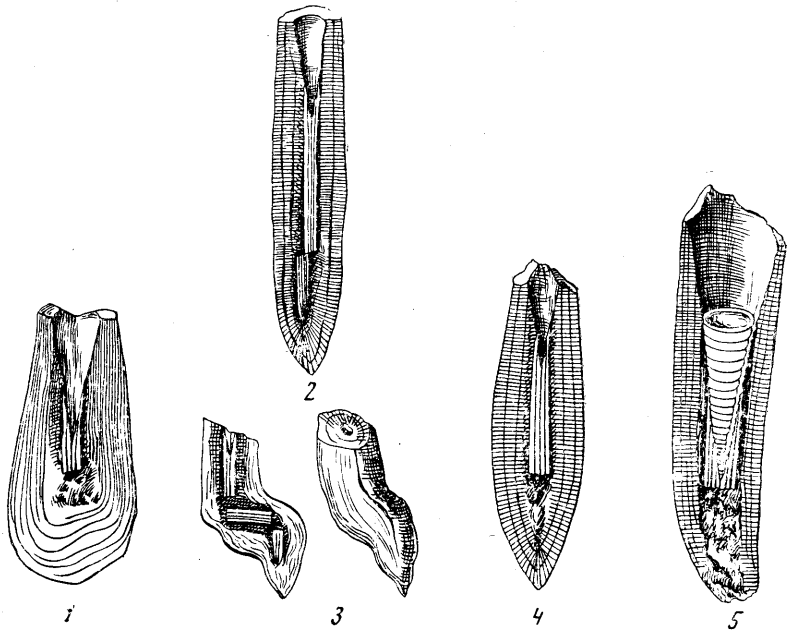


Рис. 34. Продольные сечения поврежденных ростров из неокома Кастеллана, Нижние Альпы. (По Дюваль-Жуву, 1841; из Абеля, 1916, фиг. 83—85):

1—ростр *Duvalia lata* (Blv.) с поврежденным юным ростром; *2*—*Hibolites subfusiformis* Rasp., полностью «залеченный» ростр, у которого был поврежден юный ростр; *3*—то же, искривленный ростр, юный ростр которого был переломан дважды; *4*—то же, экземпляр с переломом юного ростра и последующим образованием несколько укороченного ростра; *5*—то же, очень короткий ростр, юный ростр был сломан почти у вершины конуса фрагмокона

За последние 25—30 лет появилось несколько интересных работ, посвященных уродствам ростров мезозойских белемнитов.

Швеглер (Schwegler, 1939, стр. 74—80) отмечает, что болезненные изменения ростров среди юрских белемнитов очень широко распространены, но пока плохо изучены. Он описывает необычайно интересную аномалию развития ростра одного среднеюрского белемнита Швабии, заключающуюся в ответвлении второго ростра (стр. 76 работы Швеглера). По Швеглеру, второй дополнительный ростр был образован поврежденной мантией, причем повреждение наносилось сбоку (но не со стороны апекса,

как это предполагается Абелем). Швеглер, как и Нэф, считает, что белемниты обладали значительной способностью к регенерации и были живучими. По его мнению, мантия не могла быть тонкой, как это обычно полагают, и ростр был расположен в мягком теле. Это предположение противоречит существующим реконструкциям всего животного. Швеглер считает, что регенерация («залечивание») ростров после сильных повреждений могла быть только при наличии у моллюска толстой мантии. Следовательно, представления Швеглера находятся в резком противоречии со взглядами некоторых исследователей (Квенштедт, Никитин, Абель), допускавших возможность прижизненного истирания ростров.

Швеглер считает, что повреждения ростров происходили не вследствие удара о морское дно или скалы, но являются результатом укуса позвоночными животными, которые пожирали белемнитов[1]. По его данным (Schwegler, 1949, стр. 300), «залеченные раны» на рострах юрских белемнитов очень распространены.

Наконец, очень интересны выводы Швеглера (Schwegler, 1939, стр. 74; 1949, стр. 300) о том, что кроме индивидуальных заболеваний у белемнитов отмечаются болезненные изменения, похожие на дегенерацию и охватывающие всю группу в типолитическую фазу (по Шиндевольфу) ее развития.

В небольшой статье В. А. Густомесова (1961, стр. 199—203) содержатся очень интересные данные о прижизненных повреждениях ростров верхнеюрских белемнитов Русской платформы.

Прежде всего Густомесов указывает, что прижизненные повреждения ростров имеют массовый характер: примерно на 30 ростров приходится один поврежденный экземпляр. Повреждения в основном (90%) представлены разнообразными шрамами и царапинами, располагающимися как в передней, так и в задней части ростра, чаще всего на спинной стороне. Встречаются также и другие повреждения (искривления и т. п.).

Как и Швеглер, В. А. Густомесов считает, что белемниты погибали в основном от хищников (акулы, ихтиозавры, сородичи). Густомесов отмечает очень важную особенность, заключающуюся в том, что наиболее подвижные формы почти не имеют повреждений (так у *Pachyteuthis panderi* (Orb.) из 220 ростров только один поврежденный), а среди малоподвижных процент поврежденных значительно выше (у *Pach. russiensis* (Orb.) из 560 экземпляров у 41 экземпляра имеются повреждения).

В статье К. А. Кабанова (1959, стр. 30—40) описан ряд повреждений юрских и меловых белемнитов Ульяновского Поволжья. На основании анализа этих повреждений (искривление ростра, образование двух вершин, неполные переломы и др.) Кабанов

---

[1] Швеглер ссылается на данные Абеля (Abel, 1935) о находках 250 ростров в желудке акулы из лейаса. По данным Абеля (Abel, 1916, 1935), кроме того, известно о находках остатков белемнитов в брюшной полости ихтиозавра.

приходит к выводу о том, что при жизни животного ростр был не твердым, а эластичным. Этот вывод, в свою очередь, позволяет ему высказать ряд предположений о назначении отдельных элементов ростра и о функции ростра в целом. В частности, он считает, что ростр был опорным органом для поддерживания мягких тканей задней части животного, а также основой рулевого управления, что при движении ростр мог изгибаться под действием мышц в брюшную сторону и т. п.

В недавно завершенной работе Г. К. Кабанова (1964) описаны поврежденные и уродливые ростры юрских и меловых белемнитов Русской платформы и Крымско-Кавказской области. Автор классифицирует известные ему повреждения, выделяя искривления и скручивания, продольные царапины и шрамы на поверхности, прокусы поверхностных слоев и т. д. Крайне интересны описанные им случаи зарастания брюшной щели у белемнелл. В работе описаны и изображены многие другие совершенно уникальные случаи повреждений (например, зерно глауконита, вросшее в ростр и т. д.).

Г. К. Кабанов сообщает количественные данные о встречающихся повреждениях ростров. Подчеркивается, что патологические изменения ростров часто пропускаются, так как многие из них не проявляются во внешней форме ростров. Как и К. А. Кабанов, он отмечает, что искривление ростров чаще всего бывает в брюшную сторону, реже в боковые стороны, еще реже — в спинную.

Предположение К. А. и Г. К. Кабановых о прижизненном эластичном ростре в какой-то степени восстанавливает представление Эйхвальда (Eichwald, 1868, стр. 982—983) о хрящевом ростре, затем в процессе фосфатизации становящимся твердым.

В небольшой заметке С. Н. Колтыпина (1953, стр. 207—212) описан и изображен случай явного перелома ростра верхнемелового белемнита.

В монографии Пугачевской (Pugaczewska, 1961, стр. 121—123), посвященной описанию средне- и верхнеюрских белемнитов Польши, имеются сведения о прижизненных повреждениях ростров. Пугачевская кратко описывает различные случаи ненормального утолщения, искривления, вздутия, сжатия ростров, образования коленовидных изгибов, отклонения вершины, раздвоения апекса, образования продольных «морщинок» на апексе и т. д. Пугачевская не соглашается с выводом К. А. Кабанова о прижизненно эластичном ростре и его заключениями о функции ростра. По ее мнению, ростр, несомненно, был твердым и основное его назначение заключалось в защите тонкого фрагмокона.

Не согласны с выводом К. А. Кабанова о прижизненно эластичном ростре также А. Г. Халилов и Ак. А. Ализаде (1960, стр. 35—42), описавшие несколько аномальных ростров аптских белемнитов юго-восточного Кавказа. По их данным, патологические изменения ростров могут быть не только следствием механи-

ческого повреждения (в результате нападения хищников, менее вероятно — вследствие воздействия волн и грубого обломочного материала в прибрежных зонах моря), но и при нарушениях функций ткани, строившей скелет. Таким образом, важную роль в образовании аномальных ростров эти авторы отводят мантии, нормальное функционирование которой нарушается тем или иным повреждением.

Шмид (Schmid, 1963, стр. 294—296) также полагает, что уродливые ростры возникают в результате отклонений в функционировании мантии. Сходные взгляды высказываются Стевенсом (Stevens, 1965).

Наконец, в недавно опубликованной «Палеопатологии» Таснади-Кубачки (Tasnadi-Kubaczka, 1962, стр. 69—73) имеется небольшой раздел, посвященный патологии белемнитов. Этот раздел не содержит новых оригинальных данных и в целом представляет изложение взглядов Абеля и Швеглера. В монографии Таснади-Кубачки еще раз повторены изображения из работы Дюваль-Жува, а также воспроизведены зарисовки Швеглера.

Перечисленными работами по существу, исчерпываются публикации, в которых рассматриваются вопросы патологии ростров белемнитов.

Особое место занимают случаи изображения и описания уродливых ростров в качестве «новых» видов. Известные автору подобные случаи рассмотрены ниже в главе V.

ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

Все многообразие ростров, обладающих какими-либо аномальными особенностями строения или несущими следы повреждений, может быть сведено к двум большим группам подобно тому, как это предложено В. Н. Шиманским (1956, стр. 13—18; Шиманский и Журавлева, 1961, стр. 111) для наутилоидей и некоторых других беспозвоночных.

К первой группе относятся патологические изменения в результате ненормального функционирования мантии ростра. Вторую группу составляют ростры, несущие отчетливые следы механических повреждений: удара, прокуса и т. п.

Кроме того, имеется небольшое число уродливых ростров, причина аномального развития которых совсем неясна.

Некоторые недостоверные случаи повреждения ростров паразитами описаны в главе VI.

ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РОСТРОВ

Эту группу образуют ростры, обладающие разнообразными нарушениями. Нарушения могут охватывать либо весь ростр, либо его часть, проявляться либо на протяжении всего времени нарастания ростра, либо в какой-то отдельный период его развития.

По нашему мнению, совпадающему со взглядами, недавно высказанными А. Г. Халиловым и Ак. А. Ализаде (1960, стр. 35, 39), патологические изменения ростров обусловлены ненормальным, нарушенным по какой-то причине функционированием мантии. Непосредственные причины возникновения нарушений функционирования мантии обычно остаются не выясненными. В части случаев, по-видимому, первопричиной нарушений является механическая травма. Но в подавляющей массе случаев причина нарушения деятельности мантии не известна. По нашим представлениям, на ростре могли сказываться заболевания или повреждения организма в целом и, в частности, его мягких тканей.

Мы различаем следующие случаи патологических изменений ростров верхнемеловых белемнитов: искажения формы ростра, нарушения вершины ростра, нарушения апикальной линии, нарушения альвеолы, нарушения брюшной щели, нарушения слоев ростра, искажения поверхностной скульптуры ростра.

Искажения формы ростра

Вследствие ненормального развития всего тела животного, вызванного, скорее всего, каким-либо заболеванием или (что менее вероятно) являющегося следствием повреждения, ростры могут приобретать самую различную форму. Изредка встречаются ростры настолько деформированные, что не удается определить даже их родовую принадлежность. У всех ростров данной группы наблюдаются на продольных или поперечных сечениях искривления линий нарастания (см. стр. 108—112).

Мы различаем четыре основных типа уродств, при которых происходит более или менее значительное искажение очертаний ростра: искривление ростра, вздутие всего ростра или отдельной его части, общая деформация ростра и деформация спинной стороны ростра.

Искривление ростра

В литературе имеются описания и изображения искривленных ростров верхнемеловых белемнитов. Искривленные ростры *G. quadrata* изображены в работе Мюллера и Воллемана (Müller, Wollemann, 1906, табл. XI, фиг. 7—9). Хорошие изображения искривленных ростров белемнелл помещены в работах К. А. Кабанова (1959) и Г. К. Кабанова (1964).

Нарушения состоят в более или менее значительном искривлении ростра без заметных изменений его размеров и общих очертаний. Наиболее часто встречающиеся случаи изгибания апикального конца ростра описаны отдельно.

Искривленными могут быть как совсем юные и молодые ростры, так и взрослые ростры (их большинство).

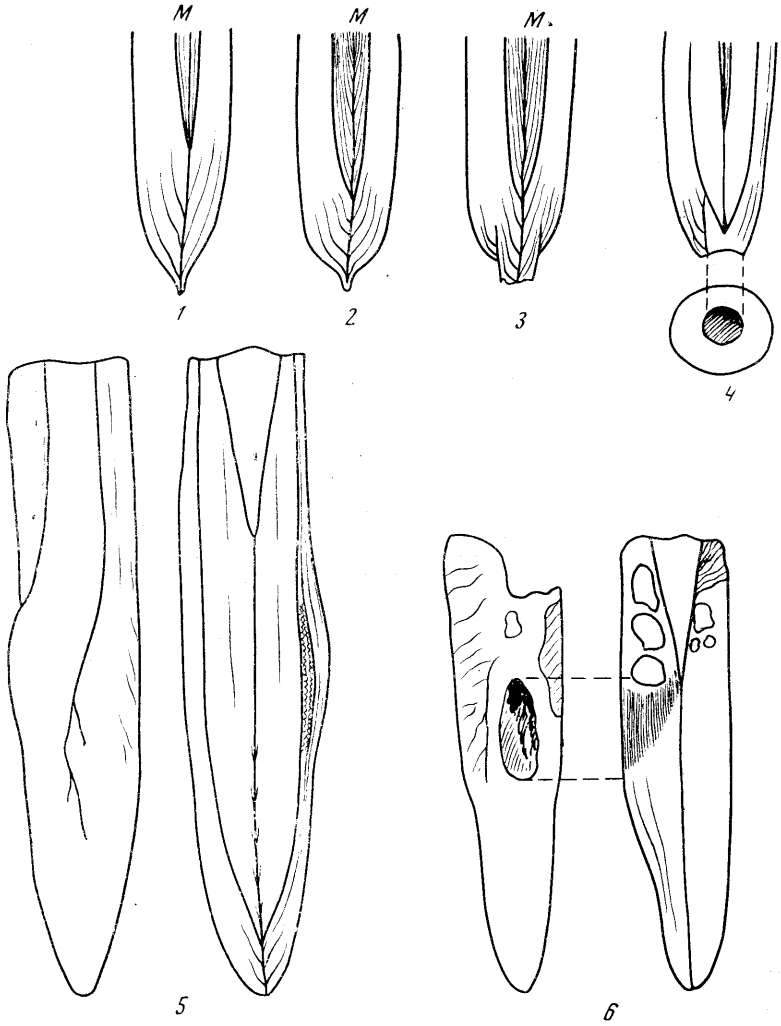


Рис. 35. Различные случаи развития апикального конца ростра и ненормального развития ростров:

1—4—Belemnella lanceolata lanceolata (Поволжье и Сев. Донец): *1*—нарастание в длину; *2*—нарастание в толщину; *3*—последующие слои не полностью облекают предыдущие; *4*—образование ямки на апикальном конце; *5—Belemnitella* sp. indet. (Закаспий, сантон, № 116/2), справа раскол в боковой плоскости; вздутие верхних слоев ростра; слева вид со спинной стороны; видно искривление этой стороны; *6*—белемнит из отложений зоны *Belemnitella langei* (Эмба, № 5449/10); справа—спинно-брюшной раскол; видны полости *Cliona* (?) и сквозное отверстие со спины до вершины альвеолы; слева вид со спины

Легкие искривления не сопровождаются какими-либо другими уродствами. Значительным же искривлениям сопутствуют различные другие нарушения: вздутия, «мятая поверхность» ростра, искажение отпечатков сосудов и т. д. Изредка отмечается некоторое укорочение ростра.

У четырех ростров (два из них изображены: рис. 35-*5* и табл. II, фиг. 4) наблюдается перекручивание задней и средней частей ростра по его оси, хорошо фиксируемое деформацией спинно-боковых площадок и бороздок и по положению спины. Только у одного экземпляра (рис. 35-*5*) спина «свернута» влево, если смотреть на ростр со стороны спинной стороны. У трех остальных подобным образом деформированных ростров спина смещена вправо. Обращает на себя внимание тот факт, что скручивание захватывает только поверхностные слои ростра. Так у ростра № 116/2 (см. рис. 35-*5*) скрученные и несколько вздутые самые верхние (молодые) слои как бы скользят по поверхности резко выделяющейся одной из предшествующих стадий нарастания ростра, абсолютно не затронутых деформацией. По этому признаку скручивание близко деформациям типа «мятой поверхности» и кольцевым валикам.

Скрученные по оси ростры юрских белемнитов Польши изображены в работе Пугачевской (Pugaczewska, 1961, табл. I, фиг. 4, 5). Подобный вид деформации отмечает также Г. К. Кабанов (1964).

Выше уже отмечалось, что общее искривление ростра, по-видимому, связано с какими-то нарушениями жизнедеятельности животного и вряд ли вызвано травмой. Возможно, конечно, что причиной нарушения жизнедеятельности было повреждение ростра на ранних стадиях его развития (см. подраздел «Нарушения слоев ростра» данной главы; см. также рис. 44).

Вздутие ростра

Довольно обычный случай уродства, наиболее часто наблюдающийся у белемнелл, реже у белемнителл, еще реже у других родов. Изображения вздутых верхнемеловых ростров имеются в работах Мюллера и Воллемана (Müller, Wollemann, 1906, табл. XI, фиг. 17), К. А. Кабанова (1959, табл. I, фиг. 6) и др. Вздутые ростры юрских белемнитов описаны и изображены Пугачевской (Pugaczewska, 1961).

Нарушение заключается либо в развитии утолщения на одной из сторон ростра, либо в появлении вздутия средней или (особенно часто) задней частей ростра. Общие контуры ростра, характерные для вида, сохраняются.

Никаких признаков механического воздействия на ростры, как и при искривлениях, установить при изучении вздутий не удалось. По-видимому, как и искривления, вздутия связаны с ненормальным функционированием организма животного. На продоль-

ных расколах вздутых ростров обычно видны неправильно наслоенные листочки последовательных стадий нарастания. Хорошо это, в частности, видно на продольном шлифе, изображенном в работе Пугачевской (Pugaczewska, 1961, табл. I, фиг. 12). Пугачевская объясняет возникновение вздутия ненормальным характером нарастания ростра, обусловленным повреждением, полученным на ранних стадиях развития. Однако характер этого повреждения остался не выясненным.

Более редки вздутия, равномерно охватывающие одну из сторон ростра на значительном протяжении. Например, у ростра *Bel. lanceolata* № 35/2 равномерно вздута спинная сторона. На спинно-брюшном расколе видно, что отдельные линии нарастания, следующие сразу же после первого видимого ростра, дугообразно изогнуты, вследствие чего и образуется общее вздутие спинной стороны. Никаких следов какого-либо повреждения обнаружить не удалось. Ясно одно: начиная с ранних стадий ростр уже развивался неправильно.

Наконец, возможен случай равномерного вздутия ростра в целом или отдельной его части. Этот случай близок к описанным ниже случаям изменения контура ростра. Однако в последних не отмечается нарушения в характере нарастания ростра, тогда как в случае равномерного вздутия на продольных расколах видны нарушения в наслоении отдельных линий нарастания.

Общая деформация ростра

Также довольно часто встречающийся тип аномального строения ростра, связанный с патологическим развитием животного. Возможно, что ненормальное развитие животного было вызвано каким-то повреждением (ударом, укусом и т. п.), бывшим ранее. Однако следы подобного повреждения ни на одном из имеющихся в нашем распоряжении ростров выявить не удалось. Вполне возможно, что повреждение было нанесено не ростру, а остальной части животного. Интересно, что общая деформация характерна в основном для взрослых ростров. У молодых особей отмечается относительно незначительная степень деформации.

Нарушения подобного типа весьма разнообразны в деталях, но общим для них является, во-первых, обычно значительное сокращение длины ростра (рис. 36-*6*, 37-*7*, *8*), во-вторых, совершенно незакономерное вздутие ростра и, в-третьих, резкое искажение системы отпечатков сосудов.

Деформация спинной стороны ростра

У двух ростров (взрослый экземпляр *B. langei* и юная особь *Bel. sumensis*) передняя часть спины как бы оттянута. Вдоль спинно-боковых площадок образуются пологие желобки. На поперечном сечении видно заметное утонение последних слоев рост-

ра в районе этих желобков и, наоборот, утолщение на спине. Изменение толщины последних слоев ростра происходит за счет различной толщины отдельных слоечков; ни один из них не выпадает на спинно-боковых площадках. Кроме того, отмечается образование небольших «зазоров» между деформированными

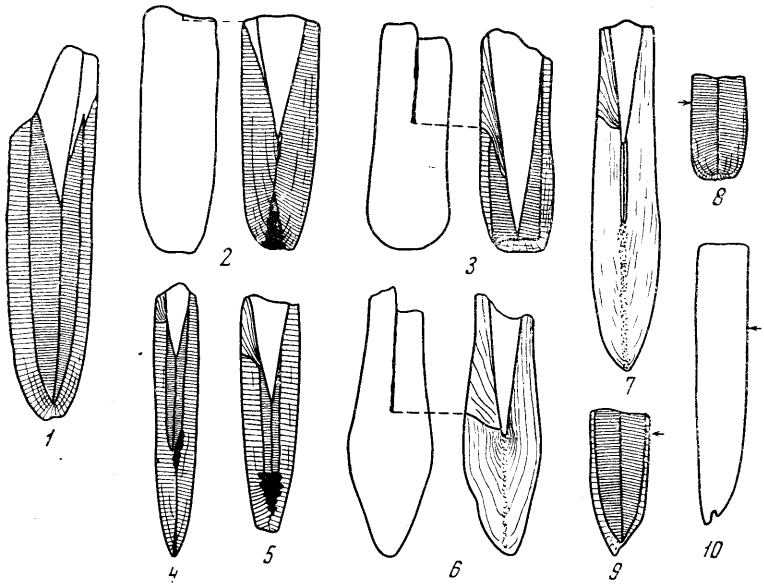


Рис. 36. Прижизненные повреждения и деформации ростров различных белемнитов. Уменьшение примерно 2:

1—укороченная последняя стадия ростра *Belemnitella mucronata* (Эмба, № 540); *2*—короткий ростр *B. mucronata* вследствие ненормального роста его задней части (Кошабулак, район Нукуса, № 109); *3*—короткий ростр *B. mucronata;* ростр был откушен (?) или отломан (?) непосредственно ниже вершины альвеолярного конуса и затем «залечен» (с. Нижнее, Луганская обл., № 167/1); *4*—апикальная линия взрослого ростра *Belemnitella langei* смещена по отношению к апикальной линии молодого ростра (уроч. Актулагай, Эмба, № 5436); *5*—ростр *B. langei* ненормально толстый и короткий; конец молодого ростра был утрачен до начала образования слоев взрослого ростра (Эмба, № 423/3); *6*—сильно деформированный в результате ненормального развития ростр *Belemnella lanceolata;* первый видимый ростр отсутствует (!) (северная окраина Донбасса, № 121/7); *7*—первый видимый ростр оброман; *Bel. lanceolata* (р. Инза, Ульяновская обл., № 5/1); *8*— апикальный конец ростра *Belemnitella* sp. вследствие его повреждения «притуплен» (Эмба, № 1200/1); *9*, *10*—на апикальном конце—два мукро; *9*—продольный раскол задней части ростра *Belemnitella praecursor* (Эмба, № 39/1); *10*—зарисовка сбоку ростра *Belemnitella* sp. (Крым, № 23). Стрелки показывают положение брюшной стороны

слоями ростра в местах их утолщения и недеформированной более ранней частью ростра («зазоры» показаны черным на рис. 38-*1*).

Никаких видимых причин появления этой аномалии в развитии спинной стороны установить не удалось. Вероятно, эти причины — в нарушениях мягкой части тела белемнита.

Внешне деформация типа «оттянутая спина» очень напоминает расплющенные уже в породе ростры (см. главу VII).

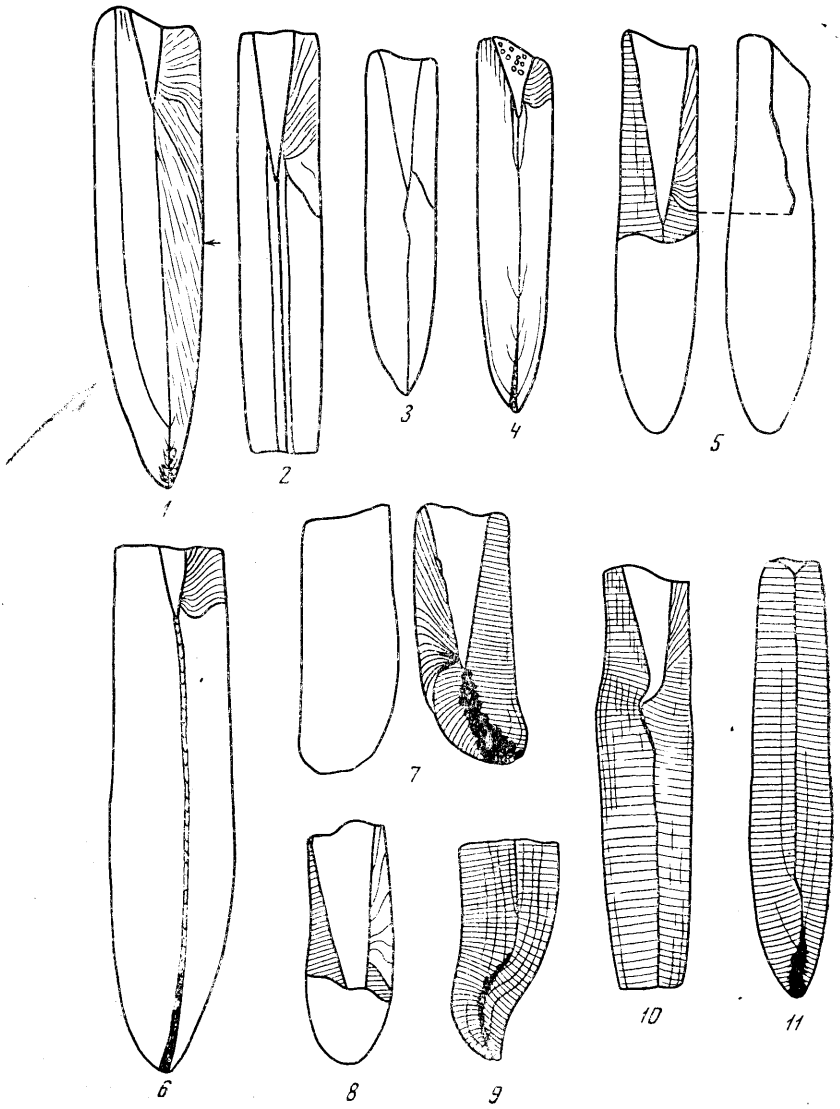


Рис. 37. Нарушения брюшной щели и апикальной линии. Несколько уменьшено:

1—8—ненормально удлиненная щель; *1, 3, 6, 7, 8*—кроме того, ростры в различной степени деформированы при жизни; *5*—ростр деформирован, а щель искривлена; *1—Belemnella lanceolata* (Славяносербск, Луганская обл., № 795), стрелкой показан конец щели на поверхности ростра; *2—Belemnella lanceolata* (с. Шиловка, Ульяновская обл.); *3—Belemnella arkhangelskii* (Мангышлак, № 22—2/1); *4—Gonioteuthis granulata quadrata* (Богучар, Воронежская обл., № 931—3/1); *5—Belemnitella langei* (с. Лагодов, Львовская обл., № 6363/3); *6—Belemnella lanceolata* (Славяносербск, Луганская обл., № 795/1); *7—Belemnella arkhangelskii* (Эмба, № 1); слева—вид ростра с противоположной стороны; *8—Belemnitella* sp. indet. (Эмба, № 5/1); *9*—искривление нижнего конца апикальной линии; *Belemnella lanceolata* (№ 8045); *10*—искривлены верхняя часть апикальной линии и вершина альвеолярного конуса; *Belemnella arkhangelskii* (р. Аят, Кустанайская обл., № 170/1); *11*—искривлена нижняя часть апикальной линии; *Goniocamax westfalicus mujnakensis* (п-ов Муйнак, Аральское море, № 2035/18)

Нарушения вершины ростра

Задняя часть ростров (вершина или апекс) верхнемеловых белемнитов наиболее подвержена различного рода деформациям. Различаются две категории нарушений задней части ростра: нарушения без отклонения вершины и нарушения с отклонением вершины в сторону.

Нарушения вершины ростра без ее отклонения

Апикальная часть ростра многих десятков ростров (главным образом, белемнителл и белемнелл) несет следы самых разнообразных деформаций. Наиболее обычны следующие нарушения задней части ростра: закругление вершины, закругление вершины с образованием ямки, образование второго шипика-мукро, заострение вершины и прочие нарушения вершины.

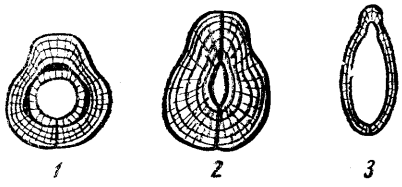


Рис. 38. Схематические зарисовки поперечных сечений ростров в области альвеолы:

1—прижизненная деформация спинной стороны; *Belemnitella langei*, № 5429—2/3; *2—3*—посмертное сдавливание ростра; *Belemnella lanceolata*, № 131/5 и 131/3

Закругление вершины. Наиболее распространенное нарушение, заключающееся в ненормальном закруглении апекса при отсутствии внешних следов деформации. В частности, у некоторых экземпляров *B. mucronata mucronata* из с. Рыбушки необычайно округлые и притупленные апексы. Автор вначале предполагал, что эти ростры принадлежат отдельному подвиду. Однако после изучения продольных расколов стало ясно, что закругление ростров обусловлено несколько ненормально более уплотненным наращиванием слоев ростров в их апикальных частях. Причем наращивание проходит по более плавной кривой, чем это характерно для данного подвида (рис. 36-*1, 2, 3, 8*). Различный «темп» наращивания задней части ростра отмечается также и для *Bel. lanceolata*. Обычно никаких видимых причин изменения характера нарастания апикальной части выявить не удается. Но иногда отмечается (рис. 36-*8*) как бы «притупление» более ранних стадий развития ростра и затем обволакивание их последующими слоями ростра.

Несомненно, подобные аномалии нарастания вершины ростра и связанное с этим некоторое изменение общих пропорций задней части ростра и его некоторое укорочение встречаются часто. Для их установления необходимо иметь продольные расколы ростров.

Характерно, что отмеченная ненормальность не сопровождается какими-либо иными деформациями ростра. По мнению автора, ряд описанных в литературе «новых» видов на самом деле представляет ростры, обладающие описанными аномалиями. Извест-

ные автору подобные «новые» виды описаны в следующей главе.

Закругление вершины и образование ямки. Иногда закругление заднего конца ростра сопровождается расширением маленького отверстия на апексе (см. подразделы «Апикальная линия» и «мукро», глава II). Образуется более или менее крупное отверстие (рис. 35-*4*). Форма и величина отверстия, по-видимому, в значительной мере связаны с процессами разрушения, но характер последних, несомненно, предопределялся какими-то прижизненными нарушениями вершины ростра. Ямка напоминает описываемые Мюллер-Штоллом (Müller-Stoll, 1936, стр. 184, 219, табл. II, фиг. 4—8) под названиями foramen apicale и fovea apicalis отверстия на апексах лейасовых белемнитов.

Образование второго шипика-мукро. У шести ростров белемнителл кроме основного мукро — обычно более длинного и лучше выраженного — развивается дополнительный шипик (рис. 36-*9*, *10*). Дополнительный шипик обычно короче. Образование двух шипиков, видимо, связано с некоторым отклонением апикальной линии самой последней стадии нарастания ростра (рис. 36-*9*). При этом слои ростра последней стадии образуют «основной» (длинный) шипик, а более древние слои образуют менее отчетливо выраженный и более короткий «дополнительный» носик. Интересно, что «основной» шипик обычно смещен к спинной стороне. Это связано с тем, что апикальная линия последних стадий развития, как правило, сдвинута также к спинной стороне (см. ниже).

Подобного происхождения также двураздельная вершина у ростра *G. quadrata*, недавно описанного Финцель (Finzel, 1963, стр. 47) и Шмидом (Schmid, 1963, стр. 294—296).

Однако, по-видимому, двураздельные вершины могут возникнуть и вследствие повреждения. Так, К. А. Кабанов (1959, стр. 32, табл. I, фиг. 4) описывает ростр *B. langei*, у которого кроме нормального мукро имеется еще дополнительный шипик. Кабанов предполагает, что апикальный конец ростра был раскушен вдоль вместе с мантией (имеется еще шрам). Мантия после заживления раны раздвоилась и приобрела возможность отложить вторую боковую вершину.

Разделение апекса, по всей видимости, нередко встречается у юрских белемнитов (Pugaczewska, 1961, табл. I, фиг. 1, 11, 13).

Заострение вершины. Необычное для данного вида или подвида заострение задней части ростра встречается значительно реже, чем закругление вершины. Возникновение заостренных вершин не прослежено на продольных расколах. Возможно, что заострение ростра следует относить не к уродствам, а к индивидуальным отклонениям (см. ниже).

Прочие нарушения вершины. Изредка отмечаются иные искажения очертаний задней части ростра, связанные с ненормальным нарастанием листочков последних стадий развития.

Отклонение вершины ростра

Это довольно обычное нарушение заключается в изгибании заднего конца ростра в одну сторону. Степень изгибания может быть различной: от сильного искривления всей задней части ростра под значительным углом к оси ростра до небольшого смещения апекса.

Обычно отклонение вершины ростра сопровождается различными другими деформациями. Как правило, отклонение вершины наблюдается только у взрослых ростров. Но в коллекции имеется один молодой ростр белемнеллы (№ 7117-1) со смещенной вершиной.

Любопытно, что из 21 ростра у 14 смещение вершин происходит в сторону спины, у 5 — в брюшную сторону и только у 2 — в одну из боковых сторон. Наши наблюдения расходятся с утверждениями Г. К. Кабанова (1964) о том, что искривление, как правило, происходит в брюшную сторону, реже — в боковом направлении и еще реже — в спинную сторону. По его мнению, ростр изгибался преимущественно в брюшную сторону под действием «конвульсивно сокращавшихся» мускулов. К. А. Кабанов (1959, стр. 38) также подчеркивает, что «вследствие внезапного резкого сокращения мантии» вершина ростра изгибается по направлению брюшной стороны.

Отклонение вершины ростра, судя по изображениям в работе Пугачевской, также достаточно обычно (Pugaczewska, 1961, табл. I, фиг. 2, 8, 9, 14). К сожалению, Пугачевская не отмечает, преимущественно в какую сторону происходит отклонение.

Между тем у всех без исключения нормальных, лишенных каких-либо повреждений или искажений ростров (особенно у белемнителл и белемнелл) на продольных расколах хорошо отмечается незначительное отклонение апикального отрезка апикальной линии именно в спинную сторону (см. все рисунки, на которых даны спинно-брюшные сечения, а также описание апикальной линии в главе II).

Совсем нередки более заметные отклонения задней части апикальной линии опять-таки к спине, вследствие различия в направлении оси ростра на различных стадиях его развития (рис. 36-*4*). Поэтому неудивительно, что апекс по самому характеру устройства ростра должен легче отгибаться к спинной, но не к брюшной его стороне.

Разбираемые здесь нарушения генетически тесно связаны с деформациями апикальной линии, описанными в следующем разделе.

Нарушения апикальной линии

На спинно-брюшных расколах ростров удается наблюдать самые разнообразные нарушения апикальной линии.

Искривление апикальной линии

У некоторых ростров (преимущественно у белемнелл) апикальная линия несколько более обычного приближена к брюшной стороне с дугообразным изгибом в ту же сторону (см. рис. 37-*6*).

Реже отмечается весьма слабое изгибание апикальной линии на всем ее протяжении.

Более часты искривления лишь участков апикальной линии. Может быть искривлена передняя часть апикальной линии. Так, например, на рис. 37-*10* показан экземпляр, у которого сильно искривлена передняя часть апикальной линии вместе с вершинной частью альвеолярного конуса. Редкий случай искривления приальвеолярного участка апикальной линии и всей передней части ростра описан в статье К. А. Кабанова (1959, табл. I, фиг. 7).

Чаще происходит искривление задней части апикальной линии (см. рис. 37-*9*, *11*). Как правило, при искривлении апикальный конец ростра смещается к спине. Обычно искривления апикальной линии сопровождаются соответствующими деформациями слоев ростра (см. рис. 37-*10* и др.) и более или менее заметными деформациями ростра в целом. Конечно, все описанные выше искривления ростра сопровождаются искривлениями апикальной линии.

Искривления апикальной линии, видимо, связаны с общими нарушениями в развитии ростра. По нашим представлениям, как и описанные выше различные деформации (искривления и вздутия ростров и т. п.) искривление апикальной линии происходило не в результате воздействия какого-то мгновенного акта (удар, хватание и т. д.), а в течение длительного времени вследствие ненормального функционирования организма в целом или отдельных его органов.

Смещение апикальной линии

На спинно-брюшных расколах многих ростров часто удается заметить смещение апикальной линии взрослого ростра по отношению к положению апикальной линии у молодого ростра.

Хорошо это явление видно у экз. № 5436 *B. langei*, внешне не имеющего абсолютно никаких аномалий. На спинно-брюшном расколе резко различаются по цвету и по характеру строения кристаллов кальцита две стадии развития ростра: молодая и взрослая. Кроме того, прекрасно виден сдвиг заднего конца апикальной линии молодого ростра в брюшную сторону по отношению к положению апикальной линии ростра в целом. Близ апикального конца молодого ростра, уже в пределах последующих слоев отмечается участок беспорядочно расположенных кристаллов кальцита (показан черным на рис. 36-*4*). В отдельных случаях было отмечено смещение линии основания брюшной щели, соответствующее отклоняющейся стадии молодого ростра, и некоторая приостановка в наращивании ростра (см. рис. 21).

Иногда удается установить еще более резкое расхождение в положении апикальной линии молодого ростра и ростра в целом. Однако почти во всех случаях апикальная линия молодого ростра бывает смещена в брюшную сторону. По всей видимости, в подобном смещении нет ничего особенного, и оно вообще не столь аномально, как это поначалу может показаться. Дело в том, что у нормально развитых особей задний отрезок апикальной линии, соответствующий последним взрослым стадиям роста ростра, всегда несколько смещен к спинной стороне (см. стр. 40). Если же взять отрезок линии, отвечающий более ранним стадиям, то окажется, что он почти прямой. Следовательно, рассматриваемое здесь явление заключается, прежде всего, в некотором усилении выгиба апикальной линии в задней части ростра к брюшной стороне и в более четком изгибе заднего конца апикальной линии взрослого ростра к спине. Ведь у нормального ростра апикальная линия представляет дугу, выгнутую к брюшной стороне.

Кроме того, апикальная линия в случае смещения имеет перерыв, обусловленный резким различием стадий ростра (см. рис. 36-*4*). По всей видимости, описанные здесь случаи смещения апикальной линии обусловлены этими различиями.

Апикальная линия отсутствует в задней части ростра

На спинно-брюшных расколах ряда ростров видно, что вместо собственно апикальной линии с хорошо выраженной «елочкой» (см. рис. 12) вдоль оси ростра беспорядочно расположены мелкие кристаллики светлоокрашенного кальцита.

У одного ростра *Bel. lanceolata* (см. рис. 36-*7*) сломан первый видимый ростр; в задней части ростра вместо апикальной линии образовались мелкие кристаллы.

У экз. № 423/3 *B. langei* (см. рис. 36-*5*) обломан ростр более поздней стадии развития. В задней части взрослого ростра образуются беспорядочно ориентированные кристаллы (на рисунке показаны черным цветом).

У других ростров (см. табл. II, фиг. 7) никаких переломов нет, но в задней части ростра вдоль оси также имеются беспорядочно расположенные кристаллы.

Отсутствуют первый видимый ростр и апикальная линия

Весьма редко встречаются ростры, у которых на всем их протяжении нет апикальной линии в обычном понимании этого термина. Вместо нее по оси ростра располагаются мелкие светлоокрашенные кристаллики (см. рис. 36-*6*).

Подобное явление, видимо, связано с ненормальным нарастанием ростра начиная с самых начальных стадий. В результате этого не образуется обычная для нормальных ростров «елочка» вложенных друг в друга апексов последовательных стадий нарастания ростра. Кстати, существование экземпляров без первого видимого ростра [так же как и в тех случаях, когда последний

обломан либо частично (см. рис. 36-*7*), либо целиком (см. рис. 36-*3*)] говорит о том, что он не мог играть значительной роли в формировании всего ростра, как это допускает С. Н. Колтыпин (1953, стр. 212).

Нарушения альвеолы

Изредка наблюдались ростры, у которых совместно с передней частью апикальной линии искривлена вершина альвеолярного конуса, как показано на рис. 37-*10*.

Еще реже встречается притупление вершины альвеолярного конуса. У экз. № 5463/43 *B. langei* альвеола ненормально глубокая, вершина альвеолярного конуса срезана (ширина притупленной части около 2 *мм*), нет апикальной линии и первого видимого ростра, не прослеживается, как обычно, след протоконха.

Нарушения брюшной щели

В строении брюшной щели белемнителл и белемнелл нередки значительные отклонения от нормы. Крайне редко отмечались нарушения брюшной щели также у гониотейтисов.

Нарушения брюшной щели разделяются на три группы. К первой группе принадлежат различного рода искривления щели: простые искривления, искривления с расширением, наконец, искривления с удлинением. Вторую группу составляют разнообразные случаи «зарастания» щели. Третью группу образуют нарушения линии основания брюшной щели.

Искривление щели

Простое искривление. При рассматривании ростра с брюшной стороны видно, что щель слегка искривлена, внизу часто немного отогнута в сторону в виде крючка — у 9 ростров (из которых 2 — *B. mucronata*, 4 — *B. langei*, 2 — *Bel. lanceolata*, 1 — *Bel. arkhangelskii*).

Искривление и расширение щели. Если смотреть на ростр с брюшной стороны, то видно, что щель не только искривлена, но и несколько расширена — у 4 ростров (*B. praecursor praecursor*, *B. p. media*, *B. mucronata*, *Bel. lanceolata*).

Искривление и удлинение щели. Брюшная щель может быть не только искривлена, но и удлинена (иногда весьма значительно) вниз (рис. 37, и 45-*2*).

Ненормальное удлинение щели происходит за счет расширения задней (нижней) щелевой пластины. Форма линии основания брюшной щели часто остается либо неизменной, либо лишь слабо деформированной (см., например, рис. 37-*5*). Однако чаще линия основания брюшной щели существенно нарушается. Так, например, у одного экземпляра *B. praecursor* основание щели, как у *Bel. arkhangelskii*, ростр вздут, отпечатки спинно-боковых бороздок сильно искажены. Очень изменен рисунок основания щели

у ростров, изображенных на рис. 37-*2*, *3*, *7*, *8*. Как правило, при этом очень сильно искажены общие очертания ростров.

Крайне редко встречаются случаи, когда при внешнем осмотре видна очень длинная щель, спускающаяся ниже середины ростра (см. рис. 37-*1*). На спинно-брюшных расколах подобных ростров видно возникновение образования, напоминающего спайку, неясно отделенного от собственно щели (на рис. 37-*1* «спайка» расположена ниже стрелки) и сопряженного на поверхности ростра не с зияющей щелью, а с брюшной бороздой.

Как правило, искривление и расширение брюшной щели сопровождается достаточно отчетливыми искажениями контуров ростров и нарушениями кровеносной системы (см. соответствующие разделы). Крайне редки случаи, когда деформация ростров и сосудов не сопровождается нарушениями в строении брюшной щели. Так у совершенно нормального ростра *B. langei* довольно сильно искривлена щель. У другого экземпляра этого же вида, обладающего искривленной щелью, лишь очень незначительно нарушены отпечатки сосудов.

«Зарастание» щели

У нескольких ростров белемнителл и белемнелл отмечается своеобразное нарушение брюшной щели, внешне проявляющееся в том, что щель либо полностью, либо на значительном отрезке

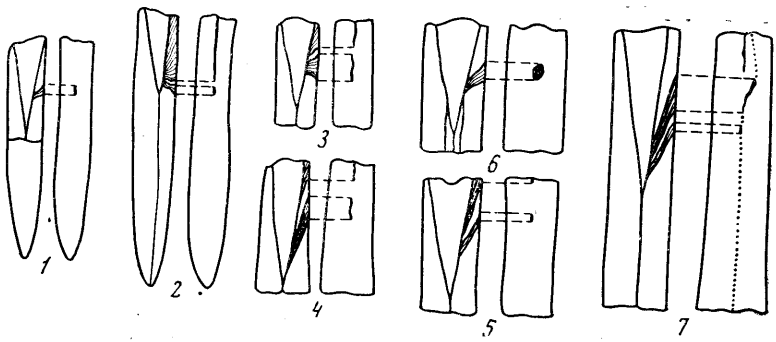


Рис. 39. Ростры с прерывистой брюшной щелью (слева — спинно-брюшные расколы, справа — зарисовки брюшной стороны). $\times 1/2$:

1—развита только нижняя часть щели; *Belemnitella langei* (с. Новосветловка, Луганская обл., № 6173); *2*—щель прервана участком, сложенным веществом ростра; *Belemnella arkhangelskii* (Табаната, Мангышлак, № 22-2/7); *3*—то же, *Belemnitella langei* (Белгород, № 6223/11); *4*—то же, *Belemnella lanceolata* (Саратовская обл., № 55); *5*—то же, *Belemnitella praecursor* (с. Поповка, Курская обл., № 7236—1/1); *6*—вместо щели—отверстие; *Belemnitella mucronata* (с. Пушкари, Черниговская обл., № 5108); *7*—щель прерывается дважды и средний ее отрезок искривлен; спинно-брюшной раскол прошел по плоскости, обозначенной на зарисовке точечным пунктиром; *Belemnella sumensis* (Луганск, № 6170/7!)

исчезает: «зарастает». Эрнст (Ernst, 1964, стр. 149, фиг. 18) наблюдал подобное нарушение и у гониотейтисов. На спинно-боковых расколах подобные «заросшие» участки представлены нормально построенными слоями ростра (рис. 39).

Различаются следующие случаи «зарастания» щели.

1. Щель прерывается на протяжении нескольких миллиметров (от 1,5—2,0 до 6,0—7,0 *мм*), если измерять по поверхности ростра (рис. 39-*3*, *4* и *5*) — у 10 ростров (2 — *B. praecursor media*, 2 — *B. praecursor*, 3 — *B. langei langei*, 1 — *B. junior*, 1 — *Bel. lanceolata*, 1 — *Bel. arkhangelskii*).

2. От щели внизу отделяется небольшая дырочка; в остальном же щель выглядит совершенно нормально (рис. 39-*2*) — у 6 ростров (*B. praecursor, B. mucronata senior, B. m. mucronata, B. langei minor, B. m. postrema, Bel. arkhangelskii*).

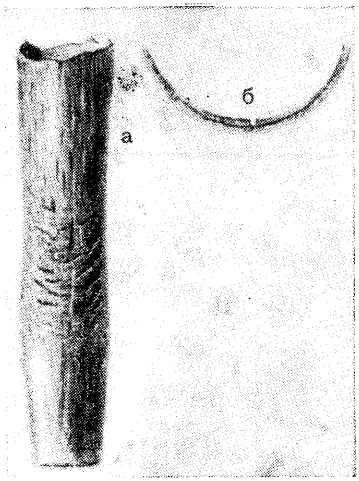


Рис. 40. Белемнителла с заросшей щелью. (По Грипенкерлу, 1889; стр. 109, фиг. 3, табл. IX). Несколько уменьшено:

а — вид с брюшной стороны; *б* — поперечное сечение брюшной части альвеолярной стенки (×2), брюшная щель имеется только на внутренних слоях ростра

3. Щель почти совсем исчезает; остается круглая дырочка или удлиненное отверстие (рис. 39-*1*, *6*) — у 10 ростров (1—*B. p. media*, 3—*B. mucronata*, 1—*B. m. senior*, 2—*B. l. minor*, 2—*B. l. langei*, 1—*Bel. lanceolata*).

4. Брюшная щель может прерываться дважды (рис. 39-*7*) — у двух ростров (*B. mucronata, Bel. sumensis*). У одного из имеющихся экземпляров (рис. 39-*7*), кроме того, наблюдается заметное искривление среднего изолированного участка щели.

5. У двух ростров (*B. praecursor, B. m. alpha*), несмотря на то что они обычной сохранности (сохранились передние участки альвеолярного края), щели не видно. Либо щели совсем не было, либо она была на тонкой части альвеолы, обычно не сохраняющейся. Изучение спинно-брюшного сечения этих двух ростров не производилось.

6. Грипенкерл (Griepenkerl, 1889, см. рис. 40 в данной работе) описывает любопытный случай зарастания щели. Ростр белемнителлы при рассматривании с брюшной стороны не имеет щели. Однако на поперечном сечении стенки альвеолы видно, что брюшная щель имеется только на внутренних, ранних, слоях ростра, а на внешних, более молодых слоях, щель не прослеживается.

7. У двух ростров (*B. mucronata, Bel. lanceolata*) прекрасно выражена брюшная щель при внешнем осмотре, а также на спинно-брюшном расколе. Однако оказывается, что щель не прорезает самый внутренний слой альвеолярной полости, который мы относим к конотеке. Так, на экз. № 6168/8 *Bel. lanceolata* из с. Крымского (см. рис. 27-*2*) зияющая щель пронизывает внешние слои

ростра; в более внутренних — щель с плотно соединенными сторонами: по-видимому, здесь имеется какое-то мелкое нарушение (показано на рисунке неправильным черным контуром). Внутреннее кольцо конотеки щель не разрезает. Таким образом, оказывается, что брюшная щель не была соединена с альвеолярной полостью. Необходимо отметить, что описанные случаи зарастания щели никогда не сопровождаются какими-либо патологическими изменениями ростров.

Смещение линии основания щели

Часто рисунок линии основания брюшной щели осложняется с различной степенью отчетливости выраженным изгибом или даже «переломом» (см. рис. 21, 36-*1*, 41, 42).

Появление подобных осложнений связано главным образом с приостановками в наращивании вещества ростра. Приостановки

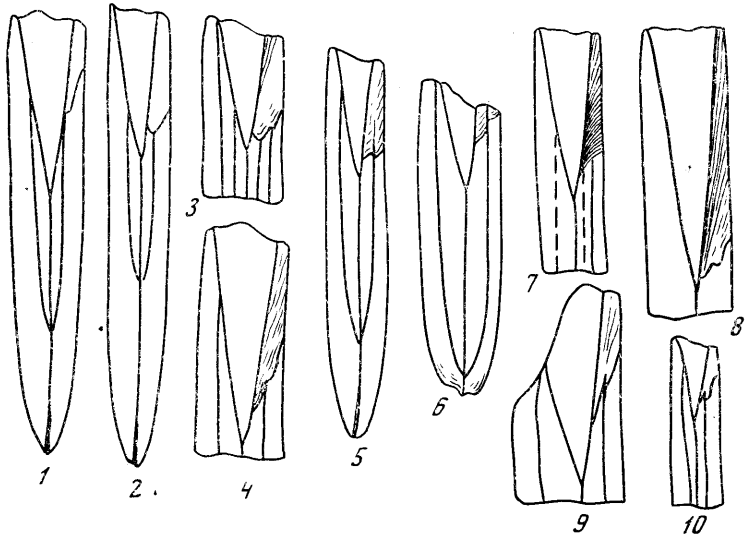


Рис. 41. Нарушения линии основания брюшной щели. Несколько уменьшено:

1—Belemnitella mucronata (р. Хобда, Актюбинская обл., № 147/0); *2, 3, 5, 7, 8—Belemnella arkhangelskii* (Актау, Эмба, № 145; Эмба, № 5455/46; б/н., Узбой, Туркмения; гора Бактыгарын, Актюбинская обл., № 5474/10; Белая Скала, Крым, № А-2); *4—Belemnella pseudolanceolata* (с. Савинцы, Харьковская обл., № 7233/8); *6—Belemnitella langei* (Ак-Тау, Эмба, № 5426); *9—Belemnitella mucronata* (Эмба, № 540); *10—Belemnitella langei* (Эмба, № 630/2)

эти могут быть вызваны различными причинами, о которых более подробно будет сказано далее.

Здесь же мы отметим несколько причин, связанных с ненормальным развитием ростров.

У одного ростра *Bel. arkhangelskii,* имеющего хорошо выраженную «мятую поверхность», резко отделяются молодые дефор-

мированные слои от более ранней стадии, совершенно не искаженной (рис. 42-*2*). На линии основания брюшной щели в том месте, где она пересекается с последней не деформированной линией нарастания, образуется отчетливый «скачок».

У экземпляра *Bel.* cf. *sumensis* из с. Черкасского (Луганская обл.) на линии основания щели отмечается плавный изгиб, соответствующий стадии нарастания молодого ростра, вершина которого несколько отклонена к брюшной стороне.

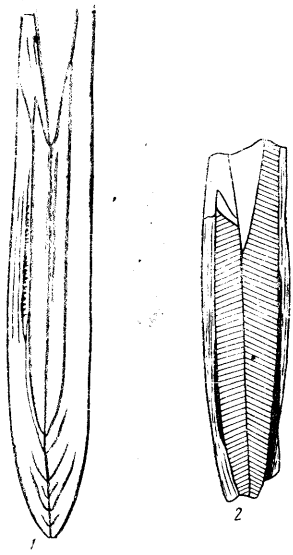


Рис. 42. Смещение линии основания брюшной щели:

1—смещение связано с приостановкой нарастания ростра на границе между двумя стадиями; зубчиками показаны мелкие кристаллики кальцита, заполняющие полость; *Belemnella lanceolata* (Сватово, Луганская обл., № 5230/2); *2*—смещение обусловлено ненормальным наращиванием последних слоев ростра, образующих «мятую поверхность»; *Belemnella arkhangelskii* (Эмба, № 5453-1)

Нарушения слоев ростра

В эту группу включены различного рода деформации обычно небольших участков поверхности ростра: бугорки и утолщения.

К этой же группе отнесены также своеобразные нарушения поверхностных слоев ростра (в том числе и предыдущих стадий развития — не только последних стадий нарастания), выражающиеся в появлении валиков и в выпадении отдельных слоев ростра. Кроме того, сюда же относятся искривления линий нарастания ростра, а также образование ненормально крупных кристаллов ростра.

Бугорки и утолщения

Наиболее обычны небольшие округлые в плане рельефные бугорки диаметром несколько миллиметров. Чаще всего бугорки располагаются на боковых сторонах ростра.

Кроме бугорков бывают валикообразные утолщения, похожие на «рубцы».

Наличие бугорков или утолщений не изменяет общих очертаний ростра. Интересно, что подобные деформации не сопровождаются какими-либо другими нарушениями или повреждениями. При рассматривании бугорка в сечении видно, что в нем слои ростра изогнуты, причем деформация глубоко не проникает.

Происхождение бугорков и утолщений не совсем ясно. Скорее всего, появление их обусловлено какими-то локальными заболеваниями ростра. Возможно, эти заболевания связаны с повреждениями, а бугорки и утолщения представляют след заживления подобных повреждений. Например, утолщения у ростра № 1954 *B. m. alpha,* расположенные с обеих сторон брюшной щели, внешне весьма напоминают рубцы, возникающие на ткани при за-

лечивании. Не исключено, что ростр на одной из ранних стадий развития был поврежден (двустороннее повреждение — хватание челюстями?). Затем на поврежденных участках вещество ростра наращивалось аномально.

Таким образом, если бугорки и утолщения и связаны с укусами, ударами и тому подобными повреждениями, то последние, по всей видимости, имели место на ранних стадиях жизни животного.

Кольцевые валики

У четырех ростров установлено наличие очень своеобразного нарушения, заключающегося в образовании на поверхности поперечного к длине ростра валика, обычно бывающего кольцевым.

Наиболее отчетливо это нарушение выражено у экземпляра № 7115 *Bel. sumensis* (см. табл. II, фиг. 2). У этого экземпляра несколько ниже постальвеолярного участка ростра имеется невысокий кольцевой валик шириной в несколько миллиметров. Выше валика ростр толще и создается впечатление, что поверхностные слои ростра как бы «сдернуты» с нижнего конца ростра. На нижней более тонкой части ростра никаких нарушений нет; ростр здесь темного цвета. Выше валика поверхность ростра несколько мятая, светлоокрашенная.

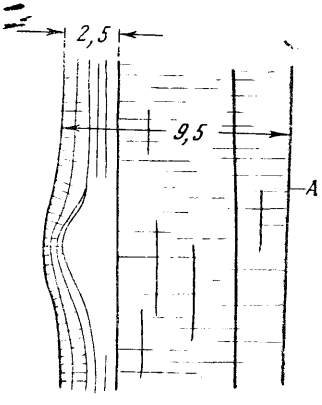


Рис. 43. Схема продольного сечения спинной стороны ростра *Belemnitella mucronata* (№ 6304-1) с заросшим кольцевым валиком (размеры в *мм*). Увеличено: *А* — апикальная линия

У другого ростра (рис. 43) в его нижней части также отмечается подобный кольцевой валик. С поверхности он выражен нечетко, его очертания сглажены. На продольном сечении ростра видно, что этот валик был образован более ранними линиями нарастания. Затем валик был плавно перекрыт последними молодыми листочками ростра. В пределах наиболее ранних стадий развития ростра валик никак не ощущается: он резко отделен от них.

Таким образом, разобранный случай представляет образование кольцевого валика не на самой последней стадии развития ростра, а несколько раньше с последующим обволакиванием валика молодыми слоями ростра. Край валика, обращенный к передней части ростра, несколько круче противоположного. Создается впечатление, что «сдергивание» поверхностных слоев ростра происходило по направлению от апекса к передней части ростра.

У третьего ростра (*B. praecursor*) наблюдаются два поперечных кольцевых валикообразных утолщения: одно в нижней части ростра, другое — выше его середины.

Наконец, у четвертого экземпляра (*Bel. arkhangelskii*) на боковой стороне ростра близ альвеолярной щели виден поперечный рубец-складка длиной около 15 *мм*, а ниже него поверхность ростра на протяжении примерно 20 *мм* волнистая, со следами как бы сползания.

Конечно, никакого «сдергивания» или «сползания» поверхностных слоев ростра происходить не могло. Но весьма вероятно, что это происходило с мантией. В результате повреждения мантия могла в задней части ростра рваться, и оборванный край ее заворачивался в виде валика, сдвигаясь по направлению от апекса к альвеолярному краю. Возможно, что обрыва мантии и не происходило, но происходило сморщивание ее участка в виде кольцевого валика. Наблюдаемый на рострах валик соответствует валику мантии: он образован ненормально функционировавшей мантией.

Образование кольцевых валиков ненормально функционировавшей мантией, как нам представляется, говорит о том, что мантия не могла быть такой толстой, как это допускает Швеглер (Schwegler, 1939, стр. 79).

Генетически образование кольцевых валиков близко к нарушениям, описанным в следующем подразделе.

Выпадение отдельных слоев ростра

У двух ростров *Bel. lanceolata* и *Bel. sumensis* (табл. II, фиг. 3) — задний конец ростра значительно тоньше остальной части, причем переход от тонкой к толстой части происходит очень быстро: на задний конец как бы «не хватило» верхнего слоя. У одного экземпляра, кроме того, сразу же выше утолщения отмечаются небольшие поперечные бугорки, напоминающие комочки теста.

Случаи, когда более ранние стадии ростра не перекрываются последующими, отмечались несколько раз. Например, на рис. 35-*3* изображена задняя часть ростра, в которой более древние слои образуют вершину, а более молодые не доходят до апекса. Кроме того, бывают случаи, когда более молодые слои ростра, наоборот, облекают апикальную часть предшествующей стадии развития и не прослеживаются в передней части ростра (Найдин, 1964, стр. 62).

По-видимому, во всех подобных случаях в продолжении какого-то отрезка времени на том или ином участке ростра мантия прекращает или сильно замедляет наращивание слоечков ростра. У экземпляров, у которых не перекрыта молодыми слоями ростра его задняя часть, возможно, что на апексе в последние стадии жизни животного вообще не было мантии, и апикальная часть более старых стадий нарастания ростра выступала наружу. Однако никаких следов «истирания» (подобных тем, о которых пишут Квенштедт, Абель и другие авторы) на этой задней части ростра установить не удалось.

Искривление линий нарастания

Очень редко на продольных расколах ростров верхнемеловых белемнитов нормальных очертаний отмечались незначительные искривления линий нарастания.

Более часто это явление, по данным Кристенсена (Christensen, 1925, стр. 124—125), встречается у Duvaliidae и Hastatidae. Выражается оно в гофрировке линий нарастания на продольных сечениях (см. фиг. 1 табл. IV работы Кристенсена). Кристенсен допускает возможность появления продольной гофрировки линий нарастания из-за ненормальных складок на мантии.

У искривленных ростров (см. раздел «Искажения формы ростра» данной главы), естественно, следует ожидать искривления линий нарастания. Так, поперечный шлиф искривленного ростра *Bel. lanceolata* (рис. 44) показал, что на стадии, непосредственно следующей после стадии первого видимого ростра, ростр был нормальным. Затем на первой молодой стадии отмечается деформация линий нарастания: появляются утолщенные линии на одной стороне ростра и увеличивается расстояние между ними на другой. В дальнейшем линии нарастания выравниваются. Однако наблюдается более интенсивное наращивание ростра в боковые стороны, нежели по спинно-брюшному сечению (обычно у данного вида более толстой бывает спинная часть ростра).

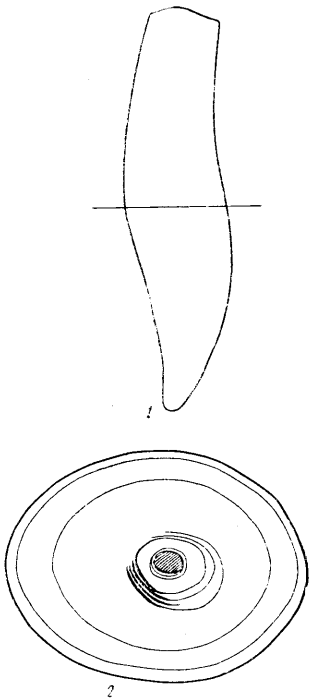


Рис. 44. Схематические зарисовки искривленного ростра *Belemnella lanceolata* (Вольск, № 1000):

1 — вид с брюшной стороны; линия — место поперечного сечения; *2* — зарисовка поперечного сечения (брюшная сторона внизу), на котором хорошо видно эксцентричное положение линий нарастания начальных стадий развития и их утолщение на одной стороне (×2)

«Врастание» посторонних предметов между слоями ростра

Г. К. Кабанов (1964) между слоечками ростра одного нижнемелового белемнита обнаружил зерно глауконита. Слоечки ростра как бы обволакивают зерно глауконита, и таким образом происходит искривление линий нарастания.

По нашему мнению, зерно глауконита могло попасть на поверхность ростра в месте нарушенного вследствие какого-то повреждения участка сплошности мантии. Затем во время и после «залечивания» мантии происходило наращивание последующих слоечков ростра. Подобное объяснение вполне возможно, и при этом, очевидно, нужно думать, что мантия не могла быть толстой.

Весьма интересны нарушения, наблюдавшиеся у двух ростров белемнителл. Нарушения заключаются в появлении на спинной стороне заметных невооруженным глазом мелких кристаллов кальцита. У ростра № 118/11 (*B. praecursor*) на спинной стороне наблюдается от 2 до 5 кристаллов на отрезке 0,1 *мм*. К передней части ростра кристаллики становятся мельче и различаются только под лупой. На брюшной стороне ростр имеет длинную продольную «царапину», а на одной из боковых сторон — округлый шрам («укол»).

У ростра № 147 (*B.* cf. *mucronata*) маленькие кристаллики, собранные в тонкие продольные «ребрышки», расположены в средней части спины на участке 1,5×0,8 *см*. За пределами этого участка, рядом с ним, кристаллики еще мельче и различимы лишь под бинокуляром. Ростр заметно деформирован, вздут, отпечатки сосудов искажены.

Ю. Н. Сеньковский, которому были переданы оба ростра, установил, что кристаллографическая ориентировка ненормально крупных кристаллов такая же, как и у остальных, нормальных, кристаллов кальцита, слагающих ростры. Никаких следов перекристаллизации не обнаружено. По его мнению, появление крупных кристаллов можно объяснить нарушением минералообразования в связи с появлением катализаторов (элементов-спутников), внесенных механически или при патологических явлениях еще при жизни животного. Катализаторы стимулировали быстрый рост кристаллов карбоната кальция.

Искажения поверхностной скульптуры ростра

Нарушения строения кровеносной системы и спинно-боковых площадок принадлежат к особенно распространенным патологическим изменениям ростров. Все вздутые и искривленные ростры обладают деформированными сосудами и спинно-боковыми площадками. Деформация выражается главным образом в искривлении спинно-боковых площадок и бороздок (см. рис. 35, табл. II), а также в появлении необычайно резких и глубоких оттисков более мелких сосудов. У одного вздутого ростра *B. langei* (№ 999/4) спинно-боковые бороздки несколько деформированы, боковые бороздки как бы поглощены неправильно ветвящимися резкими отпечатками главных сосудов, но самое любопытное заключается в появлении третьей пары дорсо-латеральных бороздок, отходящей от спинно-боковых площадок на спину.

У сильно укороченных и деформированных ростров отмечается слабое развитие спинно-боковых бороздок и, наоборот, резкое развитие латеральных бороздок. Так, у деформированного и укороченного экз. № 167 *Bel. lanceolata* почти не прослеживаются спинно-боковые площадки и совсем не видны спинно-боковые

бороздки. Зато обе боковые бороздки очень глубокие, резкие, прямые, тянущиеся почти через весь ростр.

Ростры, у которых удлинена, искривлена или расширена брюшная щель (обычно характеризующиеся искривлением или вздутием ростра), почти всегда имеют аномально развитую кровеносную систему. У большинства экземпляров, перечисленных в разделе «Нарушения брюшной щели» (*B. praecursor, B. mucronata, Bel. lanceolata* и др.), наблюдаются самые разнообразные искажения сети кровеносных сосудов. У экз. № 1049/2 *B. mucronata,* обладающего почти незаметным искривлением ростра и отчетливо искривленной щелью, в задней части ростра дорсо-латеральные бороздки (на обеих сторонах ростра) смещаются к брюшной стороне и, кроме того, имеется по одной очень резкой и глубокой бороздке, продолжающей спинно-боковые площадки книзу. У экз. № 83/3 *Bel. lanceolata* с «мятой поверхностью» ростра и искривленной брюшной щелью в передней части спинной стороны наблюдаются четкие слабо изгибающиеся широкие (до 1—1,5 *мм*) желобки, соединяющие обе спинно-боковые площадки. По своему характеру эти желобки (их два на расстоянии 2,5 *мм* один от другого, причем один из них разветвляется) совершенно не похожи на обычные отпечатки сосудов.

Искажения спинно-боковых бороздок отмечаются также и у ростров, не имеющих видимых изменений формы. Наиболее обычны эти искажения у белемнелл. Чаще всего они проявляются в более резкой извилистости спинно-боковых бороздок в самой задней части ростра. Иногда отмечается значительное смещение одной из бороздок к брюшной стороне и ее бо́льшая извилистость по сравнению с другой, не смещенной бороздкой. Отмечалось расхождение книзу бороздок, составляющих каждую пару спинно-боковых бороздок, причем обе бороздки остаются почти равными. У экз. № 5165/7 *Bel. lanceolata* при сохранении общей формы ростра (без каких-либо нарушений пропорций между отдельными частями ростра) очень длинные спинно-боковые площадки и редуцированные спинно-боковые бороздки.

Интересно, что искажения спинно-боковых бороздок обычно проявляются только с одной стороны. Спинно-боковые бороздки противоположной стороны, как правило, не деформированы или имеют нарушения иного характера.

Какие-либо отклонения от нормы в развитии грануляции гониотейтисов не наблюдались.

Как уже отмечалось выше, у многих ростров белемнелл и белемнителл, имеющих какие-либо патологические изменения формы, на поверхности, прилежащей непосредственно к вершине, хорошо прослеживаются продольные «морщинки». Эти «морщинки» представляют один из элементов скульптуры поверхности ростров, но наиболее рельефно они (как и оттиски ветвящихся сосудов) проявляются у патологически измененных ростров.

Подобные «морщинки» изредка наблюдались также на апексах гониотейтисов.

В заключение описания патологических нарушений поверхности ростров отметим, что ни у одного из имеющихся в нашем распоряжении ростров не прослеживаются хотя бы какие-либо намеки на прижизненное «истирание» ростра. Прижизненное «истирание» ростров, если бы оно имело место, несомненно, должно было бы в первую очередь отразиться на поверхностной скульптуре.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ

В эту группу включены повреждения ростров явно механического происхождения: в результате ударов, хватания зубами и т. п.

Механические повреждения в свою очередь подразделяются на переломы и повреждения поверхностных слоев ростра.

Переломы

К переломам мы относим повреждения, впервые описанные и изображенные Дюваль-Жувом (Duval-Jouve, 1841). Недавно подобные повреждения были описаны и изображены С. Н. Колтыпиным (1953, рис. 1 и 2) и Конгелем (Kongiel, 1962, табл. III, фиг. 7—9).

Полные переломы

Полные переломы ростров встречаются не так уж часто. Эти переломы обычно можно обнаружить лишь на спинно-брюшных расколах ростров.

В результате несомненно механического воздействия может происходить перелом и полное разобщение отдельных участков ростра одной из ранних стадий развития с последующим обрастанием этих участков новыми слоями вещества ростра. К подобным переломам, когда отломанные куски ростра сохраняются, относятся повреждения, изображенные Дюваль-Жувом (Duval-Jouve, 1841, табл. X, фиг. 13, 17; см. рис. 34-*2*, *3*).

В нашей коллекции такого типа переломы отсутствуют. По-видимому, они значительно более редки, чем переломы с удалением более или менее значительной части (иногда вплоть до вершины альвеолярного конуса) ростра. В работе Дюваль-Жува подобного типа переломы показаны на нескольких рисунках (табл. VI, фиг. 10; табл. X, фиг. 15, 20; см. рис. 34-*1*, *4*, *5*).

К этому же типу относятся повреждения, описанные и изображенные Колтыпиным и Конгелем. В нашей коллекции также имеется несколько ростров с отломанной задней частью.

Обломанным может быть первый видимый ростр. На рис. 36-*7* изображен спинно-брюшной раскол *Bel. lanceolata*, на котором

видно, что первый видимый ростр сломан примерно посредине. Никаких заметных изменений в очертаниях взрослого ростра при этом не отмечается.

На рис. 36-*5* показано спинно-брюшное сечение другого ростра, у которого обломана задняя часть ростра молодой стадии нарастания. В этом случае ростр взрослой стадии развития ненормально утолщен и укорочен. Сходный перелом молодой стадии развития отмечен у одного ростра *Bel. lanceolata*. Ростр взрослой стадии несколько искривлен и вздут в задней части, на вершине ростра образовалось круглое отверстие. Подобные же случаи изображены в работе Дюваль-Жува (Duval-Jouve, 1841, табл. VI, фиг. 10; табл. X, фиг. 20; см. рис. 34-*4*).

Весьма большой интерес представляет перелом, изображенный на рис. 36-*3*. Ростр первой взрослой стадии развития был отломан или откушен непосредственно у вершины альвеолы. Тем не менее затем ростр был «залечен»: были отложены слои следующей стадии нарастания. Окончательная стадия развития ростра характеризуется резким укорочением длины ростра и слабо выраженным булавовидным утолщением его задней части. Сходные переломы с удалением почти всего ростра молодой стадии нарастания изображены Дюваль-Жувом (Duval-Jouve, 1841, табл. X, фиг. 15; см. рис. 34-*5*) и Колтыпиным (1953, рис. 1 и 2).

Слои вещества ростра, нарастающие после перелома, в процессе «залечивания», по строению и ориентировке кристаллов, а также по окраске (они обычно светлее) отличаются от вещества ростра до перелома.

Важно отметить, что как и у экземпляров, изображенных в работах Колтыпина и Дюваль-Жува (см. рис. 34), у наших экземпляров поверхность перелома почти совершенно ровная.

По-видимому, реже встречаются переломы с очень неровной поверхностью повреждения. Продольный раскол ростра белемнеллы, обладающего неровным изломом молодой стадии нарастания, изображен в монографии Конгеля (Kongiel, 1962, табл. III, фиг. 9).

Неполные переломы

Более редки повреждения, которые можно назвать «неполными переломами». В коллекции имеется всего два экземпляра *Bel. arkhangelskii* с такими повреждениями (рис. 45). По-видимому, именно подобное нарушение характерно для ростра, изображенного К. А. Кабановым (1959, стр. 31, табл. I, фиг. 2). По данным Кабанова, в его коллекции имеется шесть экземпляров, у которых разрыв не дошел до противоположной стороны окружности сечения.

У одного из изображенных ростров — два зияющих перелома на брюшной стороне апекса. Лишь верхний перелом доходит до спинной стороны, но он здесь не зияющий. Нижний перелом зату-

хает, не доходя до апикальной линии. Апикальный конец ростра оказывается отогнутым к спинной стороне.

У другого экземпляра, обладающего ненормально удлиненной брюшной щелью, зияющий перелом расположен на брюшной стороне и сдвинут несколько в сторону; на противоположной же стороне ростра он не зияющий. Апикальный конец отогнут к спине и несколько влево (если смотреть со спинной стороны).

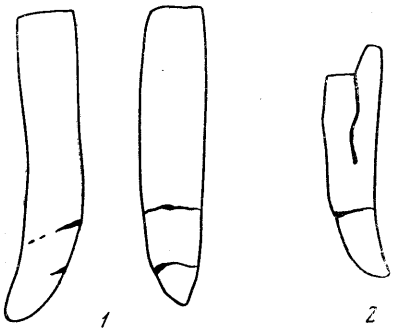


Рис. 45. Неполный перелом ростров *Belemnella arkhangelskii* (Крым):

1 — № 6055, слева вид сбоку, справа — с брюшной стороны; *2* — № 36, вид с брюшной стороны

Описанные повреждения, по-видимому, представляют комбинацию перелома с изгибом заднего конца ростра. Эти повреждения не следует путать с «изгибанием» ростра и появлением на нем трещин уже в породе (см. табл. III, фиг. 8; см. также стр. 166).

Повреждения поверхностных слоев ростра

В этом подразделе приведена краткая характеристика повреждений при ударе, хватании зубами и т. п. поверхностных слоев ростра. Общие очертания ростра при этом существенно не изменяются.

Достаточно большое разнообразие повреждений поверхности ростров можно свести к следующим пяти группам: небольшие шрамы округлой и округло-удлиненной формы («прокусы» и «проколы»); крупные шрамы неправильной формы («вмятины»); удлиненные шрамы («царапины»); «мятая поверхность» ростра и двусторонние шрамы.

Небольшие шрамы округлой и округло-удлиненной формы

Этого типа повреждения описывались ранее в литературе. Так в статье К. А. Кабанова (1959) на табл. I, фиг. 5 и 6 изображены описываемые здесь повреждения.

В нашей коллекции имеется несколько десятков ростров с подобными повреждениями. У 23 экземпляров эти повреждения являются основными. Из 23 ростров 11 принадлежат белемнеллам, 10 белемнителлам, 1 гониокамаксам и 1 преактинокамаксам. Повреждения преимущественно наблюдаются у взрослых ростров и лишь изредка у молодых особей.

Эти повреждения чаще всего представляют небольшие, диаметром всего несколько миллиметров округлые ямки.

Не реже встречаются округло-удлиненные ямки (удлиненная ось которых не превышает 5—7 *мм*), располагающиеся обычно удлинением вдоль или несколько косо к длине ростра. Значительно реже встречаются ямки полукруглой формы (рис. 46). Край-

нюю редкость представляют округло-удлиненные или полукруглые ямки, удлинение которых ориентировано поперек длины ростра.

Все описанные повреждения напоминают либо «проколы» (округлые и некоторые из удлиненно-округлых ямок), либо «прокусы» (большая часть удлиненно-округлых ямок и полукруглые ямки). В глубину они прослеживаются всего на несколько миллиметров, захватывая лишь верхние слои вещества ростра. На спинно-брюшном расколе одного из ростров (см. рис. 46) видно, что полукруглый в плане «прокус» в глубину имеет немного менее 2 *мм*. «Дно» воронковидного в сечении отверстия ровное, образованное по поверхности совершенно незатронутых слоев более ранних стадий нарастания ростра. На продольном сечении через подобное же отверстие другого ростра видно, что на стенках отверстия листочки вещества ростра вогнуты во внутрь. На «дне» отверстия вещество ростра сильно деформировано, представлено беспорядочно расположенными осветленными кристаллами. Следующие ниже более старые листочки ростра не деформированы. Как и К. А. Кабанов (1959, стр. 32), мы не наблюдали по краям «проколов» и «прокусов» трещин. Однако мы не наблюдали отмечаемое им плавное прогибание оболочек ростра на значительную глубину. Возможно это связано с тем, что нам удалось исследовать в сечении лишь немногие описываемые здесь «проколы» и «прокусы».

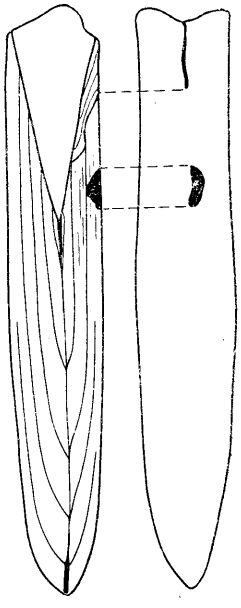


Рис. 46. Шрам на брюшной стороне ростра *Belemnitella mucronata mucronata* (с. Маяки, Донецкая обл., № 5212/1)

Необычайно важным для выяснения происхождения этих повреждений представляется тот факт, что у многих ямок оказывается более глубокой их передняя (по положению на ростре) часть; кроме того, передняя стенка многих ямок более крутая. Наоборот, противоположная, задняя часть ямок представляет желобок, расширяющийся и постепенно адапикально сливающийся с остальной поверхностью ростра. Подобные ямки показаны на рис. 47-*2, 4,* а также на табл. 1, фиг. 6 упоминавшейся выше статьи К. А. Кабанова.

Отмеченная особенность многих ямок указывает на то, что острый предмет, нанесший повреждение, передвигался со стороны вершины ростра (или же белемнит, двигавшийся вперед вершиной ростра, напоролся на этот предмет).

Повреждение чаще всего наносилось брюшной стороне: из 23 изученных ростров у 11 «прокусы» и «проколы» расположены на брюшной стороне, у 3 — на боковых сторонах, у 5 — на спине

и у 4 — на спинно-боковых участках ростра. В отличие от описанных ниже удлиненных шрамов-«царапин» «прокусы» и «проколы» преимущественно располагаются в передней части ростра (из общего числа исследованных 23 ростров у 13 экземпляров).

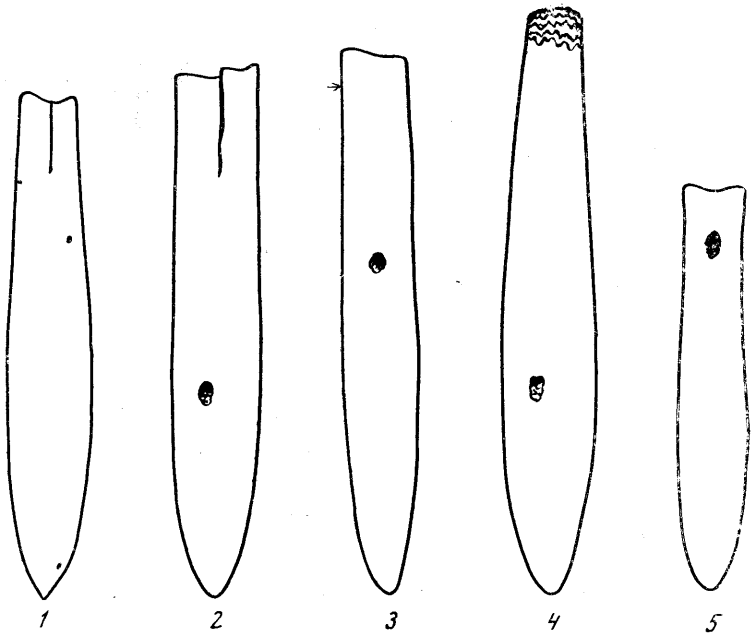


Рис. 47. Различные виды «уколов». Несколько уменьшено:
1—Belemnella lanceolata (Поволжье, № 85/1); *2—Belemnitella mucronata mucronata* (Десна, № 1043/1): *3—Belemnella lanceolata* (Приуралье, № 2629); *4—Praeactinocamax plenus* (Поволжье, № 46); *5—Belemnitella langei najdini* (Сев. Донец, № 954/2); *1, 2*—вид с брюшной стороны; *4, 5*—вид со спинной стороны; *3*—вид сбоку (стрелкой показана брюшная сторона)

Крупные шрамы неправильной формы

По-видимому, разновидность только что описанных повреждений представляют крупные шрамы (до 7—12 *мм*) неправильной формы, отличающиеся от остальной поверхности ростра белесоватым цветом. Они не обладают резкими краями, имеют нечеткие контуры, сливающиеся с поверхностью ростра. По общему облику напоминают как бы «вмятины» на поверхности ростра. Возможно, возникновение их действительно связано с ударом о тупой предмет (или ударом тупым предметом), и тогда упомянутое название вполне приемлемо. Но может быть также, что они (или часть их) представляют зарубцевавшиеся «проколы» или «прокусы» более ранних стадий нарастания ростра. О возможности подобного объяснения их происхождения, в частности, свидетельствует характер повреждения одного ростра *Bel. arkhangelskii*, у которого отчетливо видно развитие «вмятины» по двум зарубце-

вавшимся крупным полукруглым шрамам, образующим в плане рукописную букву «х».

Таким образом, повреждения, которые мы называем «вмятинами», могут быть либо следом удара, либо заросшим шрамом. «Вмятины» в большинстве случаев бывают в средней части ростра либо на брюшной, либо на боковых его сторонах, но никогда на спинной стороне.

Удлиненные шрамы

Описываемые в настоящем разделе повреждения довольно часто встречаются у белемнителл и белемнелл; реже у гониокамаксов и белемнеллокамаксов. Они обнаружены не только у взрослых, но также и у молодых ростров.

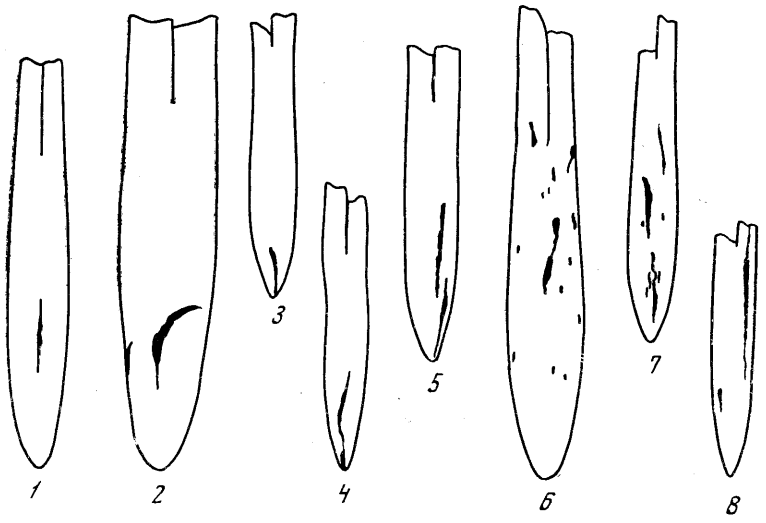


Рис. 48. Различные виды «царапин». Несколько увеличено:
1—Belemnella sumensis (Сев. Донбасс, № 6124-3); *2—Belemnitella mucronata senior* (Россошь, Воронежская обл., № 5261/1); *3—Belemnitella langei najdini* (балка Коноплянка, Луганская обл., № 76); *4*—тот же подвид, несколько искривленный ростр (с. Знаменка, Сумская обл., № 6117-1); *5—Belemnitella mucronata mucronata* (с. Обольяниновка, Саратовская обл., № 5325/16); *6—Belemnella lanceolata* (Сенгилей, Ульяновская обл., № 180/2); *7*—тот же вид (р. Уил, Актюбинская обл., № 242/4); *8—Belemnitella langei najdini* (с. Лозное-Александровка, Луганская обл., № 5251/1)

Эти повреждения представляют одиночные или групповые более или менее удлиненные шрамы. Длина их колеблется от нескольких миллиметров до 26—30 *мм*, изредка достигая 41 *мм*. Шрамы весьма напоминают «царапины». Они обычно ровные, почти прямые, как правило, расположены вдоль оси ростров, реже несколько косо и совсем редко — поперек длины ростров. Кроме почти прямых «царапин» (рис. 48-*1*, *8*) встречаются извилистые или дугообразно изогнутые (рис. 48-*2*, *4*). Ширина и глу-

бина «царапин» не одинакова по их длине (рис. 48-*2*, *6*, *7*, *8*). Их наибольшая ширина не превышает 1,5—2,0 *мм*. Глубина примерно такая же: шрамы захватывают лишь верхние слои ростров. Весьма интересно, что глубина и ширина «царапин» обычно возрастают к передней части ростра и, наоборот, они превращаются в тонкие штрихоподобные линии к заднему концу ростра. Это хорошо видно на обеих «царапинах» экземпляра, изображенного на рис. 48-*8*. Подобный же характер «царапин» наблюдался еще у пяти ростров. Создается впечатление, что предмет, нанесший царапину, передвигался относительно ростра сзади вперед, т. е. так же, как и в случае описанных выше «проколов» и т. п. Лишь у одного экземпляра задняя часть царапины глубже и шире передней ее части.

«Царапины» располагаются главным образом на брюшной стороне или в зоне переходной от брюшной стороны к бокам. Из 32 ростров с «царапинами» у 26 экземпляров они расположены на брюшной стороне и только у 6 на спинной стороне [1]. При этом они тяготеют в основном к задней части ростра. Так, из 26 ростров с «царапинами» на брюшной стороне у 14 экземпляров «царапины» располагаются в задней части ростра, у 6 — посредине ростра, у 5 — на всей поверхности ростра и лишь у одного экземпляра — вблизи альвеолярной щели. Наиболее обычны одиночные «царапины» (у 17 экземпляров из 30), реже две (у 9 экземпляров), еще реже больше: от 4 до 12 «царапин».

«Мятая поверхность» ростра

Либо вся поверхность ростра (табл. II, фиг. 1), либо отдельные ее участки — неровные, как бы мятые или жеваные. Часто отмечаются и другие нарушения: «вмятины» и легкие искривления брюшной щели; у шести ростров белемнителл «мятая поверхность» сопровождается более или менее значительным искривлением апикального конца ростра. «Мятая поверхность» наблюдается не только у взрослых экземпляров, но также и у молодых. На расколах ростров видно, что нарушены только поверхностные слои вещества ростра, а более глубокие не захватываются. Это, например, хорошо видно у экземпляра *Bel. arkhangelskii* на рис. 42-*2*: ростр обладает измятой как бы жеваной поверхностью (особенно в задней части), а на продольном расколе видно, что деформация охватывает только верхние слои ростра. Верхние слои — осветленные с более четко выраженными несколько неровными линиями нарастания. На линии основания брюшной щели отмечается резкое смещение, соответствующее той линии нарастания ростра, после которой начиналась деформация.

В коллекции имеется 35 ростров, обладающих подобной деформацией, из них: а) преактинокамаксов — 1, белемнителл — 13

[1] По данным В. А. Густомесова (1961), разнообразные шрамы и царапины у верхнеюрских белемнитов чаще всего располагаются на спинной стороне ростров.

(в том числе *B. m. senior* — 3) и белемнелл — 21 (*Bel. licharewi* — 1; *Bel. angusta* — 1; *Bel. lanceolata* — 13; *Bel. sumensis* — 5 и *Bel. arkhangelskii* — 1).

Возникновение «мятой поверхности», по-видимому, связано с общим нарушением жизнедеятельности животного. Доказательством этого предположения может служить тот факт, что «мятая поверхность», как правило, наблюдается у ростров с различными другими деформациями и повреждениями. У некоторых ростров (как например, у одного экземпляра *B. langei*, двух ростров *Bel. lanceolata* и др.) с хорошо выраженной «мятой поверхностью» достаточно отчетливо прослеживаются заросшие шрамы.

Сходный характер имеют нарушения типа «полосатый ростр», отмеченные у трех экземпляров.

У одного из ростров *B. langei* почти вся поверхность мятая; кроме того, местами отчетливо выражены продольные штрихи белого цвета. У ростра *B. praecursor* также отмечается «мятая поверхность», покрытая, кроме того, белыми точками; на апексе — тонкие складки-«морщинки». Наконец, у ростра *Pr. primus* вся поверхность покрыта короткими продольными белыми штрихами, на брюшной стороне видно, что с некоторыми штрихами сопряжены короткие продольные «царапины» числом 5—7.

По нашему предположению, «полосатый ростр» представляет залеченную поверхность, поврежденную «царапинами», «прокусами» и т. п.

Двусторонние шрамы

Возникновение описанных выше повреждений обусловлено воздействием, направленным с одной стороны (либо белемнит напарывался на препятствие, либо какое-то иное животное являлось причиной травмы).

Очень странным представляется почти полное отсутствие в нашей коллекции ростров, на которых были бы видны следы двустороннего хватания. По существующим представлениям, основными врагами белемнитов были позвоночные, которые в основном должны были бы оставлять именно подобные следы.

Явные следы хватания несет апекс ростра *B. praecursor* (см. табл. II, фиг. 6). На брюшной стороне апекса — крупный заросший поперечный шрам, которому на спинной стороне соответствует менее крупный, также поперечный шрам. В месте «хватания» отмечается сужение ростра; задний конец его как бы оттянут.

Следы двусторонних повреждений достоверно установлены еще только на восьми рострах.

У ростра *B. langei* (обр. № 855) в задней части брюшной стороны имеется удлиненный шрам — «царапина», расположенный несколько косо к длине ростра; на спинной стороне как раз напротив имеется такой же шрам, но поперек длины ростра, а также продольная короткая «царапина». У ростра *Bel. lanceolata* (обр. № 6358/2) «вмятине» в средней части брюшной стороны соответ-

ствует аналогичная «вмятина» на спине. На брюшной стороне другого экземпляра *Bel. lanceolata* (обр. № 85/1) имеется два маленьких «прокола» (см. рис. 47-*1*). Переднему «проколу» на том же уровне на спинной стороне соответствует расплывчатый «прокол».

В последнем случае нет уверенности в том, что оба «прокола» (или «прокуса») нанесены одновременно. Весьма возможно, что ямка на спине, уже сглаженная, возникла ранее более отчетливо выраженных «проколов» брюшной стороны.

Точно также возможно, что и у третьего ростра *Bel. lanceolata* (обр. № 5432/5), у которого «царапине» на спинной стороне соответствует «мятая поверхность» на брюшной стороне, перечисленные повреждения возникали разновременно.

Наконец, еще у одного ростра *Bel. lanceolata* (№ 988/12) несомненны следы одновременного захвата (челюстью?) с брюшной и спинной сторон.

Одинаковой «свежести» шрамы-«царапины» — у ростра *Bel. sumensis* (обр. № 6124-3; см. рис. 48-*1*) на спинной и брюшной сторонах. Можно думать, что они нанесены одновременно.

Несомненно одновременно нанесены два «прокола» или «прокуса» вершинной части одного ростра *Bel.* cf. *sumensis*, у которого, если рассматривать его прямо с вершины, видны две небольшие округлые ямки, расположенные с брюшной и спинной сторон с некоторым смещением вбок. Ямки углубляются не навстречу друг другу, а вперед по отношению к ростру. Создается впечатление, что они представляют след от ранения, наносимого со стороны вершины. Возможно, ранения наносились какими-то острыми шипами, зубами (?), во всяком случае, без хватания. Конечно, возможно также напарывание белемнита на какое-то препятствие с «шипами». Этот ростр интересен и тем, что на нем отчетливо видны два разновременных нарушения нормального развития. Кроме только что описанных ранений на более ранних стадиях произошло заметное смещение молодого ростра в брюшную сторону и затем укорочение последующих стадий ростра (см. выше раздел «Нарушения апикальной линии»).

У перечисленных экземпляров следы хватания расположены на спинной и брюшной сторонах. Лишь у одного ростра № 6198/23 *Bel. sumensis* следы хватания видны на обеих боковых сторонах.

Таким образом, двусторонние повреждения, достоверно возникшие одновременно, т. е. являющиеся следами хватания, встречаются не очень часто.

О возможности прижизненного истирания ростров верхнемеловых белемнитов

В разделах данной главы «Нарушения слоев ростра» и «Искажения поверхностной скульптуры ростра» подчеркивалось полное отсутствие признаков прижизненного истирания поверхности ростров верхнемеловых белемнитов.

Приведенный в настоящем разделе анализ повреждений поверхностных слоев также показывает, что какие-либо следы поверхностного истирания как ростра в целом, так и его вершинной части отсутствуют (если, конечно, не принимать за подобное «истирание» групповые шрамы, изображенные на рис. 48-*6* и *7*). Тем самым опровергается предположение Абеля (Abel, 1916) и других исследователей о роющей функции ростра и подтверждается вывод И. Ф. Синцова (1890) и В. А. Густомесова (1961) о том, что никаких истираний ростра не было. В заключение следует отметить, что мы присоединяемся к выводу Синцова, опираясь лишь на материал по верхнемеловым белемнитам.

ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ НЕВЫЯСНЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

В слоях с *B. langei* бассейна Эмбы был найден совершенно изуродованный короткий ростр белемнителлы (см. рис. 35-*6*), у которого примерно посредине спинной стороны расположено крупное удлиненное (15×6 *мм*) глубокое отверстие. На продольном расколе видно, что отверстие имеет воронковидную форму, направлено вверх и достигает вершины альвеолярного конуса. Таким образом воронка пронизывает все слои ростра и достигает фрагмокона. В ее стенках видны линии нарастания ростра, причем оказывается, что слои ростра в районе воронки нарастали быстрее, чем в задней части ростра. В результате вся спинная часть ростра (кроме его апекса) сильно вздута. Происхождение отверстия неясно. Возможно, отверстие представляет очень глубокий «прокол», так как на рис. 35-*6* видно, что оно имеет общее направление снизу вверх по отношению к ростру, обычное для «проколов» и «царапин».

Трудно объяснить, почему сохранилась форма отверстия, а его боковые стенки оказались почти гладкими. Возможны три объяснения. Либо отверстие представляет след глубокого «прокола», пронизавшего все слои ростра; но в этом случае нельзя объяснить деформацию слоев ростра на спинной стороне, которая, несомненно, развивалась длительно. Либо отверстие формировалось в течение продолжительного времени, причем возможно предмет, нанесший первоначальное повреждение, застрял в ростре; этим в какой-то мере можно объяснить возникновение гладких стенок «раны». Либо, наконец, отверстие вообще не связано с травмой и возникло в результате ненормального развития всего животного.

У другого ростра *B. langei* нет никаких искажений контура, но также имеется непонятного происхождения повреждение. На брюшной стороне ростра непосредственно ниже альвеолярной щели расположена округлой формы (7×7 *мм*) ямка глубиной около 3 *мм*. Более глубоко расположенные ранние слои нарастания ростра не затронуты. Края ямки «рваные»: они образованы беспорядочно ориентированными светлоокрашенными зернами кальцита. Стенки ямки также сложены таким же кальцитом, при-

чем структура верхних слоев ростра совершенно нарушена. Вокруг ямки в радиусе нескольких миллиметров кальцит ростра отличается светлой окраской. С одной из боковых сторон к ямке примыкает пологая «вмятина», в пределах которой вещество ростра также белесоватого цвета.

Ямка не является обычным «проколом» или «прокусом», а, по-видимому, представляет след, оставленный на ростре ненормально функционировавшей (в результате травматического повреждения) мантией. Возможно, на мантии возникла долго незаживавшая ранка типа «свища».

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И ПОВРЕЖДЕНИЙ РОСТРОВ

При изложении материалов по патологическим явлениям у ростров автор высказывал некоторые предположения о причинах их возникновения, а также о их значении для реконструкции тела и выяснения условий жизни белемнитов.

Настоящий раздел представляет некоторые обобщения имеющихся материалов с целью их дальнейшего рассмотрения в главе XII.

Выяснению значения болезненных изменений ростров для систематики посвящена V глава работы.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ АНОМАЛЬНЫХ РОСТРОВ

Все аномально построенные ростры верхнемеловых белемнитов принадлежат двум основным группам: группе патологически измененных ростров и группе механически поврежденных (удар, «прокус» и т. п.) ростров.

Первую группу составляют ростры, патологические изменения которых вызваны заболеваниями или повреждениями той части тела животного, которая формировала скелет,— мантии (см. главу II). Как мы думаем, некоторые уродства ростра (например, нарушения отпечатков сосудов и др.) обусловлены заболеваниями всего животного и отнюдь не являются нарушениями только ростра. Об этом свидетельствуют также ростры с комбинированными уродствами.

Некоторые ростры этой группы без видимых признаков уродства, но с нарушением пропорций близки к отклонениям, более подробно описанным в следующей главе.

Вторая группа охватывает ростры с явными признаками активного (следами хватания другим животным) или пассивного (перелом при ударе о препятствие, шрам при задевании острых предметов и т. д.) механического воздействия. Но и для этой группы отмечается активное участие мягких частей животного в формировании того или иного уродства. Еще раз подчеркиваем, что царапины и прокусы являются не столько следами непосредственно-

го повреждения вещества ростра, сколько образованиями, возникшими при функционировании поврежденной мантии. Конечно, нередки случаи и непосредственного повреждения скелетных частей белемнита (переломы, некоторые шрамы, «вмятины» и т. п.). Но и в этих случаях формирование залечивающего повреждения скелетного вещества ростра осуществлялось мантией. В отличие от ростров первой группы, повреждения ростров второй группы носят локальный характер и не связаны с нарушениями жизнедеятельности всего ростра.

Конечно, довольно обычны аномально построенные ростры, у которых сочетаются патологические изменения, вызванные заболеваниями, с явно травматическими повреждениями.

Еще одну группу составляют ростры с уродствами невыясненного происхождения.

ЗНАЧЕНИЕ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ТЕЛА БЕЛЕМНИТОВ

Многие из описанных выше болезненных изменений и повреждений помогают выяснить некоторые особенности строения ростра и тела белемнитов в целом.

Ростр не был жизненно важной частью тела белемнита. Существование переломов и особенно полных переломов, когда ростр сломан почти у вершины альвеолы (как например, на рис. 34-*1* и *5*, 36-*3*), свидетельствуют о том, что некоторое время животное могло существовать без него. Следовательно, ростр не принадлежал к тем частям тела, утрата которых могла приводить к немедленной гибели животного. С другой стороны, очевидно, что без ростра белемнит не мог жить долго, так как во всех известных случаях переломов отмечается регенерация ростра. По нашему предположению, ростр был крайне необходим для обеспечения подвижности животного (см. главу XII), но не для отправления жизненно важных функций. В этой связи нам кажется, что С. Н. Колтыпин (1953) несколько преувеличивает значение первого видимого ростра для жизни белемнита.

Ростр не мог изгибаться. Имеющиеся указания об изгибах ростров преимущественно в брюшную сторону (К. А. Кабанов, 1959; Г. К. Кабанов, 1964) не подтверждаются нашим материалом. Напомним, что из 21 экземпляра изогнутых ростров нашей коллекции в спинную сторону изогнуто 14, а в брюшную лишь 5. В главе II, а также в первых разделах настоящей главы отмечалось, что по своей природе нормально построенные ростры имеют тенденцию изгибаться именно в спинную сторону, что подтверждает аналогичный вывод Нэфа (Naef, 1922, стр. 47, 210, 213). Если проследить в онтогенезе, то апикальный конец юных ростров смещен к брюшной, а взрослых ростров — к спинной стороне. Это весьма отчетливо может быть прослежено у ростров с ненормально сильно отклоненной к спине вершиной. Таким обра-

зом, ненормально отклоненные в спинную сторону ростры как бы подчеркивают вообще характерный для белемнитов незначительный дорсальный изгиб вершины ростра взрослых особей.

Вообще нет никаких данных о «конвульсивных» изгибах (Г. К. Кабанов, 1964) или изгибах в результате «внезапного резкого сокращения мантии» (К. А. Кабанов, 1959). Все изогнутые и крученые ростры формировались в течение длительного времени, вследствие нарушения деятельности всего организма.

При жизни животного ростр был твердым. С рассмотренным только что вопросом об изгибах ростра тесно связан вопрос о его первоначальной консистенции.

Изучение патологических явлений у ростров белемнитов верхнего мела не оставляет никаких сомнений в их первично твердом составе. Это, прежде всего, доказывается проявлением ряда деформаций и повреждений послойно без охвата слоев всего ростра (различные бугорки и утолщения, кольцевые валики, «мятая поверхность», почти все шрамы и т. д.). Трудно себе представить, чтобы деформации, изображенные на рис. 35-*5*, 42, 43, 46, могли возникнуть у эластичных ростров. Их формирование связано с нарушениями деятельности мягких тканей. До нарушений слои ростра образовывались нормально. В случае же мягкого ростра подобного «ярусного» распределения деформаций, несомненно, быть не могло. О том, что ростр был достаточно твердым, свидетельствуют также разнообразные переломы (см. рис. 34, 36-*3* и *5* и др.).

Точно также вовсе нет надобности обуславливать возникновение полностью изогнутых и искривленных ростров их первично упругим состоянием и кратковременным, «конвульсивным» процессом деформации. Процесс развития, так сказать, «пликативно»-деформированных ростров был длительным, подобным тому, который приводит к образованию искривленных и сросшихся костей позвоночных животных (Abel, 1935; Tasnadi-Kubaczka, 1962 и др.).

Разнообразные искривления и вздутия скелетных частей часто наблюдаются также и у современных беспозвоночных. На створках пелециподов часто развиваются искривления, бугорчатые утолщения и тому подобные образования, возникающие вследствие нарушения функционирования мантии. У черноморских мидий, например, наблюдались полукруглые изгибы брюшного края створок, крупные вздутия и утолщения на внутренних поверхностях створок и т. п. Нарушения ростра типа изгиба и кручения, различных вздутий и кольцевых валиков и т. п. также связаны с ненормальными отправлениями всего организма белемнита.

Ростр в основном был обтянут тонкой мантией. Для реконструкции всего тела белемнита существенно важно знать толщину мягкого покрова на ростре. О толщине мягких тканей (обобщенно мантии) на ростре существуют прямо противоположные предположения. Например, Швеглер (Schwegler, 1939) на том основании, что при некоторых полных переломах

(таких, например, как изображенные на рис. 34-*2*, *3*) отдельные куски ростра сохраняются, допускает значительную толщину мантии: только толстая мантия, по его мнению, могла удержать эти куски. Наоборот, другие исследователи (Квенштедт, Абель и др.), которые предполагают, что ростр был роющим орудием, естественно, одевают его тонкой «кожистой» мантией.

По нашим представлениям, основывающимся на анализе некоторых повреждений ростров верхнемеловых белемнитов, следует допустить существование относительно тонкой мантии почти на протяжении всего ростра. Об этом свидетельствуют следующие факты:

а) искривления линий нарастания ростра, в том числе и изображенные Кристенсеном (Christensen, 1925, табл. IV, фиг. 1), могут отражать складки — гофрировку — только не очень толстой мантии;

б) кольцевые валики (см. табл. II, фиг. 2) также могли, по-видимому, возникать при достаточно тонкой мантии;

в) выпадение отдельных слоев ростра, по всей видимости, могло иметь место при разрыве сплошности мантии, а это, в свою очередь, могло быть, если последняя была не очень толстой (выпадение некоторых слоев ростра вследствие прекращения или ослабления функционирования мантии вряд ли могло быть, так как в этом случае трудно объяснить локальность явления: приостановка функционирования мантии, например, на рубеже первой и второй основных стадий, сказывается на всем ростре);

г) наконец, как удлиненные, так и округлые шрамы могли запечатлеваться на ростре при незначительной толщине мантии.

Особенно тонкой мантия, по-видимому, была в привершинной части ростра. Об этом можно судить на основании существования экземпляров, у которых на апикальном конце слои предшествующих стадий не перекрыты более молодыми слоями (см. рис. 35-*3*, *4*).

Вообще, очевидно, чем ближе к заднему концу ростра, тем тоньше была мантия и, наоборот, в приальвеолярной части она была толще. Это заключение, в частности, основывается на более частом и более резком выражении шрамов-«царапин» именно в задней части, а не на передних участках ростра (из 26 удлиненных шрамов, расположенных на брюшной стороне, 14 — в задней и 6 — в средней части ростра). Но округлые шрамы, наоборот, встречаются несколько чаще в передней части ростра (13 из 23). Однако это связано, как мы думаем, не с толщиной мантии, а с тем, что округлые шрамы вообще более часты в передней части, нежели в задней (см. далее). О том, что мягкие ткани были толще на спине и боковых сторонах передней части ростра (по сравнению с задней его частью), свидетельствует слабое выражение здесь отпечатков сосудов.

Кроме приведенных выше доказательств, на очень незначительную толщину мантии в приапикальной части указывают «мор-

щинки», развитые на апексе некоторых патологически измененных ростров. Как и искривления линий нарастания, «морщинки», по нашему мнению, формировались собранной в мелкие складочки мантией. Наконец, по степени выражения главных двойных кровеносных сосудов в передней части ростра (в пределах спинно-боковых площадок) и в его задней части также можно судить о толщине мягких частей. На участке спинно-боковых уплощений, где, как отмечалось в главе II, располагались плавники, отпечатки главных двойных сосудов выражены менее отчетливо, так как они проходили на некотором удалении от ростра в более толстых здесь мягких тканях. В задней части ростра продолжение упомянутых сосудов (спинно-боковые бороздки) выражено резко, так как они проходили непосредственно у поверхности ростра.

Апикальная линия не была органом или частью тела, выполнявшими какую-то функцию. Об этом говорят нарушения, при которых апикальная линия и первый видимый ростр отсутствуют с самых ранних стадий развития.

Нарушения брюшной щели, к сожалению, не прибавили ничего существенного для расшифровки ее назначения. Различные искривления брюшной щели, а также смещение линии основания щели связаны с общими уродствами ростра и, по-видимому, всего животного. Искривления и расширение брюшной щели непременно сопровождаются ненормальным развитием отпечатков кровеносных сосудов. Это, очевидно, свидетельствует о том, что последние вместе со щелью образовывали единую систему.

Значительно больший интерес, видимо, представляют случаи «зарастания» щели. Случаи 1—4 и, по-видимому, 5, описанные в подразделе «Зарастание» щели», указывают на то, что щель на протяжении всей жизни животного действовала, сокращаясь у некоторых особей до очень узенькой трубочки, след от которой представлен на поверхности круглой дырочкой (см. рис. 39-*1* и *6*). Случай 6 свидетельствует о том, что брюшная щель функционировала на первых порах жизни животного, но затем зарастала (очевидно, в данном случае это слово можно применить без кавычек, так как действительно на последующих стадиях развития ростра на месте щели откладывались слои рострального вещества). Наконец, в случае 7 щель существовала, очевидно, в течение всей жизни животного, однако не сообщалось с альвеолярной полостью (вернее, была отделена от последней кальцитовой пластинкой; см. стр. 58—64).

Отмеченные случаи 1—5, составляющие большую часть повреждений щели, свидетельствуют о том, что щель играла какую-то важную роль в жизненных отправлениях организма (см. главы II и XII), так как в той или иной форме, часто сильно редуцированно, она сохранялась в течение всей жизни белемнита. Случаи 6 и 7 с достаточной очевидностью говорят о том, что в течение либо всей жизни, либо значительного отрезка жизни белемнита се

не было. Следовательно, белемнит мог существовать и без щели.

По нашему предположению, брюшная щель, как и ростр в целом, не принадлежала к жизненно важным частям тела животного. При этом внешне, как можно судить на основании отсутствия иных нарушений, животное с нарушенной щелью не отличалось от нормальных.

Имея в виду, что крайне редко отмечались повреждения вершинной части альвеолы (см. подраздел «Нарушения альвеолы») и, следовательно, фрагмокона, можно допустить, что животное могло существовать почти без всего ростра, включая и значительный отрезок приальвеолярной части последнего.

Наконец, искажения поверхностной скульптуры ростра позволяют сделать некоторые выводы, которые можно использовать для реконструкции тела животного.

Во-первых, основные элементы скульптуры могут быть только следами кровеносной системы. На это указывает наличие ростров с резкими глубокими разветвленными отпечатками с отчетливым выражением различного «ранга» этих отпечатков. У подобных ростров подчеркивается очень характерное для кровеносной системы всех животных существование крупных и все более мелких сосудов. О том, что это именно кровеносные сосуды, говорит также наиболее резко выраженное у болезненных ростров разветвление и извилистость отпечатков. Кроме того, кольцевое соединение отпечатков обеих продольных половин ростра на брюшной, а также (что резко прослеживается именно у ростров с нарушенной поверхностной скульптурой) на спинной стороне также говорит в пользу того, что это была кровеносная система.

Таким образом, по нашему мнению, отклоняющиеся от нормы случаи развития отпечатков делают более резкими характерные для кровеносной системы особенности. Во-вторых, в той части кровеносной системы белемнита, которая снабжала кровью ростр, самыми важными сосудами были парные сосуды (вена и артерия?), идущие вдоль спинно-боковых площадок и переходящие в задней части ростра в спинно-боковые бороздки, так как они имеются у всех, даже совершенно деформированных ростров. Спинно-боковые бороздки часто ненормально развиты (сильно извилистые у белемнелл, расходятся по направлению к вершине ростра, сокращаются в длине и т. д.) у ростров, не имеющих видимых ненормальностей в очертаниях контура. Большая часть подобных нарушений развита лишь с одной стороны ростра. Вероятно, это является следствием асимметричных нарушений в мягких частях. Таким образом, можно допустить существование вздутых и искривленных задних участков тела белемнита в области ростра, но без отражения этих деформаций на ростре.

Боковые бороздки также играли существенную роль в кровеносной системе задней части. То, что при некоторых деформациях ростра (например, у сильно укороченных ростров) боковые бороздки развиты более резко, чем спинно-боковые бороздки, воз-

можно, свидетельствует о ненормальном утолщении мягких тканей вдоль спинно-боковых площадок и их продолжения в спинно-боковые бороздки. Следовательно, белемниты с подобными деформациями обладали вентро-дорсально сплющенной задней частью тела. Уникальный ростр *B. langei* (№ 999/4) с третьей парой спинно-боковых бороздок, возможно, обладал третьим плавником.

ЗНАЧЕНИЕ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ БЕЛЕМНИТОВ И НАЗНАЧЕНИЯ РОСТРА

Для воссоздания образа жизни и условий обитания белемнитов болезненные изменения и повреждения ростров также доставляют ценные сведения.

Общий характер и время появления патологических изменений. Патологические изменения ростров (искажение формы, нарушения слоев ростра и т. д.) проявляются как у юных, так и у взрослых ростров. Большая часть патологических изменений начинает проявляться очень рано (отсутствие апикальной линии и первого видимого ростра, искривления ростра и др.). В большинстве случаев эти изменения проявляются или отражаются на всех последующих стадиях роста ростра. Лишь очень редко отмечалось полное исчезновение болезненного нарушения на более поздних стадиях развития (например, бугорки и утолщения на молодых стадиях, не прослеживаемые на последующих).

Значительное число болезненных изменений появляется на последних стадиях нарастания ростра (например, кручение ростра, изображенного на рис. 35-*5*, прослеживается только на верхних, молодых его слоях, а предшествующие слои совершенно не деформированы).

Некоторые патологические отклонения от нормы, совершенно очевидно, приурочены к определенным стадиям развития ростра и, следовательно, организма в целом. Так, резкое смещение линии основания брюшной щели и сдвиг апикальной линии в подавляющем числе случаев совпадают с переходом от первой основной стадии развития ко второй. Поэтому естественно, что несколько более значительное (по сравнению с нормой) отклонение в спинную сторону вершины отмечается у взрослых ростров (у 14 из 21 измеренных).

Еще раз подчеркиваем два важных момента, о которых неоднократно говорилось выше.

Во-первых, прослеживание в онтогенезе патологических нарушений показывает, что они не являются следствием воздействия какого-то мгновенного акта, а представляют результат длительного развития. Конечно, первопричиной мог быть и мгновенный акт (например, удар, укус и т. п.).

Во-вторых, большинство патологических изменений ростров (резкие нарушения отпечатков кровеносных сосудов, общая деформация ростров и т. п.), очевидно, связаны с общими наруше-

ниями организма. Трудно себе представить, что искажения кровеносной системы ограничивались лишь областью ростра. Менее широко были развиты локальные патологические нарушения (например, вздутие участка ростра, образование кольцевого валика и т. д.).

Зависимость механических повреждений от возраста ростра. Почти все механические повреждения проявляются на всех этапах нарастания ростра (например, различные шрамы). Пожалуй, только переломы отмечались в основном только молодых ростров (вплоть до первого видимого ростра). Немногие механические повреждения (например, «мятая поверхность»), по-видимому, связаны с патологическим изменением всего организма.

Преимущественное положение тела белемнита, очевидно, определяется его двусторонней симметрией, что, между прочим, подтверждается характером распределения различных повреждений. Из 23 «проколов» и «прокусов» 11 было отмечено на брюшной стороне, 9 на спинной стороне и спинно-боковых участках ростра и только 3 — на боковых сторонах; шрамы-«царапины» располагаются главным образом на брюшной стороне или брюшно-боковых участках ростра (у 26 ростров из 32). Таким образом повреждения наносились в спинно-брюшном направлении и значительно реже с боков. Кроме того, на двустороннюю симметрию ростра указывают выгиб апикальной линии к брюшной стороне и изгиб вершины взрослого ростра к спине — признаки, которые наиболее рельефно выражены у патологически измененных ростров. Преимущественное расположение шрамов-«царапин» на брюшной стороне также свидетельствует о двусторонней симметрии. Следовательно, белемнит плавал в основном вниз брюшной стороной тела.

Направление движения белемнита. Характер шрамов свидетельствует о том, что они наносились при относительном перемещении повреждающего предмета от вершины к передней части ростра. Это доказывается особенностями как округлых (у них пологая стенка, обращенная к вершине, и крутая противоположная стенка), так и удлиненных шрамов (глубина и ширина шрамов возрастают к передней части ростра, и по направлению к вершине они обычно превращаются в штрихоподобные линии). Указанное направление относительного перемещения подтверждается также образованием кольцевого валика.

Таким образом, особенности шрамов подтверждают общепринятое представление о преобладающем передвижении белемнита ростром вперед и не согласуются с заключением Зейлахера (Seilacher, 1967, стр. 282) о преимущественном движении белемнита головой вперед (см. стр. 143).

Общий характер механических повреждений и их происхождение. Относительно природы механических повреждений у нас имеются следующие соображения.

Полные переломы, по всей видимости, возникали при ударе о твердый предмет. Скорее всего, белемнит при движении вперед ростром (см. выше) натыкался на препятствие, по-видимому, расположенное на дне. Удар был резким (сила удара определялась скоростью передвижения, которая, видимо, была не меньшей, чем у современных кальмаров; см. главы X и XII), при котором ростр раскалывался по ровной поверхности, почти плоскости. Последняя совпадает с радиально расположенными удлиненными кристаллами кальцита и представляет несколько ослабленное механическому воздействию направление по сравнению с остальными направлениями в ростре.

Неполные переломы также, по-видимому, возникали при ударе. Расположение зияющих переломов на брюшной стороне в сочетании с изгибом вершины ростра в спинную сторону, как мы думаем, свидетельствует о том, что белемнит ударялся вершинной частью брюшной стороны ростра.

Остальные механические нарушения ростров, по-видимому, также в основном являются следствиями либо натыкания белемнита на препятствие (чаще), либо повреждения его движущимся предметом (реже). Это предположение основывается прежде всего на почти полном отсутствии ростров с явными следами двустороннего захвата, каковых следовало бы ожидать при хватании зубами. К следам хватания относятся шрамы, прослеживаемые на противоположных сторонах ростра. Причем лишь часть из них уверенно может быть отнесена именно к хватаниям зубами, так как не всегда есть уверенность в том, что шрамы с обеих сторон нанесены одновременно. Подобные следы хватания, очевидно, оставлены челюстями акул и рептилий — это заключение основывается на данных Абеля (1916, 1935) о находках остатков белемнитов в желудках упомянутых животных. Конечно, не исключено, что и некоторые одиночные шрамы, описанные в данной главе, нанесены челюстями этих же хищников: при хватании ростр прикусывался зубом одной челюсти и попадал между редко поставленными зубами другой челюсти (таким образом они являются «прокусами»).

Менее вероятно, что округлые шрамы являются залеченными повреждениями, нанесенными мантии и ростру животным, обладавшим одиночным «заостренным орудием» (т. е. являются «проколами»). Доказательство того, что, по крайней мере, часть подобных повреждений наносилась животным, мы видим в том, что они прослеживаются более или менее равномерно на различных участках ростра, но все же чаще встречаются в передней его части. Можно думать, что нападающее животное либо хватало челюстями, либо наносило удар по телу белемнита, но не по ростру. Поэтому-то округлые шрамы чаще встречаются в передней части ростра. Среди верхнемеловых животных автору не известно ни одного, обладавшего «заостренным орудием». С очень большой долей условности можно предположить, что округлые

шрамы наносились вершинной частью ростров белемнитов (например, во время «брачных игр»).

Однако значительная часть одиночных шрамов и все удлиненные шрамы возникли при натыкании на острые предметы на дне. Это, прежде всего, доказывается тем, что шрамы всех видов в основном расположены на брюшной стороне ростра (см. выше); естественно, наиболее вероятным было повреждение именно брюшной стороны плавающего белемнита.

Некоторые выводы об образе жизни белемнитов. Выяснение природы травматических повреждений ростров позволяет заключить, что белемниты испытывали меньше повреждений от врагов, но в основном повреждались при ударе о твердые предметы. Отсюда следует: во-первых, верхнемеловые белемниты были весьма подвижными животными и, во-вторых, они обитали в придонных участках моря.

Разнообразные патологические изменения ростров, проявляющиеся на различных возрастных стадиях развития, свидетельствуют о достаточно широком распространении заболеваний белемнитов.

О назначении ростра. В одной из следующих глав будет предпринята попытка всестороннего рассмотрения имеющихся данных для выяснения назначения ростра.

Некоторые травматические повреждения и, прежде всего, переломы и удлиненные шрамы, свидетельствующие о том, что белемнит обитал в придонных зонах моря, однако, не дают оснований считать, что ростр был роющим орудием (как это допускается Квенштедтом, Абелем и некоторыми другими авторами). На рострах нет никаких следов «истирания», а имеющиеся повреждения носят случайный характер: задевания дна было вполне естественным для быстро передвигавшегося животного.

ГЛАВА V

ЗНАЧЕНИЕ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И ДРУГИХ ОТКЛОНЕНИЙ В РАЗВИТИИ РОСТРОВ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

ПАТОЛОГИЧЕСКИ ИЗМЕНЕННЫЕ РОСТРЫ — «НОВЫЕ» ВИДЫ

В начале предыдущей главы уже указывалось, что нередко некоторые патологически измененные ростры описывались в качестве «новых» видов. Обычно эти «новые» виды устанавливаются по внешним очертаниям ростров. Однако часто контуры ростров могут быть несколько изменены без видимых следов патологических деформаций вследствие ненормального развития апекса. Возможны и другие причины: например, равномерное вздутие ростра вследствие повреждения, полученного на очень ранних стадиях его развития.

Несомненно, уродливым экземпляром является «новый» вид Стефенсона *Belemnitella abbreviata* (Stephenson, 1923, стр. 401, табл. 100, фиг. 7—9). Это резко укороченный, со значительным вздутием задней части ростр *Belemnitella americana* (Mort.).

Заведомо уродливый ростр, по-видимому, парактинокамакса, изображен Леришем под названием *Actinocamax hutini* (Leriche, 1912, стр. 302, табл. I, фиг. 2).

Приведенные выше примеры показывают, что при выделении нового вида или подвида необходимо изучить внутреннее строение ростра, так как вполне возможны какие-либо патологические отклонения от нормального развития, приводящие к изменению внешних пропорций.

К числу «новых» видов на основании только внешних данных, как уже отмечалось в главе IV (в подразделе «Нарушения вершины ростра»), можно было бы отнести экземпляры *B. mucronata,* обладающие закругленными апексами (см. рис. 36-*1, 2, 3*).

Таким образом и на материале ростров верхнемеловых белемнитов наблюдается то же явление, которое неоднократно отмечалось у других групп, а именно появление сходных патологических изменений раковины без видимых причин у нескольких экземпляров (Шиманский и Журавлева, 1961, стр. 115). Вряд ли

упомянутое явление можно отнести к дегенерации (Schwegler, 1939, стр. 74; 1949, стр. 300). Появление сходных патологических изменений у ряда особей проще объяснить как следствие общего заболевания или залечивания одинаковых травм.

ИЗМЕНЕНИЕ КОНТУРА РОСТРА

Среди верхнемеловых белемнитов (особенно среди белемнителл и белемнелл) встречаются ростры без всяких следов повреждений и ненормального нарастания, но с отчетливо выраженным нарушением пропорций, обычных для данного вида или подвида. Так, один из ростров *B. praecursor* (см. табл. 3), в отличие от сотен других экземпляров из того же местонахождения, обладает ланцетовидными очертаниями, совершенно нетипичными для вида; остальные же все признаки характерны для данного вида. У одного экземпляра *Bel. lanceolata* (№ 5346-1/2; см. табл. 3) наибольшее утолщение расположено значительно ближе к альвеолярному краю ростра, чем это характерно для данного вида; в результате ростр приобретает совершенно необычные очертания. Единичные особи *Bel. lanceolata* с подобными очертаниями ростров встречаются в различных районах ареала распространения вида.

У другого экземпляра *Bel. lanceolata* (№ 69/1) наибольшее утолщение расположено лишь немногим выше обычного для данного вида, но зато апикальная часть ростра очень заостренная. В результате экземпляр получает очертания, близкие к *Pr. plenus acutus*.

Наконец, еще один пример. В толще нижнемаастрихтского белого мела окрестностей Вольска были найдены два ростра *Bel. lanceolata*. Один ростр (№ 333/1) очень короткий, неправильно вздутый, с грубыми «морщинками» на апексе — со всеми следами уродства. Другой же ростр (№ 333/2; см. табл. 3) никаких следов патологических изменений не несет. Однако его форма необычна: он короткий, но общие очертания характерны для вида.

Следовательно, у одного и того же вида в одном и том же местонахождении могут быть особи заведомо уродливые и особи, никаких признаков патологических изменений не несущие, но тем не менее отличающиеся от нормальных особей. По-видимому, в приведенных выше примерах мы имеем дело не с уродством, а с отклонениями в индивидуальном развитии отдельных особей.

Сходные отклонения могут проявляться у ряда особей. Например, как уже отмечалось, в нашей коллекции имеется несколько ростров *Bel. lanceolata* подобных упомянутому выше экземпляру № 5346-1/2, у которых наибольшее утолщение расположено высоко. Однако нет решительно никаких оснований относить их к новому виду.

Таблица 3

Изменение контура ростра

№ образца	Название вида	Характер изменения
5495/4	*B. praecursor*	контур ростра, как у *Bel. lanceolata*
5346—1/2	*Bel. lanceolata*	наибольшее утолщение ростра значительно выше обычного для вида положения наибольшего утолщения
60/1	»	наибольшее утолщение немного выше обычного для вида; очень заостренный апекс
333/2	»	короткий ростр (постальвеолярная длина ростра 55 *мм*); общие пропорции почти не нарушены

Тем не менее в геологической литературе имеются случаи выделения подобных экземпляров, имеющих какие-либо отклонения в форме ростра (но не уродливые!), к новым видам. *Belemnitella lanceolata* Schloth. mut. junior Now. (Nowak, 1913, табл. 42, фиг. 24), возможно, представляет отклоняющуюся особь *Bel. sumensis sumensis* Jel., у которой не совсем обычно расположено утолщение. *Belemnella aff. lanceolata* (Schloth.), описанная Биркелунд (Birkelund, 1957, стр. 40, табл. 3, фиг. 4 и 5), представляет, с точки зрения автора, укороченную особь *Bel. lanceolata* (Schloth.).

Возможно, что *Belemnitella curta* Arkh. (Архангельский, 1912, стр. 617, табл. 9, фиг. 18, 19; табл. 10, фиг. 32) также является несколько отклоняющейся (укороченной) особью *B. mucronata*.

Еще один пример: *Belemnitella ulianovskensis* Kabanow (1950, стр. 130, рис. 1), видимо, представляет ростр *Bel. lanceolata* (Schloth.) с высоко расположенным максимальным утолщением (как у нашего экземпляра № 5346-1/2; см. табл. 3).

Изменение внешних очертаний без признаков патологических нарушений, очевидно, имеет место не только у верхнемеловых белемнителлид. По-видимому, анормальные белемниты из лейаса Баварии, описанные Лейхсом (Leuchs, 1932, стр. 212—216), также в основном представляют ростры с несколько измененными контурами, но без болезненных явлений.

НЕКОТОРЫЕ ВЫВОДЫ О ЗНАЧЕНИИ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И ИЗМЕНЕНИЙ КОНТУРА РОСТРА ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ

Изложенный выше материал позволяет прийти к следующим выводам. Среди ростров верхнемеловых белемнитов, обладающих нарушенными пропорциями, но без видимых признаков уродств, выделяются две группы.

Первую группу составляют ростры, характер патологических нарушений которых может быть установлен по их внутреннему строению, так сказать «замаскированные уродства». По существу они принципиально не отличаются от описанных в главе IV уродств (monstrositates), и поэтому должны быть отнесены к этой группе изменений ростров верхнемеловых белемнитов.

Вторая группа ростров должна быть отнесена к отклонениям (aberrationes). В самом деле, ростры второй группы отвечают всем требованиям, предъявляемым этой категории видоизменений (ср. Семенов-Тян-Шанский, 1910, стр. 24; Савельев, 1960, стр. 27; Wenger, 1956, стр. 223—232): среди ростров одного и того же вида или подвида в различных географических ареалах встречаются единичные экземпляры, обладающие резко выраженным изменением формы (только один признак!).

Существование этих двух групп ростров необходимо иметь в виду при описании, так как довольно легко принять «замаскированные уродства» и отклонения за систематические особенности.

ГЛАВА VI

ПОСМЕРТНЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ ДО ИХ ПОГРЕБЕНИЯ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Ростры могут быть повреждены до захоронения в осадке и после погребения осадком на различных стадиях изменения последнего.

При выяснении некоторых особенностей обитания белемнитов, а также при восстановлении условий накопления отложений, заключающих ростры, важное значение имеет изучение ростров, поврежденных до захоронения в осадке. Поэтому в предлагаемой работе значительное внимание уделено описанию ростров, посмертно поврежденных еще на дне моря. Эту группу составляют, во-первых, обломанные и окатанные ростры и, во-вторых, ростры со следами жизнедеятельности (сверлениями, ходами, знаками прирастания и т. п.) различных организмов.

ОБЛОМАННЫЕ И ОКАТАННЫЕ РОСТРЫ

Обломанные ростры нередко встречаются в фациально разнообразных отложениях. В целом подобные ростры ничем, собственно, не отличаются от обломков раковин других организмов [1].

Несколько слов лишь об обломанных рострах. Как правило, в ископаемом состоянии не сохраняются тонкие передние части стенки альвеолярной полости. Лишь в очень редких случаях удавалось находить экземпляры, у которых сохранилась эта часть ростра. Интересно, что подобные экземпляры (главным образом, нижнемаастрихтские белемнеллы) были находимы не только в карбонатных фациях, но также и в обломочных отложениях (например, в песках нижнего маастрихта с. Крымского на Сев. Донце).

---

[1] Альвеолярный излом, псевдоконотека, конелли, являющиеся также посмертными образованиями, но связанные с прижизненными особенностями строения ростров и имеющие таксономическое значение описаны в главе II.

Не представляют редкости находки различной величины обломков ростров без всяких следов окатанности. Часто на обломанной части ростра видны прирастающие трубочки серпул или створки тонкостенных острей. Таким образом, очевидно, что ростры были сломаны до поселения на них прирастающих форм. Нет никаких сомнений, что ростры были твердыми, достаточно легко ломающимися (по-видимому, под воздействием движения воды).

Изредка были находимы ростры с отслаивающимися слоечками, как это обычно бывает у ростров, разрушающихся на дневной поверхности. Однако в этом случае разрушение проходило до захоронения ростров в осадке. Так, негативный отпечаток разрушенной поверхности ростра № 5400-1/2 (*B. langei,* Эмба) прекрасно виден во вмещающем мелоподобном мергеле.

Ростры и их обломки с явными следами окатанности встречаются очень редко. Даже в прибрежных осадках, таких, как, например, нижнемаастрихтские пески окрестностей с. Крымского, ростры не несут явных следов окатанности. Однако в ряде случаев были обнаружены ростры и их обломки с явными признаками окатанности. На подобных рострах всегда имеются другие признаки разрушения (сверления и т. п.). Например, в основании кампанских отложений Ульяновской обл. корродированные и окатанные ростры *Paractinocamax grossouvrei pseudotoucasi* резко отличаются от находимых совместно ростров белемнителл. Изредка небольшие обломки ростров со сглаженными краями встречаются даже в фациях белого писчего мела (например, в верхнем кампане и нижнем маастрихте бассейна Десны и Сейма).

ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ РАЗЛИЧНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ

Наиболее обычны повреждения ростров различными организмами-сверлильщиками. Менее широкое распространение имеют повреждения прикрепляющимися организмами.

РОСТРЫ СО СЛЕДАМИ СВЕРЛЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Сверлящие организмы могут быть представителями как растительного (водоросли, грибы), так и животного царства (различные черви, мшанки, губки, гастроподы, усоногие и др.). Эти организмы могут всверливаться в скелетные образования других организмов (как живых, так и мертвых) либо для обитания или прикрепления, либо с целью поедания (Boekschoten, 1966; Fatton, Roger, 1968).

На рострах верхнемеловых белемнитов весьма часто видны следы деятельности сверлящих организмов. Некоторые сверления достаточно уверенно могут быть сопоставлены с описанными в литературе следами жизнедеятельности сверлильщиков. Другие сверления, обнаруженные на верхнемеловых белемнитах, до конца расшифровать не удалось.

Автору известны лишь немногие работы, в которых описаны ростры, просверленные различными организмами (Quenstedt, 1849, 1885; Dacqué, 1921; Deecke, 1923; Voigt, 1929; Фогт, 1962, 1965; Nestler, 1960, 1965; Häntzschel, 1962). В этих работах имеются лишь отрывочные сведения об организмах-сверлильщиках, поселявшихся на мезозойских белемнитах. В недавно опубликованных статьях Пугачевской (Pugaczewska, 1961, табл. II, фиг. 1—4; 1965, стр. 75—78, табл. I—II) имеются краткие сведения о различных сверлениях в белемнитах, а в последней работе содержатся также представления автора о систематической принадлежности организмов, оставивших сверления. Интересные данные имеются в работах Мегдефрау (Mägdefrau, 1937, 1953).

В настоящем разделе материал излагается по систематической принадлежности организмов-сверлильщиков. В начале изложены имеющиеся в распоряжении автора данные о сверлениях, достоверно принадлежащих определенным организмам. Затем описывается материал по сверлениям, принадлежность которых к той или иной группе сомнительна. Завершается раздел описанием сверлений не ясного происхождения.

Сверления мшанок

Сверлящие мшанки обычны в нижнем маастрихте Русской платформы. Фогт (1962, стр. 60, табл. 11, фиг. 5—7) описал из нижнего маастрихта платформы *Spathipora prima* Voigt. Сверлящие зоарии этого вида обычно имеют перистое расположение; длина зооеций 0,60 *мм*. Зоарии просверливают ростры белемнелл и створки острей. Обычно поверхность ростра, на котором поселяются эти мшанки, покрыта короткими штришками. Каждый штришок начинается маленьким отверстием на поверхности ростра и представляет идущую наклонно в субстрат тонкую трубочку, заполненную вмещающей породой.

Сверлящие мшанки до сих пор известны только на рострах белемнелл, заключенных в белом писчем мелу (Вольск, Урало-Эмбенская обл.). Интересно, что и в Западной Европе сверлящие мшанки на белемнитах известны либо в фациях «туфов Маастрихта», либо в фациях белого писчего мела. Деке (Deecke, 1923, стр. 119, 124) отмечал сверления мшанок наряду со сверлениями губок и таллофитов в рострах белемнитов из мела о. Рюгена.

Очевидно, что сверлящие мшанки, как и сверлящие губки, могли поселяться только на рострах, продолжительное время лежавших в спокойных условиях на дне бассейна. В литературе имеются указания (Voigt, 1956 и др.) о том, что верхнемеловые мшанки (в том числе и сверлящие) обитали относительно на небольших глубинах.

Сверления губок

К числу довольно распространенных сверлений относятся сверления губок *Cliona*. Эти сверления на поверхности ростра пред-

ставлены очень мелкими отверстиями (0,1—0,5 *мм*), ведущими внутрь в пузырьковые камеры, диаметр которых около 4—5 *мм*. Камеры расположены беспорядочно и сообщаются между собой каналами.

Приведенная характеристика полностью совпадает с диагнозом подвида *Cliona celata micropora* Nestler. По данным Нестлера (Nestler, 1960, стр. 650—654), сверления этого подвида (распространенные в створках устриц и рострах белемнитов в толще нижнемаастрихтского белого мела о. Рюгена) отличаются от сверлений современного подвида *Cliona celata celata* Grant только значительно более мелкими внешними отверстиями.

Сверления *Cliona* этого типа зарегистрированы почти на всех белемнителлах и белемнеллах, распространенных в белом писчем мелу и близких фациях.

Входные отверстия сверлений в подавляющем числе случаев располагаются только на одной из сторон ростра. Внутренние камеры обычно имеются только близ той стороны, на которой расположены отверстия. Однако встречаются ростры почти полностью рассверленные, причем входные отверстия расположены на всей поверхности ростров (см. табл. III, фиг. 1, 6). Сверления *Cliona* могут встречаться на рострах вместе с «розетками» *Dendrina* (см. ниже), но, по всей видимости, возникают позже последних.

Были отмечены случаи, когда сверления охватывали только один (обычно передний) конец ростра, как показано на рис. 49.

По-видимому, губки поселялись на той стороне ростра, которая не была прикрыта осадком. Следовательно, ростры могли либо лежать плашмя на дне (см. рис. 54), либо торчать из осадка одним из концов (рис. 49). Очевидно, ростры, несущие отверстия со всех сторон, перекатывались по дну. На верхнемеловых белемнитах поселялись губки и других видов, а может быть и других родов. Так, например, на одном ростре *Bel. lanceolata* (Эмба) были обнаружены сверления, аналогичные описанным выше, но с бо́льшим диаметром отверстий (от 1,0 до 1,5 *мм*), т. е. как у современных *Cliona celata celata* Grant. Каналы и камеры губок упомянутого ростра заполнены фосфоритом.

В кампанских светло-зеленовато-серых глауконито-песчанистых мергелях Амвросиевки (Донецкая обл.) были обнаружены изъеденные и окатанные ростры белемнителл. Преобладают отверстия диаметром в среднем около 1 *мм*, ведущие в округлые камеры, имеющие в поперечнике по 5—7 *мм* (рис. 50). Камеры заполнены белым писчим мелом подстилающих горизонтов.

Аналогичные сверления, но с несколько меньшими отверстиями обнаружены на ряде ростров *Bl. mammillatus* (Nilss.) из Южной Швеции.

Рассмотрим имеющиеся в литературе указания об условиях поселения современных и ископаемых представителей *Clionidae*.

Нестлер (Nestler, 1960, 1965) отмечает, что современная *Cliona celata celata* Grant распространена весьма широко, встречаясь

от Арктики до Австралии. Она обитает на глубинах порядка 200 *м* и почти всегда только на старых животных (устрицах и т. д.). *Cl. c. micropora* Nestler в толще нижнемаастрихтского мела о. Рюгена также встречается либо на крупных старых створках устриц, либо (реже) на белемнитах. Так как жизнедеятельность губок возможна только тогда, когда отверстия не прикрыты осадком, то, по мнению Нестлера (Nestler, 1960, стр. 653), накопление

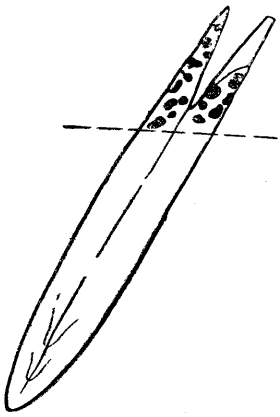


Рис. 49. Сверления Cliona в ростре *Belemnella lanceolata* (№ 5419-3). Уменьшено.

Пунктиром показано предполагаемое положение поверхности осадка

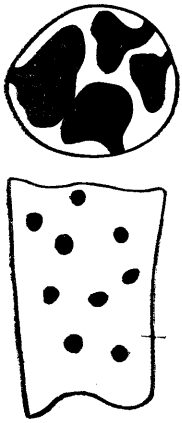


Рис. 50. Сверления губок в ростре белемнителлы (Амвросиевка, Донецкая обл.), $\times 1/2$.

Вверху — поперечное сечение; внизу — поверхность обломка ростра

мела проходило медленно. Интересны данные Корринги (Korringa, 1951, стр. 52—53) о том, что современная *Cl. celata celata* Grant более охотно поселяется на живых устрицах, нежели на мертвых створках, так как при этом губки лучше предохраняются от заиливания.

Вольц (Volz, 1939) установил, что в Адриатическом море на створках моллюсков резко преобладает *Cliona vastifica* Hanco, менее широко распространены *Cl. celata* и *Cl. viridis*. Распространение *Cl. vastifica* ограничено нижней границей зоны волнений и берегом. Наиболее многочисленна она на глубинах 2—10 *м* у самого берега. Здесь встречаются все девять описанных Вольцом видов Адриатики. На большие же глубины спускаются лишь три упомянутых выше вида. Все губки Адриатического моря — эвритермные и эвригалинные формы. По утверждению Шреммера (Schremmer, 1954), сверлящие губки встречаются также в опрес-

ненных водах. В монографии Р. Ф. Геккера и др. (1962, т. II, стр. 86—87), наоборот, указывается, что *Cliona* не переносит низкой солености и не может жить в прибрежной зоне. Л. А. Зенкевич (1963, стр. 344) в качестве характерного компонента биоценоза ракушечника Черного моря указывает *Cliona stationis*. По нашим наблюдениям, сверлящие губки, принадлежащие различным видам, в Черном море обычно поселяются в створках пателл, пектенов, мидий, острей и различных других двустворок, обитающих на глубинах порядка 20—40 *м*.

Сверления усоногих

Изредка встречаются ростры верхнемеловых белемнитов, на поверхности которых видны удлиненные в плане отверстия (длиной до 1,2—1,5 *мм* при ширине около 0,5 *мм*) с оттянутым заостренным «носиком». Отверстия ведут в несколько расширяющуюся полость в виде мешочка. Эти следы уверенно могут быть сопоставлены с описанными и изображенными различными авторами (Saint-Seine, 1955, стр. 300, табл. 16 и 17; Codez, Saint-Seine, 1957, стр. 709, табл. 37; Häntzschel, 1962, стр. 228—232, фиг. 142—144; Pugaczewska, 1965, стр. 77, табл. II, фиг. 2) сверлениями усоногих ракообразных. Систематическая принадлежность их не определялась.

Сверления усоногих отмечаются на рострах из писчего мела и сходных с ним отложений. Сверления усоногих были установлены также на белемнитах из аптских глин Крыма. По-видимому, сверления циррипедий в рострах нижнемеловых белемнитов распространены более широко, чем в верхнемеловых (d'Orbigny, 1840—1842; Stolley, 1911a; Hanai, 1953 и др.).

По наблюдениям Зейлахера (Seilacher, 1967, стр. 279—285), ямки циррипедий располагаются на поверхности ростров либо беспорядочно и являются посмертными сверлениями (фиг. 1*a*, 2 *c*—*d*), либо ориентированы «носиками» к передней части ростра (фиг. 1 *b*—*d*, 2 *a*—*b*, 3) и оставлены усоногими-комменсалами. По Зейлахеру, усоногие поселялись на рострах или обтянутых тонкой мантией, или вовсе лишенных мягкого покрова. Характер ориентировки ямок, по его мнению, свидетельствует о передвижении белемнитов преимущественно головой вперед.

Сверления червей

На нескольких рострах белемнителл и белемнелл, найденных в белом писчем мелу или близких по составу отложениях, имеются немногочисленные крупные ходы длиной до 40—50 *мм*, начинающиеся на поверхности ростра небольшим отверстием, затем постепенно расширяющиеся до 3—3,5 *мм* и слепо заканчивающиеся. Ходы плавно изгибаются, заполнены мелом и хорошо видны, так как они не уходят глубоко внутрь ростра, а расположены вблизи его поверхности (рис. 52-*3*, *4*).

Эти сверления, вероятно, принадлежат каким-то червям. На сверления многощетинкового червя *Polydora*, описанные Р. Ф. Геккером и др. (1962, т. II, стр. 223, текст. рис. 57, табл. XXV, рис. 3), Коррингой (Korringa, 1951, фиг. 11) и Шафером (Schäfer, 1962, фиг. 210, 212, табл. 29, фиг. 65), наши ходы не похожи. Фогт (Voigt, 1965) полагает, что настоящие *Polydora* появляются в кайнозое. В створках верхнемеловых моллюсков поселялись полихеты, относимые им к двум новым родам, некоторые представители которых, возможно, являлись паразитами. Несомненно, описанные Фогтом формы близки ходам в поверхностных слоях ростров верхнемеловых белемнитов. Подобные же ходы в рострах недавно были описаны Гриппом (Gripp, 1967, стр. 9—10). Грипп отмечает наличие парных ямок на некоторых участках сверлений; по нашим данным, такие образования развиваются только на сверлениях брюшной щели.

На рис. 51-*4* и рис. 52-*2* изображены узкие слабо извилистые каналы, начинающиеся на брюшной щели, проходящие через вершину альвеолы и идущие далее по оси ростра. Каналы начинаются на брюшной поверхности ростра прямо на щели. Их диаметр здесь 0,5 *мм*. Затем они становятся шире (до 1 *мм*), слепо заканчиваясь закруглением. Длина канала у экземпляра, изображенного на рис. 52-*2*, превышает 30 *мм*. У третьего ростра белемнеллы сверление начинается также прямо на внешней прорези щели, у четвертого узенький канал сверления начинается в 3—4 *мм* от края щели, затем входит в щель. В этих случаях слабо извилистые каналы рассверливают кальцитовые слои стенок брюшной щели и заканчиваются закругленным расширением, не выходя за пределы щели. Интересна приуроченность каналов к брюшной щели. Возможно, по этому направлению легче было сверлить (?).

Сверления последнего типа, очевидно, достаточно широко распространены, так как они были обнаружены у двух из пяти взятых наудачу ростров *Bel. lanceolata* из нижнемаастрихтских отложений окрестностей Вольска.

Реже встречаются каналы, которые мы также приписываем червям. Каналы эти представляют комбинацию только что описанного типа и каналов, имеющих парные ямки.

Наиболее отчетливо этот тип сверления выражен у экз. 237/4 (*Bel. lanceolata*, Вольск). На спинно-брюшном расколе видно, что канал начинается на поверхности ростра и протягивается точно вдоль основания брюшной щели, достигая апикальной линии сразу же ниже протоконха. Ширина канала около 1 *мм*, его длина 10 *мм*. В 1 *мм* от поверхности на канале появляются парные округлые ямки, частично сливающиеся друг с другом вдоль оси канала. Диаметр ямок 0,25—0,30 *мм* при такой же глубине. Всего насчитывается 10 подобных пар на отрезке канала длиной 5,5 *мм*. Остальная часть канала, как у предыдущего типа, т. е. с гладкими стенками (см. табл. III, фиг. 2).

У экз. № 6103 (*Bel. lanceolata*, Бариловка) узкий, несколько расширяющийся к концу и слабо извивающийся канал проходит также прямо по основанию брюшной щели и заканчивается у стенки альвеолярной полости в 2 *мм* от ее вершины. Общая длина канала 12 *мм*. На начальном его отрезке близ входного отверстия имеются по три ямки на каждой половине раскола ростра. Следовательно, здесь имеются те же парные ямки, но только немного иначе ориентированные по отношению к плоскости симметрии ростра.

Для точного определения систематической принадлежности описанных сверлений необходимо провести специальное исследование. Ознакомление с имевшейся в распоряжении автора литературой позволяет условно сопоставить каналы, имеющие парные ямки, с парными каналами на руках морских лилий карбона, описанными под названием *Schizoproboscina* Yakovlev (Геккер, Ушаков, 1962, стр. 453—454, табл. V, фиг. 7), и которых предположительно относят к подклассу Myzostomida класса многощетинковых червей. Современные мизостомиды паразитируют на руках морских лилий, питаясь их половыми продуктами.

Возникает вопрос: не могут ли являться сверления, приуроченные к прорези брюшной щели, следами паразитировавших на белемнитах червей? Подобное предположение представляется вероятным, так как именно вдоль щели паразит мог, с одной стороны, относительно легко сверлить, а с другой — находить какие-то питательные продукты. Как могли поселиться черви на живых белемнитах, бывших, несомненно, очень подвижными животными? По-видимому, могли, так как оказывается, что некоторые представители полихет, поселяющихся обычно на прикрепленных или малоподвижных животных, паразитируют также на плавниках и коже рыб. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 696—699) указывает, что на внешних частях тела современных цефалопод много меньше паразитов по сравнению с другими животными. Но в жабрах и других органах цефалопод различные паразиты обычны. У ископаемых наутилоидей допускается возможность существования червей-симбионтов и других организмов (Шиманский, Журавлева, 1961, стр. 114)

Возможно, сверления брюшной щели верхнемеловых белемнитов принадлежат какому-то организму (скорее всего, представителю червей), поселявшемуся в области брюшной щели. Однако более вероятным представляется, что организм, оставивший сверления, поселился на еще не разложившемся трупе белемнита.

Сверления гастропод (?)

В нашей коллекции имеется несколько ростров с повреждениями невыясненного происхождения, которые, скорее всего, сделаны хищными гастроподами.

У ростра *B. langei* прямо на брюшной щели располагается идеально круглое с поверхности отверстие диаметром 4 *мм* (см. табл. II, фиг. 9). Отверстие сквозное — оно выходит в альвеолярную полость, где имеет в поперечнике очертания овала, вытянутого по оси ростра.

Также в альвеолярную полость ведет неправильных очертаний в поперечнике отверстие диаметром около 2 *мм* на юном ростре *Bel. arkhangelskii* (№ 327/4, Никифоровка, Пензенская обл.).

На ростре № 83/4 *Bel. lanceolata* (Белая Гора, Луганская обл.) имеется почти круглое отверстие диаметром 4 *мм*, расположенное на одном из спинно-боковых участков задней части ростра. Примерно подобное же отверстие, но овального поперечника (9,5×6 *мм*) с длинной осью по оси ростра имеется в задней части другого ростра *Bel. lanceolata* (№ 6126-3, Луганская обл.); в этом случае отверстие расположено на брюшной стороне ростра. Глубина отверстий в двух последних случаях составляет несколько миллиметров; в стенках отверстий видны концентрические слои вещества ростра, так как в продольном сечении отверстия представляют воронку.

То, что отверстия сделаны какими-то организмами, не вызывает никаких сомнений. Но вот какими? По внешним очертаниям отверстие на ростре *B. langei* напоминает отверстия, оставляемые хищными гастроподами (*Natica, Lunatia, Murex, Thais* и др.) на раковинах моллюсков и некоторых других организмов (Abel, 1935, стр. 311—313; Schäfer, 1962, табл. 23, фиг. 51; Carricker, 1951, фиг. 2 и 3; Carricker, 1957, фиг. 6 и 7; Reyment, 1966, табл. I и II и др.). В огромном большинстве сверления гастропод весьма небольшого диаметра (Livan, 1937, Reyment, 1963 и др.). Реймент описывает отверстия на раковинах нигерийских палеогеновых остракод, пробуренные представителями сем. Muricidae и Naticidae и имеющие в диаметре от 0,03—0,20 до 0,35—0,45 *мм*. Однако *Lunatia nitida* Donovan просверливает на створках пелеципод круглые отверстия диаметром около 3 *мм* и даже чуть больше (Schäfer, 1962, табл. 23, фиг. 51). Максимальный известный диаметр сверления хищных гастропод 6,8 *мм* (Fischer, 1966, стр. 66).

Если отверстие на ростре *B. langei* действительно след жизнедеятельности какого-то представителя гастропод, то возникает вопрос: зачем понадобилось сверление мертвого ростра? Очень трудно ответить на заданный вопрос, но, возможно, что какой-то хищник поселялся на еще не разложившемся трупе белемнита с тем, чтобы добраться до его внутренних частей (?). Возможно, что подобные сверления (имеются в виду первые два из описанных выше случаев) не так уж редки на альвеолярной части ростра, плохо сохраняющейся в ископаемом состоянии.

Отверстия в задней части ростра объяснить труднее. Они не могли быть оставлены ни описанными выше организмами, для которых отверстия являлись убежищами, ни гастроподами, сверлящими раковины моллюсков с целью добраться до их тела.

Весьма похожи на сверления натик ямки, обнаруженные на одном из ростров *Bel. arkhangelskii* (№ 15/5, р. Аят, Кустанайская обл.). Ямки почти совершенно круглые, небольшого диаметра (1—2 *мм*) и неглубокие (до 1,5—2,0 *мм*). Одна из имеющихся пяти ямок (ямки разбросаны по всей поверхности ростра) — очень мелкая, как бы представляет вмятину от небольшой дробинки. По-видимому, это незавершенная ямка подобно стадиям сверления раковин моллюсков хищными гастроподами, описанным Ливан (Livan, 1937, стр. 138—150) и Зилером (Siler, 1965, стр. 213—218), тогда как остальные четыре являются законченным следом деятельности какого-то организма, но какого — остается не ясным. Если это гастроподы, то зачем им понадобилось сверлить ростр без надежды добраться до съедобных мягких частей? Может быть, это, так сказать, «ошибочные» или, вернее, «разведочные» сверления гастропод? Или же вещество ростров могло пожираться гастроподами? Последнее вряд ли вероятно, так как ямки очень неглубоки, никаких полостей ниже них нет.

Сверления червей и двустворчатых моллюсков (?)

Изображенные на рис. 51 и 52-*1* повреждения ростров, также не совсем понятны. Эти повреждения можно свести к двум типам.

1) Рассверлена центральная часть ростра с апикального конца (рис. 51-*1*). Длина рассверленного канала значительна: почти вся постальвеолярная часть ростра при ширине около 3 *мм*. Каким образом возник этот канал — осталось не ясным. Важно отметить, что объяснить его возникновение процессами выветривания нельзя. Это, несомненно, посмертное повреждение ростра до его захоронения в осадке.

Морфологически, однако, этот тип повреждения сходен со случаями простого посмертного разрушения центральной части ростра. Это обусловлено тем, что осевая часть ростра была менее устойчивой к выветриванию. Именно этим, вероятно, можно объяснить возникновение осевого канала у мелких актинокамаксов (см. стр. 167) и других родов. Иногда вдоль оси ростра возникает сквозной канал от апекса до альвеолы. Так, например, у одного ростра *Bel. arkhangelskii* в осевой части ростра имеется канал диаметром 5 *мм*, несколько сужающийся к обоим концам и заполненный глауконитовым мергелем.

Возможно, что канал вдоль осевой линии ростра является ходом червя (?).

2) Рассверлена альвеолярная часть ростра. Сверление может охватывать либо всю альвеолярную полость (рис. 51-*2*), либо только ее вершинную часть (рис. 51-*3*, рис. 52-*1*). В последнем случае отмечается образование округло-удлиненной камеры, сужающейся к переднему краю альвеолы; камера может либо поглотить вершину альвеолярного конуса (рис. 51-*3*), либо не доходить до нее (рис. 52-*1*).

Объяснить возникновение этих камер процессами выветривания трудно: почему камеры сужаются к краю альвеолы, почему вершина альвеолярного конуса не разрушается и т. п. Я склонен думать, что эти камеры созданы каким-то животным, для которого они служили убежищем. Возможно, что сверления, изображенные на рис. 51-*2*, с одной стороны, и на рис. 51-*3* и рис. 52-*1*, с другой, принадлежат различным организмам, которые проника-

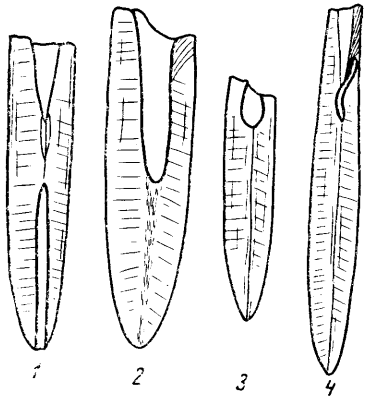


Рис. 51. Различные типы сверлений ростров. Уменьшено:

1—рассверлена осевая часть ростра *Belemnitella* sp. (с. Арское, Ульяновская обл., № 366/3); *2*—рассверлена альвеолярная полость *Belemnitella* sp. (Дон. № 212); *3*—то же, *Belemnitella* sp. (Вольск. № 335); *4*—канал начинается на брюшной шели и проходит вдоль оси ростра *Belemnella lanceolata lanceolata* (Эмба, № 5451)

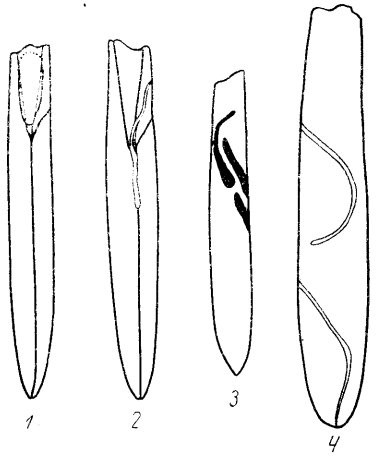


Рис. 52. Различные типы сверлений ростров. Уменьшено:

1—округлая камера в альвеолярной полости—спинно-брюшной раскол *Belemnella lanceolata* (р. Псел, Сумская обл., № 6102/2); *2*—канал, начинающийся на брюшной щели и оканчивающийся на осевой линии ростра (тот же вид, № 6102/1); *3*—ходы червя (?), заполненные мелом, ростр *Belemnella lanceolata* сбоку (р. Псел, Сумская обл., № 987/10); *4*—вскрытые ходы червя (?) в ростре *Belemnella sumensis*, вид со спинной стороны (р. Псел, Сумская обл., № 6102/5)

ли в альвеолу со стороны ее открытой части. Можно предположить, что первые сделаны червем (?), а вторые — двустворчатым моллюском типа современных камнеточцев, которые по мере своего роста расширяют камеру, в которой они находятся (?).

В коллекции имеется 5 ростров с альвеолами, рассверленными подобным образом.

Мелкие сверления организмов невыясненного систематического положения

Описанные выше сверления, которые с различной степенью достоверности можно приписать той или иной группе организмов, встречаются редко. Значительно большим распространением пользуются сверления (обычно это мелкие и мельчайшие каналы), ос-

тавленные организмами, систематическая принадлежность которых весьма проблематична.

Часто не представляется возможным определить, принадлежат ли данные каналы животным или растительным организмам. По-видимому, как и в современных морях (Peyer, 1945; Boekschoten, 1966), распространение растений-сверлильщиков в позднемеловых бассейнах было значительным. Между тем сверления современных растений изучены недостаточно. Это отмечают Мегдефрау (Mägdefrau, 1937, стр. 62; 1953, стр. 21), Фогт (Voigt, 1956, стр. 114) и другие авторы. Например, часто почти невозможно отличить следы, оставленные грибами-сверлильщиками, от сверлений водорослей. Силен (Silen, 1948, стр. 4) указывает, что часто весьма трудно различить сверления современных губок и мшанок, а каналы последних иногда очень схожи с каналами, образуемыми водорослями. Генцшель (Häntzschel, 1962, стр. 228) также отмечает, что часто крайне трудно, просто невозможно определить, каким же организмам принадлежат сверления.

Во всяком случае, совершенно несомненно, что кроме животных в прошлом очень широко были распространены и растения-сверлильщики. Более шестидесяти лет тому назад академик Г. А. Надсон (1900—1902, стр. 29—34) установил крайне широкое распространение от холодных морей до тропиков сверлящих водорослей и пришел к выводу о колоссальной их роли, как разрушительного фактора. Разрушительная работа растительных организмов современного моря описана за последние десятилетия многими исследователями. Пиа (Pia, 1937, стр. 264—328, 341—348) считает, что в море водоросли являлись и являются одним из важнейших агентов разрушения. Водоросли разрушают не только камни и скелетные остатки организмов, но также зачастую являются причиной гибели живых организмов. Так, например, поселяющиеся на баланидах представители Chlorophyceae и Cyanophyceae губят их (Schäfer, 1938, стр. 309). Любопытно, что сверлящие водоросли поселяются не только на прикрепленных объектах. В последней сводке Шафера по актуопалеонтологии (Schäfer, 1962, стр. 193) указывается, что сверлящие водоросли поселяются на еще плавающих пластинках отмерших сепий.

Нахождение ископаемых сверлящих растений представляет интерес не только в аспекте их разрушительной деятельности. Еще больший интерес представляют они как показатель условий накопления осадков и, прежде всего, как индикатор глубины их образования. Как известно, для обеспечения фотосинтеза необходимы солнечные лучи. Именно этим фактором ограничивается глубина распространения современных водорослей. Так, Г. А. Надсон (1927, стр. 147—153) установил, что в Черном море водоросли распространены на незначительных глубинах. На глубине 40 *м* их уже мало, а глубже 50 *м* они вообще не встречаются. По данным Свердрупа, Джонсона и Флеминга (Sverdrup, Johnson, Fleming, 1946, стр. 276), нижняя граница, до которой спускается

большая часть морских растений, 40—60 *м*. В теплых морях с прозрачной водой нижняя граница распространения водорослей понижается до 100 *м*. Максимальная глубина, до которой лишь в исключительных случаях проникают ассимилирующие растения, достигает 200—400 *м*[1].

В этой связи большое значение имеет выявление ископаемой фитали, т. е. зоны постоянной донной растительности (Voigt, 1956, стр. 97).

Присутствие сверлящих растений в верхнемеловых отложениях отмечалось Деке (Deecke, 1923), Рама Рао и Пиа (Rama Rao, Pia, 1936) и другими авторами. В работах старых авторов описаны и изображены сверления, многие из которых затем последующими исследователями были отнесены к следам различных растений. Так, В. Киприянов (Kiprijanoff, 1881, 1882) принял за элементы структуры зубов *Ichtyosaurus compylodon* Carter из сеномана центра Русской платформы образования, которые затем А. П. Быстров (1956) отнес к гифам грибов, а Бернхаузер (Bernhauser, 1962) принимает за следы сверлений зеленых водорослей.

В рострах верхнемеловых белемнитов, как отмечалось в начале раздела, сверления неясного происхождения очень многочисленны. Несомненно, часть их принадлежит растениям.

Наиболее полные сведения об ископаемых сверлящих организмах содержатся в работах Пиа (Pia, 1937), Ветцеля (Wetzel, 1938), Мегдефрау (Mägdefrau, 1937, 1953), Генцшеля (Häntzschel, 1962), Пугачевской (Pugaczewska, 1965).

Немецкий ботаник Мегдефрау (Mägdefrau, 1937, стр. 54—63) предпринял попытку систематизировать проблематичные сверления, большая часть которых обнаруживается в рострах мезозойских белемнитов. Это в основном мелкие сверления, многие из которых принадлежат растительным организмам.

Первую группу составляют организмы, оставляющие сверления (ходы?!) без отверстий на поверхности субстрата.

а) Сетевидные сверления — «род» *Dictyoporus* Mägdefrau.

D. nodosus Mägd. (табл. IV, фиг. 10); сетевидные каналы диаметром 0,06—0,08 *мм*, в месте ветвления и пересечения узловато утолщенные; белемниты сенона Мисбурга.

б) Розетковидные сверления — «род» *Dendrina* Quenstedt.

D. belemnitocola Mägd. (табл. IV, фиг. 1, 6, 8); каналы образуют непосредственно под поверхностью ростров «розетку» диаметром 1,5—6,0 *мм*, диаметр каналов 0,08—0,25 *мм*, они идут от центра к краю «розетки», где многократно разветвляются; белемниты сенона Мисбурга и Саратова.

D. anomala Mägd. (табл. IV, фиг. 5); розетковидная система сильно и нерегулярно разветвленных каналов различного диамет-

[1] Пиа (Pia, 1937, стр. 302, 370), подчеркивая, что подавляющая часть водорослей обитает на мелководье в тихих бухтах с теплой как соленой, так и опресненной водой, отмечает, что известны водоросли и на глубинах до 2000 *м*.

ра от 0,7 *мм* — главные до 0,03 *мм* — боковые; сенонские белемниты.

D. incomposita Mägd (табл. IV, фиг. 2); «розетки» очень маленькие (0,18—0,30 *мм*), характеризующиеся менее правильным ветвлением каналов, чем у *D. belemniticola*; сенон, а также нижний мел и юра, в рострах белемнитов и створках брахиопод.

D. minor Mägd. (табл. IV, фиг. 3); «розетки» подобны «розеткам» *D. belemniticola*, но значительно мельче (0,25—0,50 *мм*), с относительно более толстыми и менее разветвленными каналами, часто вся «розетка» в виде лапчатого образования; в трилобитах ордовика.

Вторая группа — сверления (ходы?) с одним или несколькими отверстиями на поверхности субстрата.

а) Неразветвленные каналы, ориентированные косо к поверхности ростров — «род» *Nygmites* Mägdefrau.

N. solitarius Hag. (изображен на табл. 30, фиг. 37 работы Квенштедта — Quenstedt, 1849, см. рис. 53); простые почти цилиндрические каналы длиной до 6,5 *см*, идущие непосредственно под поверхностью ростра, иногда образуют спираль, от отверстия к концу постепенно сужаются; в рострах белемнитов сенона ряда мест (в том числе Саратова).

N. pungens Quenstd. (изображен на табл. 30, фиг. 37 работы Квенштедта — Quenstedt, 1849, см. рис. 53); очень коротенькие «уколоподобные» канальцы диаметром 0,05—0,07 *мм* и длиной 0,2—1,0 *мм*, расположенные под острым углом к поверхности ростра; маастрихт о. Рюгена.

N. sacculus Mägd.; короткие каналы (длина до 1,5 *мм*), отверстия которых в виде запятой, внутрь расширяются мешочком глубиной до 1,5 *мм* и диаметром около 1,0 *мм*; белемниты средней юры.

б) Кустовидно разветвленные каналы с многочисленными отверстиями; диаметр каналов около 0,2 *мм* — «род» *Talpina* Hagenow.

T. ramosa Hag. (Quenstedt, 1849, табл. 30, фиг. 36 и 37; см. рис. 53); многочисленные каналы диаметром 0,17—0,25 *мм*, иногда пронизывающие весь ростр, открывающиеся (там, где от главного канала ответвляются боковые) округлыми или овальными отверстиями; кроме того, главные каналы также открываются на своих «концах» наружу; сенон различных районов (в том числе Саратова).

в) Кустовидно разветвленные каналы, диаметр которых более 0,02, но менее 0,2 *мм*; одно или несколько отверстий — «род» *Calcideletrix* Mägdefrau.

C. flexuosa Mägd. (табл. IV, фиг. 4); сильно разветвленные каналы диаметром 0,04—0,09 *мм*, только главный канал, являющийся основанием «куста», имеет устье; сенонские белемниты Мисбурга.

C. breviramosa Mägd. (табл. IV, фиг. 9); отчетливо выделяются главные и боковые каналы (0,02—0,04 *мм*), боковые каналы ответвляются от главного примерно под углом 60° и почти все пробивают поверхность ростра белемнита, как у *T. ramosa;* сенон Мисбурга.

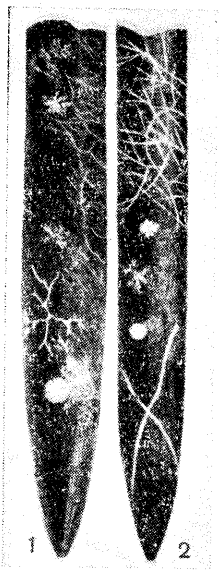


Рис. 53. Сверления различных организмов на белемнитах. (По Квенштедту, 1849; табл. 30; определено по Мегдефрау, 1937): *Dendrina belemniticola* Mägdefrau (правильно округлые «розетки»); *D. anomala* Mägdefrau (дендровидные образования) (рис. 1 и 2); *Talpina ramosa* Hagenow (верхняя часть рис. 2); *Nygmites solitarius* Hagenow—удлиненные каналы в нижней половине ростра (рис. 2); *N. pungens* Quenstedt — коротенькие канальцы в апикальной части ростра (2)

г) Разветвленные каналы, ветви которых более или менее прямолинейные диаметром менее 0,02 *мм* — «род» *Chaetophorites* Pratje.

Ch. gomontoides Pratje (табл. IV, фиг. 7); главная ось прямая, от нее под прямым углом отходят также прямые отрезки, от которых, в свою очередь, ответвляются еще более мелкие отрезочки; диаметр 8—16 μ; от лейаса до плиоцена на различных моллюсках (в том числе на рострах сенонских белемнитов Рюгена, Мисбурга и др.).

Ch. cruciatus Mägd. (Mägdefrau, 1937, табл. VI, фиг. 4); каналы диаметром 8—10μ расположены очень близко к поверхности, на выдержанном расстоянии от прямого главного канала в обе стороны ответвляются обычно под углом 60—65° такие же боковые прямые ветви; в остреях сенона Брауншвейга.

Ch. tenuis Mägd. (Mägdefrau, 1937, табл. VI, фиг. 8); очень тонкие густые каналы (менее 2—5μ), беспорядочно рассекающие на глубину до 2 *мм* периферию ростров; двустворки и белемниты юры, актинокамаксы сенона Брауншвейга.

д) Отчетливо дихотомически ветвящиеся каналы — «роды» *Abeliella* Mägd. и *Mycelites* Roux; в чешуе рыб, костях позвоночных.

Сверления второй группы, имеющие отверстия, по мнению Мегдефрау, принадлежат различным организмам. Так, *Talpina* и *Nygmites* он предположительно связывает с губками. Остальные же, более тонкие каналы напоминают сверления водорослей и грибов.

Классификация Мегдефрау, несомненно, далека от совершенства. Это и понятно, если иметь в виду, что классифицируются следы жизнедеятельности организмов неизвестного систематического положения. В недавно опубликованной работе Генцшеля (Häntzschel, 1962) принята эта же классификация, которой придерживаемся и мы.

Сверления без отверстий на поверхности ростра. Описываемые ниже сверления относятся к наиболее широко распространенным. Они были установлены на многих сотнях ростров белемнителл и белемнелл. Особенно они многочисленны на

рострах белемнелл и *B. langei*, находящихся в белом писчем мелу и мелоподобных породах.

Сверления представляют небольшие «розетки» диаметром обычно не свыше 5—6 *мм*. Каждая «розетка» является системой дихотомически ветвящихся тонких каналов, сходящихся в центре. Каналы расположены непосредственно под внешней поверхностью ростра и заполнены белым веществом, очень напоминающим вмещающую ростры породу. Отмечается изолированное положение каждой «розетки». Они не соединяются и не пересекаются, но переплетаются друг с другом (см. табл. IV, фиг. 8).

«Розетки» несомненно относятся к «роду» *Dendrina* Quenstedt.

Представляется возможным отнести совершенно правильные «розетки», общая характеристика которых была приведена в предыдущем абзаце, к *D. belemniticola* Mägd. (табл. III, фиг. 7, табл. IV, фиг. 1, 6, 8). Подобные же «розетки», кроме Мегдефрау, были изображены Квенштедтом (Quenstedt, 1849, стр. 470, табл. 30, фиг. 36, 37; см. рис. 53), Фогтом (Voigt, 1929, стр. 122, табл. IV, фиг. 9, 10), Генцшелем (Häntzschel, 1962, стр. 230, фиг. 144—6) и Пугачевской (Pugaczewska, 1965, стр. 75, табл. I, фиг. 2).

Кроме этих «розеток», у которых каналы расположены плотно и образуют почти правильные окружности, часто встречаются «розетки» с неправильными очертаниями, с более редкими, негусто расположенными каналами, в целом полностью отвечающие приведенному выше диагнозу *D. anomala* Mägd.

Обычно вместе с «розетками» правильных и неправильных очертаний, соответствующих упомянутым двум «видам», встречаются, так сказать, «недоразвитые розетки» — очень мелкие, состоящие из двух-трех веточек, выходящих из одного центра, в общем отвечающие признакам *D. incomposita* Mägd. Создается впечатление, что они действительно представляют не совсем сформировавшиеся обычные «розетки», но не принадлежат к отдельному «виду».

Большой интерес представляет характер расположения «розеток». Как правило, они располагаются только на одной из сторон ростра, покрывая эту сторону либо сплошь (см. табл. III, фиг. 7), либо встречаясь рассеянно. Так, на ростре *B. langei* (№ 959/4) одна из боковых сторон от апекса до альвеолы густо усеяна «розетками», и только одна небольшая «розеточка» имеется на противоположной стороне; у ростра *Bel. licharewi* (№ 969/1) «розетки» густо расположены только на брюшной стороне; у ростра *Bel. sumensis occidentalis* (№ 196/1) «розеточки» имеются только на спинной стороне в средней и задней части ростра, а в приальвеолярной части располагаются сверления губок (рис. 54).

В подавляющем числе случаев «розетки» располагаются на одной из боковых сторон ростра. Это объясняется тем, что, как мы полагаем, ростры на дне лежали преимущественно на боковых сторонах, вернее на спинно-боковых участках ростра. Следова-

тельно, противоположная сторона была свободной от осадка, и на ней поселялись различные организмы.

Подобное расположение ростров на дне было подтверждено (помимо факта приуроченности каналов к одной из сторон) простым экспериментом. Брались совершенно целые неповрежденные ростры и высыпались на стол. Затем подсчитывалось число ростров, легших вверх спинной, брюшной или боковой стороной. Из 20 ростров *B. langei langei* 12 (60%) легли боком, 4 (20%) расположились вверх спинной, а остальные 4 (20%) — вверх брюшной частью. Кроме того, пять раз на стол было рассыпано по 10 целых ростров *B. praecursor media*. Оказалось, что большинство ростров также располагается вверх одной из спинно-боковых поверхностей (табл. 4).

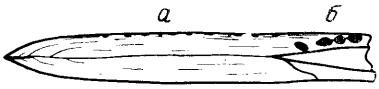


Рис. 54. Расположение сверлений *Cliona (б)* и *Dendrina (а)* на ростре белемнеллы (№ 196/1)

Крайне редки случаи, когда «розетки» располагаются внутри альвеолы. Так, у большинства экземпляров *B. langei* из одного местонахождения «розетки» располагаются на боках и лишь у одного ростра «розетки» оказались внутри альвеолы.

Таблица 4

Положение сторон у горизонтально лежащих ростров

B. praecursor media

Броски	Оказалась вверху					
	спинно-боковая поверхность		спинная сторона		брюшная сторона	
	количество	%	количество	%	количество	%
1-й	6	60	3	30	1	10
2-й	7	70	1	10	2	20
3-й	4	40	4	40	2	20
4-й	4	40	4	40	2	20
5-й	5	50	3	30	2	20

Интересно также и то, что «розетки» встречаются не только на крупных зрелых рострах, но также и на юных особях. Так, на боковой стороне небольшого ростра *Bel. arkhangelskii* имеются мелкие изящные «розеточки».

То, что «розетки» не имеют входных отверстий на поверхности ростров, представляет исключительный интерес. Еще Квенштедт (Quenstedt, 1849, стр. 470) допускал возможность прижизненного

образования *Dendrina*. К подобному же предположению склоняется Мегдефрау (Mägdefrau, 1937, стр. 63), который считает, что *Dendrina* и *Dictyoporus* паразитировали между ростром и мантией. Фогт (Voigt, 1929, стр. 122) и Пугачевская (Pugaczewska, 1965, стр. 76) также считает, что «розетки» представляют следы паразитировавших на белемнитах организмов, систематическая принадлежность которых не ясна. Даке (Dacqué, 1921, стр. 457) полагает, что эти сверления принадлежали протистам и возникали сразу же после смерти белемнита и разложения его тела.

Последнее предположение нам представляется наиболее вероятным, так как, если бы «розетки» принадлежали паразитам, то они не имели бы указанного выше характера расположения на рострах. По нашему мнению, приуроченность их только к одной из сторон ростра свидетельствует о том, что они появлялись тогда, когда тело белемнита лежало на дне. Факт их возникновения вскоре после смерти животного, доказывается тем, что другие мелкие сверления возникали явно позже; кроме того, отмечалось прирастание острей на поверхности ростра, «зараженной» этими сверлениями.

Непонятной осталась природа белого вещества, заполняющего каналы *Dendrina*. Даке (Dacqué, 1921, стр. 457) считает, что это вмещающая порода, но как она туда попала, если отсутствует соединение всей «розетки» и внешней поверхности ростра? Мы думаем, что это не вмещающая порода, а разрушенный карбонат ростра.

Конечно, осталась не ясной также систематическая принадлежность этого своеобразного повреждения верхнемеловых ростров.

Сетевидные сверления типа *Dictyoporus* Mägdefrau, которые отмечают также Генцшель (Häntzschel, 1962, стр. 230) и Пугачевская (Pugaczewska, 1965, стр. 75, табл. I, фиг. 1), имеются и на наших рострах, но встречаются реже *Dendrina*. Пугачевская относит их к образованиям, оставленным паразитом невыясненного систематического положения.

Сверления, имеющие отверстия на поверхности ростра. На рострах белемнителл и белемнелл, находимых в толще кампанского и маастрихтского белого писчего мела, нередки сверления, которые можно отнести к «родам» *Nygmites* Mägdefrau и *Talpina* Hagenow.

«Род» Nygmites Mägdefrau. Как нам представляется, к этому «роду» Мегдефрау отнес совершенно различные сверления. С одной стороны, к нему относятся очень коротенькие и ямкообразные сверления (*N. pungens* Quenstd. и *N. sacculus* Mägd.), которые весьма схожи с ямками усоногих раков (Häntzschel, 1962, стр. 228—232, фиг. 142—144). Сверления подобного типа (см. рис. 53) изображены в работе Пугачевской (Pugaczewska, 1965, стр. 77, табл. II, фиг. 1).

С другой стороны, к *Nygmites* Мегдефрау относит сверления, изображенные Квенштедтом (Quenstedt, 1849, табл. 30, фиг. 37;

см. рис. 53), под названием *Talpina solitaria*. Эти сверления значительно крупнее, представлены удлиненно-коническими каналами; с ямками сверлящих усоногих они не имеют ни малейшего сходства. Несомненно, близкие сверления имеются на наших рострах (табл. III, фиг. 5). Они представлены каналами, начинающимися на поверхности ростра точечными отверстиями и в большинстве случаев направленными в сторону задней части ростра. Эти каналы существенно отличаются от изображений Квенштедта, во-первых, тем, что они значительно короче (по 10—15 *мм*) и заметно тоньше, во-вторых, как правило, они раздваиваются, в-третьих, кроме одного входного отверстия, имеются еще отверстия на самом канале, причем обязательно одно отверстие располагается рядом с местом раздвоения канала.

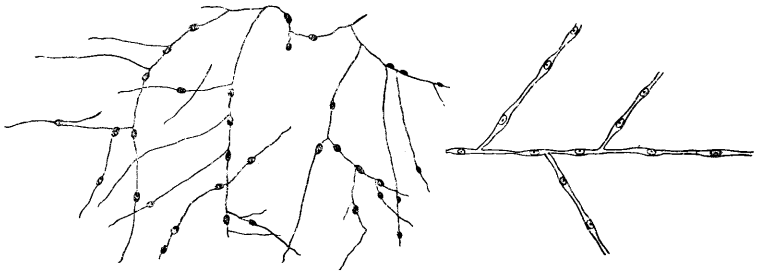


Рис. 55. Нитевидные каналы, близкие к *Talpina ramosa* Hagenow в ростре *Belemnella sumensis* (Луганская обл., № 88-1), ×2. Для сравнения справа приведены каналы современных мшанок *Immergentia*. (По Силену, 1948; фиг. 58)

Каналы отдаленно напоминают описанные Р. Ф. Геккером и др. (1962, т. II, стр. 229, табл. XXIV, фиг. 6). Каналы неизвестного происхождения — тонкие, около $^1/_8$ *мм* в поперечнике, разветвляющиеся, исходящие как бы из одного центра; каналы несколько напоминают каналы сверлящих губок. Но, как отмечают Р. Ф. Геккер и др., В. М. Ковтун — специалист по губкам — отрицает принадлежность этих каналов губкам. Как указывалось ранее, Мегдефрау предположительно относит свой «род» *Nygmites* к губкам, но часть этого рода, очевидно, должна быть отнесена к усоногим, а сверления типа «*Talpina*» *solitaria* Hag.— к роду организмов невыясненного пока положения.

На ростре № 131/2, несущем каналы типа «*Talpina*» (табл. III, фиг. 5), было отмечено, что несколько входных отверстий каналов расположено на приросшей створке устрицы.

«*Род*» *Talpina Hagenow*. К *T. ramosa* Hag. (см. рис. 53) очень близки нитевидные, редко ветвящиеся каналы, заполненные мелом, лежащие непосредственно под поверхностным слоем вещества ростра (рис. 55, табл. III, фиг. 3 и 4). Ширина канала на протяжении всей его длины (20—40 *мм*) остается одинаковой и

равна первым десятым миллиметра. Каналы сообщаются с поверхностью ростра округлыми отверстиями, расположенными чаще всего непосредственно близ разветвления. Отмечается, что при пересечении каналы не соединяются, располагаясь на различных уровнях.

Подобные каналы резко выражены на 8 рострах (*B. mucronata, B. langei, Bel. lanceolata, Bel. sumensis*).

В трех случаях каналы расположены лишь на небольших участках ростра (табл. III, фиг. 3), а в остальных — на всей поверхности ростра. У некоторых ростров, у которых интенсивно развиты эти каналы, самый верхний слой вещества ростра легко скалывается (табл. III, фиг. 4).

Описываемые каналы встречаются совместно с мельчайшими канальцами мшанок *Spathipora*, как например, на ростре № 1272 *B. mucronata* из Закаспия. На спинной стороне этого же ростра развиты «розетки» *Dendrina*.

Интересно, что в одном и том же горизонте встречаются ростры, со всех сторон пронизанные канальцами *Spathipora* и со следами описываемых каналов (например, экз. № 5277/4 *Bel. sumensis*, Бактыгарын), и ростры совершенно без следов этих сверлений, но с *Dendrina*, ходами червей и обросшие инкрустирующими мшанками (экз. № 5477/6, оттуда же).

Нам представляется, что *Talpina* (по крайней мере, того типа, который встречается у нас) вероятнее всего принадлежит к мшанкам. Во-первых, общий рисунок сверлящих мшанок в работе Басслера (Bassler, 1953, стр. 36, 37, фиг. 9-*4*, 9-*6*) напоминает каналы *Talpina*. Во-вторых, нитевидные каналы *Talpina* напоминают разветвляющуюся сеть столонов и отверстия зооидов представителей современных сверлящих мшанок сем. Penetrantiidae (Silen, 1948, стр. 4—8, фиг. 1—15). У этих мшанок диаметр столонов в среднем равен 0,01—0,02 *мм*, а длина составляет несколько миллиметров; они проходят на глубине лишь 0,03—0,04 *мм* от поверхности створки, являющейся субстратом. Отверстия зооидов располагаются непосредственно рядом со столонами и связаны с последними коротенькими «веточками». Эта последняя особенность, а также значительно меньшие размеры всей системы ветвлений пенетрантид по сравнению с нашим случаем ветвления не позволяют их сопоставить.

Значительно ближе описанные каналы стоят к каналам, образуемым представителями другого современного семейства сверлящих мшанок Immergentiidae (Silen, 1948, стр. 40—43, фиг. 58—65). Колонии мшанок этого семейства образуют сеть разветвляющихся нитей и расположенных непосредственно на нитях зооидов (а не на отдельных «веточках», как у предыдущего семейства). Нити (которые Силен называет столоноподобными, так как, по его данным, они представляют сильно удлиненные части собственно зооидов, но не настоящие столоны) располагаются непосредственно под поверхностью створки. По общему рисунку раз-

ветвляющихся нитей, а также по положению отверстий непосредственно на этих нитях, иммергентиды весьма напоминают описываемые каналы на верхнемеловых белемнитах (рис. 55). Однако опять-таки каналы в белемнитах значительно длиннее, чем нити иммергентид.

Лессертиссье (Lessertisseur, 1955, стр. 81) и Пугачевская (Pugaczewska, 1965, стр. 78, 94, табл. II, фиг. 3) также предполагают возможным относить *Talpina ramosa* Hag. к мшанкам.

«Роды» *Calcideletrix* Mägd. и особенно *Chaetophorotes* Prat. обладают еще более тонкими, волосовидными каналами, диаметр которых измеряется микронами. Они образуют обособленную подгруппу сверлений с отверстиями по поверхности ростра.

Каналы типа *Calcideletrix* описываются Мегдефрау (см. табл. IV, фиг. 4 и 9), Генцшелем (Häntzschel, 1962, стр. 228, фиг. 142-*4* и *5*) и Пугачевской (Pugaczweska, 1965, стр. 76, табл. I, фиг. 3) из ростров верхнемеловых белемнитов Европы. У нас они, по-видимому, встречаются редко.

Но каналы *Chaetophorites* широко развиты в рострах верхнемеловых белемнитов, заключенных в толщах писчего мела и мелоподобных пород Русской платформы. Эти каналы обычно прямые, с прямолинейными же ответвлениями, настолько тонкие, что (как это видно под бинокуляром) умещаются в тончайшей пленке вещества ростра между поверхностью ростра и «розетками» *Dendrina*; они обычно размещаются лишь на одной стороне ростра.

По-видимому, в рострах верхнемеловых белемнитов имеются и другие каналы, относимые к собирательному «роду» *Mycelites* Roux, в общем близкому *Chaetophorites*.

Природа этих «родов» до конца не выяснена. Обнаруженные в раковинах юрских аммонитов тончайшие «ходы», близкие этим двум «родам», Шиндевольф (Schindewolf, 1962, стр. 206—215) и Ветцель (Wetzel, 1964, стр. 66—69) предположительно связывают с паразитировавшими на аммонитах организмами (скорее всего, грибами). Мегдефрау (Mägdefrau, 1953, стр. 21—22) относит эти «роды» к таллофитам. По Бернхаузеру (Bernhauser, 1953, 1962), *Mycelites* — зеленые водоросли и свидетельствуют о небольшой глубине, на которой они обитали (необходим свет!); кроме того, они могли обитать, во-первых, только в том случае, если субстрат, в котором они поселялись, продолжительное время не засыпался осадком и, во-вторых, при наличии свежей, не застойной воды. Пиа (Pia, 1937) также склонен был относить подавляющую часть верхнемеловых сверлений к водорослям. Юкс и Штраух (Jux, Strauch, 1965, стр. 98—100) считают, что тончайшие каналы, наблюдаемые на скелетных остатках различных организмов палеозоя, мезозоя и кайнозоя, могут принадлежать либо грибам, либо водорослям. По их мнению, расположение таких каналов в тонком поверхностном слое створки и только с одной стороны свидетельствует о том, что организмы, их оставившие, зависели от освещенности, т. е. принадлежали водорослям.

По-видимому, заключения Бернхаузера, Пиа, Юкса и Штрауха о принадлежности значительной части волосовидных сверлений (в том числе и в верхнемеловых объектах) водорослям справедливы. Кроме того, об этом же свидетельствует отмеченное выше необычайно широкое распространение современных водорослей-сверлильщиков. Нет оснований сомневаться в том, что и в позднемеловых бассейнах сверлящие водоросли также были широко распространены. Следовательно, можно думать, что глубины тех участков позднемеловых бассейнов, на которых распространены ростры с тончайшими сверлениями, не выходили за пределы фитали.

Изложенные выше материалы показывают, что подавляющая часть сверлений относится к числу посмертных повреждений ростров. Лишь немногие из описанных в данной главе повреждений, возможно, нанесены паразитировавшими на белемнитах организмами или организмами-комменсалами.

По нашему мнению, посмертное рассверливание ростров проводилось разнообразными организмами преимущественно уже на дне, но до погребения ростров осадком.

Однако необходимо иметь в виду, что скелетные остатки некоторых современных головоногих моллюсков подвергаются разрушению не на дне, а в толще воды. Так, Шафер (Schäfer, 1962, стр. 193) пишет, что сверлящие водоросли поселяются на плавающих раковинах сепий. В одной из последующих глав будет более подробно рассмотрен вопрос о возможности плавания мертвого тела (или его частей) белемнита. Если действительно какой-то промежуток времени труп животного плавал, то в таком случае некоторые из описанных выше повреждений могли появиться именно в это время.

РОСТРЫ СО СЛЕДАМИ ПРИРАСТАНИЯ ОРГАНИЗМОВ

Наиболее распространены прирастающие остреи, затем мшанки и серпулиды, реже встречаются октокораллы.

Прирастающие на рострах верхнемеловых белемнитов Русской платформы и ее обрамления о с т р е и принадлежат, по-видимому, различным формам (Pugaczewska, 1965; Nestler, 1965). Наиболее обычной формой является *Dimyodon nilssoni* Hag. Эта мелкая острея обрастает ростры белемнелл и белемнителл, заключенные в толщах кампанского и маастрихтского писчего мела и в сходных осадках. Встречается она также в песчаных фациях.

Отмечается прирастание острей на рострах различной сохранности. Так, на одном экземпляре белемнеллы мелкие остреи обнаружены на внешней поверхности очень тонкой части раструба альвеолы. Чаще же они поселялись на уже разрушенных рострах, обрастая их обломанные участки. Не менее часты случаи нарастания острей на рострах, рассверленных различными организма-

ми. Было замечено обрастание мелкими острейками ростров, «зараженных» *Dendrina*.

Но отмечены также случаи, когда и ростр, и створка поселившейся на нем остреи пронизаны каналами, принадлежащими одному сверлильщику. Например, на фиг. 5 табл. III изображен ростр с наросшими остреями. Как ростр, так и остреи пронизаны общими каналами «*Talpina*» *solitaria* Hag.

Мелкие нитевидные и волосовидные сверления в подавляющем числе случаев не захватывают обрастания. Создается впечатление, что нарастания проходили после деятельности сверлящих организмов. Однако может быть иное объяснение: в створки острей эти мельчайшие сверления не проникали.

Прирастающие остреи в очень редких случаях были обнаружены на внутренних стенках альвеолы. Так, у экз. № 1065/7 *B. mucronata* (с. Пушкари на Десне) внутри альвеолы было обнаружено несколько очень мелких (в поперечнике всего около 3 *мм*) остреек.

Мшанки обрастают ростры белемнитов, заключенных в писчем мелу и глауконитовых песках. Большая часть мшанок, описанных Фогтом (1962), принадлежит формам, обрастающим ростры белемнитов из указанных типов отложений верхнего мела Донбасса и юго-востока Русской платформы. В работе Пугачевской (Pugaczewska, 1965, стр. 84—89, табл. VII, фиг. 1, табл. VIII—XI) описаны и изображены различные нарастающие на рострах белемнитов верхнемеловые мшанки Польши.

Серпулиды обычны на рострах, очевидно, не только верхнемеловых белемнителлид, но также и на более древних представителях белемнитид. Еще Квенштедт отмечал поселения серпул на рострах юрских белемнитов (Quenstedt, 1849, табл. 28, фиг. 2). Серпулиды на рострах верхнемеловых белемнитов довольно разнообразны по форме и, несомненно, принадлежат различным родам (Pugaczewska, 1965, стр. 82—84, табл. VI, табл. VII, фиг. 2—4). Не было замечено какой-либо определенной приуроченности серпулид к типам осадков.

Октокораллы на рострах верхнемеловых белемнитов Русской платформы были описаны Фогтом (Voigt, 1958, стр. 40, табл. 9, фиг. 5). Им были описаны и изображены прирастающие участки представителей рода *Moltkia* на маастрихтских белемнитах. Прекрасные изображения представителей *Moltkia* и *Epiphaxum* имеются в работе Пугачевской по эпифауне меловых белемнитов Польши (Pugaczewska, 1965, стр. 80—82, табл. IV и V).

Наконец, в упомянутой работе Пугачевской (Pugaczewska, 1965, стр. 79—80, табл. III) отмечено нарастание фораминифер (*Bullopora* и *Nubecularia*) на рострах верхнемеловых белемнитов.

Представители перечисленных групп организмов встречаются на рострах как раздельно (что бывает наиболее часто), так и совместно. Так, на рострах белемнелл из нижнемаастрихтских

косослоистых песков с. Крымского (Сев. Донбасс), кроме мшанок, сидят трубочки серпул и т. д.

Прикрепляющиеся формы, если они сплошь обрастают ростр, полностью скрывают его поверхностную скульптуру. Удалить их с поверхности ростра без повреждения последнего невозможно.

Нарастающие на верхнемеловых белемнитах организмы, несомненно, заслуживают специального изучения. Как нам представляется, изучение этих организмов может доставить интересные и важные сведения о палеогеографической обстановке в позднемеловых бассейнах (их глубине, течениях и т. д.).

Наши попутно проведенные наблюдения показывают, что инкрустированные ростры встречаются в фациально разнообразных осадках, но наиболее часты они в белом писчем мелу и близких разностях, а также в песчаных отложениях. Очень редки обросшие ростры в кремнистых породах. Инкрустированные ростры встречаются на юго-востоке Русской платформы несколько чаще, чем на остальных участках. Кроме того, замечено, что в Крымско-Кавказской области подобные ростры представляют относительную редкость.

В целом сходство обрастающих организмов в различных фациях, очевидно, свидетельствует о сходстве каких-то элементов условий накопления осадков.

Как нам представляется, сходной, прежде всего, является глубина осадконакопления.

Значительный интерес для реконструкции батиметрических и некоторых иных условий позднемеловых бассейнов имеет изучение ориентированных обрастаний, т. е. обрастаний, когда несколько особей одного и того же вида располагаются одинаково.

Шмид (Schmid, 1949, стр. 53—56) описал ориентированные прикрепления некоторых мелких верхнемеловых устриц к панцирям морских ежей и рострам белемнитов из толщ белого мела Западной Европы.

В статье Мюллера (Müller, 1952, табл. I, фиг. 1 и 3) изображен ростр *Bel. lanceolata* из нижнемаастрихтского белого писчего мела о. Рюгена с наросшими в одинаковом порядке острейками *Dimyodon nilssoni* Hag.

По Мюллеру (Müller, 1952, стр. 372), обрастания ростров и остатков скелетов других организмов устрицами и серпулами обуславливаются воздействием следующих факторов: 1) позитивным фототропизмом (гелиотропизмом) — ориентировкой к свету; 2) реотропизмом — ориентировкой к течениям, богатым питательными веществами; 3) геотропизмом — ориентировкой под воздействием силы тяжести.

По мнению Мюллера, ориентированные обрастания устрицами нижнемаастрихтских белемнелл о. Рюгена, скорее всего, объясняются гелиотропизмом.

Как мы думаем, ориентированные обрастания без привлечения других признаков в равной мере могут быть объяснены и реотро-

пизмом, так как придонные течения несомненно существовали в бассейнах, в которых накапливался писчий мел.

Но, по всей видимости, предположение Мюллера о небольших глубинах бассейнов накопления писчего мела (по крайней мере, значительных участков бассейна) наиболее вероятно. Об этом, в частности, свидетельствует отмеченное выше сходство инкрустирующих организмов писчего мела и заведомо мелководных отложений типа косослоистых песков Сев. Донца. Нестлер (Nestler, 1965, стр. 113) на основании палеоэкологического изучения рюгенского писчего мела пришел к заключению, что глубины его накопления не превышали 100—250 *м*.

В заключение отметим, что имеются сведения о поселениях мшанок, серпул и острей на раковинах живых аммонитов (Merkt, 1966, стр. 467—479). Вероятно, и на белемнитах, несмотря на то, что они не обладали наружной раковиной, при жизни поселялись эти же организмы.

ВЫВОДЫ

I

1. Почти все ростры верхнемеловых белемнитов несут следы механических повреждений: они в различной степени обломаны и изредка окатаны. Лишь в исключительных случаях были находимы ростры с сохранившейся тонкой частью стенки альвеолярной полости.

2. Не отмечается какая-либо приуроченность ростров той или иной степени сохранности к определенным типам отложений. Как ростры полной сохранности, так и обломки ростров могут встречаться и в толщах белого писчего мела, и в косослоистых песках и песчаниках.

II

1. Кроме механических повреждений, почти все ростры несут разнообразные следы деятельности (каналы, ходы, отверстия, ямки и т. п.) различных организмов-сверлильщиков.

2. Удалось установить, что округлые камеры с небольшим круглым отверстием на поверхности ростра принадлежат сверлящим губкам рода *Cliona*, узкие овальные ямки — усоногим, а небольшие штрихоподобные отверстия — сверлящим мшанкам из рода *Spathipora*. Возможно наличие и других родов сверлящих мшанок (см. далее).

Сверления губок и мшанок довольно обычны в рострах, заключенных в толщах белого писчего мела и мелоподобных пород. Губки и мшанки поселялись на рострах, продолжительное время не погребавшихся осадком.

3. Удлиненные ходы диаметром от долей миллиметра до нескольких миллиметров и длиной до нескольких сантиметров отнесены к червям. Замечено, что часть подобных ходов приурочена к прорези брюшной щели. Высказывается предположение, что организмы поселялись на еще не разложившемся трупе белемнита или, возможно, даже паразитировали на живом белемните.

4. Изредка встречающиеся круглые сквозные сверления (главным образом, альвеолярной части ростра), вероятно, принадлежат гастроподам.

5. Также редко встречающиеся в альвеолярной части округло-удлиненные камеры с сужающимся входным отверстием напоминают сверления двустворок-камнеточцев.

6. Наиболее широким распространением (главным образом, в фациях писчего мела) пользуются мелкие сверления (нитевидные и волосовидные), систематическая принадлежность большинства которых не установлена.

Автор придерживается классификации мелких проблематических сверлений, предложенной Мегдефрау (Mägdefrau, 1937, 1953) и Генцшелем (Häntzschel, 1962). Различаются две основные группы мелких сверлений.

7. Загадочной является группа сверлений без отверстий на поверхности ростра. Небольшие округлые «розетки» «рода» *Dendrina* Quenstedt и сетевидные сверления «рода» *Dictyoporus* Mägdefrau располагаются непосредственно под поверхностью одной из сторон ростра. Они, очевидно, возникают сразу же после смерти животного на неразложившемся трупе. Менее вероятным представляется предположение Фогта и Мегдефрау о паразитарной природе организмов, оставивших подобные сверления.

8. Вторую группу составляют сверления, имеющие отверстия на поверхности ростра. Представляется возможным эту группу разделить на две подгруппы:

а) к первой подгруппе принадлежат нитевидные и относительно крупные сверления, различимые невооруженным глазом, которые можно отнести к «родам» *Nygmites* Mägdefrau и *Talpina* Hagenow. На основании сравнения с литературными данными по современным и ископаемым сверлящим организмам (Bassler, 1953; Silen, 1948) допускается возможность отнесения сверлений типа *Talpina* к мшанкам;

б) ко второй подгруппе относятся тончайшие каналы, различимые только под бинокуляром и принадлежащие «родам» *Calcideletrix* Mägdefrau, *Chaetophorites* Pratje и *Mycelites* Roux. Эти «роды» сборные. К ним принадлежат как грибы, так и водоросли. На ископаемом материале отличить каналы грибов от сверлений водорослей обычно невозможно. Однако, несомненно, значительная часть тончайших каналов в рострах верхнемеловых белемнитов Русской платформы просверлена водорослями. Этот вывод основывается, во-первых, на необычайно широком распростране-

нии современных сверлящих водорослей (Надсон, 1900—1902, 1927: Wetzel, 1938; Schäfer, 1962 и др.) и, во-вторых, на результатах исследований Бернхаузера (Bernhauser, 1953, 1962), Пиа (Pia, 1937) и некоторых других авторов, показавших их широкое развитие в позднемеловую эпоху.

III

1. Наиболее распространенными организмами, нарастающими на рострах верхнемеловых белемнитов, являются различные остреи; реже встречаются мшанки, серпулиды и октокораллы.

2. Сходные по систематическому составу обрастающие организмы встречаются в разнообразных фациях, но наиболее обычны они в толщах писчего мела и в различных песках.

IV

1. Наличие механически поврежденных ростров в разнообразных по фациальному составу отложениях свидетельствует о значительной подвижности придонной зоны седиментации.

2. Широкое распространение различных организмов-сверлильщиков (мшанок, губок, водорослей и др.) в рострах белемнитов, а также обрастания ростров с поверхности остреями и другими беспозвоночными позволяют высказать несколько предположений об условиях накопления верхнемеловых отложений, заключающих ростры:

а) накопление происходило на относительно небольших глубинах;

б) продолжительное время ростры не закрывались осадком, т. е. скорость осадконакопления не была высокой.

3. Существование механически обломанных и рассверленных организмами ростров свидетельствует о том, что они до получения повреждений были твердыми.

ГЛАВА VII

ПОВРЕЖДЕНИЯ И НЕКОТОРЫЕ ДРУГИЕ ИЗМЕНЕНИЯ РОСТРОВ ПОСЛЕ ЗАХОРОНЕНИЯ В ОСАДКЕ

РАСПЛЮЩИВАНИЕ РОСТРОВ

В глинистых и реже песчаных (но никогда в карбонатных!) породах иногда встречаются ростры, деформированные уже в породе. Внешне они напоминают ростры с прижизненными повреждениями типа «оттянутая спина», описанными в подразделе «Деформация спинной стороны ростра» (глава IV).

Деформация заключается в сплющивании приальвеолярной части ростра с боковых сторон с возникновением трещин на спинной и брюшной сторонах (см. рис. 38-*2*, *3*). Никаких изменений в толщине и характере нарастания слоев ростра не отмечается. Некоторые ростры (например, несколько ростров *Bel. lanceolata* из нижнемаастрихтских глин Саратовского Поволжья) напоминают полувыдавленный тюбик. У подобных ростров сплющивание продолжается до середины ростра, где вдоль спинно-боковых площадок и бороздок возникают резкие глубокие «желобки». Расплющенные ростры *Bel. amudarjensis* часты в маастрихтских песках и песчаниках низовьев Аму-Дарьи. Сходные расплющенные ростры изображены в работе Шлютера (Schlüter, 1876, табл. LIII, фиг. 20—25).

По всей видимости, подобные, так сказать, «пликативные деформации» возможны при уплотнении вмещающих пород. Вероятно, при этом происходят соответствующие превращения химического состава ростров.

РАЗДРОБЛЕНИЕ РОСТРОВ

Раздробленные ростры нам не приходилось наблюдать. Однако в складчатых областях раздробленные ростры не должны представлять редкость.

Бадо (Badoux, 1963, стр. 233—239) описаны раздробленные ростры белемнитов, собранные из дислоцированных карбонатных

отложений лейаса гор Ардев (Лейтрон, кантон Вале, Швейцария). Ростры расчленены на отдельные куски, промежутки между которыми заполнены кварцем и кальцитом. Обычно куски сохраняют первоначальную ориентировку ростров, но отмечается значительное удлинение.

На материале 300 ростров было установлено, что белемниты расчленяются вторичной сланцеватостью (поверхностью S), примерно совпадающей со слоистостью и параллельной осям складок. Удлинение может быть рассчитано в процентах по следующей формуле:

$$\frac{\text{общая длина удлиненного ростра—первоначальная длина ростра}}{\text{первоначальная длина ростра}} \cdot 100.$$

Удлинение является функцией угла между осью ростра и вторичной сланцеватостью: чем больше этот угол, тем меньше удлинение и наоборот. Следовательно, наименьшее удлинение характерно для ростров, расположенных перпендикулярно к сланцеватости, и, наоборот, наибольшую деформацию испытывают ростры, расположенные по сланцеватости.

Раздробленные ростры белемнитов были описаны Геймом и Геймом (A. Heim und A. Heim, 1916, табл. X), Ладурнером (Ladurner, 1933), Шаффером (Schaffer, 1918), Джонсоном (Johnson, 1967, стр. 268—273). Эти ростры также происходят из карбонатных пород.

В карбонатных отложениях Копет-Дага А. А. Атабекян нашел обломок ростра белемнителлы «изогнутого» с рядом трещин по внешней дуге «изгиба» (см. табл. III, фиг. 8). Эта деформация, несомненно, возникла уже в породе.

ОБРАЗОВАНИЕ СПИННО-БРЮШНОЙ ПЛОСКОСТИ

Почти все ростры белемнитов легко раскалываются вдоль по спинно-брюшной плоскости, являющейся плоскостью симметрии. Иногда ростры, долго лежавшие на поверхности обнажений, сами распадаются по указанной плоскости. По всем другим направлениям ровно расколоть ростр вдоль затруднительно. Легче всего раскалывать ростр зубилом или ножом с брюшной стороны. Иногда у выветрелых ростров отмечалось развитие резко выраженной трещины с брюшной стороны, а на спинной стороне эта трещина может совсем не прослеживаться.

Спинно-брюшная плоскость, по которой легко происходит раскалывание, возникает, вне всякого сомнения, в результате вторичных превращений вещества ростра в осадке. Существенно подчеркнуть, что появление спинно-брюшной плоскости связано с первичными особенностями его строения. В главе II было показано, что позади альвеолярной щели ростра на его брюшной стороне вдоль спинно-брюшной плоскости развивается «ослабленная зона». По-видимому, можно присоединиться к выводам Клаана (Kläh n,

1925; стр. 101—102) о том, что вдоль «ослабленной зоны» более свободно проникала капиллярная вода и поэтому более интенсивно происходило растворение карбонатов.

ОБРАЗОВАНИЕ «ТРУБОЧКИ» ВДОЛЬ АПИКАЛЬНОЙ ЛИНИИ

Как нам представляется, исчезновение линий нарастания, наблюдаемое у многих ростров, связано со вторичными изменениями, происходящими уже в породе.

Несомненно, в результате посмертных изменений, начинавшихся еще на дне моря и продолжавшихся в осадке, образуется часто наблюдаемая (особенно у белемнелл и мелких антинокамаксов) «трубочка» вдоль апикальной линии ростра (см. главу II, подраздел «Строение собственно ростра»). По апикальной линии, вдоль которой лишь соприкасались (а не сочленялись) радиальные призмочки вещества ростра, легче происходило разрушение. «Трубочка» (см. рис. 16-*3* и 30-*1*) заполнялась вмещающей породой. С этим процессом связано также образование неоднократно упоминавшейся ранее «елочки». «Трубочка» расширяется в задней части ростра, так как здесь призмочки менее сближены, чем в остальной его части. Вторичными процессами расширяется также маленькое отверстие на апексе, описанное в подразделах «Апикальная линия» и «Мукро» главы II.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЛОЖНОГО «ПЕРВОГО ВИДИМОГО РОСТРА»

К числу диагенетических образований, очевидно, должно быть отнесено также возникновение ложного «первого видимого ростра» (см. подраздел «Строение собственно ростра» главы II). Подобный «первый видимый ростр» возникает вследствие того, что вдоль апикальной линии (особенно в ее нижней части) более свободно осуществляется циркуляция растворов изменяющих вещество ростра.

РАЗРУШЕНИЕ ПОВЕРХНОСТИ РОСТРА

Относительно редко на рострах, заключенных в карбонатных породах, наблюдаются весьма резкие грубые продольные штрихи, и ростры отдаленно напоминают кристаллы антимонита. Штрихи не имеют ничего общего с обычной продольной штриховкой ростров, так как, во-первых, они иногда бывают не продольными, а поперечными или косыми и, во-вторых, располагаются также на стенках альвеолы.

В нашей коллекции имеется около десятка ростров белемнителл и белемнелл с подобными штрихами, причем половину из них составляют ростры *B. mucronata* из кампана Вольска (рис. 56). На экземплярах из Вольска штрихи чаще всего располагаются на заднем конце ростра (иногда задний конец ростра оказывается как бы раздавленным), причем подобные же штрихи отмечаются

и во вмещающей породе. В целом создается структура, напоминающая «зеркала скольжения».

Наиболее вероятно, что штрихи как раз и созданы при тех же условиях, что и «зеркала скольжения»: при некоторых перемещениях отдельных участков породы относительно друг друга. Большая часть кампанских отложений Вольска, из которых происходит большая часть наших экземпляров, относится к так называемому «брекчированному мелу» М. Н. Матесовой (1930). Менее вероятно, что описываемые штрихи возникли при процессах растворения вещества ростров. Наконец, на поверхности ростров при окремнении иногда возникают концентрические «розочки» кремнезема (см. ниже).

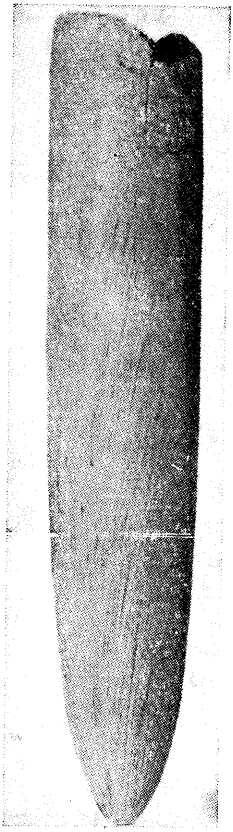


Рис. 56. Вторичная штриховка на поверхности ростра *Belemnitella mucronata* (Вольск, № 6311-4)

ВТОРИЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕЩЕСТВА РОСТРОВ

Заключение о том, что первичный ростр был уже карбонатным, никоим образом не означает, что он после своего образования не подвергался никаким изменениям.

Так, например, очень часто правильность чередования laminae obscurae и laminae pellucidae нарушается главным образом вследствие исчезновения первых. Исчезают же они в результате образования при вторичных процессах кристаллов карбоната. Очевидно, здесь имеет место механизм вторичных изменений раковины вследствие утраты или сокращения их органической составляющей. Ватабэ и Вильбур (Watabe, Wilbur, 1960, стр. 334), Турекиан и Армстронг (Turekian, Armstrong, 1961, стр. 1817—1828), Пилкей и Гуделл (Pilkey, Goodell, 1964, стр. 217—228) установили, что у одного и того же вида гастропод или пелециподов кристаллы арагонита или кальцита раковин различны в зависимости от возраста отложений, в которых они заключены. Так, слоечки, сложенные арагонитом, у *Oliva savana* из верхнетретичных отложений толще, чем у современных особей этого же вида. Это происходит главным образом вследствие исчезновения органического вещества (конхиолина).

И в рострах белемнитов, несомненно, происходило при определенных условиях «разрастание» кристаллов карбоната за счет органического вещества. Это «разрастание» происходило уже в породе, о чем достаточно определенно высказывается Мюллер-Штолл (Müller-Stoll, 1936, стр. 189). Фогт (Voigt, 1964, стр. 308—311, фиг. 10—12) предполагает, что перекристаллизация ростров могла происходить очень рано, даже до диагенеза.

Альвеолярный излом, псевдоальвеола, конелли (рис. 57), описанные в главе II, также возникают при вторичных изменениях вещества ростра.

Окремнение ростров. Окремнение принадлежит к числу распространенных изменений ростров. Развитие некоторых типов окремнения сопровождается разрушением скульптуры поверхности ростров, а также заметным нарушением призматических кристаллов карбонатов на расколе ростров.

Специального изучения процессов окремнения ростров автор не проводил. Можно различать: 1) окремнение, видимое невооруженным глазом, и 2) окремнение, наличие которого устанавливается при микроскопическом изучении.

Среди ростров с визуально различимым окремнением, прежде всего, должны быть отмечены ростры, кальцит которых замещен халцедоном, образующим концентрически построенные «розочки». Подобные «розочки» можно наблюдать как на поверхности ростров, так и на стенках альвеолы; отмечаются они также на внутренних расколах ростров.

Развитие окремнения подобного типа было описано на створках устриц (Белокрыс, 1959) и на белемнитах (Eichwald, 1868, табл. 33, фиг. 17; Pugaczewska, 1961, стр. 123, табл. 2, фиг. 8; Tannert, 1967, стр. 42, фиг. 1, 2). При интенсивном развитии окремнения исчезает поверхностная скульптура ростров.

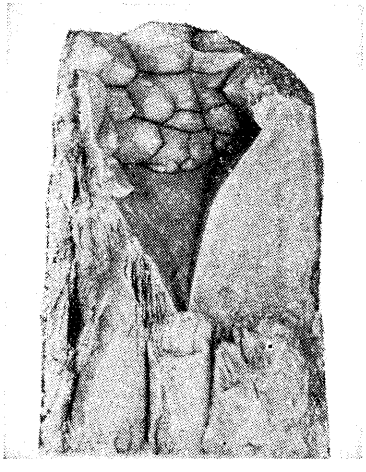


Рис. 57. Конелли в псевдоальвеоле *Belemnellocamax* sp., ×2 (Юж. Швеция, № 20)

По-видимому, образование халцедоновых «розочек» связано с определенными условиями диагенеза. По нашим наблюдениям, окремнение этого типа очень широко развито, например, в кампанских отложениях Северного Донбасса (с. Маяки и др.), заключающих кремневые конкреции.

Мюллер (Müller, 1951, стр. 27—29, табл. 4) описывает еще один случай окремнения ростров, хорошо видимого макроскопически. В толще белого писчего мела (нижний маастрихт о. Рюгена; Nestler, 1963) нередки окремнелые ростры белемнелл. Установлено, что окремнение представлено халцедоном, радиальные иглы которого проникают внутрь ростра как с поверхности, так и из альвеолярной полости его. По данным Мюллера, в рострах белемнитов SiO_2 в среднем больше в альвеолярной части (29,5%) по сравнению с остальными участками ростра (21,9%). Это он объясняет тем, что в приальвеолярной части содержалось больше орга-

ники, которая благоприятствовала развитию окремнения. Окремнение происходило на ранних стадиях диагенеза, так как ростры, заключенные в конкреции пирита (несомненно, раннедиагенетического происхождения), также часто несут следы окремнения. По Деке (Deecke, 1923, стр. 84), в рюгенских рострах окремнение, кроме того, развивается по сверлениям губок и таллофитов.

Достаточно часты также случаи образования неразличимого невооруженным глазом SiO_2 в веществе ростра. Подобные случаи неоднократно отмечались в литературе (Deecke, 1923, стр. 84; Müller, 1951, стр. 114—116; Voigt, 1964, стр. 308—311). В шлифе хорошо различается кремнезем — обычно халцедон, часто в значительных количествах (см. рис. 17, 28, 29, 30-*2* и др.; см. также Voigt, 1964, фиг. 11, 12). Ростры с подобным окремнением с трудом распиливаются при изготовлении шлифов. Как правило, они встречаются в карбонатных толщах, в которых заключены конкреции кремней. Например, многие ростры из кампанского мела с кремнями окрестностей с. Маяки (Донецкая обл.) в значительной степени окремнелы.

Другие случаи изменения ростров. Крайне редко были находимы обломки ростров, карбонат которых целиком замещен лимонитизированным пиритом.

ВЫВОДЫ

1. После погребения в осадке разрушение ростров продолжается.

2. Вследствие диагенетических изменений глинистых и песчаных осадков иногда наблюдается расплющивание ростров. В карбонатных породах встречаются раздробленные ростры или ростры с грубо исштрихованной поверхностью.

3. Образование «трубочки» вдоль апикальной линии ростра и ложного «первого видимого ростра», а также распадение ростров по спинно-брюшной плоскости являются следствием развития процессов разрушения (главным образом, растворения), начавшихся еще на дне моря. Разрушение наиболее интенсивно протекает по «ослабленным зонам».

4. Отмечаются разнообразные вторичные изменения вещества ростров: окремнение, перекристаллизация в связи с исчезновением органических компонентов и т. д. Очень распространено (особенно в отложениях, содержащих конкреции кремней) разрушение призм карбоната ростра и поверхности ростра процессами окремнения. Отмечается две разновидности окремнения: окремнение, видимое невооруженным глазом (халцедоновые «розочки» и т. п.), и окремнение, различимое под микроскопом.

ГЛАВА VIII

УСЛОВИЯ ЗАХОРОНЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ ОСТАТКОВ БЕЛЕМНИТОВ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

При реконструкции условий обитания той или иной группы организмов исследователь большое внимание обращает на характер осадков, вмещающих остатки изучаемой группы. Изучение состава осадков может дать весьма ценные сведения об организмах.

Кроме того, очень важные сведения доставляют наблюдения над сохранностью и сортировкой раковин, их размерами и количеством и т. д.

Короче говоря, воссоздание обстановки погребения остатков организмов имеет большое значение для изучения самих организмов.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ ОБ УСЛОВИЯХ ЗАХОРОНЕНИЯ РОСТРОВ БЕЛЕМНИТОВ

Выяснению условий захоронения ростров белемнитов в литературе до сих пор не уделялось большого внимания. Между тем еще Квенштедт (Quenstedt, 1849, стр. 393) обратил внимание на необычайную неравномерность распространения как в пространстве, так и во времени ростров лейасовых белемнитов ФРГ и Англии. Квенштедт описал так называемые «поля битв белемнитов» из верхнего лейаса Швабии — массовые скопления ростров [1]. Однако в трудах Квенштедта и других исследователей прошлого столетия нет определенных указаний об условиях погребения в осадке ростров белемнитов.

Во время организованной Йекелем (Jaeckel, 1902, стр. 85—87) дискуссии об образе жизни ископаемых цефалопод были высказа-

[1] В монографии Нэфа (Naef, 1922) имеется фотография (фиг. 81) образца с подобным скоплением ростров.

ны резко противоположные взгляды. Одни участники дискуссии полагали, что белемниты вели сидячий образ жизни, другие относили их к очень хорошим пловцам. При этом почти никаких данных, касающихся связи с осадками, не сообщалось.

Абель (Abel, 1916, стр. 201—206) заметил, что остатки белемнитов в подавляющем числе случаев заключены в тонких глинистых осадках. Это, по-видимому, свидетельствует о том, что они обитали над илистым грунтом. Однако ростры могли быть погребены и не на месте обитания животных. Так «поля битв белемнитов» Квенштедта, по Абелю, представляют вторичные скопления ростров. К вопросу о захоронении скелетных образований белемнитов Абель попытался подойти путем выяснения некоторых особенностей жизни современных дибранхиат. Так, ископаемые дибранхиаты, как и большинство их современных родичей, по мнению Абеля, были «общественными» животными и образовывали большие стаи. Этим можно объяснить посмертные скопления их остатков. Очень важен вывод Абеля о том, что необходимо различать места обитания, смерти и захоронения. Но специально вопросами захоронения и выяснением связи ростров с определенными типами осадков Абель не занимался.

О достаточно определенной фациальной приуроченности ростров верхнемеловых белемнитов высказался Дорсей (Dorsey, 1917; стр. 122—128). Он заметил, что обычно ростры заключены в двух фациальных типах осадков: 1) в толщах писчего мела и близких осадках и 2) в толщах глауконитовых песков.

В. А. Густомесов (1961, стр. 196—199) на основании различия в строении ростров верхнеюрских белемнитов установил их связь с различными типами осадков.

В работах Мюллера (Müller, 1952) и Нестлера (Nestler, 1965) содержатся некоторые интересные данные об условиях захоронения ростров белемнелл в толще нижнемаастрихтского белого мела.

ПОЛНОТА И СОХРАННОСТЬ СКЕЛЕТНЫХ ОСТАТКОВ

В ископаемом состоянии скелеты верхнемеловых белемнитов представлены почти исключительно ростра́ми. Из 25 тыс. ростров нашей коллекции только у нескольких десятков были обнаружены остатки фрагмоконов.

О наиболее распространенной сохранности ростров дают представление таблицы обычных изображений белемнитов в монографиях. Обломанные и окатанные ростры кратко были охарактеризованы в главе VI. Большинство изображаемых в монографиях экземпляров мы относим к ростра́м «полной сохранности»: у актинокамаксов присутствует альвеолярный излом, у гониотейтисов и белемнеллокамаксов — псевдоальвеола, а у белемнителл и белемнелл — альвеола, но без передних тонких стенок. Передняя часть альвеолярной полости сохраняется очень редко. Исключительную

редкость представляют случаи сохранения крайних передних участков альвеолярной полости (см. стр. 66—72).

Достаточно широким распространением пользуются обломки ростров различной величины: ростры, обломанные у вершины альвеолы; более мелкие обломки, в том числе и обломки, расколотые по спинно-боковой плоскости; ростры без апикальной части.

Автор не проводил количественной оценки распространения ростров различной сохранности. В первом приближении наиболее часты во всех фациях ростры «полной сохранности», менее широко распространены ростры с обломанной альвеолой, еще менее широко — мелкие обломки ростров. Интересно отметить, что окатанные ростры встречаются относительно редко. Так, в фации прибрежных песков нижнего маастрихта Сев. Донца, где, казалось бы, имелись условия для обработки обломков волнами, следы окатанности ростров отсутствуют полностью.

В главе VI были описаны повреждения ростров различными организмами. Если попытаться дать количественную характеристику отдельным видам повреждений сверлящими организмами, то окажется, что наиболее распространены ростры, пораженные *Dendrina*. Менее часты ростры, рассверленные губками и червями, еще реже встречаются ростры со следами деятельности сверлящих мшанок. Остальные виды крупных сверлений очень редки. Что же касается мелких сверлений организмами невыясненного систематического положения, то, помимо упоминавшихся выше сверлений *Dendrina*, они, по всей видимости, распространены весьма широко (см. главу VI).

Любопытно, что подавляющая часть ростров, рассверленных различными организмами, была найдена в толщах белого писчего мела и близких фациях. Так, сверления мшанок известны исключительно только из белого писчего мела. Губки, черви и «розетки» *Dendrina* встречаются преимущественно в фации белого мела, а также в мелоподобных мергелях. Ростры, захороненные в песчаных фациях, обычно не повреждены сверлильщиками.

И еще одна особенность: по южной периферии изученной территории (Крым и Сев. Кавказ) сверлящие организмы в рострах почти не известны.

Если попытаться определить удельный вес механически поврежденных ростров (имеются в виду обломанные и окатанные ростры) и поврежденных сверлильщиками ростров, то окажется, что последние в верхнемеловых отложениях Русской платформы преобладают.

В крайне редких случаях отмечались отпечатки поверхности не сохранившейся передней части ростра гониотейтисов (Schmid, 1961, стр. 7; см. также стр. 51).

Остатки фрагмоконов, как уже указывалось ранее, очень редки. Никогда не находились полные фрагмоконы, а лишь их начальные камеры.

Клингхардт (Klinghardt, 1932, стр. 160—164), специально изучавший условия фоссилизации различных частей эндокохлий на основании сравнения с условиями сохранения остатков некоторых современных представителей подкласса, указывает, что кроме собственно скелета в ископаемом состоянии при благоприятных условиях могут также сохраняться остатки хряща, мускулов и красящего вещества чернильного мешка. Некоторые элементы тела ископаемых головоногих (руки, отпечатки желудка и чернильного мешка и т. п.) были обнаружены упомянутым автором на многочисленных образцах из юрских отложений Баварии. Клингхардту удалось обнаружить остатки мантии у *Plesioteuthis prisca* Rüppell и отпечаток мускула на фрагмоконе *Leptoteuthis gigas* Meyer. Клингхардт предполагает, что на одном экземпляре *Pl. prisca,* возможно, даже сохранился отпечаток жабр.

СОРТИРОВКА ПО СИСТЕМАТИЧЕСКОМУ СОСТАВУ, ВОЗРАСТУ И СТЕПЕНИ СОХРАННОСТИ

Во многих районах платформы ростры белемнитов очень многочисленны (см. ниже). Как правило, подобные скопления ростров, во-первых, довольно однородны по возрасту и, во-вторых, отличаются однообразным систематическим составом. Например, на определенных стратиграфических горизонтах нижнемаастрихтского белого писчего мела Ульяновского Поволжья встречаются только ростры *Bel. lanceolata,* принадлежащие почти исключительно одной возрастной стадии. Точно также и в нижнемаастрихтских песках Сев. Донца заключены белемнеллы главным образом взрослой стадии.

Нестлер (Nestler, 1965, стр. 100) подчеркивает, что в белом писчем мелу нижнего маастрихта о. Рюгена заключены почти исключительно взрослые особи белемнелл, а содержание юных ростров ничтожно. Наоборот, в прибрежных фациях верхнего мела Швеции ростры юных стадий развития обычны.

Однородный видовой и систематический состав массовых скоплений ростров объясняется тем, что они, очевидно, образовались в результате гибели однородной по составу стаи (подобно тому, как это установлено у многих современных внутреннераковинных; см. главу X). Наличие юных особей в прибрежных осадках Швеции, видимо, связывается с тем, что здесь были участки нереста, и поэтому чаще встречаются ростры ранних стадий развития.

Однако, помимо однородных популяций, встречаются также (но в общем значительно реже) и неоднородные по составу. Достоверно доказано совместное нахождение ростров, принадлежащих не только различным видам, но и различным родам. Например, белемнителлы и белемнеллокамаксы в верхней части нижнего кампана Саратовского Поволжья, гониокамаксы и актинокамаксы в коньякских отложениях Ульяновского Поволжья и т. д.

Меньшую достоверность имеют наши данные о совместном на-

хождении ростров одного и того же вида, но различного возраста. Так, в коньякских слоях бассейна Суры были найдены взрослые и юные ростры *Act. verus subfragilis,* в верхней части верхнего маастрихта Крыма вместе находятся взрослые и юные особи *Bel. arkhangelskii* и т. д. Во всех подобных случаях материал был собран из всей толщи данного возраста; не исключено, что в пределах этой толщи мелкие (молодые) и крупные (взрослые) ростры приурочены к различным прослоям или линзам.

В данной главе мы говорим о величине ростра, как показателе возраста для популяций одного климатического пояса. Отмечается возрастание средней величины ростров белемнителл и белемнелл при движении с юга на север. Так, например, весьма вероятно, что именно этим обстоятельством объясняется различие в величине ростров *Bel. arkhangelskii* из Закаспия (где они в основном мелкие), с одной стороны, и из Поволжья (где преобладают крупные экземпляры), с другой. Юри и др. (Urey et al., 1951, стр. 415) показали, что ростры *B. americana* с берегов Мексиканского залива мельче ростров этого же вида, происходящих из Нью-Джерси.

В этих случаях речь идет об изменениях под воздействием климатического фактора средних размеров ростров всей популяции: и взрослых, и юных стадий развития.

Сортировка по степени сохранности в целом не отмечается. Это особенно характерно для карбонатных осадков, в которых наряду с ростра́ми «полной сохранности» встречаются обломки различной величины и ростры, в различной мере поврежденные сверлильщиками. Так, в верхнекампанских мелоподобных мергелях бассейна Эмбы ростры *B. langei* имеют различную сохранность. Например, из найденных рядом двух ростров (обр. № 5400-1) один совершенно свежий, без всяких следов сверлений, с тончайшей продольной штриховкой на вершине, запечатленной во вмещающих мергелях; второй ростр — изъеден, на брюшной стороне с *Dendrina,* а на спинной стороне с ходами червей, задний конец его обломан, с отчешуивающимися листочками вещества ростра, отпечатанными во вмещающих отложениях. В толще нижнемаастрихтского мела бассейнов Десны и Сев. Донца вместе с ростра́ми белемнелл «полной сохранности» встречаются неокатанные обломки ростров этих же белемнелл.

Таким образом, налицо совместное захоронение ростров, имевших различную степень сохранности еще до захоронения.

Следовательно, окончательно погребались осадком как только что попавшие на дно ростры, так и ростры, в различной степени разрушенные механически (например, водой) и поврежденные сверлящими организмами.

В ряде случаев отмечалось переотложение ростров в более высоких горизонтах. В кампанских глауконитово-песчаных мергелях окрестностей Амвросиевки (Донецкая обл.) вместе с почти неповрежденными ростра́ми гониотейтисов изредка встречаются про-

сверленные губками и окатанные ростры белемнителл, переотложенные из более низких горизонтов. В сверлениях сохранился белый мел подстилающих горизонтов (см. рис. 50). В основании нижнекампанских глауконитовых мергелей западных районов Ульяновской обл. вместе с совершенно свежими ростра*ми B. mucronata* заключены изъеденные и несколько окатанные ростры парактинокамаксов.

Естественно, в случаях переотложения наблюдается совместное нахождение ростров различного систематического состава из различных горизонтов.

Менее часты случаи массовых скоплений ростров одинаковой сохранности. Так, в песчаных фациях окрестностей Бактыгарына (Актюбинская обл.) ростры *B. langei* имеют почти одинаковую сохранность. В косослоистых песках окрестностей с. Крымского на Сев. Донце многочисленные ростры белемнелл обладают почти исключительно «полной сохранностью».

Как это ни странно, но оказывается, что в песчаных фациях заключены ростры однородной сохранности, а в карбонатных — как почти целые, так и в различной степени разрушенные.

ОРИЕНТИРОВКА В ПОРОДЕ

Так как ростры обладают резко выраженным удлинением, то следовало бы ожидать, что на дне они должны лежать на одной из сторон (см. табл. 4), а в породе, естественно, параллельно слоистости. Действительно, в очень многих случаях по расположению следов сверлящих организмов только на одной стороне ростра, а также по фактическому положению в породе подобная ориентировка ростров точно доказывается (см. рис. 54). Наличие горизонтально лежащих рассверленных и неповрежденных ростров, возможно, свидетельствует о различной скорости занесения их осадком, т. е. о различной скорости осадконакопления на различных участках дна.

Однако не менее часто (особенно в карбонатных породах) ростры располагаются в породе в самых разнообразных направлениях: то косо, то почти вертикально, то вверх, то вниз вершиной (см. рис. 49).

Например, в верхнекампанских мелоподобных мергелях Эмбы ростры *B. langei* имеют разнообразную ориентировку: два ростра (обр. № 5400-1) расположены почти параллельно друг другу вниз апексами, наоборот, вершина третьего ростра направлена вверх, большая часть ростров расположена под различными углами к горизонту.

В обнажениях нижнемаастрихтских песков на Сев. Донце большая часть ростров белемнелл лежит примерно по слоистости, но очень многие ростры располагаются совершенно беспорядочно.

Следовательно, под действием каких-то причин (течения, волны) ростры могли быть выведены из первоначального горизон-

тального положения. То, что они первоначально лежали горизонтально, доказывается расположением на вертикально ориентированных рострах сверлений только на одной из сторон, как у одного из ростров *B. langei* (№ 5400-1; см. стр. 176). Иными словами, ростры были вымыты и переотложены. Но в ряде случаев, видимо, почти вертикальное положение ростров очень полной сохранности фиксирует их первоначальное положение. Можно предположить, что после гибели животного ростр, выпавший из трупа, мог погрузиться в осадок либо вершиной, либо альвеолярным концом. По нашим впечатлениям (не подкрепленным подсчетами), ростры чаще располагаются вниз вершинами. Это в какой-то мере согласуется с данными Копе (Reyment, 1958, стр. 102—104) о преимущественно вертикальном или косом расположении в отложениях раковин ортоконических цефалопод.

В целом, как правило, ростры располагаются в осадке самым различным образом. Кларк (Clarke, 1964, стр. 345—355) отмечает, что ростры неогиболитов в альбе Англии обладают ложной ориентированностью, обусловленной условиями обнаженности; первичное упорядоченное расположение ростров им отрицается.

В очень редких случаях все же удавалось подметить групповую ориентировку ростров, подобную той, которая наблюдалась М. Х. Булач (1951), Г. Я. Крымгольцем (1958, табл. LXV, фиг. 1), Абелем (Abel, 1916, стр. 204), Нэфом (Naef, 1922, стр. 222) и которая, очевидно, в основном связана с течениями. Так, в основании сеноманских мергелей юго-западного Крыма ростры неогиболитов имеют определенную ориентировку. Ростры располагаются удлиненными осями преимущественно по направлению ССВ — ЮЮЗ, причем апикальные заостренные концы ростров обращены на ССВ. Можно предполагать, что, как и в случае удлиненных конических раковин, например у туррителл (Müller, 1951, стр. 96, фиг. 47 и 48), ортоконических наутилоидей (Хабаков, 1964, стр. 48—63, рис. 1), апикальные концы ростров были расположены навстречу течению.

СВЯЗЬ С ВМЕЩАЮЩИМИ ПОРОДАМИ И ЧИСЛО РОСТРОВ

Число ростров одного и того же вида испытывает от места к месту значительные колебания. Основной фактор, влияющий на распределение той или иной формы — климатический (см. главу XII). Однако в пределах одного климатического пояса распространение формы определяется уже другими причинами.

По данным В. А. Густомесова (1961, стр. 196—199), отмечается определенная фациальная приуроченность ростров верхнеюрских белемнитов Русской платформы. Удлиненные и заостренные ростры с высоким поперечным сечением, принадлежавшие хорошим пловцам открытого моря, встречаются в относительно глубоководных осадках. Формы с уплощенными рострами с эксцентрично расположенной апикальной линией обитали в придонных участ-

ках моря; поэтому ростры с эксцентрично расположенной апикальной линией встречаются только в мелководных отложениях.

В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева (1964, стр. 137; 1966, стр. 192) не подтверждают предположение Густомесова о принадлежности ростров, сжатых с боков, обитателям открытого моря, а ростров, сжатых дорсо-вентрально,— видам, существовавшим в прибрежных условиях. По их наблюдениям, на севере Евразии в позднеюрскую и раннемеловую эпохи белемниты с относительно тонкими и длинными рострами были хорошими пловцами и обитали в открытом море; прибрежное мелководье предпочитали белемниты с относительно короткими и массивными рострами.

Дорсей (Dorsey, 1917, стр. 122—123) подметил очень важную особенность в распространении ростров верхнемеловых белемнитов: они приурочены главным образом к фации писчего мела и близким к нему разностям, а также к фации глауконитовых песков, которые являются наиболее распространенными в составе пород верхнего мела платформы и ее обрамления. Дорсей объясняет установленную им закономерность накоплением этих фаций в условиях примерно одинаковой глубины от нескольких десятков до первых сотен метров. По нашим представлениям, которые будут изложены далее (см. главу XII), глубины позднемеловых бассейнов Русской платформы в среднем были 200—300 *м,* местами больше (например, в туронский и коньякский века на юго-западной окраине платформы), местами меньше.

Таким образом, можно предполагать, что в пределах обширных участков платформенных бассейнов, обладавших одинаковыми глубинами и принадлежавших одному климатическому поясу, белемниты должны быть распространены равномерно. Вероятно, животные именно так и были распространены. Но тогда чем же объяснить неравномерность распространения ростров в пространстве? Почему, например, в одних пунктах ростры *B. praecursor* обильны, а в других редки?

Это мы объясняем тем, что, как и многие современные декаподы (см. главу X), верхнемеловые белемниты собирались в большие стаи, погибавшие в очень короткие сроки. Как мы думаем, остатки погибших стай представляют скопления ростров *B. praecursor* в птериевых песках окрестностей ст. Джурун (Актюбинская обл.) и в одновозрастных мергелях Богучарского района (Воронежская обл.), а также ростров нижнемаастрихтских белемнелл в глинистых мергелях близ с. Волощизны (Львовская обл.), в песках окрестностей сел Крымского и Причепиловки (Луганская обл.), в белом писчем мелу окрестностей д. Шиловки (Ульяновская обл.) и т. п. Нигде на платформе мы не наблюдали таких обильных скоплений верхнемеловых ростров, которые можно было бы сравнить с «полями битв белемнитов» Квенштедта (Quenstedt, 1849). Например, массовые скопления белемнелл в толще ланцеолятового мела Шиловки, конечно, беднее скоплений нижнеюрских белемнитов Швабии (Naef, 1922, фиг. 81). За пределами платфор-

мы известны крайне обильные скопления верхнемеловых белемнитов. Так, в основании маастрихтских отложений Лимбурга местами насчитывается на 1 $м^2$ до 1300 ростров (Romein, 1962, стр. 84).

По-видимому, в этих местах происходило непосредственное захоронение ростров после гибели без серьезной обработки их волнами и без переотложения. Об этом свидетельствует хорошая сохранность ростров (в частности, из песков с. Крымского происходят ростры с сохранившимися тонкими передними стенками альвеолы). Но до захоронения небольшая часть ростров успела обрасти мшанками и серпулами.

Мы допускаем, что после гибели стаи трупы животных очень короткое время сохраняли некоторую плавучесть (см. стр. 271). Затем трупы либо прибивались течениями и волнами к берегу (так образовались захоронения ст. Джуруна, сс. Крымского и Причепиловки), либо разлагались в придонной зоне открытого моря и ростры погружались на дно (Шиловское местонахождение). Некоторые белемниты могли гибнуть одиночно прямо в море. Этим объясняется рассеянное нахождение части ростров белемнитов верхнего мела. Раковины современных внутреннераковинных моллюсков захороняются в самых разнообразных осадках, ничего не говорящих о среде обитания животных (см. главу X).

Не совсем ясным представляется неравномерное количественное распределение ростров одного и того же вида в разрезе однородных отложений. Так, Мюллер (Müller, 1952), Нестлер (Nestler, 1965) зафиксировали в 90-метровой толще нижнемаастрихтского белого мела о. Рюгена следующую картину распределения числа ростров белемнелл: в нижней части разреза (мощностью 50—55 *м*) содержится в три раза меньше ростров, чем в интервале от 50—55 до 65—70 *м;* затем в верхней трети разреза число ростров вновь резко сокращается. Это, возможно, связано с колебаниями какого-то фактора. Таким фактором, например, могла быть пища, так как Фогт, Мюллер и Нестлер отмечают резкие колебания содержания других организмов в разрезе Рюгена.

Ростры мелких актинокамаксов встречаются в мергелях, кремнистых породах и песках, т. е. во всех литологических разностях, характерных для основного стратиграфического интервала распространения подрода (коньяк — основание кампана).

Преактинокамаксы (сеноман — нижний турон) в основном были собраны в песчаных и изредка в карбонатных породах, но это попросту связано с широким распространением в сеномане платформы именно песчаных фаций.

Паракти нокамаксы (сантон — нижний кампан) — различные мергели и пески.

Гониокамаксы (коньяк — сантон) также известны из карбонатных и песчаных фаций.

Представители подрода гониотейтис (сантон — кампан) известны главным образом из мергелей и реже из песчанистых мергелей.

Белемнеллокамаксы, пользующиеся на платформе нешироким

распространением, заключены главным образом в песчанистых и кремнистых породах. Судя по литературным данным, в Западной Германии они содержатся в мергелях, а в Южной Швеции — в детритовых известняках.

Белемнителлы (сантон — кампан) распространены в карбонатных (писчий мел, различные мергели и т. п.), кремнистых (опоки, кремнистые мергели и т. п.) и песчаных (глауконитовые пески и песчаники) породах. Основная масса ростров этого рода собрана из карбонатных пород, но это объясняется просто более широким распространением этих пород на платформе по сравнению с остальными. Около двух третей ростров *B. praecursor* и близких форм происходит примерно в равных количествах из мергелей бассейна Дона и песков Актюбинской обл.

Наиболее отчетливо, если можно так выразиться, пренебрежение к фациям можно проследить по распространению нижнемаастрихтских белемнелл. Ростры этого рода в обильных количествах содержатся в белом писчем мелу и мелоподобных мергелях (Ульяновское и Саратовское Поволжье, бассейны Десны, Сейма и Сев. Донца, Урало-Эмбенская обл.), в глинистых и песчанистых мергелях (Западная Украина), в песчано-глинистых осадках (Саратовское Поволжье), в косослоистых песках и кремнеземистых мергелях (правобережье Сев. Донца в границах Луганской обл.). Большинство ростров нашей коллекции происходит из карбонатных пород. Но было бы неправильно говорить о тяготении нижнемаастрихтских белемнелл к карбонатным осадкам — просто последние значительно шире распространены, чем пески, глины и другие разности.

Верхнемаастрихтская *Bel. arkhangelskii* встречена в Пензенской и Саратовской областях в песках, в Крыму в песчанистых мергелях и алевролитах, в Урало-Эмбенской обл. в различных мергелях и т. д.

СОПУТСТВУЮЩИЕ ОСТАТКИ ДРУГИХ ОРГАНИЗМОВ

После белемнитов наиболее распространенной группой верхнемеловой фауны Русской платформы являются иноцерамы, затем устрицы и различные пектиниды. Локально очень многочисленны окситомы. Только в некоторых районах платформы довольно обильны морские ежи и аммониты. Явную фациальную приуроченность имеют брахиоподы, мшанки, серпулиды и гастроподы, местами также достаточно многочисленные.

Какие-либо элементы зависимости между качественной и количественной характеристикой всей верхнемеловой фауны, с одной стороны, и видовым составом и количеством белемнитов, с другой, установить не удалось. Это целиком и полностью объясняется описанными выше условиями захоронения ростров белемнитов.

Ознакомимся в качестве примера с распространением органи-

ческих остатков в нижнемаастрихтских отложениях бассейна Сев. Донца в пределах Луганской обл. По меридиональному разрезу Крымское — Старобельск — Белолуцк протяженностью около 110 *км* нижнемаастрихтские отложения достаточно быстро фациально меняются.

У сел Крымского и Причепиловки на правом берегу Сев. Донца они представлены косослоистыми известковистыми кварцево-глауконитовыми песками с многочисленными остатками усоногих раков, разнообразных мшанок, ребристых пектенов, с крупными створками *Ostrea donezensis* Schatsk., брахиоподами, мелкими морскими ежами *Rhynchopygus donezensis* Faas и обильными ростарами белемнелл. К северу пески быстро замещаются песчано-кремнеземистыми мергелями с глауконитом, а еще далее к северу, у Ново-Айдара на расстоянии 30—35 *км* от с. Крымского — кремнеземистыми мергелями. В этих мергелях заключены редкие бакулиты, скафиты, гастроподы и иноцерами, встречается *O. donezensis* и достаточно обильны белемнеллы, но почти совершенно исчезают другие упоминавшиеся выше группы.

В районе Старобельска (в 65—70 *км* от с. Крымского) нижний маастрихт представлен глинистыми мергелями, которые, в свою очередь, еще севернее, у Белокуракино и Белолуцка, замещаются мелоподобными мергелями. В этих мергелях изредка встречаются мелкие острейки и крупные тонкостенные пектены, но по-прежнему достаточно многочисленны ростры белемнелл.

Таким образом, одни и те же белемнеллы на различных участках разреза заключены в различных по литологическому составу осадках и сопровождаются различными комплексами фауны.

Если продолжить рассмотрение органического состава нижнего маастрихта некоторых других районов Русской платформы, то окажется, что белый писчий мел с белемнеллами в Вольске (Саратовская обл.) характеризуется мшанками, брахиоподами, крупными эхинокорисами, мелкими остреями, аммонитами (скафитами и очень крупными бакулитами); в Ульяновском Поволжье — почти полным отсутствием аммонитов и морских ежей; в Урало-Эмбенской обл.— большим разнообразием мшанок, брахиопод, двустворок, редкими аммонитами. Песчано-глинистые отложения нижнего маастрихта Саратовского Поволжья, в которых ростры белемнелл достаточно многочисленны, из других макроокаменелостей содержат в основном только устриц.

Еще один пример. Ростры верхнемаастрихтской *Bel. arkhangelskii* в Саратовском Поволжье и в бассейне Суры сопровождаются только створками острей, а в Крыму они встречаются вместе с многочисленными двустворками (пектенами, нейтеями, экзогирами, крупными грифеями и др.), гастроподами, аммонитами, брахиоподами, серпулидами, мшанками и т. д.

Несомненно, что в приведенных выше примерах, равно как и во всех остальных случаях, мы имеем дело с отчетливо выраженным

посмертным соединением ростров белемнитов с другими органическими остатками.

Никакой зависимости между общим количеством белемнитов и других организмов, например, наподобие той, которая установлена в лейасе ФРГ, где чередование слоев, обогащенных то аммонитами, то белемнитами объясняется тем, что эти группы были конкурентами в добыче пищи (Frentzens, 1934; Bessler, 1935) также установить не удалось.

ВЫВОДЫ

Некоторые итоги могут быть сведены к следующим положениям.

1. Захоронение ростров верхнемеловых белемнитов не связано с фациальными особенностями вмещающих отложений и характером сопутствующих органических остатков.

2. Наблюдается как рассеянное распространение ростров, так и массовые их скопления.

3. Отмечается различная степень сохранности, рассверливание и поселение на поверхности ростров других организмов; а также разнообразная ориентировка ростров в одном и том же местонахождении. Это говорит о том, что ростры могли перекрываться осадком с различной скоростью и перемываться на дне.

4. Даже в тонких карбонатных осадках (таких, например, как белый писчий мел) встречаются обломки механически разрушенных ростров, что можно рассматривать как доказательство действия на дне волнений и течений, т. е., по-видимому, относительно незначительных глубин позднемеловых бассейнов. Однако в основном ростры разрушались не механически, а в результате деятельности различных сверлящих организмов. Это также свидетельствует о незначительных глубинах позднемеловых бассейнов Русской платформы.

5. Наблюдаемые во многих местах массовые скопления ростров обычно характеризуются однородным видовым и возрастным составом. Это позволяет предположить, что, как и большинство современных внутреннераковинных моллюсков, верхнемеловые белемниты образовывали крупные однородные стаи, особи которых погибали одновременно.

6. Анализ условий захоронения ростров дает ряд важных и интересных данных, которые могут быть использованы для выяснения некоторых особенностей образа жизни белемнитов (например, образование стай и др.) и для реконструкции ряда элементов среды их обитания (вероятно, неглубокое море, на дне которого сказывались волнения и течения и т. д.).

ГЛАВА IX

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ И НЕКОТОРЫХ ИСКОПАЕМЫХ ДЕСЯТИНОГИХ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

При выяснении условий обитания и образа жизни, а также при реконструкции тела белемнитов совершенно необходимо знать морфологию и биологию современных внутреннераковинных головоногих моллюсков. Как уже отмечалось в главе I, очень важные особенности строения тела белемнитов и основные представления об их экологии и этологии были получены рядом предшествующих исследователей именно подобным путем.

В данной главе приведена весьма краткая морфологическая характеристика современных десятиногих головоногих. Несколько подробнее охарактеризованы некоторые детали строения мягкого тела современных представителей, которые имеют значение для реконструкции строения тела ископаемых десятиногих. Но основное внимание уделено характеристике раковины, что вполне естественно, так как практически мы можем сопоставить ископаемые и ныне живущие формы только по их скелетным частям.

Кроме характеристики раковин десятиногих, обитающих в современных морях, сообщаются краткие сведения о раковинах некоторых ископаемых декапод, являющихся промежуточными (по крайней мере, во времени) между белемнитами и современными формами.

Краткому изложению основных особенностей биологии внутреннераковинных головоногих моллюсков, населяющих современные моря и океаны, посвящена следующая глава.

КРАТКАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОВРЕМЕННЫХ И НЕКОТОРЫХ ИСКОПАЕМЫХ ДЕСЯТИНОГИХ

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ ДЕСЯТИНОГИХ

Белемниты генетически связаны с рядом как вымерших, так и ныне живущих других представителей головоногих моллюсков, основной особенностью которых является положение раковины

(как первичной, так и вторичной) или ее рудимента внутри тела и относимых на этом основании к Endocochlia — внутреннераковинным. Предполагается, что белемниты, как и современные внутреннераковинные, имели две жабры и в таком случае их вместе с последними можно называть Dibranchiata (двужаберными). В современной зарубежной литературе их относят к Coleoidea.

Наиболее близки к белемнитам внутреннераковинные головоногие моллюски, имеющие пять пар рук и составляющие вместе с ними надотряд Decapoda, или десятиногих.

Десятиногие характеризуются двусторонне-симметричным мускулистым удлиненным телом — вытянуто-овальным до торпедовидного. Голова ясно обособлена от туловища и окружена венцом из 10 рук; одна пара рук длиннее остальных (ловчие руки, или щупальца, тентакули). Руки вооружены хитиновыми крючьями (онихиты в ископаемом состоянии) и присосками. Рот, расположенный внутри венца рук, имеет пару роговых челюстей, очень напоминающих клюв попугая («клювы» кальмаров и др.). Имеются очень сложно устроенные глаза. Строение глаз имеет большое значение для классификации современных форм.

Туловище покрыто мускулистым образованием — мантией. На спинной стороне мантия прирастает к туловищу, а на брюшной отделена от него обширной полостью — так называемой мантийной полостью. Брюшная часть мантии обычно значительно толще и мускулистее, чем спинная. Мускулистые участки мантии (у большинства форм наиболее полно развитые на брюшной стороне тела) образуют так называемую мускульную мантию.

В мантийной полости помещаются жабры, вода к которым поступает через мантийное отверстие, расположенное впереди брюшной части туловища, где вентральный край мантии не плотно прилегает к телу. Мантийная полость, кроме того, сообщается с окружающей средой конической цельной трубкой, основание которой срастается с телом и покрыто мантией — так называемой воронкой.

Мантия по обеим сторонам тела образует по одному плавнику. Плавники обычно резко сдвинуты к задней части тела; значительно реже имеется вторая пара плавников; у некоторых форм (сепии) плавники в виде боковой каймы.

Хорошо развита мускулатура: различные мускулы мантии (в том числе мускулы плавников), мускулы рук, а также система мускулов внутри тела (в том числе мускулы, связанные с воронкой). Мускулы в основном прикрепляются к различным элементам хрящевого скелета (см. ниже). Так, мускулы плавников прикрепляются к плавниковым хрящам. Мускулы внутри тела прикрепляются к внутренней (брюшной) стороне раковины (у тех форм, у которых она имеется).

Кожа состоит из внешнего слоя цилиндрического эпителия, под которым лежит более толстый слой соединительной ткани — собственно кожи. Поверхность кожи либо гладкая, либо шерохова-

тая (бородавчатая, морщинистая и т. п.), покрытая слоем прозрачной слизи.

Многие современные формы обладают светящимися органами различных типов.

Внутренние органы (кровеносная система, нервная система и др.) достаточно хорошо развиты. Как и все цефалоподы, десятиногие раздельнополы. Для ряда семейств весьма характерно наличие особой чернильной железы, связанной со специальным отростком прямой кишки — чернильным мешком[1]. Помимо жабр, многие другие органы также связаны с мантийной полостью (в нее выходят анальное и половое отверстия, протоки чернильного мешка и т. д.).

Внутренний скелет представлен хрящевыми образованиями, а также известковой или хитиновой раковиной (наиболее обычно присутствие обоих названных компонентов, хитин часто замещается близким к нему по составу конхиолином).

Так как у современных форм раковина частично или полностью редуцирована, то значительное развитие получают хрящевые образования— хрящевой скелет: головная капсула, спинной и затылочный хрящи, хрящи в основании рук, плавниковые хрящи и т. д. Перечисленные образования изолированы друг от друга и не составляют единого скелета в полном смысле этого слова.

Раковина разделяется на первичную (фрагмокон с проостракумом), соответствующую собственно раковине остальных головоногих моллюсков, и вторичную (ростр у белемнитов и его гомологи у других десятиногих). Раковина помещается внутри тела ближе к его спинной стороне. Отмечаются некоторые различия в соотношении раковины и мускульной мантии. У белемнитид мускульная мантия прикрепляется к свободному краю раковины, и таким образом фрагмокон располагается как бы на конце мантийного мешка. В принципе так же соотносятся мускульная мантия и раковина у теутид. У сепиид мускульная мантия прикрепляется к внешней стороне эндогастрически изогнутой раковины.

В надотряде десятиногих, кроме отряда Belemnitida Naef, различаются еще два отряда: Sepiida Naef и Teuthida Naef. Общее число рецентных видов, принадлежащих последним двум отрядам, равно примерно 500.

ОТРЯД SEPIIDA NAEF, 1916

В отряд Sepiida включаются декаподы, у которых фрагмокон в различной степени согнут эндогастрически вплоть до образования спиральной трубки у спирулы. Передний край фрагмокона расположен внутри тела, а мускульная мантия прикрепляется к внешней части раковины.

---

[1] По этому признаку немецкие авторы называют эндокохлий «чернильными рыбами».

Хорошо развита мускульная мантия. У большинства представителей отряда мускульная мантия наиболее полно развита на брюшной стороне тела. У спирулы мускульная мантия в равной степени хорошо развита как на брюшной, так и на спинной стороне передней части тела. В задней части тела, там, где располагается спираль раковины, на двух участках брюшной и спинной сторон тела спирулы, называемых Хуном (Chun, 1910, стр. 172) «овалами» (см. *б* и *с* на рис. 60), мантия настолько тонкая безмускульная, что сквозь нее просвечивает раковина (см. также Chun, 1915, табл. 73, фиг. 1). При ловле спирулы сетями на «овалах» мантия обычно повреждается. Именно этим обстоятельством Хун объясняет, почему ранее многие исследователи считали, что у спирулы раковина наружная. Следующей особенностью мантии (мускульной мантии) спирулы является ее глубокая продольная рассеченность (Prell, 1922, стр. 188). Наконец, в задней части тела спирулы между плавниками располагается небольшой пузырьковидный вырост мантии, являющийся светящимся органом (Chun, 1910; Schmidt, 1922; Bruun, 1943) (см. рис. 60).

Фрагмокон либо почти совсем не изменен (если не считать вентрального свертывания) по сравнению с белемнитидами (как у спирулы), либо сильно преобразован (как у сепии).

Фрагмокон и все его скелетные элементы будут более подробно описаны далее. Здесь же несколько слов следует уделить строению мягких тканей сифона спирулы — единственного современного представителя внутреннераковинных, у которого этот элемент выражен очень хорошо (Chun, 1910, стр. 173—175; Naef, 1913, стр. 455—461).

В последней очень неглубокой жилой камере фрагмокона спирулы в основном размещается лишь печень (вернее, только часть печени). Между последней септой фрагмокона и печенью располагается узкая вытянутая часть вторичной полости — целома (остальная ее часть в виде грушевидного отростка расположена между оборотами раковины). Стенки жилой камеры в пределах целома выстланы эпителием. В узкую сифонную трубку последней септы заворачивается эпителиальный покров. Отверстие трубки очень узкое, щелевидное, вследствие утолщения здесь эпителия (вообще эпителий сифона по своему гистологическому строению резко отличен от эпителиальных клеток целома; в целом эпителий сифона представляет пористую губчатую массу). Затем при проходе через предпоследнюю септу и вплоть до второй камеры эпителий становится тоньше и соответственно собственно сифональный канал обладает заметно большим диаметром (Naef, 1913, фиг. 28), чем у последней септы. Эпителий принимает участие в образовании неравномерно обызвествленных конхиолиновых элементов стенок сифона в промежутках между сифонными дудками (*12* на рис. 61-*II*). На стыках отдельных сифонных дудок таким образом эпителий утолщается. Пространство сифонального канала (за исключением его осевой части, содержимое которой не удалось ис-

следовать, но, во всяком случае, оно бесцветно) сложено соединительной тканью. На периферических участках соединительная ткань состоит из тонких волокон, окруженных студневидным веществом.

Соединительная ткань питается артериальной кровью. От крупной артерии, проходящей у дорсальной стороны печени, ответвляется сосуд в сторону целома. Этот сосуд разветвляется на более мелкие, но все же один, достаточно крупный, прослеживается вплоть до устья сифона. Здесь этот сосуд и другие более мелкие сосуды, доходящие до устья, ампуловидно вздуваются. Эти «ампулы» выступают из отверстия сифона подобно тампонам и окружены соединительной тканью.

От «ампул», в свою очередь, уже в сифон отходят продольные, не соединяющиеся друг с другом сосуды, быстро распадающиеся на тонкие капиллярные сосуды, пронизывающие весь сифон. Продольные сосуды (из которых примерно 8—12 несколько крупнее остальных) расположены в центральной (не студневидной) части соединительной ткани. В целом сифональный канал представляет шнурообразно оттянутую заднюю часть целома, вставленную в жесткие скелетные элементы сифона, собственно только и сохраняющиеся в ископаемом состоянии у других внутреннераковинных и называющиеся при их описании просто сифоном. Вероятно, целесообразно различать, как это делает Нэф (Naef, 1922, стр. 73—74, фиг. 27 и 28; см. рис. 61), «раковинный сифон» и «мягкий», или «мясистый сифон» (Fleischsipho; см. рис. 61-*1*), «Раковинный сифон» как бы вставлен в протоконх, но отделен от последнего «конхиновой шляпкой».

Таким образом, описанные выше элементы сифона не сообщаются с протоконхом. Более того, Хун отмечает, как он выражается (стр. 175), «дегенерацию» «мягкого сифона» начальных камер. Эта «дегенерация» заключается в том, что студневидное образование возникает не только в соединительной ткани, но также и в эпителии, в этом студневидном образовании расплываются сосуды. Таким образом, как полагает Хун, на участке начальных камер сифон не выполнял какой-либо определенной функции. (В то же время рядом расположенный с внешней стороны фрагмокона грушевидный отросток целома вплоть до начальных камер не проявляет никаких следов «дегенерации».)

Продолжим общую характеристику отряда. Проостракум у современных его представителей отсутствует, но имелся у ископаемых форм.

Вторичная раковина значительно редуцирована, почти до полного исчезновения у некоторых видов.

Раковина в основном образована $CaCO_3$ (главным образом арагонитом) со значительным участием конхиолина и хитина.

У некоторых современных форм (например, у Idiosepiidae) раковина может отсутствовать совершенно.

Современные представители отряда обладают в основном удлиненно-овальными очертаниями уплощенного тела. Плавники боковые либо маленькие полукруглые, либо в виде каймы. Руки несут только присоски.

Сепииды — очень небольшие животные (кроме каракатиц *Sepia* и *Rossia*, которые могут достигать в величину нескольких десятков сантиметров), обычно обитающие на придонных участках прибрежной зоны моря (глубиной до 400 *м*). Некоторые формы (например, спирулы) являются обитателями значительных глубин открытого моря.

К отряду относятся немногие ископаемые и весьма многочисленные ныне живущие формы. Все они принадлежат к единой генетической группе сепиеподобных форм.

Различаются следующие семейства, представители которых обладают известковой раковиной: Belemnosidae Naef (палеоген, возможно ранее), Belopteridae Naef (палеоген), Spirulirostridae Naef (палеоген — неоген), Spirulirostrinidae Naef (неоген), Spirulidae (d'Orbigny) Owen (неоген — ныне), Sepiidae Keferstein (олигоцен — ныне, возможно ранее), а также еще два семейства без раковины, но с ее признаками на эмбриональных стадиях развития.

Наиболее древние отложения, в которых относительно часто были находимы остатки сепиид — эоценовые литоральные осадки главным образом Западной Европы и Северной Америки. Имеются указания о находках остатков, весьма напоминающих современную сепию из верхнеюрских отложений Кубы (Schevill, 1950).

ОТРЯД TEUTHIDA NAEF, 1916

Отряд Teuthida составляют ископаемые и современные представители подкласса, обладающие крайне редуцированным скелетом. Раковина представлена удлиненной тонкой пластинкой — гладиусом, соответствующей проостракуму белемнитов и расположенной в теле животного ближе к спинной его части.

Гладиус в основном хитиновый, в различной степени обызвествленный. У древних форм степень обызвествления значительно выше, чем у современных.

На заднем конце гладиуса располагается маленький конус, не разделенный на камеры. У ряда современных форм конус распознается лишь на юношеских стадиях развития. Положение конуса на заднем конце гладиуса расширенной частью внутрь тела животного, его форма и ряд других признаков (см. далее) позволяют гомологизировать его с фрагмоконом белемнитид.

Руки могут иметь присоски и крючья.

Современные теутиды — кальмары — весьма разнообразны по величине: от очень небольших до гигантских форм (у которых длина гладиуса превышает 3 *м*), являющихся самыми крупными беспозвоночными. Большинство теутид — нектонные обитатели открытого моря, многие являются великолепными пловцами.

Наиболее древние теутиды были обнаружены в нижнеюрских отложениях Западной Европы.

Отряд разделяется (Naef, 1922, стр. 32, 297—298, фиг. 101) на Prototeuthoidea Naef, Mesoteuthoidae Naef (все — ископаемые формы) и Metateuthoidea Naef. К последним относятся рецентные, высокоразвитые представители, разделяемые на Metateuthoidea myopsida (d'Orbigny) Naef (Loliginidae Steenstrup и родственные семейства; гладиус широкий, более или менее ромбоидальный; передняя глазная камера закрыта; плавники большие: их передний край часто достигает почти переднего края мантии; руки снабжены только присосками; светящихся органов нет) и Metateuthoidea oegopsida (d'Orbigny) Naef (гладиус относительно узкий; передняя глазная камера открыта; плавники относительно небольшие, всегда в задней части тела; руки вооружены крючьями и присосками; кожа часто снабжена светящимися органами).

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ РАКОВИН СЕПИИД И ТЕУТИД

РАКОВИНЫ СЕПИИД

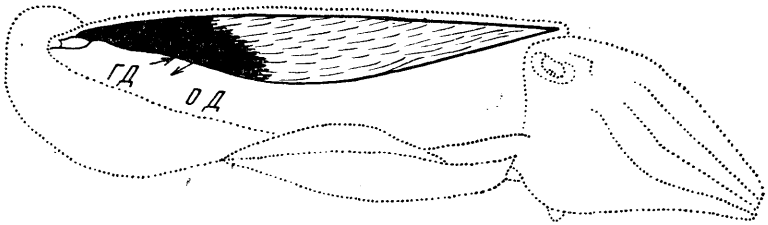
Сначала рассмотрим имеющиеся в литературе материалы о строении скелетных частей современных сепиид. Наибольшее внимание мы уделяем строению раковин резко морфологически различных форм — сепии (сем. Sepiidae) и спирулы (сем. Spirulidae). Затем очень кратко характеризуются раковины ископаемых представителей отряда. Назначение раковины — опора мягких частей и обеспечение плавучести животного.

Раковина сепии

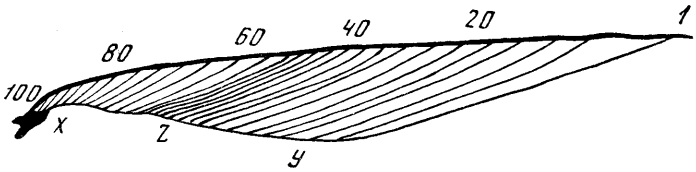
Строению раковины современных сепий (сепион, os sepia) значительное внимание уделяли Вольтц (Voltz, 1830), Кеферштейн (Keferstein, 1866), Рифсталь (Riefstahl, 1886), Аппелльоф (Appellöf, 1893), Коршельт и Хейдер (Korschelt, Heider, 1893), Ланг (Lang, 1900), Абель (Abel, 1916), Нэф (Naef, 1921, 1921b, 1922), Н. Н. Кондаков (1940), Адам (Adam, 1952), Йекель (Jeckel, 1958), И. И. Акимушкин (1963). Наиболее обстоятельно изучил строение раковины сепий Аппелльоф (Appellöf, 1893, стр. 18—19; многочисленны очень тщательные зарисовки деталей внутреннего строения раковины).

В последнее время детальному изучению некоторых особенностей строения раковины сепии посвятили ряд статей Дентон (Denton, 1961, 1963, 1964), Дентон и Гилпин-Браун (Denton, Gilpin-Brown, 1961, 1961b).

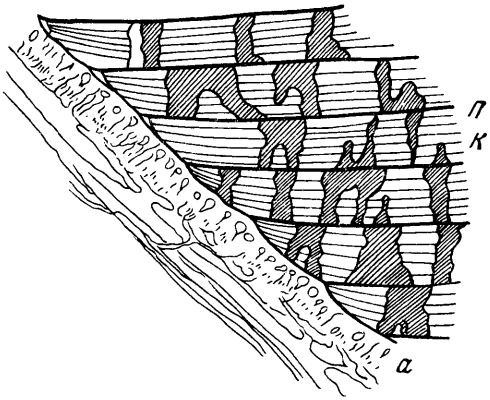
Род *Sepia* в современных морях представлен многочисленными видами. Кроме того, известно несколько десятков ископаемых видов. Представления о строении раковины получены в основном при изучении *Sepia officinalis*.



1



2



3

Рис. 58. Некоторые детали строения раковины *Sepia officinalis* L.:

1 — положение раковины в теле животного и заполнение камер жидкостью; черное — жидкость. Гидростатическое давление (*ГД*) морской воды уравновешивается осмотическим давлением (*ОД*) между жидкостью камер и кровью; *2* — медианный разрез раковины (1—100 — число септ); *ху* — сифональная мембрана; *z* — место изгиба мембраны, приуроченное к сгущению септ; *3* — характер сочленения камер (*К*), разделенных септами (*П*) с сифональной поверхностью (*а*); тонкими линиями показаны промежуточные септы; заштрихованы опорные столбики; ампулы показаны маленькими пузырьками; тонкие прерывающиеся линии — протоки, остальное — кровеносные сосуды.

1 и *2* — по Дентону и Гилпин-Брауну (1961 *в*, фиг. 7 и 1; уменьшено; *3* — по Дентону (1961, фиг. 19*с*); сильно увеличено

Раковина представляет овальную пластину длиной до нескольких десятков сантиметров, состоящую из четырех основных частей: щита, шипа, или «ростра», вздутия и вилки (Naef, 1922, фиг. 30; Appelläf, 1893, табл. I и др.; см. также рис. 58, 59, 63-*3*). Положение раковины в теле животного видно на рис. 58-*1*.

Щит в целом без дифференциации на составные элементы представляет относительно тонкую вогнутую пластину, составляющую верхнюю, спинную часть раковины. В задней части щита располагается небольшой шип («ростр»), который у некоторых видов может отсутствовать.

Щит охватывает толстую брюшную часть раковины — вздутие. Задняя часть вздутия окружена относительно тонкой и широкой пластинкой, постепенно исчезающей по направлению к передней части раковины. Эта пластинка, называемая вилкой, образует в задней части раковины то довольно мелкое (*S. officinalis*), то довольно глубокое (*S. aculeata*) углубление.

Аппелльоф (Appelläf, 1893, стр. 18—19) различает в щите три пластины (Appelläf, 1893, табл. II; Naef, 1922, фиг. 37; см. также рис. 59): внутреннюю, среднюю и внешнюю (спинную). Внутренняя, в свою очередь, разделяется на две части, из которых внутренняя — черная, слоистая. Средняя пластина больше всех остальных и выступает наружу, образуя края овала раковины — так называемую «боковую кайму» (Naef, 1922, стр. 77—79).

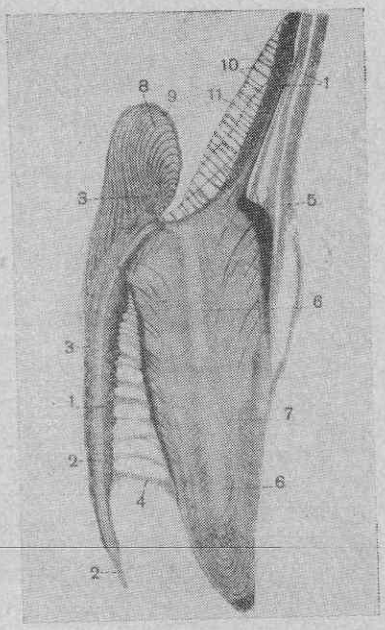


Рис. 59. Продольное сечение шипа («ростра») и прилежащей части раковины современной сепии. Увеличено. (По Аппелльофу, 1893, табл. III, фиг. 1):

Щит и шип: *1* — спинная (внешняя) пластина; *2* — средняя пластина; *3*—внутренняя пластина; *4*—необызвествленные пластины хитина; *5* — чехол шипа; *6* — ядро шипа; *7* — капюшон шипа. Слева — брюшной выступ шипа.
Вздутие и вилка: *8* — вилка с септами; *9* — известковая оболочка вилки; *10* — септы вздутия; *11* — опорные столбики

Внешняя (верхняя) поверхность внешней пластины несет скульптуру. Наиболее резко выражены округлые или червеобразно удлиненные бугорки, образующие полукруглые ряды, выгнутые по направлению передней части раковины, очень напоминающие гранулированную поверхность ростров подрода *Gonioteuthis*. Менее отчетливо выражены, главным образом в передней части сепиона, тонкие густые «ребрышки», идущие спереди назад. Напоминают элементы продольной скульптуры ростров белемнитов.

В задней части щит образует так называемый «брюшной выступ», который на продольных сечениях рисуется как бы в виде отростка (см. рис. 59).

Нэф (Naef, 1922, стр. 90—91) относит внутреннюю пластину к гипостракуму (черная слоистая часть пластины) и остракуму, т. е. к первичной раковине. Средняя пластина относится им к внутреннему, а внешняя — к внешнему слою периостракума, составляя, таким образом, вторичную раковину.

Пластины щита состоят из хитина, местами сильно обызвествленного. Например, средняя пластина Аппелльофа частично обызвествлена, особенно в задней части раковины; внешний кант этой пластины (т. е. внешний кант боковой каймы) совершенно лишен карбонатов. Вообще более старые слои обызвествлены более значительно, чем молодые.

На заднем крае щита у многих видов располагается шип («ростр») длиной всего несколько миллиметров. Шип острием направлен несколько косо назад и вверх.

Рифсталь (Riefstahl, 1886, стр. 212—214) и Аппелльоф (Appellöf, 1893, стр. 18—19) установили, что шип сепии состоит из вложенных друг в друга «фунтиков», представляющих в основном необызвествленные хитиновые пластиночки, образующие непосредственное продолжение щита (Riefstahl, 1886, табл. XXVII, фиг. 8 и 9; Appellöf, 1893, табл. III, фиг. 1). Часть последнего, примыкающая и частично охватывающая шип со спинной стороны, называется чехлом шипа. Чехол шипа, как и пластиночки, расположенные с брюшной стороны между шипом и брюшным выступом щита (см. рис. 59), сложены хитином. К вершине шипа наблюдается обызвествление слагающего его хитина.

В продольных шлифах через шип видны линии двух типов: 1) повторяющие внешний контур шипа (линии нарастания), наиболее резко выраженные по периферии шипа; 2) перисто тянущиеся от оси шипа к его периферии и ориентированные вдоль осей удлиненных кристалликов кальцита. На рис. 59 линии первого типа толще и расположены реже, чем линии второго типа.

Центральная часть шипа обладает более светлой окраской (ядро шипа), чем периферийная (капюшон шипа). Ядро шипа характеризуется присутствием различной величины комочков карбоната, количество которых возрастает к вершине шипа, а также прослоечков органического вещества протоплазматической природы (Appellöf, стр. 19).

Поперечное сечение шипа очень напоминает поперечник ростра белемнитов сочетанием концентрических линий (линии нарастания) и радиальных линий.

Рифсталь и Аппелльоф установили, что шип сепии является лишь модификацией внешней (спинной) пластины щита.

Вздутие имеет пластинчатое строение. Если ориентировать раковину вверх спинной пластиной, то на продольных сечениях по плоскости симметрии наиболее толстые основные пластины —

септы — располагаются косо: назад и вниз они заканчиваются свободным краем, а вперед и вверх прикрепляются к гипоракуму щита. На поперечных сечениях раковины видно, что септы, изогнутые к брюшной стороне, по бокам связаны с соответствующими пластинами вилки.

Септы расположены близко друг от друга. Соседние септы отделены полым пространством — камерой и соединены многочисленными тонкими, неравномерно построенными опорными столбиками. Кроме основных септ, число которых примерно 100, в результате сморщивания конхиолина, заполняющего пространство между ними, образуются менее толстые промежуточные септы (примерно 5—6 между двумя основными септами) (см. рис. 58-*3*). Эти последние особенно полно представлены в задней части вздутия, а в передней они почти совершенно отсутствуют. Любопытно, что септы примерно от 30-й до 50-й (см. рис. 58-*2*) расположены более густо, чем предшествующие и последующие. В целом масса вздутия приобретает пористую текстуру [1]. Поэтому, несмотря на то, что вздутие в значительной мере сложено карбонатами кальция, удельный вес его менее 1. Благодаря этому раковина сепии может длительное время плавать в воде [2].

Камеры частично заполнены жидкостью, состав которой не известен, и газом. Имеются сведения (Denton, 1961, стр. 221; Denton, Gilpin-Brown, 1961, стр. 340), что газ в основном представлен азотом с примесью 2—3% кислорода.

Если рассматривать раковину снизу (т. е. с брюшной стороны), то на передней части поверхности вздутия хорошо выражено обширное гладкое пространство — плоскость передней (т. е. последней) септы. В задних же двух третях на поверхности вздутия на участке *xy* рис. 58-*2* она покрыта тонкой желтоватого цвета пленкой (Denton, 1961, стр. 226; Denton, Gilpin-Brown, 1961, стр. 333—335), которая называется сифональной мембраной и является слоем эпителия. Полостной мешок тела животного в месте, где он прилегает к мембране, волокнист и содержит многочисленные артерии и вены. Тонкие кровеносные сосуды пронизывают также мембрану (рис. 58-*3*). Кроме того, в мембране имеются многочисленные маленькие ампулы, близко прилежащие к сепиону. Ампулы связаны тончайшими протоками с венами. Однако ни протоки, ни ампулы не содержат крови. Это специальная система, обеспечивающая обмен жидкости (см. ниже).

Сгущению септ соответствует на поверхности вздутия незначительный изгиб (*z* на рис. 58-*2*).

Вилка состоит из септ, по сторонам переходящих в септы вздутия. Септы вилки расположены так же косо, как и септы вздутия, однако весьма сближены.

---

[1] Французские авторы (Вольтц, д'Орбиньи и др.) называют вздутие «губчатой тканью» (spongioid tissue).

[2] Поэтому раковину сепии называют «морской пенкой» (Рессель и Йонг, 1934, стр. 93).

Вздутие и вилка представляют собственно первичную раковину — фрагмокон. Пространства между основными септами являются ничем иным, как камерами фрагмокона. Углубление между вздутием и вилкой представляет сифональную полость (см. рис. 59, 63-*3*). Полосочки на вздутии, заключенные между упоминавшимися выше изогнутыми линиями, очевидно, соответствуют сифональным дудкам. Фрагмокон в целом сильно дорсо-вентрально уплощен и по существу занимает всю раковину.

Ко вторичной раковине относится щит вместе с шипом.

Раковина белосепии

К сепиидам принадлежит также вымерший род *Belosepia*, отличающийся от собственно сепий более отчетливым выражением камер вздутия, почти полным отсутствием в камерах опорных столбиков и промежуточных септ, значительно более узкой сифональной полостью в задней части раковины, что связано, в частности, с более полным развитием вилки (см. рис. 63-*2*). Короче говоря, у белосепии вздутие более отчетливо напоминает фрагмокон. Кроме того, начальная часть вздутия (фрагмокона) более резко изогнута, чем у сепии (как у спирулирострид).

Отмечаются также различия в устройстве вторичной раковины. Щит более резко выгнут; брюшной выступ шипа очень хорошо развит; «ростр» несколько крупнее, чем у сепии. В целом щит более массивный, чем у сепии. В частности, наблюдается гребневидный выступ на щите рядом с «ростром» (Naef, 1922, фиг. 32*a*).

Раковина спирулы

Сведения о строении раковины спирулы содержатся в работах Грея (Gray, 1845), Коршельта и Хейдера (Korschelt, Heider, 1893), Бранко (Branco, 1880), Аппелльофа (Appellöf, 1893), Лонберга (Lönnberg, 1896), Ланга (Lang, 1900) и др. Наиболее важные данные о спируле, ее образе жизни, биологии, строении тела (в том числе и раковины) можно найти в работах Хуна (Chun, 1910, 1910a, 1914, 1915), Нэфа (Naef, 1913, 1921, 1922), Шмидта (Schmidt, 1922), Брууна (Bruun, 1943, 1955), Дентона (Denton, 1961). В частности, Хун (Chun, 1910), изучавший неповрежденные экземпляры спирулы, достоверно доказал, что у нее внутренняя раковина [1]. Мутвей (Mutvei, 1964, 1964a) опубликовал весьма ценные результаты детального изучения микроструктуры раковины спирулы.

Очень интересная статья Прелля (Prell, 1921) специально посвящена выяснению особенностей строения раковины спирулы в плане сравнения с раковинами спирулирострид и белемнитов. Некоторые данные о раковине спирулы имеются в работах Роже

[1] До настоящего времени некоторые авторы (Robson, 1936; Shrock, Twenhofel, 1953; Easton, 1960) по-прежнему считают, что раковина спирулы частично не покрыта мантией.

(Roger, 1952), Г. Я. Крымгольца (1958), Н. Н. Кондакова (1940), В. Н. Шиманского и Ф. А. Журавлевой (1961).

Спирула является единственным представителем современных дибранхиат с сохранившейся внутренней раковиной, отчетливо разделенной на камеры септами, пронизанными тонким сифоном.

Сравнение раковин спирулы и белемнитов позволяет найти у них много общего. Поэтому ознакомление с устройством раковины этого «живого ископаемого среди чернильных рыб» (Naef, 1922, стр. 70) имеет большое значение как для выяснения ряда особенностей строения белемнитов, так и для решения некоторых вопросов развития внутреннераковинных головоногих моллюсков.

Тонкая хрупкая белая полупрозрачная раковина в виде трубки, свернутой в спираль с несоприкасающимися оборотами. Всего насчитывается немногим более двух полных оборотов спирали, диаметр которой равен нескольким сантиметрам (рис. 60). Последний полуоборот спирали быстро отделяется от предшествующего. По-видимому, в редких случаях обороты спирали подобно раковине туррилитеса сдвинуты в сторону, как это было отмечено Бранко (Branco, 1880, стр. 43, табл. VIII, фиг. VII*c*). Очень интересной особенностью раковины является ее дополнительное утолщение между начальными оборотами — так называемое «брюшное утолщение» (см. 24 на рис. 61-*I*).

Поперечное сечение трубки раковины — почти правильный круг. Трубка раковины постепенно сужается к начальной камере, представленной почти правильной сферой.

Раковина разделена несколько косорасположенными септами на камеры, высота которых примерно в два раза меньше ширины. Вторая камера, следующая сразу за протоконхом, также еще отчетливо округлая. Последующие камеры (до восьмой) постепенно теряют признаки округлости. Сферический протоконх отделен от второй камеры резким пережимом; пережимы между несколькими

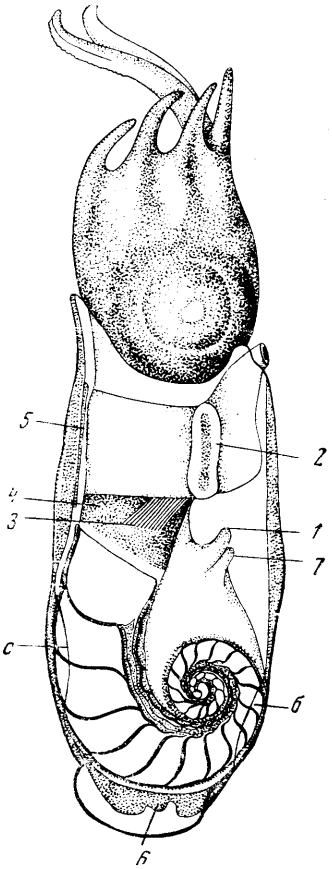


Рис. 60. Спирула. (По Хуну, 1910, табл. 1, фиг. 1). Вид с правой стороны. Мантия и раковина разрезаны; правый плавник покрывает показанную прозрачной заднюю часть тела. Очертания спинного (*c*) и брюшного (*б*) контуров показаны тонкой линией:

1 — анальное отверстие; *2* — хрящ воронки; *3* — мускул воронки; *4* — мускульная капсула печени; *5* — затылочный хрящ; *6* — светящийся орган; *7* — мочевая трубка

последующими камерами также довольно резкие, затем они почти не выражены.

Тонкий сифон приближен к внутренней стороне оборотов спирали; следовательно, раковина обладает эндогастрическим завиванием. Элементы околосифонной части раковины показаны на рис. 61 и 62.

Почти для всей поверхности раковины очень характерны тончайшие «червячки»-гранулы, расположенные то беспорядочно, то собранные в продольные ряды. Кроме того, прослеживаются весьма тонкие продольные и концентрические штрихи, которые особенно хорошо видны на стенках жилой камеры, где отсутствуют «червячки»-гранулы. Ланг (Lang, 1900, стр. 196) указывает, что у спирулы мускулы, связанные с головным хрящом и воронкой, прикрепляются к внешней стороне жилой камеры; по-видимому, в местах прикрепления происходит упрощение скульптуры поверхности раковины. В целом поверхность раковины спирулы приобретает шероховатый характер.

Для стенок раковины, по Нэфу (Naef, 1922, стр. 73), обычно характерно наличие трех основных слоев (см. рис. 61): первичная раковина — гипостракум — листоватый, слабо преломляет свет, как перламутр, но без характерного для него блеска, относительно толстый и остракум — сильно преломляет свет, тонкий; вторичная раковина — периостракум — довольно тонкая на большей части раковины, образующая ее шероховатую поверхность. На брюшной стороне начальной части раковины периостракум значительно утолщен, образуя здесь упоминавшееся выше «брюшное утолщение».

Приведенное разделение раковины произведено Нэфом по работе Аппелльофа. Недавно Мутвей (Mutvei, 1964, 1964a) опубликовал статьи, содержащие совершенно новые данные о строении стенки раковины спирулы. Строение раковины спирулы он сопоставляет с устройством раковины современного наутилуса. У последнего имеются четыре слоя: внешний конхиолиновый (периостракум) и три арагонитовых (сферулитово-призматический, перламутровый и полупризматический). Сопоставление этих слоев со слоями раковин двустворок приведено в табл. 5. В связи с тем, что у спирулы раковина внутренняя, она утратила некоторые слои.

Раковина спирулы состоит из двух полупризматических слоев, разделенных очень тонкой конхиолиновой пластинкой, являющейся, возможно, периостракумом (рис. 62). Внутренний полупризматический слой соответствует полупризматическому слою наутилуса, а внешний является вторичным образованием подобно ростру белемнитид, отложенным той частью эпителия полостного мешка, которая контактировала с наружной частью раковины. Эквивалент последнего слоя отсутствует в раковинах наутилуса и двустворок (см. табл. 5).

К сожалению, Мутвей не приводит разбора представлений Нэфа. В частности, не ясно, что же собой представляет «брюшное

утолщение» раковины, на существовании которого настаивают Бранко и Нэф.

Собственно септы и нижний отдел[1] сифонных трубок (перегородочных трубок), по Мутвею, у спирулы состоят из тех же четырех слоев, что и у наутилуса. Верхний отдел сифонных трубок образован только одним сферулитово-призматическим слоем.

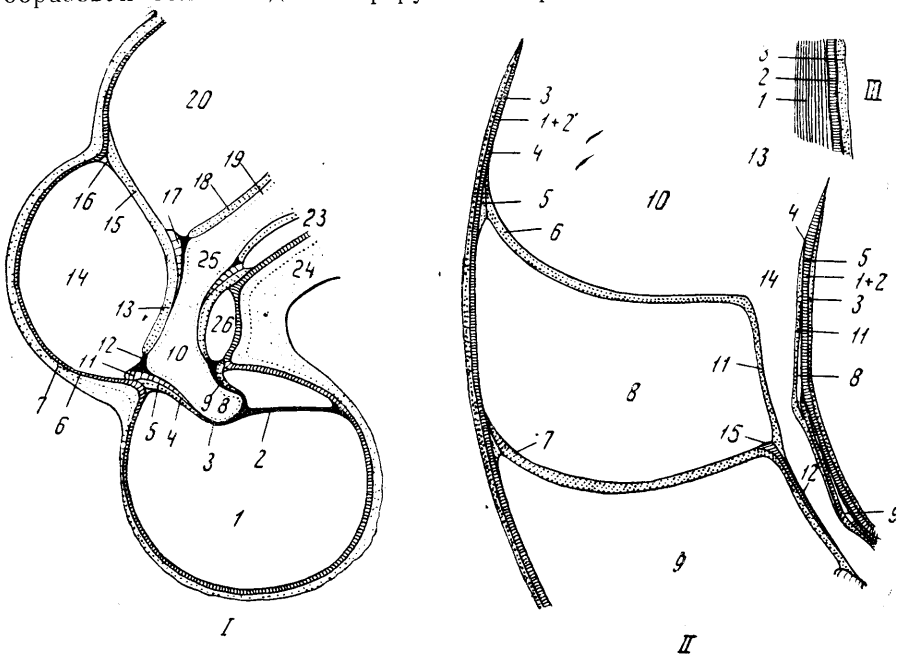


Рис. 61. Строение раковины спирулы. (По Аппелльофу, 1893 с добавлениями Нэфа, 1922, фиг. 27 и 28):

I — разрез по спинно-брюшной плоскости начальной части раковины, увеличение примерно 50: *1* — начальная камера; *2* — просифон; *3* — обызвествленная часть начальной дудки сифона («конхиновая шляпка»; «красная шапочка» Бранко, 1880, стр. 52); *4* — известковая дудка рудиментарной первой септы; *9* — первая дудка и септа с брюшной стороны; *5* — конхиновая дудка второй септы; *8* — начало сифонального тяжа (Fleischsipho); *10, 25* — септальные утолщения сифонального тяжа; *11, 17* — усилительные слои; *12* — конхиновая дудка второй септы; *13, 18* — известковые дудки 2-й и 3-й септ; *14, 20* — 2-я и 3-я воздушные камеры; *15* — вторая септа; *16* — камерные отложения; *19* — сифональный эпителий; *26* — брюшная часть 2-й камеры; *23* — то же 3-й камеры; *6* — первичная стенка раковины (остракум и гипостракум); *7* — периостракум; *24* — брюшное утолщение периостракума; II — спинно-брюшное сечение через последние камеры раковины, ×15; III — шлиф через стенку раковины, сильно увеличено: *1* — гипостракум; *2* — остракум; *3* — периостракум; *4* — передняя граница септальной полосы (муральная линия); *5* — опорные пластины; *6, 7* — последняя и предпоследняя септы; *8, 9* — последняя и предпоследняя воздушные камеры; *10* — жилая камера; *11* — известковая дудка; *12* — конхиновая дудка; *13* — свободный край левой стороны раковины; *14* — сифон; *15* — усилительный слой

Скелетные остатки некоторых ископаемых сепиид

Семейство Spirulirostridae. Описания и изображения скелетных остатков представителей этого семейства, живших в олигоцене — неогене, имеются в работах д'Орбиньи (d'Orbigny,

[1] См. примечание к рис. 62.

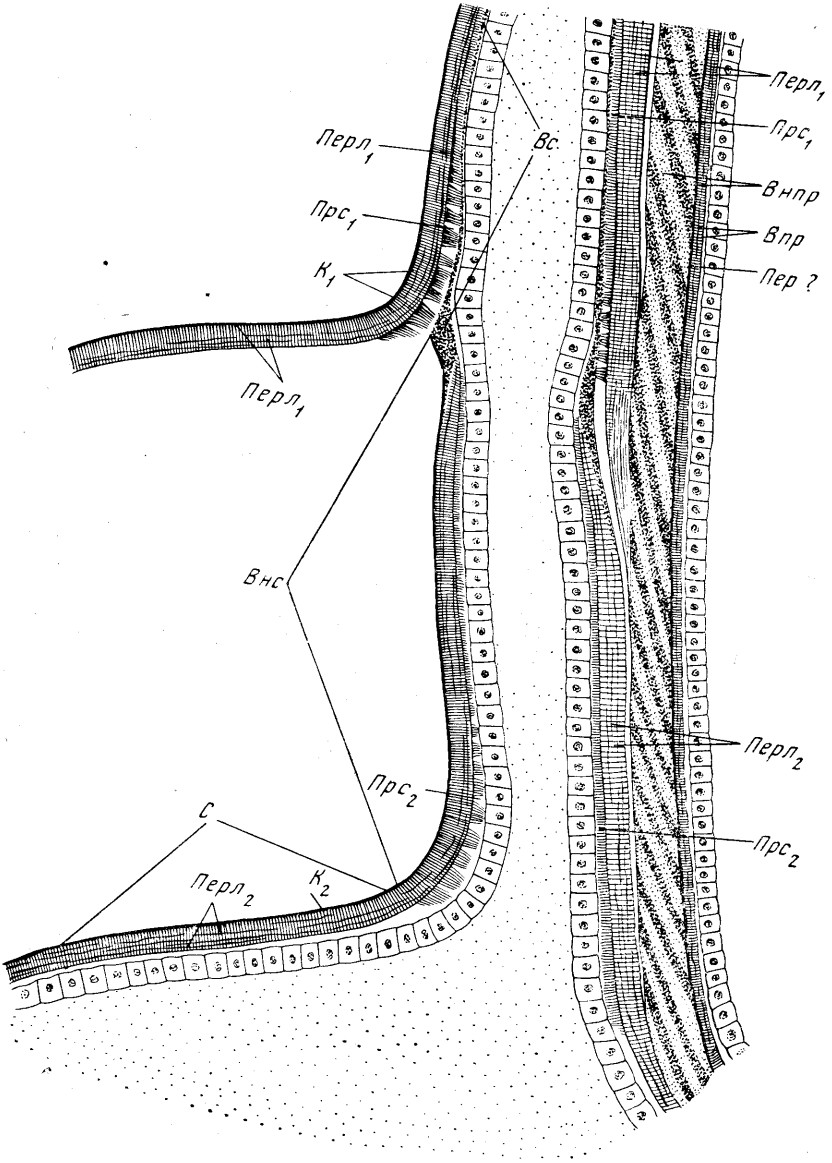


Рис. 62. Схематический медианный дорсо-вентральный разрез раковины *Spirula spirula* L. Увеличено. (По Мутвею, 1964а, фиг. 28):

Впр — внешний полупризматический слой внешней стенки раковины; *Внпр* — внутренний полупризматический слой внешней стенки раковины; *Пер*?— периостракум; *С* — собственно септа; *Перл*$_1$, *Перл*$_2$ — перламутровый слой септы; *Прс*$_1$, *Прс*$_2$— полупризматический слой септы; K_1, K_2 — дорсальная конхиолиновая мембрана септ; *Вс* — верхняя часть сифонной трубки; *Внс* — ее нижняя часть.

Мутвей изображает раковину спирулы жилой камерой вниз

1842), Кенена (Koenen, 1867), Парона (Parona, 1898), Нэфа (Naef, 1921b, 1922), Абеля (Abel, 1916), Берри (Berry, 1922), ряда современных итальянских и венгерских авторов (Roger, 1952, стр. 734).

Известны роды *Spirulirostridium* и *Spirulirostra*. Раковина близка спируле, однако существенно отличается от нее прежде всего тем, что вентрально изогнуты только начальные камеры фрагмокона. Вследствие этого внешне фрагмокон напоминает козий рог (рис. 63-*1*). Протоконх почти правильно круглый. Первые камеры изогнутой части фрагмокона несколько скошенные, с отчетливыми пережимами на брюшной стороне.

Второе существенное отличие раковины спирулирострид от раковины спирулы состоит в значительно более полном выражении элементов вторичной раковины, представленной «ростром», капитулом и боковой каймой.

Основание «ростра» расположено дорсально по отношению к изогнутым начальным камерам фрагмокона. Хорошо выражена апикальная линия, начинающаяся примерно у пятой камеры фрагмокона и несколько изогнутая дорсально (как и у белемнитов). На продольных сечениях «ростров», кроме того, хорошо видна радиальная структура и линии нарастания, как у белемнитовых ростров. Внешне «ростр» обладает очертаниями конуса с широким основанием, но оттянутой вершиной.

Капитулум (утолщение, в котором располагаются протоконх и несколько начальных камер) очень хорошо выражен; в нем прослеживаются линии нарастания «ростра».

Переход капитулума в «ростр» внешне либо гладкий (Naef, фиг. 24*A*), либо с уступом (Naef, фиг. 24*B*), который у последующих представителей сепиид (Spirulirostrinidae Naef и Sepiidae Keferstein) замещается отчетливо выраженным брюшным выступом щита.

Семейство Spirulirostrinidae. Несомненно, близок сем. Sepiidae единственный вид *Spirulirostrina lovisatoi* Canavari (миоцен), относимый Нэфом (Naef, 1921, стр. 536) к отдельному семейству. Этот вид по строению раковины занимает промежуточное положение между *Spirulirostra* и *Sepia*. Фрагмокон, в целом так же как и у *Spirulirostra*, изогнут наподобие козьего рога. Септы косые и несколько выгнутые вперед. Отмечается некоторое дорсо-вентральное сжатие камер фрагмокона. Имеется узкий и короткий проостракум.

Вторичная раковина охватывает менее полно фрагмокон по сравнению с спирулирострид ами. На спинной стороне она представлена в виде относительно тонкого покрова — щита, построенного примерно так же, как щит сепии. Боковая кайма в виде узкой полосы. «Ростр» и капитулум хорошо выражены, однако много меньше, чем у *Spirulirostra*. Уступ между «ростром» и капитулумом, отмечаемый у спирулирострид, превращается в настоящий брюшной выступ щита.

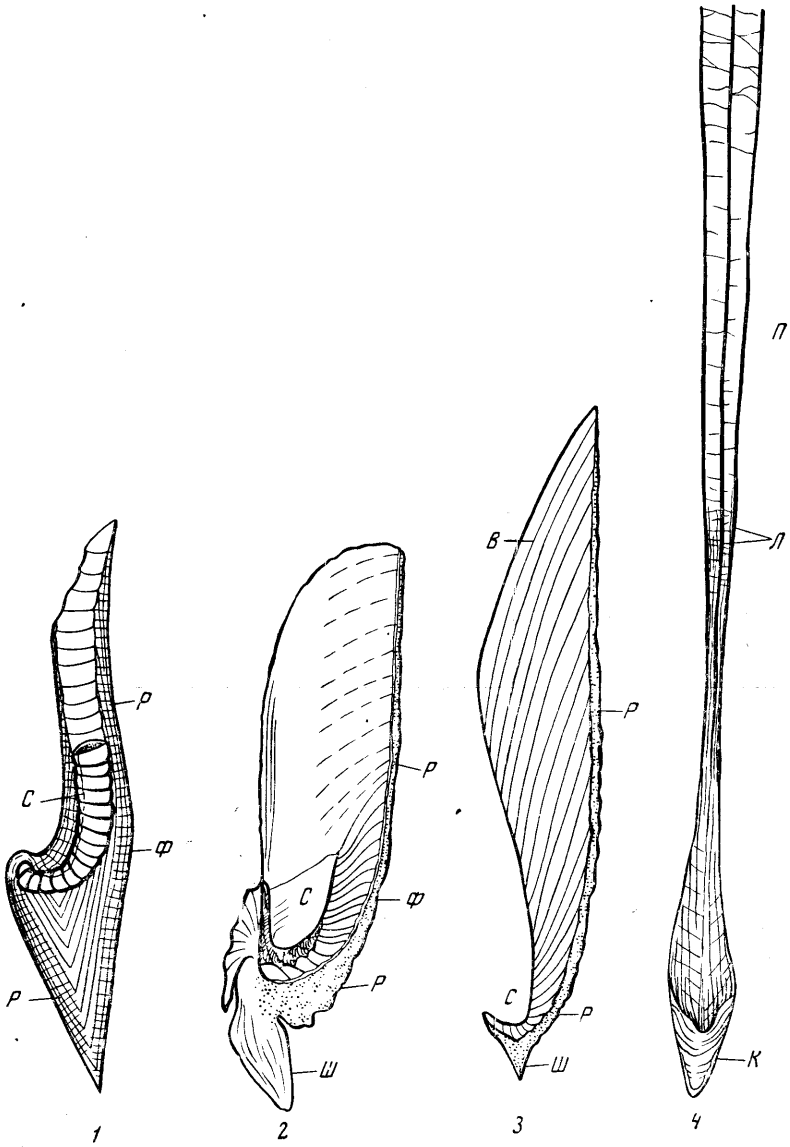


Рис. 63. Раковины некоторых ископаемых и современных дибранхиат. Немного уменьшено:

1—Spirulirostra sp. (по Коршельту и Хейдеру, 1893, фиг. 675); *2—Belosepia blainvillei* Deshayes, эоцен Франции (по Абелю, 1916, фиг. 64); *3*—схема строения сепии (по Коршельту и Хейдеру, 1893, фиг. 678А): *Ф*—фрагмокон, *С*—сифон, *В*—вздутие, *О*—ростр, *Ш*—шип (часть «ростра»); *4*—раковина *Ommastrephes* sp., Индийский океан (по Коршельту и Хейдеру, 1893, фиг. 680); *П*—пластинка гладиуса, сужающаяся к задней части и у конуса (*К*) вновь расширяющаяся; *Л*—роговые пластинки, между которыми тонкие пластиночки мембраны

Таблица 5

Слои стенок раковин некоторых эндокохлий и сопоставление их со слоями раковин двустворок

По А. Г. Эберзину (1962)	По Мутвею (1964, 1964а)		
Двустворки	Наутилус	Спирула	Мегатейтис
Периостракум (конхиолиновый слой); образуется краем мантии	Периостракум; образуется краем мантии	Периостракум?	Периостракум?
Наружный призматический слой остракума; образуется краем мантии	Сферулитово-призматический слой; образуется краем мантии	Нет	Нет
Внутренний пластинчатый или перламутровый слой остракума; образуется всей мантией	Перламутровый слой; образуется всей мантией	Нет	Перламутровый слой (внешний слой «конотеки»)
Гипостракум; образуется в месте прикрепления мускулов-замыкателей	Полупризматический слой; образуется в месте прикрепления сократительных мускулов	Внутренний полупризматический слой; образован в месте прикрепления мускулов	Полупризматический слой (внутренний слой «конотеки»)
Нет	Нет	Внешний полупризматический слой; образован эпителием полосного мешка	«Ростр»

В целом раковина вследствие намечающегося дорсо-вентрального уплощения, менее полного охвата фрагмокона щитом, меньшей массивности «ростра» и капитулума приближается по внешним очертаниям к раковинам Sepiidae.

Семейства Belemnosidae и Belopteridae. Еще менее значительным изгибом фрагмокона обладают представители двух палеогеновых семейств Belemnosidae (роды *Belemnosis, Belemnosella* и др.) и Belopteridae (роды *Beloptera, Belopterina, Belopterella*), описанные в работах Коссмана (Cossmann, 1895—1898), Кенена (Koenen, 1885), Нэфа (Naef, 1921b, 1922 и др.) и др.

У всех у них имеется узкий проостракум. Вторичная раковина, как это вообще характерно для сепиид, полно развита на спинной стороне раковины, а также в начальной ее части.

У большинства белемносид имеется отчетливо выраженный короткий «ростр», несколько напоминающий «ростр» спирулирострид. У некоторых представителей семейства (из рода *Belemnosis*) «ростр», по-видимому, отсутствует; вместо него имеется округлое вздутие (Naef, 1922, стр. 51, фиг. 14).

Белоптериды обладают очень тупым чуркообразным «ростром».

РАКОВИНЫ ТЕУТИД

К сожалению, сведения о раковинах современных теутид достаточно отрывочны. Это связано с тем, что систематика современных форм строится в основном на признаках мягких частей тела (глаза, руки, плавники, воронка и т. д.) и, видимо, поэтому зоологи уделяют строению раковины относительно меньше внимания. Назначение раковины — опора мягких частей тела теутид.

Наиболее ценные сведения о раковинах современных теутид содержат новые работы И. И. Акимушкина (1963), Г. В. Зуева (1963 и др.), Дентона (Denton, 1961) и Йекеля (Jaeckel, 1958), а также труды Нэфа (Naef, 1921, 1922 и др.). Ряд важных данных можно найти в работах Н. Н. Кондакова (1940, 1941), Хойля (Hoyle, 1889), Стеенструпа (1881), Коршельта и Хейдара (Korschelt, Heider, 1893), Ланга (Lang, 1900) и др. Новые интересные сведения о скелете кальмаров имеются в работе Г. К. Кабанова (1964).

Более обширна литература по раковинам ископаемых теутид. Гладиусы ископаемых кальмаров описаны и изображены в работах Квенштедта (Quenstedt, 1849 и др.), Вудворда (Woodward, 1851), Вольтца (Voltz, 1830, 1836 и др.), д'Орбиньи (d'Orbigny, 1842 и др.), Цитена (Zieten, 1830), Вагнера (Wagner, 1860), Циттеля (Zittel, 1881—1885), Кретцои (Kretzoi, 1942), Роже (Roger, 1952). Описания верхнемеловых теутид имеются в работах Фрича (Fritsch, 1910), Фрича и Шлёнбаха (Fritsch, Schlönbach, 1872), Миллера (Miller, 1957), Риоля (Rioult, 1962). Важное значение имеют работы Нэфа (Naef, 1921, 1921b, 1922), так как в них последовательно проводится совместное описание как ископаемых, так и современных форм.

Гладиус (меч, перо) современных теутид представляет тонкую (иногда очень тонкую; см. рис. 63-*4*), часто прозрачную или полупрозрачную, сильно удлиненную пластину. Пластина занимает по объему и весу ничтожную часть животного (например, у лолиго всего 0,5—0,6% всего веса тела), хотя у гигантских кальмаров ее абсолютная длина достигает 2,5—3 *м*.

Гладиус подобно проостракуму белемнитид делится на три части (рис. 64): срединную пластинку, или «рахис», и две боковые пластинки. Рахис отделен от боковых пластинок медианными (срединными) асимптотами. У современных теутид рахис обычно значительно у́же боковых пластинок и всегда выдвинут вперед. Рахис, в свою очередь, часто отчетливо (особенно у древних форм) разделяется вдоль на три части, из которых средняя может иметь вид ребра или киля, образующего как бы стержень рахиса.

Боковые пластинки имеют различные очертания при рассматривании с брюшной или спинной стороны, тем самым обуславливая различные очертания всего гладиуса: копьевидное, ложковидное, перовидное, палочковидное и т. д. У ряда форм (например, у представителей сем. Ommastrephidae; см. рис. 63-*4*) боковые пластинки рудиментарны и выражены лишь в задней части гладиуса.

На поверхности всех частей гладиуса прослеживаются линии нарастания, повторяющие контуры гладиуса и подобные линиям, отмечаемым на проостракуме белемнитов (см. рис. 4). Особенно резки эти линии у древних теутид.

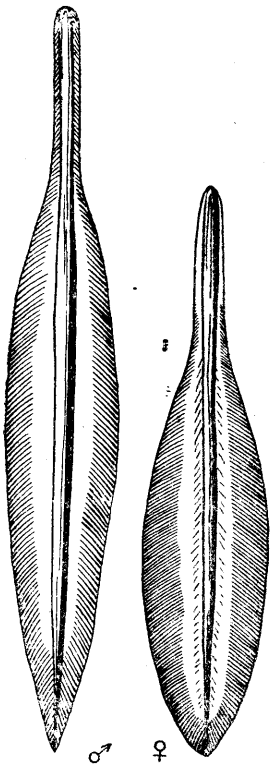


Рис. 64. Гладиус *Loligo vulgaris* Lamarck. (По Йекелю, 1958, фиг. 9)

В задней части гладиус становится тоньше, но одновременно пластина его обычно значительно расширяется. От боковых пластинок расширенные участки гладиуса отделены линиями, аналогичными боковым асимптотам проостракумов белемнитов. Упомянутые расширенные участки с обеих сторон подворачиваются навстречу друг другу и соединяются на брюшной стороне, образуя обычно почти правильный конус с вырезом на брюшной стороне. В литературе это образование обычно так и называется «конусом» (Naef, 1921, 1922 и др.). И. И. Акимушкин (1963) называет его «конечным конусом» (см. рис. 63-*4*). Иногда конус имеет форму ложки. Конус всегда отчетливо выражен у древних теутид, обычен у современных форм, представляя очень существенную часть раковины у ряда семейств, но иногда может отсутствовать.

По свидетельству Нэфа (Naef, 1922, стр. 104, 108) и Йекеля (Jaeckel, 1958, стр. 498), конус всегда распознается на поздних эмбриональных стадиях развития всех современных теутид. Например, у эмбриона *Loligo vulgaris* на гладиусе едва распознается конус. Конус сохраняется также и на взрослых гладиусах лолиго, однако он столь ничтожен, что при препарировке исчезает.

У многих форм видно, что конус обладает правильной поперечной исчерченностью (Lang, 1900, стр. 639—642; Кондаков, 1940, стр. 564). Обычно конус не разделен на камеры. Однако в литературе имеются указания о существовании признаков деления на камеры конуса гладиусов некоторых кальмаров. Впервые Стеенструп в 1881 г. обнаружил в конусе юного *Gonatus fabricii* из Северной Атлантики образования, напоминающие септы. Хойль (Hoyle, 1889, табл. 14, фиг. 2, 3) подтвердил и расширил наблюдения Стеенструпа. Однако, как отмечает Нэф (Naef, 1922а, стр. 159, фиг. 39*c* и 59), эти септы образованы не чистым скелетным материалом, а частично сложены хрящевой тканью. Кроме того, совершенно отсутствуют следы сифона. Какие-либо более новые данные о делении конуса кальмаров на камеры нам не известны.

У ряда форм, как ископаемых, так и современных, с внешней стороны конуса располагаются образования очень незначительной толщины, которые можно сопоставить с рострами белемнитов. Это очень небольшие конические образования (Naef, 1922, фиг. 42). В ряде случаев, когда нет отчетливо конического образования, задняя часть мантии завершается мясистым кончиком (Naef, 1922, стр. 158), облекающим апекс конуса гладиуса.

Однако имеются сведения о существовании у некоторых кальмаров более солидного образования, весьма напоминающего ростры белемнитов.

Веррилл в 1881 г. (Thiele, 1934, стр. 966) установил род *Moroteuthis,* обладающий относительно широким ланцетовидным гладиусом, переходящим в задней части в ложковидный конус, заключенный в стройный удлиненный конический хрящевой стержень.

По Н. Н. Кондакову (1940, стр. 564, рис. 536, 537; 1941, стр. 124, рис. 11) и И. И. Акимушкину (1963, стр. 182, рис. 5—7), у *Moroteuthis robusta* (Dall) Verrill из Тихого океана этот стержень прямой или несколько изогнутый, толстый и длинный ($^1/_8$—$^1/_4$ длины всего гладиуса). На переднем конце стержень несет воронкообразное углубление. Стержень сложен веществом, по своему микроскопическому строению отличному от гладиуса. В основном это беловатое полупрозрачное вещество, а в середине — розоватое непрозрачное вещество. Оба упомянутых автора отмечают сходство этого стержня с ростром белемнитов. По Тиле, Н. Н. Кондакову и И. И. Акимушкину, вещество конического стержня моротейтиса — хрящ, хотя гладиус частично хитинизирован.

Недавно Г. К. Кабанов (1964) дал подробное описание скелетных остатков упомянутого кальмара. Гладиус в задней части сменяется (к сожалению, Кабанову не удалось проследить характер смены) стержнем длиной 16 *см*, несколько сдавленным с боков; на всей поверхности стержня наблюдается мелкая морщинистость, состоящая из взаимно перпендикулярных продольных и поперечных струек; в задней части стержня на спинной и брюшной сторонах имеются четкие продольные бороздки (морщинки?); кроме того, по всей длине прослеживаются двойные боковые бороздки (морщинки?). Стержень полупрозрачный, упругий, состоит из многочисленных, вложенных друг в друга конусов-чехликов (расщепление стержня моротейтиса на концентрические слои отмечал еще Кондаков, 1940, стр. 564), очертания которых повторяют очертания внешнего контура стержня. Промежутки между чехликами заполнены радиально ориентированным материалом. В задней трети стержня хорошо видна «плоскость спая», совпадающая со спинно-брюшной плоскостью. Стержень-ростр хитинового состава, но не хрящевого, как считали Кондаков и Акимушкин. Кабанов отмечает незначительное обызвествление отдельных его слоечков.

Что касается строения стенок раковины теутид, то в литературе отсутствуют достоверные данные.

Так, еще Квенштедт разделил раковину одного из ископаемых представителей теутид из лейаса на три слоя: 1) белый толстый известковый перламутровый слой, 2) коричневый спинной слой рогового состава и 3) не очень резко выделяющийся чехол. Нэф (Naef, 1922, стр. 107) считает возможным принять эти слои соответственно за гипостракум, остракум и периостракум. Следовательно, у ископаемых теутид, толщина гладиуса которых 0,5—2 *мм*, можно предположить существование трех основных слоев раковины цефалопод. В целом, как принимает Нэф (стр. 105), раковина ископаемых теутид в основном была конхиолиновой, но сильно обызвествленной.

И. И. Акимушкин (1963) в своей монографии о головоногих моллюсках морей СССР характеризует состав раковин современных внутреннераковинных то как «хитиновый или кальцинированный» (стр. 5), то как «роговой или кальцинированный» (стр. 10). Гладиус современных теутид, по Акимушкину (стр. 30), «лишен неорганических солей и представляет чисто роговое образование»; кроме того, у некоторых кальмаров имеются «рудиментарные ростромы», состоящие из «хрящевидного органического вещества» (там же). В литературе нет никаких сведений о дифференцированном изучении скелета.

Большое значение имеет работа Г. К. Кабанова (1964), который показал, что хитиновый гладиус завершается хитиновым стержнем-ростром. Следовательно, последний эктодермального, но не мезодермального (как хрящ) происхождения. Очевидно, гладиусы современных кальмаров образованы в основном органическим веществом, однако с примесью минеральных компонентов.

ГЛАВА X

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ СОВРЕМЕННЫХ ВНУТРЕННЕРАКОВИННЫХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В предлагаемой главе собраны имеющиеся в литературе данные по биологии современных внутреннераковинных головоногих моллюсков (в основном Decapoda и в меньшей степени Octopoda), которые могут быть использованы при выяснении условий и образа жизни белемнитов.

Харди (Hardy, 1956), Н. И. Тарасов (1964) и другие зоологи отмечают, что современные Dibranchiata хуже изучены по сравнению с большинством остальных беспозвоночных организмов. В какой-то мере это объясняется затруднениями при их добыче (особенно живых особей). Напомним, что до настоящего времени некоторые авторы считают, что раковина у спирулы частично наружная. Еще недостаточно изучена биология современных дибранхиат. Лишь в самые последние годы появились работы И. И. Акимушкина (1963), Г. В. Зуева (1963, 1964 и др.), Дентона и его сотрудников (Denton, 1961 и др.), Джойзея (Joysey, 1961) и других исследователей, в которых содержатся крайне важные и интересные данные об образе и условиях жизни кальмаров, каракатиц, спирулы и других дибранхиат.

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

По данным Н. Н. Кондакова (1940, стр. 603—606) и И. И. Акимушкина (1963, стр. 90—91), явление эндемизма мало характерно для головоногих. Это объясняется прежде всего их исключительной подвижностью (даже малоподвижные нектоно-бентонные формы имеют пелагические личинки). Для них поэтому нетипичны разорванные ареалы распространения. Очень много космополитных родов и видов, которых, вероятно, было бы больше, если бы головоногие были менее чувствительны к понижению температуры и изменению солености.

И. И. Акимушкин (стр. 89) приводит весьма интересные данные о распространении Sepiidae. Широко распространенные в восточной части Атлантического океана, сепииды отсутствуют у западных берегов океана, а также в восточной части Тихого океана. Как в Тихом, так и в Атлантическом океане они не смогли преодолеть обширные акватории центра океанов, а путь через бореальные области вдоль материковых склонов для этих стенотермных и стеногалинных южных форм был закрыт.

Имеются данные о биполярном распространении некоторых форм (Кондаков, 1940, стр. 605).

Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 613—619, 645), изучавший относительно ограниченную акваторию Северного моря и прилежащих к нему морей, наоборот, отмечает, что лишь немногие формы характеризуются широким географическим распространением. Большая же часть их ограничена относительно узкими ареалами распространения. Так, в Северном море отчетливо выделяются отдельные ареалы распространения; можно говорить о северных и южных видах; в средней части Северного моря располагается район смешанного распространения северных и южных форм.

По-видимому, между оценками географического распространения современных внутреннераковинных головоногих моллюсков Кондаковым и Акимушкиным, с одной стороны, и Йекелем, с другой, нет противоречий. Кондаков и Акимушкин дают общую характеристику географического распространения родов и отдельных видов головоногих. Йекель же оперирует в основном внутривидовыми категориями. Так, по Йекелю (Jaeckel, стр. 568—570), у ряда видов, пользующихся широким распространением (например, *Sepia officinalis*) могут быть выделены географические расы.

Большой интерес представляют данные о географическом распространении *Spirula* (Bruun, 1943, стр. 15—21). Это обитатель тропических и субтропических морей и океанов, но совершенно определенных глубин. Многочисленны спирулы близ островов и особенно близ западноафриканского побережья Атлантического океана. Они отсутствуют в Средиземном и Красном морях, а также в море Сулу, что связано с иным температурным режимом в этих морях на обычных глубинах обитания спирулы (см. ниже). Бруун (Bruun, 1943, стр. 31—32) не нашел никаких различий между атлантическими и индо-тихоокеанскими спирулами. По его мнению, они все принадлежат к одному виду — *Spirula spirula*.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОЛЕНОСТИ МОРЯ[1]

Все современные дибранхиаты — обитатели полносоленых морей. В пресных водах они быстро гибнут, но могут обитать в опресненных морях. Например, в западной части Балтийского мо-

[1] По данным Н. Н. Кондакова (1940, стр. 603—605), И. И. Акимушкина (1963, стр. 65), Йекеля (Jaeckel, 1958, стр. 645).

ря (при солености 15‰) достаточно многочисленны *Alloteuthis* и *Loligo*, которые образуют даже стаи, но здесь они не размножаются. В Черном море головоногие моллюски совершенно отсутствуют. В опресненных водах залива Св. Лаврентия обитают некоторые виды Octopus.

В целом современные головоногие моллюски в высшей степени стеногалинны, что в первую очередь и определяет их распространение в Мировом океане. Наиболее обычен интервал солености 33—35‰. Соленость ниже 30‰ подавляющее большинство их не переносит. Повышение солености также не благоприятно для их жизни; в Средиземном море было установлено, что они не переносят повышения солености выше 39‰.

Н. Н. Кондаков подчеркивает, что относительная бедность арктических вод головоногими моллюсками обусловлена не столько низкими температурами, сколько относительно слабой соленостью арктических бассейнов.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ТЕМПЕРАТУРЫ

По данным И. И. Акимушкина (1963, стр. 65), многие современные формы очень теплолюбивы. «Низкие температуры ограничивают, впрочем, не столько распространение взрослых особей, как развитие их яиц, которые у большинства Cephalopoda могут развиваться лишь при температуре воды около 10—20°». В связи с этим отмечаются сезонные миграции многих видов. Все современные головоногие весьма чувствительны к изменению температуры. Неоднократно отмечались случаи массовой гибели кальмаров при понижении температуры (см. ниже).

По данным Йекеля (Jaeckel, 1958, стр. 625—626), массовая гибель крупных кальмаров архитейтисов и стенотейтисов, трупы которых выбрасываются на побережьях Ньюфаундленда, Исландии и Норвегии, связана с понижением температуры. При понижении температуры (обычная температура обитания архитейтисов на глубинах около 400 *м* равна 5—10° С) животные становятся вялыми и малоподвижными. Они уносятся течениями и после гибели тела их выбрасываются на берег. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 626) отмечает в настоящее время более широкое появление в Северном море теплолюбивых форм, что связано с общим потеплением последних лет.

Ostopus vulgaris обычно обитает при температуре 11—10°, может переносить температуру 6°, но яйца откладываются в воде, температура которой не ниже 11,5—12,0°.

В целом наиболее многочисленны (как в видовом отношении, так и по числу особей) кальмары, каракатицы и осьминоги в умеренно теплых и экваториальных морях в поясе, ограниченном примерно 40° с. ш. и 40° ю. ш. (Кондаков, 1940, стр. 604).

Температура также сказывается на средних абсолютных размерах тела головоногих моллюсков: экземпляры одного и того же

вида крупнее в теплых морях и мельче в более холодных морях (см. подраздел «Величина тела»).

Любопытные данные о температурах обитания спирулы (Bruun, 1943, стр. 15—21). Эта форма, оказывается, обитает в пределах достаточно значительного диапазона температур, зависящего от глубины: от +3 —6° на глубинах 1500—1750 *м* до +19° на глубинах 100—200 *м*; спирула не встречается в водах, температура которых выше 19° (более подробно см. подраздел «Распространение по вертикали»).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТЕЧЕНИЯМИ

Значительное влияние на характер географического распространения головоногих моллюсков оказывают морские течения, обуславливающие изменение солености и температуры отдельных районов Мирового океана.

Так, тепловодные виды кальмаров *Ommastrephes* и *Stenoteuthis* у атлантического побережья Европы в зоне действия теплых течений заходят за Полярный круг. Наоборот, некоторые северные виды вдоль холодных течений спускаются далеко к югу. Например, арктический осьминог *Bathypolypus*, не встречающийся у европейского атлантического побережья южнее 50° с. ш., вдоль восточного побережья Северной Америки в полосе холодного Лабрадорского течения достигает 32° с. ш. (Кондаков, 1940, стр. 605).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПО ВЕРТИКАЛИ[1]

Помимо мелководных форм, обитающих на дне (каракатицы, многие осьминоги), известны абиссальные придонные головоногие.

И. И. Акимушкин пишет, что в Тихом океане был добыт осьминог с глубины 8100 *м*. Пелагические формы головоногих распространены от поверхностных участков открытого моря до глубины порядка 4000—6500 *м*. Ряд форм отличается значительной эврибатностью. Так, некоторые Gonatidae обитают от поверхностных слоев моря до глубин 4000—5000 *м*. Но для некоторых головоногих намечаются определенные интервалы глубин. Представители Ommastrephidae и Loliginidae являются типичными обитателями поверхностных горизонтов моря: они не спускаются глубже 200 *м*.

Сепии у южных берегов Англии обычно живут на глубинах 30—80 *м*, но изредка встречаются на глубине 200 *м* (Denton, 1961).

На основании достаточно обширного материала[2] Бруун (Bruun, 1943) установил, что спирулы не спускаются глубже 1750 *м*. Этот

[1] По данным Брууна (Bruun, 1943, стр. 21—25), И. И. Акимушкина (1963, стр. 66—68) и Йекеля (Jaeckel, 1958, стр. 622—623, 645).

[2] Бруун обработал 193 экземпляра спирулы, собранных главным образом экспедициями на «Дана».

рубеж, очевидно, обусловлен механическими свойствами раковины (ведь на глубине 1750 *м* уже колоссальное давление, равное 175 *атм*!). С другой стороны, спирулы не поднимаются выше 200 *м*, в редких случаях 100 *м*. Верхняя граница является температурной: при температуре выше 19° эти животные не обитают. Но самое любопытное заключается в том, что спирулы живут в указанном диапазоне глубин, приуроченном только к континентальному склону. Этим объясняются особенности их географического распространения (см. выше). Приуроченность спирулы к глубинам над континентальным склоном Бруун объясняет тем, что лишь при этом условии самки спирулы — животного с ограниченными возможностями передвижения — могут добраться до участков дна (на глубинах порядка 1000—1750 *м*) для откладывания яиц.

Бруун заметил, что очень юные экземпляры (3—4 *мм*), как правило, встречаются на глубинах 1000—1750 *м* и способны переносить более резкую смену давлений, чем взрослые. С этим, по его мнению, связана и форма начальных камер раковины: они с округлыми стенками, обеспечивающими противостояние огромному давлению.

ОБРАЗ ЖИЗНИ

Как показывают данные, приведенные на предыдущих страницах, в океанах и полносоленых морях головоногие моллюски освоили все возможные среды обитания (Акимушкин, 1963, стр. 68; Jaeckel, 1958, стр. 625).

Личинки почти всех головоногих моллюсков ведут планктонный образ жизни. Почти все кальмары — обитатели открытого моря — на последующих стадиях развития являются типичными нектоно-пелагическими животными. Лишь очень немногие формы продолжают вести планктонный образ жизни. Существуют также нектонные осьминоги. По Шаферу (Schäfer, 1962, стр. 190), кальмары сторонятся опресненных и мелководных прибрежных участков.

Придонный малоподвижный образ жизни ведут Sepiidae и Sepiolidae. Это типично нектоно-бентонные формы. Прямой зависимости от характера донных осадков у подобных форм, по данным Йекеля, не замечено. Однако все же, очевидно, в Северном и Средиземном морях, каракатицы предпочитают илистые грунты. Харди (Hardy, 1956, стр. 270) указывает, что сепии в основном обитают на песчаном грунте, в который они зарываются; очень характерна камуфляжная окраска (изменение цвета в зависимости от грунта и других причин с помощью хроматофор). По И. И. Акимушкину, дальневосточные каракатицы предпочитают песчаные или илистые грунты. Они подолгу лежат на дне, наполовину зарывшись в донном осадке.

Большинство осьминогов обитает на каменистых грунтах и принадлежит к нектоно-бентонным, а некоторые к бентонным формам.

Г. В. Зуев (1966, стр. 12—13) условно разделяет современных цефалопод на три основные экологические группы: придонные формы — живут на дне (осьминоги): придонно-пелагические формы — населяют придонные слои литорали, редко спускаются ниже (в основном сепииды, немногие теутиды); и пелагические формы — связаны с дном кратковременно, почти все время обитают в толще пелагиали (нектонные — кальмары, планктонные — кальмары и осьминоги).

МИГРАЦИИ

Миграции головоногих моллюсков могут быть сезонными и суточными, зависящими главным образом от сезонных и суточных колебаний температуры, а также кормовыми и нерестовыми.

Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 626) указывает, что *Alloteuthis* уходит зимой из охлажденных мелководных участков моря в более глубокие, удаленные от берега участки. *Eledone cirrosa* в Северном море в теплое время года появляется у поверхности, а в холодные сезоны года уходит в глубину (до 240 *м*), где вода тогда теплее.

По Шаферу (Schäfer, 1962, стр. 140), в Северном море мало видов головоногих, обитающих постоянно. Основная масса представлена периодически мигрирующими видами (роды *Loligo, Alloteuthis*). Кроме того, некоторые формы (например, *Ommastrephes sagittalis*) появляются непериодически, но большими стаями. По И. И. Акимушкину (1963, стр. 65), в дальневосточных морях многие пелагические и даже нектоно-бентонные (например, *Octopus vulgaris*) головоногие после нереста весной в южных широтах большими массами мигрируют на север в бореальные области Мирового океана, а осенью — обратно. Во время кормовых миграций кальмар *Ommastrephes sloanei pacificus* за 4 месяца покрывает расстояние в 8000 *км*. Весной кальмары движутся на север, а осенью на юг вдоль берегов Японии. Вдоль западного и восточного берегов Тихого океана миграции большинства других головоногих моллюсков имеют аналогичный характер.

Суточные вертикальные миграции головоногих моллюсков очень значительны, но еще недостаточно изучены (Jaeckel, 1958, стр. 622—625, 632—633, 646; Акимушкин, 1963, стр. 66). Отмечается, что даже обитающие на глубине формы яйца откладывают в мелководных участках моря. Многие глубоководные моллюски в Тихом океане ночью поднимаются в поверхностные слои. По данным Акимушкина, многие виды глубоководных головоногих моллюсков часто попадаются в желудках обитающих в поверхностных слоях моря дельфинов, тунцов, а также в желудках птиц.

ВЕЛИЧИНА ТЕЛА

Величина тела современных внутреннераковинных головоногих моллюсков крайне разнообразна: имеются формы и весьма крупные (например, кальмары рода *Architeuthis*, длина которых

свыше 20 *м*), и очень мелкие (например, *Idiosepius pygmaeus* менее 10 *мм*).

Длина и вес кальмаров значительно разнообразнее размеров каракатиц. Среди кальмаров имеются как формы мелкие, длина которых вместе с вытянутыми щупальцами составляет всего лишь несколько сантиметров, так и очень крупные формы. Гигантские архитейтисы имеют в длину вместе с щупальцами 17—19 *м* и более. Имеются сведения о кальмарах, длина которых достигает 30—40 *м*. Это самые крупные представители беспозвоночных животных. Кальмары рода *Moroteuthis* меньших размеров: их длина вместе с щупальцами достигает 5—7 *м*.

Каракатицы достигают в длину обычно нескольких десятков сантиметров, изредка до 1,5 *м* (*Sepia latimans*).

Спирула — очень небольшое животное. По Шмидту (Schmidt, 1922, стр. 789) и Брууну (Bruun, 1943, стр. 33—35), длина мантии по брюшному краю у спирулы всего 5—47 *мм*. Судя по изображению в работе Хуна (Chun, 1910, рис. 60), встречаются и несколько более крупные экземпляры. Возможно, это другой вид, но Бруун утверждает, что в Мировом океане распространен только один вид спирулы.

Размеры осьминогов довольно изменчивы: от первых сантиметров до 8—10 *м* вместе с щупальцами.

Вследствие различных методов измерения, применявшихся различными авторами, относительно веса гигантских кальмаров в литературе имеются разноречивые сведения. Йекель для кальмара длиной 17—19 *м* (при длине мантии 6,8 *м*) приводит цифру 2,5—5,0 *т* и отмечает, что, возможно, существуют кальмары, вес которых достигает 30—42 *т* (!). И. И. Акимушкин в своей монографии приводит новейшие литературные данные о весе (главным образом, рассчитанные по длине тела, но не полученные взвешиванием) гигантских кальмаров: особь длиной 9—10 *м* должна весить около 200—300 *кг*; 12-метровый кальмар (у которого мантия в четыре раза, а тело с головой и руками лишь вдвое меньше всей длины) вероятно, весит 1 *т*; 36-метровый кальмар должен весить 27 *т*.

Крупные экземпляры *Sepia officinalis* из Средиземного моря длиной 30—55 *см* весят примерно 5 *кг*.

Достаточно отчетливо выявляются различия средней величины тела особей одного и того же вида, но из разных климатических поясов. Так, длина раковины *Sepia orbignyana* из Северного моря в среднем равна 6,35 *см*, а из южных морей — вдвое длиннее (Jaeckel, 1958, стр. 570).

Отмечаются также некоторые различия в размерах тела, обусловленные половым диморфизмом.

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

Половой диморфизм резко выражен лишь у семейства Argonautidae (октоподы), у которого самки в 10—20 раз крупнее самцов и обладают вторичной раковиной, образованной видоизменен-

ными руками; маленькие самцы не имеют раковины. У большинства других головоногих половые отличия выражены наиболее отчетливо главным образом в особом устройстве одного или нескольких половых щупалец самцов — гектокотилей.

Но половой диморфизм может быть установлен также по размерам и пропорциям тела. Так, у *Loligo pealii,* по Йекелю (Jaeckel, 1958, стр. 656), самки в среднем почти такой же длины, как и самцы, но с более толстой мантией, несколько большей головой и короткими руками, более широкими и короткими плавниками.

Различия в пропорциях тела отражаются также и на пропорциях скелетной пластины: у самцов отношение ее ширины к длине изменяется от 1 : 7,5 до 1 : 9,36 (в среднем 1 : 8,6), а у самок — от 1 : 5,66 до 1 : 6,04 (в среднем 1 : 5,8). Средние размеры также могут быть различными у представителей различных типов. Так, Веррилл (по И. И. Акимушкину) установил, что в Северной Атлантике длина мантии двухлетних самцов *L. pealii* 200—275 *мм*, а у самок того же возраста в среднем немного меньше — 175—225 *мм*. Рао (Rao, 1954) установил, что в одной стае кальмара *Sepioteuthis arctipinnis* (Индия) максимальная величина самок не превышала 181 *мм*, а самцов — 259 *мм*. И. И. Акимушкин приводит данные Сквайрса о том, что средние размеры половозрелых самцов и самок кальмара *Illex illecebrosus,* принадлежащих одной популяции, почти одинаковы.

Существенно то, что половозрелость у самок наступает позже, чем у самцов (Акимушкин, 1963, стр. 58—59). Рао (Rao, 1954) отмечает, что самки *S. arctipinnis* становятся половозрелыми в возрасте от 12 до 14 месяцев (длина их тела в это время колеблется от 102,5 до 112,5 *мм*), а самцы в возрасте от 6 до 14 месяцев (длина тела 67,5—117,5 *мм*). На основании различий в размерах особей различных полов этого кальмара Рао предполагает, что самки в среднем живут 2, а самцы 3 года.

По Брууну (Bruun, 1943, стр. 33—35), самцы спирулы в среднем имеют в длину 44 *мм* (длина брюшного края мантии), а самки — 40 *мм*.

Отношение полов по количеству особей различно у различных видов и может изменяться в зависимости от стадии жизни, времени года и т. п. (Jaeckel, 1958, стр. 656). Йекель приводит следующие средние данные о соотношении полов у разных представителей головоногих:

Nautilus pompilius	на	100	самцов	227	самок	(0,4 : 1)
Octopus vulgaris	»	»	»	33	»	(3 : 1)
Eledone moshata	»	»	»	50	»	(2 : 1)
Loligo vulgaris (Средиз. море)	»	»	»	16	»	(6 : 1)
Loligo vulgaris (Сев. море)	»	»	»	132	»	(0,8 : 1)
Loligo forbesi	»	»	»	310	»	(0,33:1)
Alloteuthis subulata	»	»	»	84	»	(1,2 : 1)

Прелль (Prell, 1922), подобно Йекелю и другим авторам, также подтверждает большую многочисленность самцов у современных осьминогов.

О соотношении полов у спирулы ни Бруун, ни Шмидт, изучившие большой материал, ничего не сообщают. Однако Прелль (Prell, 1922, стр. 312) утверждает, что среди вылавливаемых спирул резко преобладают самцы.

ВООРУЖЕНИЕ И ЗАЩИТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ

Прежде всего, головоногие моллюски как при нападении, так и при обороне используют большую скорость и маневренность. Непосредственным орудием нападения и защиты служат крепкие хитиновые челюсти. По данным И. И. Акимушкина (1963, стр. 72—75), небольшая каракатица может своими челюстями раздробить панцирь крупного ракообразного или череп рыбы, вдвое большей, чем она сама. Кроме того, укус многих дибранхиат (главным образом, осьминогов) ядовит. В качестве орудия нападения некоторые формы используют руки с присосками (осьминоги). Крайне изменчивая окраска тела в зависимости от цвета грунта используется многими придонными головоногими для маскировки (об изменении цвета головоногими см. Hardy, 1956, стр. 270—273).

Наконец, важную роль при обороне имеет еще одно приспособление многих дибранхиат, давшее им широко применяемое в немецкой литературе название «чернильных рыб» (Tintenfische). В случае необходимости они выпускают через воронку содержимое чернильного мешка. При этом образуется «дымовая завеса», помогающая головоногому скрыться от преследователя. Кроме того, «дымовая завеса» обладает и ядовитыми свойствами. Недавно было установлено (Schäfer, 1956, стр. 1—24), что у ряда форм (*Alloteuthis, Sepiola atlantica* и др.) чернильная жидкость не диффундирует в воде, а продолжительное время остается в виде компактного, облакоподобного «тела», несколько напоминающего очертаниями контур тела хозяина. Таким образом, враг отвлекается имитацией «тела», а за это время преследуемое животное скрывается.

ПЛАВУЧЕСТЬ И ДВИЖЕНИЕ

Тело большинства ныне живущих головоногих моллюсков имеет плотность большую, чем окружающая вода. Поэтому они обладают, так сказать, динамической плавучестью, обеспечиваемой движением.

У кальмаров плотность тела может несколько изменяться изменением объема внутриполостной жидкости. По Г. В. Зуеву (1963, стр. 383—386), у кальмаров эта жидкость плотностью 1,010—1,012 составляет до $^2/_3$ объема всего тела. У кальмара

Ommastrephes sagittatus среднее значение удельного веса тела равно 1,05.

Сепии, спирула, а также наутилус, обладающие жесткими камерами, содержащими газ, помимо способности передвигаться с помощью плавников и воронки (сепии, спирула) или с помощью воронки (наутилус), могут «парить» в воде наподобие дирижабля (Joysey, 1961, стр. 926).

Недавно опубликованные наблюдения над сепиями в аквариумах (Joysey, 1961; Denton, 1961) показывают, что сепии обеспечивают вертикальную плавучесть,— подобно подводным лодкам, изменяющим водяной балласт,— попеременным нагнетанием и откачиванием из камер вздутия жидкости.

Объем сепиона составляет 9,3% объема всего тела. Удельный вес сепиона в среднем 0,6, но может изменяться. Без раковины тело примерно на 4% тяжелее воды. По своему положению в теле животного сепион напоминает поплавок батискафа (см. рис. 58-*1*).

Камеры, как уже сообщалось в главе IX, заполнены жидкостью и газом. Количество газа остается все время постоянным; его давление всегда меньше давления окружающей среды и равно примерно 0,8 *атм.* Изменение плотности сепиона достигается изменением объема газа, а это, в свою очередь, осуществляется вытеснением или, наоборот, нагнетанием жидкости при осмотическом процессе через посредство ампул сифональной мембраны. Механизм осмотического процесса еще до конца не разгадан. Во всяком случае, жидкость, заполняющая камеры сепиона, имеет по сравнению с жидкостью тела более низкую концентрацию солей и таким образом осмотическое давление позволяет уравновесить гидростатическое давление (см. рис. 58-*1*). Изменение соотношения объемов газа и жидкости приводит к изменению удельного веса и, следовательно, подъемной силы сепиона: при заполнении 30% камер жидкостью удельный вес сепиона 0,7, а при 10% — всего лишь 0,5.

Дентон и Гилпин-Браун (Denton, Gilpin-Brown, 1961a, стр. 343—350) установили определенную зависимость плавучести сепий от освещенности. При ярком свете животные стремятся зарыться в грунт. В темноте или же сумеречном освещении они плавают значительно более свободно. Особи, которые несколько дней выдерживались в темноте, обладают повышенной плавучестью. Это явление, очевидно, связано с изменением удельного веса раковины, обусловленным изменением объема газа в зависимости от освещенности.

У спирулы и у наутилуса, обладающих не щелевидными камерами, как у сепии, камеры представляют более сложный гидростатический аппарат, в функционировании которого значительная роль принадлежит сифону. Установлено, что в камерах содержится не только газ, как ранее принималось большинством исследователей, но также жидкость, неполностью заполняющая камеры. На определенных интервалах глубин, очевидно через посредство по-

ристых сифонных трубок, осмотическим путем изменяется количество жидкости и соответственно давление газа в камерах. Однако в действии этого гидростатического аппарата, как отмечают Бруун (Bruun, 1943), Джойзей (Joysey, 1961) и Дентон (Denton, 1961), много еще не ясного.

Одним из самых сложных при анализе действия раковины спирулы и наутилуса является удовлетворительное объяснение того, как влияет на это действие давление.

Бруун предполагает два варианта. Первый вариант предусматривает значительное внутреннее давление. В пользу существования подобного давления свидетельствуют выгнутые во внутрь септы, как будто бы рассчитанные на давление изнутри, а также тот факт, что животные существуют при давлениях порядка 150—175 *атм,* а раковины при испытаниях на прочность выдерживают лишь 25—40, некоторые 60—80 *атм;* следовательно, на значительных глубинах должно существовать какое-то дополнительное противодействие значительному давлению. Этому предположению противоречит тот факт, что раковины при подъеме не разрушаются избыточным внутренним давлением. Бруун пытается объяснить потерю давления при подъеме высачиванием газа через тонкие поры раковины и сифона или же уменьшением его количества при поглощении кровью.

Бруун и Дентон, однако, склонны допустить, что внутреннее давление газа в раковине спирулы не превышает 1 *атм,* а его количество регулируется поглощением или, наоборот, выделением из жидкости. Но при этом механизм простого осмоса при давлениях 150—175 *атм* должен быть дополнен какими-то еще не вскрытыми процессами. Очень важно знать состав газа и процесс его образования (Бруун, например, предполагает, что газ, возможно, возникает при формировании каждой камеры; Аппелльоф допускал, что газ продуцируется эпителием внутриполостного мешка и сифона).

При спокойном плавании камерная раковина у спирулы, как и у сепии, играет роль поплавка батискафа, и поэтому животное всегда плавает головой вниз (следовательно, на рис. 60 спирула показана в перевернутом положении).

Таким образом сепии и спирула регулируют удельный вес тела с помощью гидростатического аппарата, каковым является камерная раковина. Этим обеспечивается их плавучесть.

Кроме того, Г. В. Зуев (1966 и др.) указывает, что у всех современных головоногих поддержание тела во взвешенном состоянии обеспечивается также приспособлениями гидродинамического действия (у кальмаров — ундуляция плавников и выбрасывание воды из воронки). У кальмаров, быстро перемещающихся по вертикали, парение достигается только последним способом — гидростатический аппарат в таком случае является помехой.

Головоногие моллюски могут передвигаться в любом направлении различными способами. Способы передвижения каракатицы и кальмаров достаточно подробно описаны И. И. Акимушкиным

(1963, стр. 69—72) и Йекелем (Jaeckel, 1958, стр. 633—640). Недавно Г. В. Зуев (1964, 1964б и др.) провел обстоятельные специальные исследования (включающие также моделирование) движения кальмаров.

Движения головоногих моллюсков отличаются исключительной быстротой и маневренностью. «Это, пожалуй, единственные в природе животные, которые с одинаковым успехом могут плавать в любом направлении и положении тела,— вперед, назад, вверх или вниз головой или хвостом» (Акимушкин, 1963, стр. 72).

Наиболее быстрое передвижение обеспечивается выталкиванием с силой воды из мантийной полости [объем мантийной полости значителен; по Г. В. Зуеву (1964, стр. 96), у кальмаров *Ommastrephes* мантийная полость составляет в среднем половину объема тела] наружу через воронку. Это реактивный способ движения. Очень частые толчки (порядка 5 импульсов в секунду) сообщают удлиненному телу значительную скорость вперед задней частью. Особенно быстро передвигаются кальмары, обладающие стреловидным телом. Плавники при этом играют подсобную роль стабилизаторов и горизонтальных рулей. При особенно быстром движении кальмар движется без помощи плавников, плотно прижимая их к телу, а роль стабилизаторов и рулей в подобных случаях выполняют вытянутые и сложенные вместе руки. Незначительное изгибание рук приводит к резкому повороту всего тела.

Весьма подвижны представители семейства Ommastrephidae, Gonatidae, Onychoteuthidae, Loliginidae и др. Некоторые из них развивают скорость до 55 *км/час* (Акимушкин, 1963). Наилучший пловец моря — *Sthenoteuthis bartrami,* «летающий кальмар» — при погоне за добычей или, наоборот, при бегстве от врагов нередко выскакивает из воды на высоту до 4—5, даже 7 *м,* пролетая расстояние около 50 *м.*

Г. В. Зуев (1964, стр. 96—97) рассчитал скорость небольшого кальмара *Ommastrephes sagittatus* Lam. длиной всего 20 *см.* Оказалось, что его скорость не менее 41 *км/час.* Предполагается, что с увеличением длины организма возрастает и скорость его движения. Следовательно, крупные кальмары, по-видимому, плавают с еще большей скоростью.

Для удлиненных торпедообразных кальмаров характерна, помимо высокой скорости, также большая маневренность. Резкие и очень быстрые повороты тела на высокой скорости, как отмечалось выше, кальмар может сделать при помощи незначительного изгибания рук. Кроме того, поворот и передвижение в любую сторону обеспечиваются у большинства кальмаров изгибанием воронки назад или в стороны.

Высокая маневренность характерна не только для форм, обладающих удлиненным стройным телом. Так, например, Хун (Chun, 1910, стр. 171) указывает, что мешковидная спирула, не обладающая большими скоростями перемещения, редко попадается в сети именно из-за своей необыкновенной подвижности.

Кроме того, кальмары и каракатицы могут передвигаться с помощью колебательных движений плавников и всего тела. При этом развивается не очень большая скорость. Сепии, обычно держащиеся в придонной зоне, спокойно плавают при помощи ундулирующих движений плавниковой каймы.

Наконец, головоногие моллюски могут плавать с помощью загребания руками (сепии и др.) или выталкивания воды из умбреллы — полости, образованной руками, основания которых соединены особой мускулистой перепонкой (некоторые кальмары, осьминоги).

При быстром движении обеспечивается горизонтальное положение тела моллюска, в общем напоминающее движущуюся торпеду. Направление движения может изменяться почти мгновенно не только отдельной особью, но и одновременно всей стаей, как у птиц.

Интересны наблюдения Йекеля (Jaeckel, 1958, стр. 638) над вертикальным передвижением некоторых головоногих моллюсков. Так, *Loligo* с помощью воронки и плавников поднимается чаще всего задним концом, реже передним концом тела вверх, а спускается почти всегда головой вниз. Таким образом, при вертикальном движении голова почти всегда направлена вниз, т. е. сохраняется первичная ориентировка цефалопод. В этой связи уместно напомнить, что и спирула при спокойном плавании всегда ориентирована головой вниз.

ПИТАНИЕ

Головоногие моллюски — очень прожорливые хищники (Jaeckel, 1958, стр. 649—651; Кондаков, 1940, стр. 604; Акимушкин, 1963, стр. 61—65).

Юные особи питаются планктоном, мелкими ракообразными. Взрослые кальмары питаются в основном рыбами, а также сородичами. Из пелагических дибранхиат неповоротливый архитейтис питается животными морского дна, а остальные — нектонными формами. Стенотейтис — очень хороший пловец — охотится за быстро плавающими рыбами (макрелью и др.). Сепии поедают в основном рыб, но могут есть также и крабов.

Взрослые осьминоги, в отличие от кальмаров и каракатиц, продолжают питаться преимущественно ракообразными.

ОБРАЗОВАНИЕ СТАЙ

Для многих современных внутреннераковинных головоногих моллюсков очень характерно образование стай, часто огромных (Jaeckel, 1958, стр. 633—634; Schäfer, 1962, стр. 190 и др.). Стаи могут образовывать бентонные (*Octopus, Eledone*), нектоно-бентонные (сепии, Sepiolidae, Loliginidae) формы; особенно крупные стаи образуют нектоно-пелагические виды (многие кальмары).

Стаи формируются главным образом юными особями, одновременно вылупившимися из яичек. С возрастом, при погоне за пищей, они все более и более разобщаются и начинают жить парами или в одиночку. Трехлетние *Loligo* живут небольшими отрядами. Отмечалось, что стаи кальмаров сообща охотятся за стаями рыб (Кондаков, 1940, стр. 604). Стаи могут состоять из особей только одного возраста, так как крупные (т. е. взрослые) поедают мелких.

Как правило, стаи образованы представителями одного вида, но были зафиксированы также сообщества нескольких видов или даже родов (например, юные особи *Loligo forbesi* и *Alloteuthis*).

У некоторых моллюсков возникают стаи при нересте. Известны стаи, состоящие исключительно из нерестящихся самок лолиго.

Некоторые головоногие (например, осьминоги) на всех стадиях развития живут одиночками или парами.

ТЕМП РОСТА

Внутреннераковинные головоногие моллюски принадлежат к организмам, характеризующимся необычайной быстротой индивидуального развития.

Наиболее полные сведения о темпе роста головоногих моллюсков содержатся в монографиях Йекеля (Jaeckel, 1958, стр. 554—556) и И. И. Акимушкина (1963, стр. 57—60); важные данные о темпе развития кальмаров заключает работа Рао (Rao, 1954, стр. 37—66).

Loligo vulgaris из Средиземного моря в июле имеет в длину 40 *мм*, в сентябре уже 120 *мм*, а в декабре 200 *мм*, т. е. прирост примерно за полгода равен 160 *мм*.

Особи *Loligo pealii* из Северной Атлантики, по данным Веррилля, приводимым И. И. Акимушкиным, обладают мантийной длиной 50—68 *мм* в июле, 60—82 *мм* — в сентябре, 79—85 *мм* — в ноябре. Годовалые особи этого кальмара имеют длину мантии около 100 *мм*, в два года — примерно 185—225 *мм* (самки) и 200—275 *мм* (самцы), в 3—4 года мантийная длина крупных особей равна 300—425 *мм*.

Рао (Rao, 1954) для кальмара *Sepioteuthis arctipinnis* из Индийского океана приводит следующие данные о темпе нарастания его мантийной длины: в конце пятого месяца жизни — 65 *мм*, к концу первого года — 95 *мм*, к концу второго года — 166 *мм* (темп роста за второй год жизни равен 74 *мм*) и к концу третьего года — 220 *мм* (темп роста за третий год равен 54 *мм*).

Октоподы также растут очень быстро. Так, по Йекелю, молодые осьминоги удваивают свой вес за неделю.

СТАДИИ РАЗВИТИЯ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

С необычайно быстрым темпом увеличения размеров тела связано и быстрое достижение головоногими половой зрелости, а также относительно небольшая продолжительность их жизни.

Из яйца появляется уже почти полностью сформировавшееся животное. Так, Жубэн (Joubin, 1910) и Хун (Chun, 1910), а затем Шмидт (Schmidt, 1922) и Бруун (Bruun, 1943) установили, что у послеэмбриональных особей спирулы длиной всего 4—5 *мм* уже имеется раковина, состоящая из 2—3 камер. Бруун (Bruun, стр. 36) подчеркивает, что у юных особей спирулы нет даже следов проостракума, существование которого предполагал Нэф (Naef, 1922, стр. 73). По сведениям, приводимым Г. В. Зуевым (1964а, стр. 1440—1445), особи *Loligo forbesi*, только что вылупившиеся из яиц (3,3—3,7 *мм*), уже почти полностью сформированы, имеют парные плавнички (правда, слаборазвитые), воронку, короткие еще не полностью развитые руки (у них имеется всего три пары рук!).

То, что обычно условно называют «личинкой», как справедливо подчеркивает И. И. Акимушкин (1963, стр. 57), представляет самые начальные стадии жизни молоди цефалопод до достижения ими длины нескольких миллиметров и не более 10 *мм*. Эти «личинки» в большинстве случаев отличаются от взрослых особей только величиной.

Шафер (Schäfer, 1962, стр. 191) указывает, что особи *Loligo vulgaris* в возрасте около года при длине примерно 200 *мм* уже половозрелы. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 557) наблюдал половозрелые экземпляры *Eledone cirrosa* длиной всего 42 *мм* по брюшному краю мантии.

По Шмидту (Schmidt, 1922, стр. 789), особи спирулы при длине брюшного края мантии в 30 *мм* уже половозрелы. По мере роста животного увеличивается число камер раковины:

длина мантии (*мм*)	число камер
12	16
20	22
38	34
44	38

У большинства головоногих самцы становятся половозрелыми раньше самок. О различиях в развитии полов кальмара *Sepioteuthis arctipinnis* сообщалось выше.

По Йекелю (Jaeckel, 1958, стр. 556), головоногие особенно быстро растут на первых стадиях развития, в дальнейшем нарастание длины и возрастание веса происходят незначительно. Плавники у крупных (т. е. взрослых) экземпляров длиннее и шире, чем у мелких: как правило, с ростом животного происходит увеличение плавников. Наибольшей относительной величины плавники достигают непосредственно до созревания. Йекель замечает по этому поводу, что максимум развития плавников соответствует максимальному проявлению жизненной энергии. При созревании половых продуктов животное слабеет, и отмечается резкое замедление в нарастании плавников.

Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 556) приводит следующие данные о продолжительности жизни некоторых дибранхиат:

Octopus vulgaris	более 1 года
Eledone cirrosa	» »
Sepia officinalis	до 5 лет
Loligo vulgaris	3 года [1]
L. pealii	1—3 года
L. opalescens	едва 2 года

Выше уже приводились данные Рао о продолжительности жизни *Sepioteuthis arctipinnis:* самки — 2 года, самцы — 3 года.

По мнению И. И. Акимушкина, сроки жизни мелких и средних по величине головоногих моллюсков оцениваются приведенными выше цифрами: порядка 2—4 лет, но гигантские кальмары (роды *Architeuthis, Moroteuthis*) и крупные осьминоги, например, *Octopus apollyon,* без сомнения, живут не 2—3 года, а несколько десятков лет. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 556), приводя подобные же цифры других исследователей (например, Вейзмана), замечает, что они сильно завышены. Гигантские размеры некоторых головоногих, по его мнению, не могут служить основой для заключения о значительной продолжительности их жизни.

Гримпе (Grimpe, 1925, стр. 52) также полагает, что головоногие живут очень недолго. По его данным, кальмары *Alloteuthis* живут один год и нерестятся всего лишь один раз.

Бруун (Bruun, 1943, стр. 33—35) установил, что особи спирулы живут всего лишь около года. К октябрю они уже половозрелы, период размножения растянут на всю зиму, а затем следует смерть.

Рассматривая вопрос о продолжительности жизни головоногих, необходимо иметь в виду, что очень многие виды погибают после размножения (*Sepia, Sepiola* и многие другие). Точно также очень многие головоногие не умирают собственной смертью, а поедаются, главным образом, китами, рыбами и головоногими же или погибают вследствие различных причин (см. ниже).

ОТМИРАНИЕ

Имеющиеся в зоологической литературе данные свидетельствуют о том, что далеко не все современные внутреннераковинные головоногие моллюски живут даже те короткие сроки, которые приведены в предыдущем разделе.

Очень многие головоногие, особенно ведущие нектоно-пелагический образ жизни, поедаются различными другими обитателями моря: многими рыбами (акулами, тунцами и др.), китами и др. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 689) пишет, что в желудке *Hyperoodon* были обнаружены остатки 10 000 кальмаров (!). В статье Г. М. Бе-

[1] По данным Веррилля (Акимушкин, 1963, стр. 59), предельный срок жизни этого вида 4 года.

ляева (1962, стр. 318) сообщается, что усатый кит финвал в отдельные сезоны питается исключительно кальмарами. В желудках финвалов находили до 3000—5000 кальмаров общим весом до 1 *т*.

В рацион некоторых птиц входят небольшие кальмары. Наконец, среди головоногих совсем не редки случаи каннибализма (Кондаков, 1940, стр. 604).

Г. М. Беляев (1962, стр. 325) установил, что подавляющая часть кальмаров уничтожается многочисленными их потребителями в молодом возрасте: до взрослого состояния доживает лишь крайне небольшой процент молоди.

Многие головоногие заканчивают жизнь размножением. При этом, что особенно важно для объяснения скоплений ростров мезозойских белемнитов, отмечается массовая гибель животных. Массовая гибель многих кальмаров после нереста отмечалась различными авторами (McGowan, 1954; Акимушкин, 1963; Беляев, 1962 и др.). Подобным же образом отмирают многие октоподы и сепииды (Jaeckel, 1958).

Массовая гибель современных головоногих может происходить и по другим причинам. Все они весьма чувствительны к изменению условий среды и особенно — к колебаниям температуры. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 625—626) указывает, что массовая гибель крупных архитейтисов, обитающих на глубинах около 400 *м* при температуре 5—10° на побережье Ньюфаундленда и других районов Северной Атлантики, обусловлена понижением температуры. Массовая гибель сепий при понижении температуры неоднократно отмечалась у о-ов Пэнхуледао в Тайваньском проливе, а также в Адриатическом море в холодную зиму 1929 г. (Brongersma-Sanders, 1957, стр. 941—1010).

Наконец, известны случаи массовой гибели современных дибранхиат вследствие каких-то невыясненных причин катастрофического порядка. Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 689) указывает, что 10 января 1958 г. один голландский корабль в Атлантическом океане в течение двух часов пробирался через массу мертвых кальмаров, покрывавших всю поверхность воды. Шафер (Schäfer, 1962, стр. 193) наблюдал в Северном море одновременное отмирание десятков тысяч сепий вследствие невыясненных причин. Некоторые случаи массовой гибели кальмаров пытаются объяснить отравлением токсическим веществом, образующимся при цветении некоторых планктонных водорослей (Falke, 1950).

ЗАХОРОНЕНИЕ СКЕЛЕТНЫХ ОСТАТКОВ

Шафер (Schäfer, 1962, стр. 17, 192—193) специально изучал условия погребения скелетных остатков современных дибранхиат Северного моря. После отмирания животного мускулатура его тела расслабляется. Тело всплывает на поверхность моря и плавает около 3—4 дней, перемещаясь под действием течений и ветра на

значительные расстояния от места смерти. За это время происходит почти полное разложение мягких тканей. После разложения тела кальмаров гладиусы выпадают и погружаются на дно или погребаются прибрежными осадками. Трупы кальмаров могут также выноситься в прибрежную зону и здесь разлагаться.

Хун (Chun, 1910, стр. 171) указывает, что трупы спирулы держатся на поверхности океана благодаря воздушным камерам фрагмокона, далеко разносятся течениями и выбрасываются на побережья далеко от ареалов их обитания. Бруун (Bruun, 1943), Харди (Hardy, 1956), Шмидт (Schmidt, 1922) указывают, что раковины спирулы достаточно обычны на побережьях Северной Атлантики.

Легкие пористые раковины сепии после разложения мягких тканей могут плавать весьма долго, пока не будут выброшены на берег и здесь погребены, либо до полного разрушения в море (в том числе и сверлящими водорослями). Отмечается поселение на плавающих раковинах головоногих моллюсков острей и других прикрепляющихся организмов (Reyment, 1958, стр. 104).

Интересные данные об условиях захоронения в донных осадках клювов (роговых челюстей) кальмаров сообщает Г. М. Беляев (1962, стр. 311—326). На дно могут попадать клювы не только естественным образом отмерших или погибших после нереста животных, но также клювы из фекалий различных хищников, питающихся кальмарами. Следовательно, при тафономических построениях нужно иметь в виду возможность подобного переноса скелетных частей, однако при этом не забывая, что многие скелетные остатки (в том числе и клювы кальмаров) относительно легко перевариваются.

Клювы кальмаров почти не встречаются в прибрежных грубых осадках, так как здесь они разрушаются механическим воздействием и растворением. Значительно более обычны они в относительно глубоководных осадках и особенно обильны в глубоководных прибрежных фациях тропических и умеренно теплых зон. Так, на многих глубоководных прибрежных участках Аденского залива, северо-запада Аравийского моря, а также Бенгальского залива, по данным Беляева, количество клювов головоногих моллюсков достигает нескольких тысяч (до 15 000!) экземпляров на 1 $м^2$ площади дна.

Массовые скопления клювов связаны, во-первых, с массовой гибелью животных после нереста и, во-вторых, поеданием молоди (а среди клювов резко преобладают принадлежащие юным неполовозрелым особям) на месте нереста (молодые кальмары, держащиеся стаями после вылупления из яиц и откармливающиеся планктоном, в свою очередь, пожирались более крупными животными; кстати, как отмечает Беляев, тунцы в Аденском заливе и Аравийском море особенно многочисленны именно в районах массового скопления клювов).

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Дентон недавно заметил, что ископаемые головоногие до сих пор доставляют обильный материал для всякого рода догадок и фантастических построений об образе и условиях их жизни, а между тем многое в этих вопросах может проясниться, если тщательно изучить современные формы (Denton, 1961, стр. 213—214, 230).

Мы целиком и полностью согласны с этими замечаниями. Принципиально они не представляют ничего нового, являясь, в сущности, напоминанием о необходимости актуалистического подхода к изучению ископаемого материала.

Сведения, содержащиеся в настоящей главе, вместе с данными главы IX, автор использует в главе XII.

ГЛАВА XI

СРАВНЕНИЕ РАКОВИН БЕЛЕМНИТИД, СЕПИИД И ТЕУТИД

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Существование несомненных родственных взаимоотношений между ископаемыми белемнитидами, с одной стороны, и ныне живущими сепиидами и теутидами, с другой, было ясно уже естествоиспытателям первой половины прошлого столетия. Но конкретные филогенетические связи внутри подкласса внутреннераковинных головоногих моллюсков и поныне еще далеко не ясны.

Это в основном объясняется относительной редкостью находок остатков внутреннераковинных моллюсков в послемезозойских отложениях. Так, теутиды и сепииды до сих пор не известны из кайнозоя Советского Союза. Они пока не имеют стратиграфического значения даже в Западной Европе (Италия, Венгрия, Франция и др.), откуда происходит большинство описанных в литературе родов и видов.

Кроме того, в известной мере слабая разработанность филогении внутреннераковинных головоногих моллюсков объясняется тем, что зоологи недостаточно знают ископаемый материал, а геологи и палеонтологи еще слабее — современный. Систематика современных внутреннераковинных базируется преимущественно на признаках животных, которые в ископаемом состоянии прослеживаются лишь в исключительных случаях. В главе II уже сообщалось, что верхнемеловые белемниты представлены почти исключительно рострами, изредка встречаются остатки фрагмоконов. Никому и никогда не удавалось обнаружить даже следы других частей верхнемеловых белемнитов. В той же главе приводились данные Клингхардта (Klinghardt, 1932), который указывает, что, кроме скелетных остатков юрских белемнитид и теутид, были находимы также остатки их мантии, отпечатки мускулов, желудка, чернильного мешка и некоторых других органов. Но, например, жабры достоверно никогда не были находимы даже в юрских отложениях Западной Европы, характеризующихся, как известно,

наиболее полной сохранностью декапод. Только вследствие недостаточной сохранности ископаемого материала могла возникнуть дискуссия о числе рук у белемнитид (см. далее). Совершенно ничего не известно о строении глазной капсулы ископаемых декапод и т. д.

Поэтому волей-неволей филогенетические построения внутреннераковинных головоногих (по крайней мере, декапод) могут основываться только на признаках, запечатленных на их скелетных частях.

В данной главе предпринимается попытка провести сравнение раковины белемнитид поочередно с раковинами сепиид и теутид. Достаточно подробно рассмотрены имеющиеся в литературе представления по этому вопросу.

СОПОСТАВЛЕНИЕ РАКОВИН БЕЛЕМНИТИД И СЕПИИД

I

Еще Вольтц (Voltz, 1830) сопоставил вздутие и щит сепии соответственно с фрагмоконом и ростром белемнитов. Концентрические полосочки на поверхности вздутия он сопоставил с сифонными дудками, принимая таким образом углубление, заключенное между вздутием и вилкой, за сифон.

Ученые прошлого столетия (d'Orbigny, 1841, 1842a; Blainville, 1825 и др.) достаточно отчетливо представляли, что для установления родственных связей между ныне живущими сепиями и вымершими белемнитами необходимо проследить промежуточные звенья. Уже тогда эти ученые видели у *Spirulirostra, Beloptera* и др., с одной стороны, черты строения, сближающие их с белемнитами, а с другой — особенности строения, наиболее полно проявляющиеся у сепий.

Однако часто промежуточные формы между белемнитами и сепиями просто не учитывались. Так, Букланд (Buckland, 1836, табл. 44, фиг. 15) видел лишь в белосепии промежуточную форму между белемнитами и собственно сепиями.

Рифсталь (Riefstahl, 1886) также при сравнении сепии с белемнитами упустил из поля зрения известные уже тогда спирулиростры и белоптеры. Рифсталь (стр. 214) считал, что раковина сепии имеет все признаки, характерные для скелета белемнитов, отличаясь лишь отсутствием настоящего сифона. Рифсталь отметил, что раковина сепии является дальнейшим усовершенствованием скелета эндокохлий: 1) повысилось гидростатическое значение раковины за счет уменьшения обызвествления (раковина может плавать на воде) и 2) повысилась защитная функция раковины в целом.

Подобные взгляды об очень близком, непосредственном родстве белемнитид и сепиид разделялись и некоторыми более поздними авторами, например, Лангом (Lang, 1900, стр. 99).

Были также высказывания о тесном родстве белемнитов с другой современной формой — спирулой. Так, например, Бранко (Branco, 1880) объединял в одну группу белемнитов и спирулу (см. ниже).

Не проследив родственных отношений между отдельными представителями эндокохлий кайнозоя, Циттель (Zittel, 1881—1885) искусственно присоединил роды *Belemnosis, Beloptera, Belopterina, Spirulirostra* к белемнитам, даже отнеся к последним в качестве отдельного подсемейства спирулу. Тем самым сепииды и теутиды в понимании Нэфа (Sepiophora, по Циттелю), резко были отделены от остальных десятиногих головоногих.

Рассмотрим сначала представления некоторых авторов о строении и сопоставлении отдельных элементов раковины сепиид с раковиной белемнитид.

Коршельт и Хейдер (Korschelt, Heider, 1893, стр. 1142) сопоставили внешнюю пластину щита сепии с ростром белемнитов. Шип сепии также принадлежит к вторичной раковине сепии, но морфологически он обособлен (см. рис. 63-*3*). Собственно же раковине (т. е. фрагмокону и проостракуму) белемнитов, по их мнению, отвечают оба внутренних слоя щита и утолщение с вилкой; очевидно, они соответствуют стенке раковины. Если рассматривать пространства между септами вздутия, как камеры, то тогда все вздутия (и вилка) соответствует фрагмокону белемнитов. Подобное сопоставление еще более отчетливо прослеживается у *Belosepia*. Так как септы и соответственно камеры простираются вплоть до переднего края раковины, то, очевидно, как думают Коршельт и Хейдер, для проостракума не остается места — все вздутие соответствует фрагмокону. Однако на следующей странице (стр. 1143) своей книги названные авторы, сравнивая раковину сепии с некоторыми другими современными цефалоподами, у которых скелетная пластинка на конце имеет полый конус (имеются в виду кальмары), считают возможным принять выдвинутую вперед вилку за сильно редуцированный фрагмокон, а все вздутие за проостракум.

Циттель (Zittel, 1881—1885, стр. 491—521; 1895, стр. 435—447) считал, что раковины сепии и белосепии целиком представляют проостракумы.

Аппелльоф (Appellöf, 1893, стр. 18—19) относил все вздутие к фрагмокону.

Нэф в своей монографии много раз настойчиво подчеркивает отсутствие у сепии проостракума (Naef, 1922, стр. 42, 77, 79, 81, 86). Проостракум отсутствует уже у эмбриональных раковин. По Нэфу, внешняя и средняя пластины щита раковины сепии являются периостракумом. Проостракум топографически замещен боковой каймой щита и вздутием (т. е. фрагмоконом). Углубление между вилкой и вздутием Нэф, в согласии с другими авторами, относит к сифональной полости. Отсутствие проостракума, как полагает Нэф, сближает сепию со спирулой, но у последней проост-

ракум замещается не фрагмоконом, а мускульной мантией (стр. 79).

Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 497) также отрицает присутствие проостракума у современной сепии.

В книге Шрокка и Твенхофела (Shrock, Twenhofel, 1958, стр. 482) сепион сепии принимается за значительно модифицированный проостракум, и за еще более сильно измененный рудиментарный фрагмокон.

Абель (Abel, 1916, стр. 161—163) обращает внимание на различное положение по отношению к фрагмокону шипа у *Sepia* и *Belosepia,* а также «ростра» спирулирострид, с одной стороны, и ростра у белемнитов, с другой. Это различие не позволяет считать шип сепии и ростр белемнитов гомологичными образованиями. По Абелю, это аналогичные органы. Нельзя также рассматривать шип в качестве рудиментарной части скелета. Так как шип нарастает в течение всей жизни сепии и только с возрастом прорывает мантию, то он принадлежит к числу вновь возникающих органов.

Г. Я. Крымгольц, как видно из текста его работы 1958 г. (стр. 162—163) и особенно из рисунков 148—150, относит к проостракуму спинную пластинку сепии. Обызвествленная раковина, частично окружающая фрагмокон (вздутие с вилкой), «может продолжаться вперед в виде спинной пластинки (проостракума), сзади которой иногда образуется небольшое острие» (стр. 162). Острие (т. е. шип), «хотя и напоминает ростр белемнитов, по-видимому, не является гомологом последнего, а, как и у других Sepioidea, образовано разрастанием гипостракума. Поэтому для сепиид мы не пользуемся термином «ростр», хотя многие из них и имеют образования, подходящие по морфологическому строению под такое определение» (стр. 163).

Елецкий (Jeletzky, 1965, стр. 72—76) отмечает, что ископаемые сепииды сохраняют все основные морфологические элементы раковины белемнитид.

II

Бранко (Branko, 1880, стр. 41—44, 51—52) установил несколько очень важных особенностей строения раковины спирулы, в частности, наличие «брюшного утолщения», являющегося опорой для нежной хрупкой раковины. По мнению Бранко, особенности строения спирулы сближают ее с белемнитами. Бранко считает, что группа *Belemnites* — *Spirula* ближе стоит к наутилоидеям, чем к аммонитам.

Коршельт и Хейдер (Korschelt, Heider, 1893, стр. 1140), наоборот, сомневаются в том, что *Spirula* может быть связана с белемнитами так просто. Как они думают, спирула утратила ростр в результате регрессивного развития. По их мнению, *Spirulirostra* не может быть связующим звеном между белемнитами и спирулой. Упомянутые авторы не исключают возможности отделения ветви *Spirula* от ствола Decapoda еще до потери ростра.

Нэф (Naef, 1922, стр. 41, 68—75), так же как и Бранко, нашел у спирулы все элементы раковины эндокохлий: хорошо выраженную первичную раковину (гипостракум и остракум) — фрагмокон с септами и сифоном, протоконх и сильно редуцированную до относительно тонкого покрова вторичную раковину (периостракум), облегающую фрагмокон.

Поразительное для внутренней раковины сильное спиральное закручивание привело, по мнению Нэфа, с одной стороны, к потере проостракума, а с другой — к утрате ростра. Проостракум у спирулы топографически замещен мускульной мантией.

Как полагает Нэф, исчезновение проостракума у спирул совпадает с общим направлением эволюционного развития всех чернильных рыб. Свертывание фрагмокона, приводящее к конденсации мантии, характерно для парящих, но не плавающих на значительные расстояния животных. Потеря ростра обусловлена тем, что спирулы не обитают на дне.

Нэф приходит к выводу, что спирула является одновременно сильно консервативной и сильно измененной формой, положение которой среди сепиид вследствие этого изолировано.

Многие анатомические признаки (Chun, 1910 и др.; Naef, 1913, 1922 и др.), а также сравнение эмбриональных стадий развития спирулы и сепиид говорят об их большой близости.

Так, изучение эмбрионального развития сепии и спирулы (Naef, 1921—1928, т. II, табл. 20; 1922, стр. 40—43) показало, что их юные раковины очень близки друг другу. Юная раковина сепии значительно ближе к спируле, чем к юным стадиям развития белемнитов. Бруун (Bruun, 1943, стр. 36) отмечает, что даже самые юные особи спирулы не имеют никаких признаков образования, которое можно было бы сопоставить с проостракумом белемнитов.

И у юных спирул, и у юных сепий свободный брюшной край раковины направлен внутрь мантийного мешка. В дальнейшем, правда, на взрослых стадиях раковина сепии, обладающая вздутием, вилкой, щитом и шипом, весьма сильно отличается от *Spirula,* так что морфологически она может быть сопоставлена с *Loligo.* Однако камерность и обызвествление раковины сепии никоим образом не подтверждают подобное сопоставление. Что же касается взрослой раковины *Spirula*, то она внешне близка к фрагмоконам белемнитов. Анатомическое изучение спирулы (Chun, 1910; Naef, 1922) выявляет тесную связь спирулы с сепией и близкими к ней формами. По морфологическим признакам юные раковины *Spirulirostra* и *Belosepia* занимают промежуточное место между *Spirula* и *Sepia* (Naef, 1922, фиг. 8). Всех их объединяет один важнейший признак: вентральное изгибание фрагмокона, однако выраженное в различной степени у всех четырех упомянутых форм. Так же и взрослые раковины этих форм отличаются друг от друга степенью изгибания фрагмокона: от очень сильного с образованием спиральной трубки у *Spirula* до незначительного

у *Sepia*. Таким образом, обе эти формы близки друг другу. С другой стороны, ряд признаков (например, спиральное свертывание фрагмокона, почти полная редукция вторичной раковины и др.) отличают спирулу от сепии и близких к последней ископаемых форм.

Нэф (Naef, 1913, стр. 455; 1922, стр. 43) считает, что спирула представляет замкнутую группу декапод, которая во многом весь-

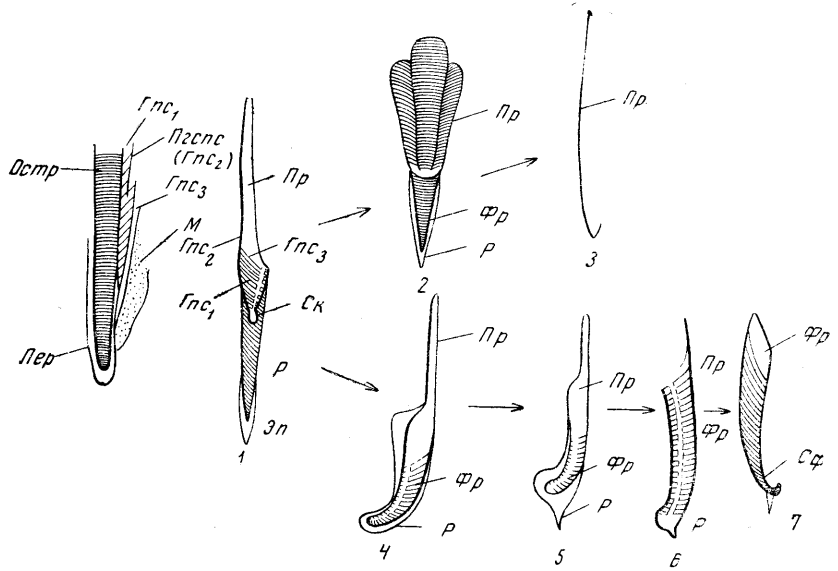


Рис. 65. Эволюция скелета дибранхиат. (По Роже, 1947, стр. 226, фиг. 1). Слева (без номера) поперечный разрез створки пелецепод:

Пер—периостракум; *Остр*—остракум; *Гпс*$_1$—внешний слой гипоостракума; *Пгспс* (*Гпс*$_2$)—промежуточный слой гипостракума; *Гпс*$_3$—внутренний слой гипостракума; *М*—мантия. *1*—белемнит; *2*—*Belemnoteuthidae*; *3*—*Metateuthidae*; *4*—*Belemnosis*; *5*—*Spirulirostra*; *6*—*Spirulirostrina*; *7*—*Sepia*. *Р*—ростр; *Эп*—эпиростр; *Ск*—*stratum callosum* (соответствует *Гпс*$_1$); *Пр*—проостракум (соответствует *Гпс*$_2$); *Фр* (*Гпс*$_3$)—фрагмокон; *Сф*—сифон

ма специфична, но, с другой стороны, по многим признакам, несомненно, принадлежит к Sepiida. Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 166, рис. 133) относит спирулид к особой, боковой ветви сепиид. Кретцои (Kretzoi, 1942, стр. 134) выделяет даже отдельный подотряд Spirulomorpha в составе декапод. По-видимому, подобного же мнения о систематической позиции спирулы придерживается Роже (Roger, 1947, 1952), исключающий ее из предлагаемой им схемы эволюции кайнозойских эндокохлий (рис. 65).

Несколько иного взгляда на положение спирулы в системе дибранхиат придерживаются Ланг (Lang, 1900, стр. 98—99, 639—642) и Н. Н. Кондаков (1940, стр. 608). Они считают, что спирально свернутая спирула ближе к спирулиростридам, чем к сепиям, и представляет собой последний член непрерывного ряда измене-

ния кайнозойских эндогастрически изогнутых раковин: белемниты — *Spirulirostra* — *Spirulirostridium* — *Spirula*. Сепия же завершает второй ряд изменения раковины послемезозойских дибранхиат: белемниты — *Beloptera* — *Belosepia* — *Sepia* (см. ниже).

Прелль (Prell, 1921, стр. 183—190, 215—221) не считает правильными представления Коршельта и Хейдера о спируле как дегенеративном потомке белемнитов, потерявшем ростр. Наоборот, спирула является высоко специализированной формой, приспособившейся к нектоно-пелагическому образу жизни в открытом море. Она, несомненно, связана со стволом белемнитид. Эту связь Прелль прослеживает путем анализа онтогенеза спирулы, вымерших близких к ней представителей *Spirulirostra*, а также белемнитов. Особое внимание Прелль обращает на развитие вторичной раковины — периостракума.

Напоминая о том, что у многих головоногих моллюсков отчетливо различаются первичная или главная раковина (конха), нарастающая от центра в стороны, и вторичная или покровная раковина (эпиконх), перекрывающая первичную раковину и нарастающая от периферии к центру, Прелль подчеркивает, что у спирулы резко выражена тенденция к образованию весьма ничтожного эпиконха. Лишь на внутренних оборотах спирали толщина эпиконха несколько значительнее («брюшное утолщение»; см. стр. 195—197).

Родственную связь между спирулой и *Spirulirostra* Прелль, между прочим, видит в том, что у обеих этих форм на спинных участках начальных камер в онтогенезе возникает утолщение мантии, очевидно, вызывавшее усиление кровообращения. У *Spirulirostra* это приводило к формированию здесь усиленного эпиконха, т. е. «ростра». У спирулы же на этом месте утолщение мантии не сказывалось на эпиконхе, но вызывало, во-первых, утолщение мезодермальной ткани с образованием своеобразного вздутия (Terminalpapille Прелля, Endscheibe Ланга), которое, по данным Хуна (Chun, 1910), Шмидта (Schmidt, 1922) и Брууна (Bruun, 1943), является светящимся органом и, во-вторых, образование плавников. Таким образом, светящийся орган спирулы и ростр спирулирострид, по Преллю, являются гомологичными образованиями.

Spirulirostra, в свою очередь, является потомком прямых форм, которыми могли быть только белемниты. Все спиральные раковины происходят от первоначально прямых. Стремление к свертыванию обусловлено тем, что прямая раковина в определенных условиях обитания мешает животному. При свертывании происходит укорочение тела, идущее параллельно с редукцией плавников (Abel, 1916). Этот процесс особенно отчетливо выражен у планктонных (*Cranchia*) и бентонных форм (*Sepiola*). Сокращение тела позволяло животному быть более поворотливым, вертким. Этим, в частности, объясняется, почему спирулы крайне редко попадаются в сети (Chun, 1910).

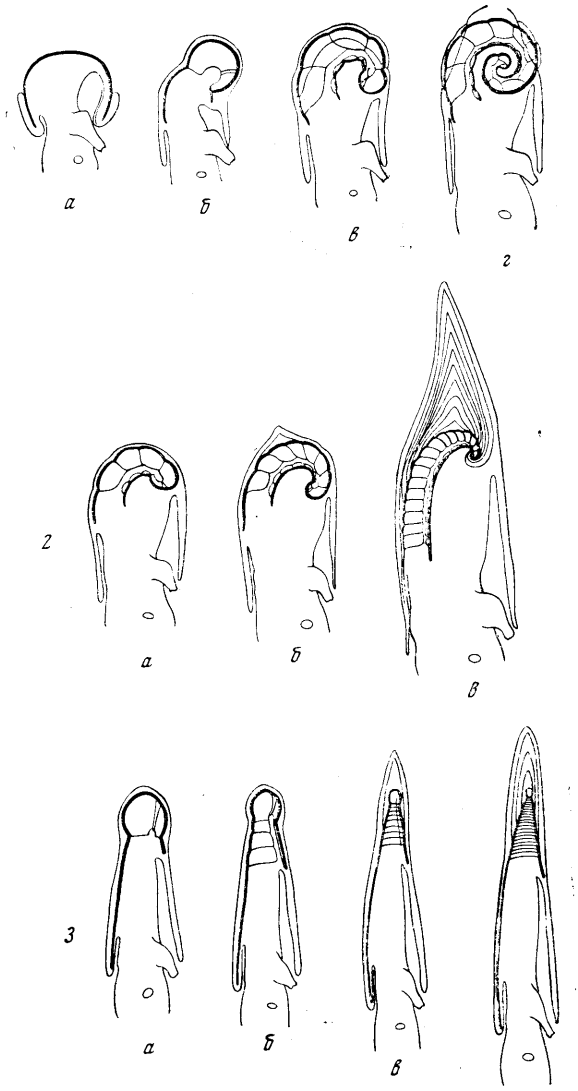


Рис. 66. Реконструкция онтогенеза спирулы *(1)*, *Spirulirostra (2)* и белемнита *(3)*. (По Преллю, 1921, фиг. 2—4):

1) а — эмбриональная раковина частично перекрыта мантией; *б* — возникла первая жилая камера, раковина в целом вся внутренняя; *в* — образовались 4 воздушных камеры, раковина перекрыта равномерно тонкой мантией; *г* — имеется 11 воздушных камер, образуется вздутие, несущее Terminalpapille; *2) а* — возникло 3 воздушных камеры, кроме эмбриональной и жилой камер, вторичной камеры еще нет; *б* — имеется 7 воздушных камер, начало формирования вторичной раковины; *в* — образовалось 16 воздушных камер, вторичная раковина удлиняется в виде ростра; *3) а* — образовалась первая воздушная камера; *б* — имеется 3 воздушных камеры, вторичной камеры еще нет; *в* — 8 воздушных камер, обособление начального ростра; *г* — уже имеется 18 воздушных камер, развит ростр

Разбирая онтогенез белемнитов и спирулирострид, Прелль приходит к выводу о значительном сходстве ранних стадий онтогенеза этих групп. И у тех, и у других вторичная раковина появляется лишь после образования нескольких воздушных камер. Различия начинаются позже: у *Spirulirostra* фрагмокон начинает изгибаться одновременно с началом образования ростра; поэтому последний оказывается сдвинутым по отношению к вершине фрагмокона. У белемнитов покровная раковина охватывает начальные камеры прямого фрагмокона и располагается по отношению к нему апикально.

На основании различного положения по отношению к фрагмокону ростра белемнитов, с одной стороны, и различно выраженных образований вторичной раковины у спирулирострид и сепиид, с другой, Абель (Abel, 1916, стр. 158 и др.) принимал как те, так и другие за конвергентные, но не за гомологичные органы. Следовательно, эти различия Абель считал очень существенными, не позволяющими установить генетические связи между мезозойскими белемнитами, с одной стороны, и некоторыми кайнозойскими внутреннераковинными головоногими моллюсками (Sepiidae, Spirulidae, Spirulirostridae и др.), с другой.

Прелль считает, что боковое положение ростра у *Spirulirostra* не является принципиальным морфологическим различием, но лишь следствием условий обитания. Он совершенно справедливо отмечает, что у подавляющей части белемнитовых ростров заметно выражена асимметрия, прослеживаемая на спинно-брюшных расколах и заключающаяся в сдвиге при прослеживании в онтогенезе оси ростра по отношению к оси фрагмокона (см. главу II; см. также рис. 68). Эта асимметрия у белемнитов стушевывается при развитии толстого эпиконха. У спирулирострид асимметрия носит принципиально тот же характер, но значительно более резко выражена, так как фрагмокон у них узкий, с высокими камерами, при изгибании одновременно быстро нарастающий в длину.

III

Чтобы более или менее ясно представить, каким частям скелета белемнитид соответствуют отдельные элементы раковин современных сепиид, необходимо наметить родственные связи внутри отряда.

Ланг (Lang, 1900, стр. 98—99, 638—642, фиг. 107) намечает следующие три линии развития раковины декапод. Первая линия — от белемнитов к спирулирострид и далее к спирулам. Вторая линия — от белемнитоподобных предков *Ostracoteuthis* (представитель сем. Belemnoteuthidae) к гладиусам современных кальмаров. Третья линия — от белемнитов через *Belosepia* к сепии.

По существу эти же линии развития предлагает Н. Н. Кондаков (1940, стр. 608): первая линия — белемниты — *Spirulirostra* — *Spirulirostrina* — *Spirula;* вторая линия — белемнитоподобные пред-

ки — теутиды; третья линия — белемниты — *Beloptera* — *Belosepia* — *Sepia*.

Таким образом, Ланг и Кондаков считают, что «современные Decapoda берут начало в подотряде Belemnoidea тремя раздельными корнями» (Кондаков, 1940, стр. 608).

Наиболее последовательно попытался проследить связи внутри сепиид Нэф, представления которого частично уже были изложены выше. По Нэфу (Naef, 1922, стр. 94—97), основная часть сепиид образует морфологический ряд между белемнитами и сепиями. Ряд этот следующий: *Belemnosella* — *Spirulirostra* — *Spirulirostrina* — *Belosepia* — *Sepia*. Неф считал, что при преобразовании каких-то белемнитов в *Belemnosella* было достигнуто усиление активной мускулистой части тела за счет пассивной его части, т. е. раковины, а также стабилизация равновесия путем перемещения содержащих газ частей раковины на спинную сторону.

Spirulirostra, которая является преобразованной *Belemnosella*, по сравнению с последней характеризуется еще более значительным возрастанием роли мягких частей путем изменения вторичной раковины, сопровождавшегося значительным вентральным изгибанием фрагмокона. У *Spirulirostrina*, которая представляет модифицированную *Spirulirostra*, мускульная мантия еще менее зависима от раковины.

Наконец, у Sepiidae перемещение воздушных камер к спинной стороне позволило вести пассивное плавание и сделало излишним утяжеление заднего конца тела массивным ростром, как у белемнитид. Редукция вентральной стенки фрагмокона до размеров вилки, а также уплощение сифона обусловили полную свободу развития — в противоположность белемнитам — внутренних органов. По мнению Нэфа, современные сепии являются одними из наиболее совершенно организованных дибранхиат, о чем свидетельствует исключительное возрастание числа их видов по сравнению с остальными членами ряда.

Подобный же, несколько более развернутый ряд, устанавливаемый по изменению морфологических особенностей, предлагает Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 163): *Belemnosella* — *Belemnosis* — *Belopteridae* — *Spirulirostridium* — *Spirulirostrina* — *Belosepia* — *Sepia*. Близки также построения Роже (Roger, 1947, стр. 65) и Ийстона (Easton, 1960, фиг. 11, 40).

IV

Прослеживание во времени эволюции раковины сепиид, а также ознакомление с конечным результатом этой эволюции — раковинами современных представителей отряда (см. главу IX) — позволяют провести следующую гомологизацию отдельных частей скелетов сепиид и белемнитов.

1. Фрагмокону белемнитов в основном соответствует вздутие. Об этом с несомненностью свидетельствует камерность вздутия.

Вилка, также несущая явные следы деления на камеры, представляет вентральную сильно редуцированную часть фрагмокона. К фрагмокону, по нашему мнению, должна быть отнесена также внутренняя слоистая часть внутренней пластины щита Аппелльофа (гипостракум Нэфа). Тонкому сифону белемнитов, несомненно, отвечает широкое углубление между вздутием и вилкой.

2. Проостракум, по нашему мнению, у сепий отсутствует. Однако не исключена возможность отнесения к проостракуму передних участков внешней части внутренней пластины. Во всяком случае, проостракум у сепий не может быть так полно развит, как это допускает Г. Я. Крымгольц.

3. Ростру белемнитов в сепионе сепии соответствуют средняя и внешняя пластины Аппелльофа (периостракум Нэфа) вместе с шипом. Приведенные выше литературные данные о строении щита и шипа сепии, а также изучение нескольких раковин сепий из Атлантического океана позволяют согласиться с высказанным еще Коршельтом и Хейдером (Korschelt, Heider, 1893) заключением о подобной гомологизации. Как нам представляется, указанные элементы скелета сепии составляют вторичную раковину — периостракум в смысле Нэфа.

4. В раковине спирулы с несомненностью можно видеть в основном собственно фрагмокон (внутренний полупризматический слой Мутвея — см. главу IX — вместе с септами и сифоном), окруженный вторичным образованием (периостракум с «брюшным утолщением» Нэфа, внешний полупризматический слой Мутвея).

Наши представления о сопоставлении шипа сепии, ростровидных образований спирулирострид и других сепиид, а также внешнего слоя стенки раковины спирулы с рострами белемнитид более подробно изложены в последнем разделе настоящей главы.

СОПОСТАВЛЕНИЕ РАКОВИН БЕЛЕМНИТИД И ТЕУТИД

I

Сходство ископаемых остатков теутид с гладиусами современных кальмаров впервые было отмечено в первой трети XIX в. Мюнстером, Букландом и Цитеном. Цитен (Zieten, 1830, табл. XXV) пластинки, которые сейчас относят к прототеутоидеям, описал как *Loligo*.

Букланд (Buckland, 1829) и Вольтц (Voltz, 1830) обнаружили дорсальное продолжение вперед раковины белемнитов в виде тонкой языковидной пластинки (т. е. проостракума) (см. главу II).

Так как эта пластинка весьма напоминала гладиусы древних и современных теутид, то Агассиц (Agassiz, 1835, стр. 168), а затем и Вольтц (Voltz, 1836, стр. 323—325) приняли описанные Мюнстером и Цитеном пластинки за языковидные пластинки, продолжающие вперед альвеолярный край белемнитов. Некоторые другие авторы первой половины прошлого века также либо полно-

стью, либо частично принимали остатки теутид за проостракумы белемнитид.

Однако Букланд (Buckland, 1836), Квенштедт (Quenstedt, 1839, 1849) и Вудворд (Woodward, 1851) резко различали гладиусы кальмаров и проостракумы белемнитов.

II

Гомологизация проостракумов белемнитид и гладиусов кальмаров совершенно очевидна (рис. 65, 67 и др.). Гладиусы кальмаров отличаются от проостракумов белемнитов прежде всего отчетливо узкоконическим задним завершением, а также рядом других признаков.

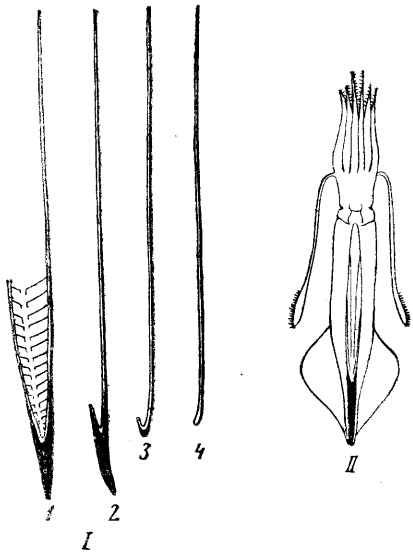


Рис. 67. Строение раковин некоторых кальмаров. (По Н. Н. Кондакову, 1940, фиг. 537 и 536 *Б*): I. *1*—белемнит; *2*—*Moroteuthis*; *3*—*Ommastrephes*; *4*—*Loligo*. II. Положение гладиуса и ростра в теле *Moroteuthis*

Конус, расположенный на заднем конце гладиуса, очевидно, должен быть сопоставлен с фрагмоконом белемнитов. Ряд признаков, а именно форма конуса и его положение на конце гладиуса, вместе со старыми данными Стенструпа и Хойля (см. выше) о существовании у некоторых кальмаров конусов, разделенных на септы, позволяют считать подобную гомологизацию доказанной. Ланг (Lang, 1900, стр. 98—99, 639—642) и Н. Н. Кондаков (1940, стр. 564) считают, что отмеченная в главе IX поперечная исчерченность конуса представляет следы исчезнувших септ. Для Кондакова (стр. 564, 608), как и для многих других авторов (Roger, 1952; Jaeckel, 1958; Schäfer, 1962 и др.), присутствие рудиментарного фрагмокона в раковине современных кальмаров несомненно. Вряд ли можно сомневаться в достоверности рисунка, помещенного в работе Кондакова (1940, рис. 536 *Б*; см. рис. 67-*II*), совершенно отчетливо показывающего место фрагмокона и соотношение других элементов раковины моротейтиса.

Категорическое утверждение Г. К. Кабанова (1964) о том, что современные кальмары могут иметь ростр, но фрагмокон у них отсутствует полностью, не может быть принято.

Элементы фрагмокона, очевидно, всегда могут быть распознаны у современных теутид, если не у взрослых особей, то на эм-

брональных стадиях развития. Уместно напомнить слова Нэфа (Naef, 1922, стр. 158) о том, что у *Loligo vulgaris* и его ближайших родичей неопытному исследователю не удастся при препарировке обнаружить присутствие очень нежного конуса.

О сопоставлении стержневидных образований современных кальмаров с рострами белемнитов будет сказано в следующем подразделе.

СОПОСТАВЛЕНИЕ РОСТРА БЕЛЕМНИТИД С ЭЛЕМЕНТАМИ ВТОРИЧНОЙ РАКОВИНЫ ДРУГИХ ДЕСЯТИНОГИХ

I

Гомологизация разделенных на камеры первичных раковин белемнитид и сепиид не вызывает сомнений. Это фрагмоконы. По-видимому, достаточно определенно можно говорить и о соответствии конечного конуса гладиуса современных теутид фрагмокону белемнитид. Также ясно соответствие проостракума белемнитов в целом гладиусам теутид. Об этом говорилось выше.

Теперь о гомологизации вторичной раковины и, в частности, о соответствии ростра белемнитов стержневидным образованиям теутид и сепиид, которые также обычно называют рострами.

Прежде всего, несомненно, можно говорить о том, что у всех эндокохлий имеется вторичная раковина, т. е. периостракум в понимании Нэфа или эпиконх Прелля.

Выше (см. стр. 13—16, табл. 1) уже отмечалось, что периостракум, как его понимает Нэф, не имеет гомологов в раковинах моллюсков, обладающих наружной раковиной. Нэф, конечно, это отчетливо представлял; в его определении периостракума сказано, что это внешний слой, образованный особой складкой эпителия мантии, перекрывающей всю раковину (а не слой, образованный только краем мантии, как периостракум наружнораковинных форм). Вероятно, следовало бы вместо термина «периостракум» для обозначения подобных образований у форм с внутренней раковиной применять какой-то другой термин. Интересно, что Мутвей (см. табл. 1 и 5) не предлагает никакого термина для обозначения слоев ростра белемнитов. По мнению этого исследователя, у белемнитов, вероятно, присутствуют гомологи настоящего периостракума в виде тонкого конхиолинового слоя.

Вторичная раковина (или периостракум в смысле Нэфа) у различных эндокохлий представлена в различном объеме.

Наиболее полно вторичная раковина развита у белемнитов. В виде чехла она покрывает почти весь фрагмокон и проостракум, вероятно, отсутствуя лишь на их передних участках. Задняя часть фрагмокона заключена уже в достаточно толстую вторичную раковину, образующую собственно ростр, выступающий назад в виде более или менее удлиненного стержня.

Достаточно полно вторичная раковина развита у ископаемых сепиид; менее полно — у современных, вплоть до превращения в тончайшую оболочку у спирулы.

У теутид она также очень сильно редуцирована, часто, по-видимому, отсутствует совсем, но у ряда форм выражена достаточно рельефно.

Вторичная раковина эндокохлий в целом может быть гомологизирована с соответствующими образованиями некоторых других цефалопод и, в частности, с наружными утолщениями раковины некоторых бактритоидей (Шиманский, 1962а, стр. 230—234).

II

Относительно гомологизации ростров белемнитид с некоторыми элементами вторичной раковины различных сепиид, как явствует из приведенного выше обзора литературы, существуют два мнения.

Прелль принимает гомологизацию ростра белемнитов, стержневидных выступов ископаемых сепиид и шипа современной сепии. Абель не считает возможным проводить прямую гомологизацию упомянутых образований. Подобной же точки зрения придерживается Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 163) и, по-видимому, Г. К. Кабанов (1964), который отмечает, что шип сепии вряд ли является гомологом ростра белемнитид.

Все верхнемеловые ростры принципиально построены как показано на рис. 68-*2*. Вероятно, вообще все ростры белемнитид устроены подобным же образом, а схема 68-*1* в действительности не встречается. У многих ископаемых сепиид, у которых имеются стержневидные утолщения, последние всегда сдвинуты на спинную сторону, и таким образом они отличаются от ростров белемнитов, во-первых, масштабом смещения по отношению вершины фрагмокона (см. рис. 66-*2*, 68-*2*) и, во-вторых, несколько более поздним появлением в онтогенезе (см. рис. 63-*1*, 66-*2*). Следует добавить, что при этом имеются в виду только те утолщения вторичной раковины, которые возникают на спинной стороне раковины.

Дело в том, что у некоторых сепиид появляются утолщения вторичной раковины и в других ее местах. Так, у *Spirulirostrina* кроме обычных для спирулирострид выступов на спинной стороне, имеется также заметное утолщение брюшной стороны (Naef, 1922, фиг. 29*c*; Roger, 1952, фиг. 77); у некоторых палеогеновых сепиид вторичная раковина значительно утолщается непосредственно у начальных камер с образованием капитулума (Roger, 1952, фиг. 72 и др.; Naef, 1922, фиг. 21, 24 и др.). У белосепиеллы вторичная раковина в основном развита вентрально по отношению к почти прямому фрагмокону (Curry, 1955, стр. 121, фиг. *B*).

У большинства этих форм стержневидные утолщения обладают примерно такой же структурой (в том числе имеют и апикальную линию), как и ростры почти всех известных белемнитов. Судя по

имеющимся данным, и функции, которые исполняли эти образования, оставались теми же. В частности, как и у белемнитов, именно на участке стержневидных образований прикреплялись парные плавники. К сожалению, мы не располагаем данными о скульптуре поверхности этих образований.

Некоторые стержневидные утолщения не имеют апикальной линии и представляют «чехлоподобное» облекание фрагмокона. Однако нужно иметь в виду, что и у некоторых белемнитид ростры имеют аналогичное строение (например, у рода *Diplobelus*).

В целом мы считаем, что термин «ростр» следует применять только к тем модификациям вторичной раковины, представленным стержневидным образованием, которое составляет непосредственное продолжение назад конуса первичной раковины. Этому условию отвечают стержни вторичных раковин белемнитов. Это настоящие ростры. Для выступающих частей вторичной раковины *Spirulirostrina* и предшествующих ей форм вполне приемлем термин «острие», предлагаемый Г. Я. Крымгольцем (1958, стр. 162—168).

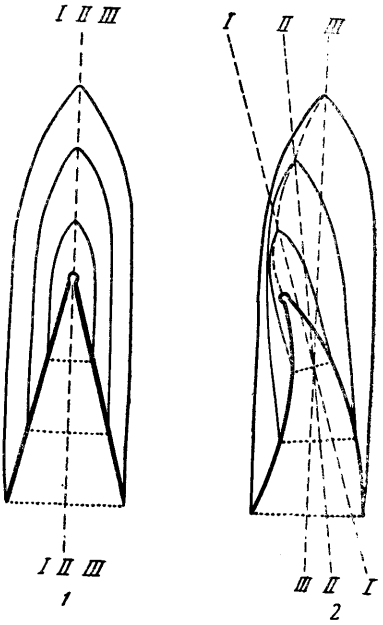


Рис. 68. Внутренняя асимметрия ростров белемнитов вследствие сдвига оси ростра по отношению к оси фрагмокона. (По Преллю, 1921, фиг. 5):

1 — схема симметричного ростра с прямым фрагмоконом; *2* — схема асимметричного ростра с изогнутым фрагмоконом; I, II, III — положение оси ростра в различные стадии развития ростра

Менее ясным рисуется сопоставление шипа сепии с ростром белемнитов. В литературе отсутствуют указания о роли шипа в теле сепии[1]. Однако совершенно ясно, что ему не были свойственны функции, которые выполняли ростры белемнитид и ростровидные образования спирулиростры и родственных форм. Нельзя также оставить без внимания указание Абеля об онтогенезе шипа (см. выше). Весьма возможно, что шип сепии является новообразованием, которое нельзя прямо гомологизировать с ростром белемнитид. Однако еще раз подчеркнем: и у ростра белемнитид, и у шипа сепии общим является то, что они принадлежат вторичной раковине.

Особо следует остановиться на гомологизации Преллем (Prell, 1921) некоторого утолщения задней части тела (мантии) спирулы

[1] По мнению Абеля (Abel, 1916, стр. 160—163), шип белосепии, как и стержень спирулиростры, служил для раздвигания зарослей водорослей или копания в мягком грунте.

между плавниками (Terminalpapille), которое, по Хуну (Chun, 1910), Шмидту (Schmidt, 1922) и Брууну (Bruun, 1943), является светящимся органом. Так как ростры спирулирострид и белемнитов, по Преллю, являются гомологичными образованиями, а в свою очередь, ростры спирулирострид и Terminalpapille возникают на одних и тех же участках начальных камер, то они также гомологичны. Следовательно, и ростры белемнитов и Terminalpapille также гомологичны. Однако это вряд ли так. Вздутие спирулы возникает за счет утолщения мезодермальной ткани и, следовательно, совсем из других зачатков по сравнению с ростром.

Как уже отмечалось выше, еще Нэф установил присутствие в стенке раковины спирулы вторичных образований одного с ростра́ми белемнитов происхождения (см. рис. 61). Совсем недавно Мутвей (Mutvei, 1964, 1964a) подтвердил данные Нэфа о существовании в стенке спиральной раковины спирулы тончайшего внешнего слоя, гомологичного по происхождению ростру белемнитов (см. рис. 61-*II* и 62, табл. 5). На вентральной стороне внутренних оборотов раковины, по данным Бранко, Нэфа и Прелля, развивается «брюшное утолщение» вторичной раковины.

III

Как полагает Г. К. Кабанов (1964), стержень-ростр современных теутид на основании эктодермального происхождения слагающего его вещества, особенностей внутреннего строения и поверхностной скульптуры гомологичен ростру белемнитид.

Гомологизация стержня кальмаров (и в частности, моротейтиса) и ростров белемнитид была очевидной для Н. Н. Кондакова (1940, стр. 564, 565). На переднем конце стержня моротейтиса он обнаружил воронковидное углубление, которое, очевидно, соответствует альвеоле белемнитид. Приведенная в работе Кондакова зарисовка раковины моротейтиса (рис. 536) не оставляет сомнений в отношении положения отдельных элементов раковины в теле этого кальмара (см. рис. 67). Апикальное положение стержня позволяет согласиться с утвердившимся за ним в литературе названием «ростр».

Как уже отмечалось ранее, ростр имеется далеко не у всех ископаемых и современных теутид. Для некоторых ныне живущих представителей отряда доказано отутствие ростра даже на эмбриональных стадиях развития (например, для лолиго). К сожалению, автору не известны данные о существовании отдельных слоев в раковине современных теутид. Возможно, что даже у тех форм, у которых нет ростра, имеется слой, соответствующий периостракуму, как его понимал Нэф. Можно думать, что собственно ростр, т. е. относительно массивное и заметное изменение периостракума, вовсе необязательно прослеживается в филогенезе тех теутид, у

которых он имеется сейчас. Нам представляется, что подобное изменение периостракума могло периодически проявляться в течение мезозоя и кайнозоя вообще у различных представителей теутид.

IV

Изложенные выше представления о, так сказать, непостоянстве ростральных образований по времени их образования у теутид подтверждаются также материалом мезозойских белемнитид.

Как известно, ростры белемнитид бывают не только самой различной формы, но и самых разнообразных размеров. Даже в пределах ветви «настоящих белемнитов» (Jeletzky, 1965) наряду с формами, обладающими весьма массивными рострами (их большинство), имеются формы, у которых ростр похож на не очень толстый наконечник фрагмокона. Только в лейасе швабской юры встречаются ростры необычайно изменчивых очертаний и размеров (Schwegler, 1962, стр. 121—164).

У сем. Belemnoteuthididae (верхняя юра) ростр в основном почти совершенно редуцирован; у сем. Diplobelidae — либо относительно толстый, «чехлоподобный», лишенный апикальной линии ростр (например, у верхнеюрского *Diplobelus*), либо тонкий, так сказать, «пластинчатый» ростр (например, у мелового рода *Conoteuthis*).

Таким образом полное развитие или, наоборот, редукция ростров не приурочены к каким-то определенным этапам развития белемнитид.

ВЫВОДЫ

1. Разделенные на камеры участки раковины сепии (и родственных форм) — вздутие и вилка, а также внутренние слои ее щита соответствуют фрагмокону белемнитид; широкое углубление между вздутием и вилкой отвечает сифону белемнитов. Средняя и внешняя пластины щита раковины сепии вместе с шипом, как и ростр белемнитид, составляют вторичную раковину.

2. В раковине спирулы с несомненностью можно видеть в основном собственно фрагмокон (внутренний слой стенки раковины вместе с септами и сифоном); внешний слой стенки раковины спирулы гомологичен ростру белемнитов.

3. Гладиус современных кальмаров гомологичен проостракуму белемнитид. У ряда современных теутид распознаются реликты фрагмокона в виде конуса на заднем конце гладиуса, а у некоторых, кроме того, имеется стержневидное образование, гомологичное ростру белемнитов.

4. а) Вся вторичная раковина (периостракум, по Нэфу; эпиконх, по Преллю) десятиногих в целом и ростр белемнитид, в частности, представляются нам достаточно пластичными образованиями.

б) Вторичная раковина может иметь различное морфологическое выражение: то образовывать настоящие ростры (пахитейтисы и другие белемниты), то создавать различные утолщения, смещенные по отношению конуса фрагмокона у спирулирострид, то сокращаться до тонкого внешнего слоя стенки раковины спирулы, то, наконец, совершенно исчезать у большинства теутид.

в) Все эти модификации вторичной раковины эндокохлий обусловлены соответствующими изменениями ее роли в организме. Нам представляется, что типичные ростры развивались у быстро плававших, обладавших удлиненным телом форм, которым необходимо было обеспечить надежную опору сильным плавникам (многие белемниты). Со снижением степени подвижности, вместе с изменением формы тела (главным образом, его укорочением), сопровождавшемся некоторой редукцией плавников и, наоборот, возрастанием гидростатического значения камерной части раковины (сепииды), происходило сокращение размеров и изменение формы вторичной раковины, а также изменение ее положения по отношению к фрагмокону. У теутид, обладающих удлиненным телом и являющихся в большинстве своем прекрасными пловцами, развитие плавников осуществлялось без существенного участия элементов раковины. Но и у них появление ростральных образований у некоторых родов, как нам кажется, в значительной мере связано с плавниками (усиление задней части тела, придание ей соответствующих очертаний и т. п.).

г) Наконец, по нашему мнению, помимо морфологической пластичности для вторичной раковины (и для ростра в том числе) характерна также пластичность во времени, выражающаяся в ее разрастании или, наоборот, сокращении на различных этапах развития отдельных ветвей десятиногих.

ГЛАВА XII

РЕКОНСТРУКЦИЯ ОБЩЕГО ОБЛИКА ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ, ВЫЯСНЕНИЕ УСЛОВИЙ ИХ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗА ЖИЗНИ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В предыдущих главах сообщались наши разрозненные замечания, касающиеся реконструкции тела верхнемеловых белемнитов, а также предположения об их образе жизни и условиях обитания. Эти замечания были высказаны на основе результатов изучения некоторых особенностей строения ростров и фрагмоконов, анализа условий захоронения ростров, характера их прижизненных и посмертных повреждений и т. п. Теперь попытаемся суммировать наши представления по этим вопросам, дополнив их имеющимися данными по морфологии, этологии и экологии современных дибранхиат (главы IX, X, XI), а также предположениями, высказанными другими исследователями.

СУЩЕСТВУЮЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О НАЗНАЧЕНИИ РОСТРА, ОБЩЕМ ОБЛИКЕ ТЕЛА БЕЛЕМНИТОВ, УСЛОВИЯХ ИХ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗЕ ЖИЗНИ

Назначение ростра и место его в организме, т. е. вопросы реконструкции тела белемнитов, тесно связаны с выяснением условий обитания и образа их жизни.

По всем этим вопросам существует, можно сказать, необозримая литература. Достаточно подробные обзоры литературы XIX в. и первых десятилетий текущего века имеются в монографиях Абеля (Abel, 1916, стр. 108—122, 218—231) и Нэфа (Naef, 1922, стр. 191—194, 214—215 и др.). Из работ прошлого века мы здесь кратко остановимся лишь на статье К. Ф. Рулье (1854), отсутствующей в обзорах Абеля и Нэфа. На основе сравнительно-исторического метода исследования Рулье (стр. 363—364) предположил, что белемниты были сильными хищниками, обладавшими удлиненным, несколько уплощенным телом, обитавшими в откры-

том море, но охотно посещавшими пребрежные зоны моря. Ноготок (так Рулье называл ростр — *Д. Н.*) предохранял тело животного от ушибов при плавании на мелководье. Величина и тяжесть известкового ноготка делали существенно необходимым присутствие аэростатического (пневматического) снаряда (т. е. фрагмокона — *Д. Н.*), который поддерживал животное на поверхности.

Теперь рассмотрим представления Абеля и Нэфа, а также ряда последующих исследователей.

Воссоздание общего облика тела белемнитов Абель производил путем применения сравнительно-анатомического метода исследования, который включал широкое привлечение современного материала.

Реконструкции Абеля наиболее типичных белемнитов приведены на рис. 69. Абель считал, что большинству белемнитов, как и современным теутидам, была свойственна торпедовидная форма тела. Ростр был тяжелым, массивным и располагался в задней части тела. По общим очертаниям можно выделить не менее трех групп ростров, каждой из которых соответствовали животные определенного габитуса. На участке ростра мантия имела выросты — парные плавники. Дорсо-латеральные бороздки являются местами крепления этих плавников. Кроме того, наличие других бороздок, по мнению Абеля, позволяет предполагать существование и других плавников. На основании данных, опубликованных Криком (Crick, 1902, 1907), Абель предполагал существование у белемнитид лишь шести рук.

Белемниты обитали в относительно мелководных зонах моря над илистым дном, образуя большие стаи. Белемниты, обладавшие длинными рострами, были быстрыми пловцами. По мнению Абеля, наличие ростров других очертаний свидетельствует о ином образе жизни животных, которым они принадлежали: придонном или парящем.

Основные функции ростров заключались, по предположениям Абеля, в разрезании толщи воды при плавании (белемниты плавали ростром вперед), раздвигании водорослей и копании илистого дна. Кроме того, ростры могли служить орудием нападения и уравновешивали фрагмокон, камеры которого были заполнены газом.

Нэф указывает, что существенным недостатком реконструкций Абеля является неправильное сочетание последним скелетных элементов и мягких частей тела животного. Нэф считает, что белемниты не могли иметь «талии», подобной изображаемой Абелем (рис. 69-*2*). По Нэфу, пропорции в теле белемнита были иными, так как мягкая часть его была более тесно связана с фрагмоконом и ростром (рис. 70). Резко возражал Нэф и против вывода Абеля о наличии у белемнитид лишь шести рук.

Условия жизни и обитания белемнитид, по Нэфу, в общих чертах были близки современным теутидам. Белемниты отнюдь не могли быть бентонными формами (Абель, как уже указывалось

выше, допускал возможность существования подобных форм). Это были жители поверхностных слоев прибрежной зоны моря и лишь немногие специализированные формы приспособились к обитанию в более глубоких частях открытого моря.

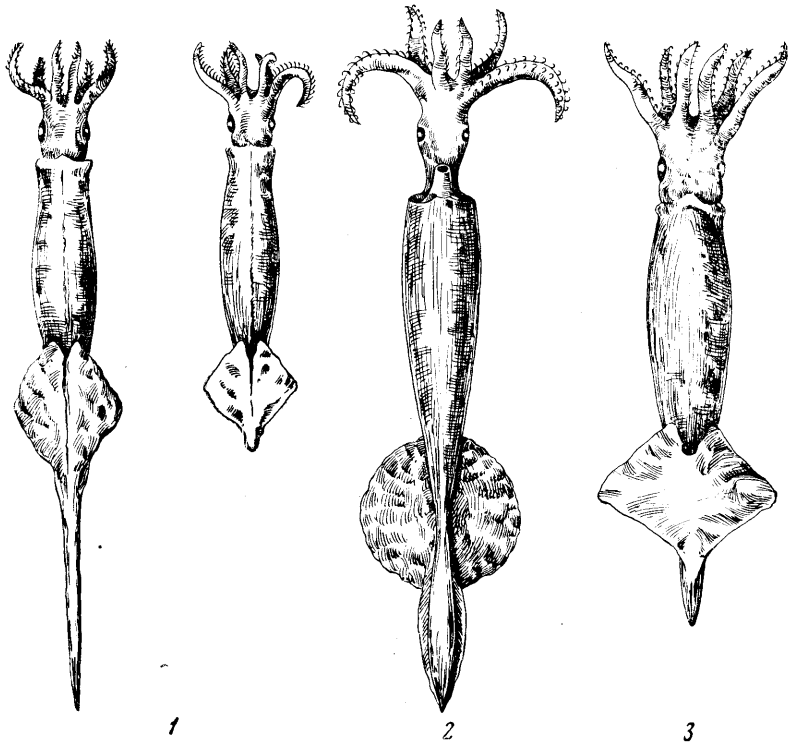


Рис. 69. Реконструкции тела белемнитов. (По Абелю, 1916, фиг. 96—97): *1—Salpingoteuthis acuaria* (Schloth.) (лейас, Вюртемберг), справа—молодой экземпляр до образования ростра, слева—экземпляр с ростром; вид со спинной стороны; *2—Hibolites semihastatus* (Blv.) (средняя юра, Швабия); вид с брюшной стороны); *3—Homaloteuthis spinata* (Quenst.) (средняя юра, Швабия); вид со спинной стороны

По Нэфу (Naef, 1922, стр. 47, 175, 192 и др.; 1922а, стр. 584 и др.), основное назначение ростра: 1) защита конуса фрагмокона от повреждений при возможных толчках и 2) утяжеление заднего конца тела для стабилазации горизонтального положения тела животного при плавании.

Нэф (Naef, 1922, стр. 16, 47, 220 и др.) отмечает, что роль фрагмокона как гидростатического аппарата несомненна, но вот механизм действия этого аппарата для него не ясен. Фрагмокон не был лишь приспособлением для погружения и поднятия путем простого нагнетания или выкачивания воды из камер, как пред-

полагал Абель (Abel, 1916, стр. 168), так как при этом не учитывается действие фактора глубины.

Прелль (Prell, 1921, стр. 302—308; 1922, стр. 314—315) разделяет взгляды Нэфа по разобранным вопросам, но реконструкция тела белемнита, предложенная им, существенно отличается от нефовой (рис. 71). Характерно более резкое смещение плавников назад. Плавники шире и длиннее; на спинной стороне тела они срастались.

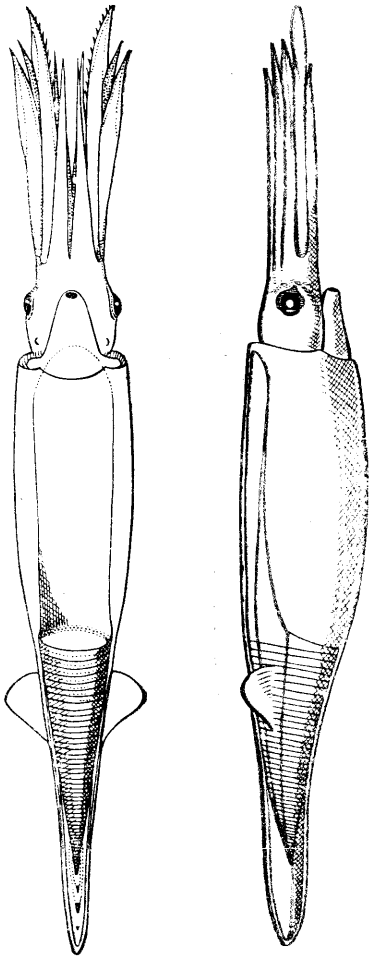


Рис. 70. Реконструкция тела *Megateuthis giganteus* (Schloth.), юная форма. (По Нэфу, 1922, фиг. 67). Слева вид с брюшной стороны, справа — сбоку

Последующие исследователи в основном принимают построения Нэфа или Абеля, касающиеся воссоздания общего облика белемнитов.

Кретцои (Kretzoi, 1942, стр. 132), Харди (Hardy, 1956, стр. 265), а в самое последнее время Эрнст (1964, стр. 156) и Стевенс (Stevens, 1965, стр. 49) считают, что основная функция ростра — в уравновешивании подъемной силы фрагмокона и придании горизонтального положения телу при спокойном плавании.

Роже (Roger, 1952, стр. 693, 703—704) видит в ростре орган более универсального назначения: 1) опорный элемент всего тела, 2) защита от ударов и толчков, 3) облегчение быстрого плавания ростром вперед, 4) уравновешивание фрагмокона, 5) закрепление в илистом осадке и 6) орудие нападения.

Мортон (Morton, 1958, стр. 205) полагал, что белемниты, будучи быстрыми пловцами, должны были иметь удлиненную форму. Именно подобная форма обеспечивалась наличием ростра. Фрагмокон придавал плавучесть всему телу, а к проостракуму крепилась мантия.

Как подчеркивает Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 153), торпедовидная форма тела, прочный внутренний скелет и плавники белемнитов свидетельствуют о том, что они были хорошими пловцами. Ростр, к которому прикреплялись мускулы (место прикрепления — бороздки), управлявшие движением плавников, как и проостракум, выполнял в основном опорные функции.

Вместе с фрагмоконом ростр составлял «гидростатическую систему, поддерживавшую животное в определенном положении». Все остальные функции, которые приписываются ростру, Г. Я. Крымгольц считает недоказанными.

По мнению К. А. Кабанова (1959, стр. 37), ростр был в основном опорным органом, поддерживавшим мягкие ткани задней ча-

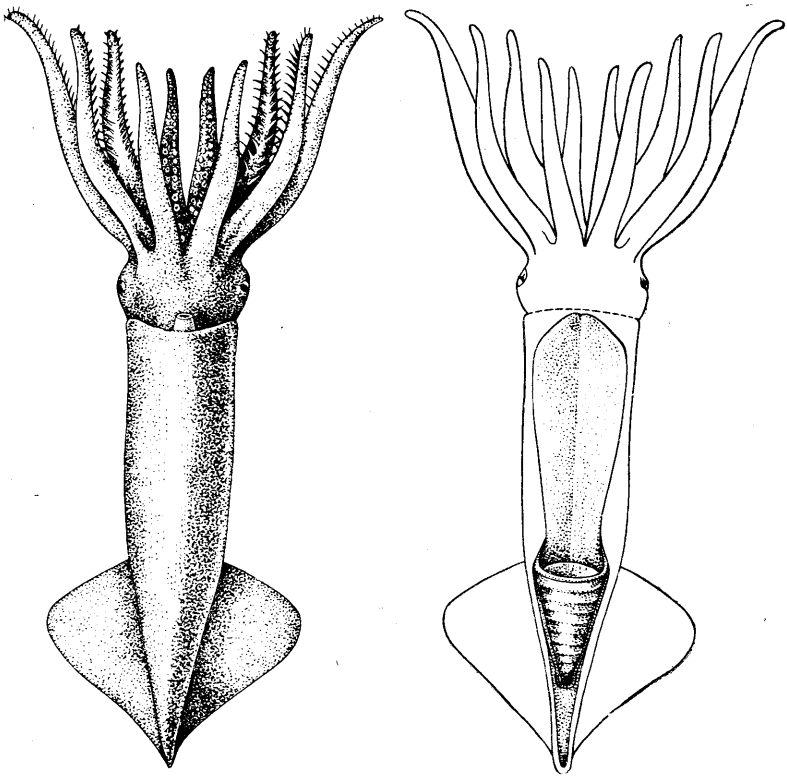


Рис. 71. Реконструкция тела белемнита. (По Преллю, 1922, фиг. 3 и 4). Слева — вид с брюшной стороны, справа — очертания тела с контуром скелетных частей. Рисунки представляют предполагаемый облик юрских белемнитов вообще, а не какого-либо определенного вида. Очертания тела в основном соответствуют контуру современного *Gonatus fabricii* (по Пфефферу); строение рук — Belemnites montefiorei (по Крику); скелет дан по представлениям Абеля

сти тела белемнита. Кроме того, ростр был основой рулевого управления. Эти же представления о функциях ростра разделяет Г. К. Кабанов (1964).

По Конгелю (Kongiel, 1962, стр. 125—126), ростр верхнемеловых белемнитов облегчал поступательное движение животного и его маневрирование. Весьма оригинальны представления Конгеля

об условиях обитания верхнемеловых белемнитов и связанных с этими условиями особенностях строения ростров. Ранее уже неоднократно сообщалось, что Конгель не считает обоснованным разделение белемнителл и белемнелл. По его убеждению, это формы одного рода, но приспособившиеся к обитанию в холодных (белемнеллы) и теплых зонах моря (белемнителлы). Белемнеллы, обитавшие в холодной и, следовательно, в более плотной воде, испытывали большие трудности при движении, чем формы, жившие в теплой воде. С этим обстоятельством связана форма ростра и ее изменение в процессе онтогенеза. Юные особи двигались в холодной воде с относительно большим затруднением (чем взрослые) в связи со слабым развитием мускулатуры. Поэтому у форм, обитавших в холодной воде, на юных стадиях развития проявлялась тенденция к удлинению и заострению ростра: это облегчало их передвижение. Собственно, именно этим Конгель объясняет появление длинного первого видимого ростра у белемнелл. Взрослые и старческие формы с сильной мускулатурой испытывали меньшие затруднения при плавании в холодной воде, и поэтому форма их тела не была так тесно связана с температурными условиями среды. Юным особям белемнителл — обитателям более теплых зон моря — незачем было удлинять свой ростр для облегчения плавания: поэтому-то у них первый юный ростр короткий.

По мнению Конгеля, маневрирование при движении белемниты осуществляли главным образом с помощью плавников и частично с помощью ростра. Таким образом, Конгель придает рострам в какой-то мере функцию рулевого управления, как и К. А. Кабанов, однако с тем существенным различием, что, по Конгелю, ростр был жестким, а, по Кабанову, управление, очевидно, осуществлялось изгибанием самого ростра.

Основные функции ростра, по В. А. Густомесову (1961, стр. 196—199):

I. Функция плавания: 1) компенсация подъемной силы фрагмокона для придания горизонтального (плавательного) положения телу; 2) рассекание толщи воды при движении.

II. Функция защиты фрагмокона.

ЗАМЕЧАНИЯ О НАЗНАЧЕНИИ РОСТРА И ФРАГМОКОНА И ОБ ОБЩЕМ ОБЛИКЕ ТЕЛА ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

I

При определении внешних очертаний тела верхнемеловых белемнитов существенно определить не только место, которое занимает ростр, но также характер его сочленения с телом и относительные размеры.

Несомненно, как и у современных кальмаров, стержневидное образование раковины — ростр — находилось на заднем конце удлиненного тела. Подобное расположение ростра ни у кого не вызывает никаких сомнений. Ростр был сопряжен с фрагмоконом.

У ростров средних размеров число камер фрагмокона составляло несколько десятков, возможно даже достигало 100 (у современной сепии их около 100). В ископаемом состоянии сохраняются лишь камеры ранних стадий развития животного. Очевидно, последние камеры были значительно крупнее начальных.

Мы думаем, что соотношение между ростром и фрагмоконом у верхнемеловых белемнитов было примерно таким же, как у *Hibolites semisulcatus* Münst. (Naef, 1922, фиг. 90), т. е. примерно 1 : 1.

Основная часть мягкого тела белемнита размещалась между проостракумом на спинной стороне и мускульной мантией на брюшной и боковых сторонах, т. е. в объеме, который, очевидно, составлял жилую камеру белемнита. Последняя камера фрагмокона являлась, так сказать, «основанием» жилой камеры. Если исходить из имеющихся данных о соотношении длины ростра, фрагмокона и проостракума у юрских белемнитов, то окажется, что ростр составлял около $^1/_3$—$^1/_4$ общей длины перечисленных трех элементов раковины, т. е. длины всего тела животного, но без рук. Если же учесть длину рук, то в этом случае длина ростра, очевидно, не превышает $^1/_5$—$^1/_6$ общей длины тела животного.

Следовательно, можно предполагать, что ростр длиной 10 *см* принадлежал животному, длина тела которого была не менее 50 *см*.

Роже (Roger, 1952, стр. 703) и Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 153) указывают, что длина белемнитов достигала 2—2,5 *м*. Очевидно, имеются в виду крупные юрские или нижнемеловые формы. Мортон (Morton, 1958, стр. 205) приводит примерно такого же порядка цифру для крупных форм (6—8 футов), а длина мелких форм, по его данным, составляла около 1 фута.

Общее поперечное сечение ростра было значительно меньше поперечника собственно тела белемнита. Передние участки ростра были перекрыты мантией большей толщины, чем задние. Об этом свидетельствуют характер расположения отпечатков сосудов и разного рода повреждений на различных участках ростра.

Нам представляется мало вероятным предположение Швеглера об общей значительной толщине мягкого покрова ростров. В целом задний и средний участки ростра были покрыты не очень толстой, местами «кожистой» мантией; возможно даже, что ростр у некоторых старых особей временами выступал наружу (см. стр. 49, 110, 127). Это подтверждается данными Зейлахера о поселении усоногих-комменсалов на рострах (см. стр. 143).

Таким образом в переднем направлении тело белемнита значительно расширялось. Поэтому реконструкции Нэфа (см. рис. 70) и особенно Прелля (см. рис. 71) нам представляются более правильными, чем реконструкции Абеля (см. рис. 69).

В целом общие контуры тела белемнитов были близки очертаниям тела современных кальмаров. В этом отношении поразитель-

на зарисовка Н. Н. Кондаковым тела моротейтиса в сопоставлении с предполагаемым обликом белемнита (см. рис. 67).

Как и у кальмаров, у белемнитов тело обладало резко выраженной двусторонней симметрией (расположение дорсо-латеральных бороздок, общее поперечное сечение ростра, строение апикальной линии, характер расположения повреждений и т. д.). Нам представляются заслуживающими внимания наблюдения В. А. Густомесова (1961, стр. 196—199) о связи эксцентриситета апикальной линии ростров с общей формой животных и условиями их обитания. Возможно, что белемнеллы (кроме *Bel. arkhangelskii*), у которых апикальная линия расположена ближе к брюшной стороне ростра, чем у белемнителл, обладали несколько более уплощенным телом, чем последние. А это, в свою очередь, позволяет предположить, что белемнеллы были более тесно связаны с мелководными или придонными участками моря по сравнению с белемнителлами.

Наконец последнее замечание о восстановлении общих очертаний тела белемнитов. Г. В. Зуев (1966, стр. 16—34) показал, что у современных кальмаров наибольшая толщина тела приурочена ближе к его середине — это облегчает быстрое плавание. В статье Г. В. Зуева и В. З. Махлина (1965) предпринята попытка определить по положению максимального утолщения ростров мелких актинокамаксов способности этих белемнитов как пловцов. Нам представляется, что при этом допускается просчет, так как при подобного рода реконструкциях следует иметь в виду толщину тела, но не толщину ростра.

II

Фрагмокон, как мы уже отмечали выше, по длине был примерно равен ростру, а может быть даже был длиннее. С ростром фрагмокон не был связан прочно.

Едва ли приходится сомневаться в том, что назначение основных элементов фрагмокона было таким же, как и камерной раковины современных спирулы и наутилуса. Очевидно, сифон действовал так же. Очень вероятно, что камеры, кроме газа, содержали также и жидкость, как это недавно установлено у современных головоногих (см. главы IX и X). Наконец, общее назначение фрагмокона было таким же: это гидростатический аппарат, повышавший плавучесть тела животного. По нашему мнению, нейтральная плавучесть белемнита едва ли обеспечивалась действием только камер фрагмокона. Представляется также, весьма вероятным, что животное могло регулировать общую плотность своего тела с помощью такого же механизма, который недавно был описан Г. В. Зуевым (1963) для кальмаров, т. е. изменением объема полостей тела, заполненных целомической жидкостью (см. стр. 214).

Таким образом, мы думаем, что нейтральная плавучесть белемнита (т. е. способность «парить») обеспечивалась совместным действием фрагмокона и полостей тела животного.

III

Обычно принято считать, что непременным дополнением к фрагмокону — гидростатическому аппарату — является ростр. Изложенные выше расчеты относительной длины ростра в теле белемнита приводят к выводу о том, что в целом вес ростра не был столь уж значительным по отношению к весу всего тела, как это обычно представляют. Мы полагаем, что вес внутриальвеолярных образований вместе с хрящами и остальными мягкими частями тела белемнита превышал вес его задней части, в которой располагался ростр. Абель (Abel, 1916, стр. 165) и Нэф (Naef, 1922, стр. 221) приводят расчеты, показывающие, что удельный вес вещества ростра, стенок фрагмокона, септ и т. п. составляет примерно 2,6—2,7, т. е. столько же, сколько весят раковины других моллюсков.

Поэтому нам представляется, что, во-первых, роль ростра в качестве противовеса подъемной силе фрагмокона была незначительной (во всяком случае, у форм с небольшими рострами) и, во-вторых, тело белемнита, вероятно, могло плавать вниз головой и вверх ростром. Последнее предположение косвенно подтверждается приводимыми в главе X данными о спокойном плавании спирулы головой вниз и о преимущественно подобном же положении тела у ряда теутид при передвижении по вертикали.

Таким образом мы думаем, что ростр вряд ли был существенно необходим для «утяжеления» заднего конца тела белемнита, чтобы обеспечить его горизонтальное положение. Основное назначение ростра было иным: он обеспечивал надежное и прочное крепление плавников (об этом подробнее несколько далее).

Суммируя имеющиеся данные о вещественном составе ростра и других частей раковины белемнитов, можно сказать следующее.

Ростр был сложен материалом, по своему составу в целом отличным от вещества фрагмокона и проостракума. Весьма возможно, что в сложении фрагмокона принимали участие фосфаты кальция, а проостракум целиком был образован органическим материалом, не сохранявшимся в ископаемом состоянии. В целом ростры верхнемеловых белемнитов были твердыми и, по-видимому, с самого своего формирования в основном кальцитовыми. Об этом свидетельствуют химический состав и структура вещества ростров (см. главы II и III), характер патологических явлений (см. главу IV) и посмертных повреждений (см. главу VI), а также получение сезонного эффекта при определении изотопных палеотемператур.

Одно из доказательств предположения о первоначально эластично-упругом ростре Г. К. Кабанов (1964) видит, по-видимому, в том, что у современного моротейтиса ростр хитиновый и эластичный. Дело, очевидно, в пропорции между минеральными и органическими компонентами вещества ростров. По нашему мнению, у верхнемеловых белемнитов в общем существенно преобладали первые.

У ряда верхнемеловых родов (актинокамаксы, белемнеллокамаксы, гониотейтисы) следует отметить заметное возрастание содержания органической составляющей вещества ростра.

IV

Имеющиеся в литературе данные о строении нескелетных частей белемнитов (главным образом юрских), с одной стороны, и данные о строении тела современных дибранхиат, с другой, позволяют сделать некоторые заключения и об устройстве собственно тела верхнемеловых белемнитов.

Очевидно, все элементы тела эндокохлий имелись и у белемнителлид. Прежде всего, для белемнитов (и это существенно отличало их от родоначальных форм) было характерно развитие мощной мускульной мантии, облекавшей тело (см. главу IX). Как и у современных эндокохлий, на брюшной стороне располагалась воронка. Крайне важным представляется нам наличие резких утонений мантии на спинной и особенно на брюшной стороне задней части тела спирулы (см. главу IX, см. также рис. 60). Прелль (Prell, 1921, стр. 188) допускает возможность существования подобной продольной рассеченности мантии белемнитид и ее связи с брюшной щелью. Нам представляется это предположение заслуживающим внимания. Однако, каким образом сочетаются брюшная щель и возможно рассеченная брюшная часть мантии, нам совершенно неясно. В главе II мы высказали предположение о возможной связи брюшной щели с воронкой. Это предположение основывалось лишь на том факте, что и воронка, и щель расположены вентрально. Возможно, что у белемнителлид воронка была размещена в разрезе мантии и располагалась ближе к ростру по сравнению с тем ее положением, которое предусматривают реконструкции Абеля и Нэфа (см. рис. 69 и 70). Мортон и Юнг (Morton, Yonge, 1964, фиг. 21), например, располагают воронку значительно ближе к ростру, чем упомянутые исследователи.

С брюшной щелью, несомненно, были связаны сосуды мантии (см. стр. 60), но сочетание мантии (или, правильнее, элементов мягкого тела) с брюшной щелью не выяснено. Конгель (Kongiel, 1962, стр. 126) предполагал, что в прорезь щели заходила «оторочка» («trimming») мантии. Подобного же мнения придерживаются и многие другие исследователи. К. А. Кабанов (1959, стр. 39) допускает, что в прорези брюшной щели располагался «пучок мышечных волокон», участвовавший в сгибании ростра. Связь с брюшной щелью мышечных образований исключается (см. стр. 63). Брюшная щель, несомненно, была связана с телом по-другому, а ее назначение было иным.

Если допущение о завершении переднего конца ростра раструбом с зияющим брюшным краем (см. стр. 71) правильно, то в таком случае брюшная щель в переднем направлении резко рас-

ширяется, переходя в брюшной край раструба. В целом наличие брюшной щели у белемнителлид мы, вслед за Конгелем (стр. 126), считаем одним из доказательств более тесной связи тела животного с ростром — скорее так, как показано Преллем (см. рис. 71), нежели Абелем (рис. 69).

Мы допускаем, что именно наличие вентрально расположенной воронки обусловило образование щели, переходящей вперед в зияющий раструб брюшного края ростра, а также возможное расчленение брюшного края мантии. Можно думать, что именно на участке раструба происходило сочленение широкой части или основания воронки с телом.

В строении воронки современных Decapoda еще не все выяснено. В частности, не выяснено назначение особого железистого образования (вороночного органа), расположенного на дорсальной поверхности воронки (Акимушкин, 1963, стр. 27—29). Конечно, и в воронке белемнитов, возможно, существовали подобные образования, и при этом можно предположить их связь с брюшной щелью. Можно также предположить, что элементы брюшной щели посредством какого-то невыясненного механизма были связаны и с фрагмоконом (по внешним признакам строения фрагмокона такая связь не прослежена; см. главу II). В частности, возможно, брюшная щель как-то участвовала в работе фрагмокона как гидростатического аппарата.

Новейшие наблюдения над современными головоногими (см. главы IX и X) показали, что механизм действия отдельных частей раковины и взаимодействие их с мягкими тканями очень тонки и сложны. Несомненно, и у вымерших головоногих функции отдельных элементов раковины и связь их с остальным телом были весьма сложными.

Заключая изложение наших представлений о назначении брюшной щели и о возможной ее связи с воронкой, мы подчеркиваем, что эти представления имеют сугубо предположительный характер.

V

Расположение плавников в задней части тела белемнита нам представляется несомненным. Подобное положение парных плавников принимается рядом исследователей (Abel, 1916, стр. 82—105; Naef, 1922, стр. 35—37; Prell, 1922, стр. 314—315; Morton, Yonge, 1964, фиг. 21; Stevens, 1965, стр. 48—53 и др.). Йекель (Jaeckel, 1958, стр. 498) указывает, что у подавляющей части кальмаров плавники расположены в крайней задней части тела. По его данным, плавники представляют складки мантии. Парные плавники обычно резко смещены к спинной стороне. В основании плавников располагается хрящ, к которому прикрепляется мускул плавников.

Судя по положению спинно-боковых площадок, парные плавники верхнемеловых белемнитов обладали значительным дорсальным смещением и, может быть, даже срастались на спинной сто-

роне, как у многих кальмаров и как это показано на реконструкциях Прелля и Абеля (см. рис. 69 и 71), но не так, как предполагает Стевенс (см. рис. 23). По нашему мнению, у верхнемеловых белемнитов плавники не могли размещаться так, как показано на реконструкции Нэфа (см. рис. 70). По нашим данным, и размеры плавников верхнемеловых белемнитов были более значительными, чем это предусматривается Нэфом. Плавники были более широкими (примерно такими, как на реконструкции Прелля) и у большинства современных кальмаров. Однако у верхнемеловых белемнитов, очевидно, более отчетливо было выражено заострение задней части тела, совпадающей с привершинным участком ростра.

По всей видимости, заостренная задняя часть тела белемнителлид выдавалась назад примерно так, как показано на реконструкциях Куммеля (Kummel, 1961, фиг. 10-4).

С нашей точки зрения, расположение плавников в задней части тела повлекло за собой развитие здесь ростра.

Жесткий ростр представляет опору для задней части тела животного, удлиняя и придавая ей заостренную форму, являясь жесткой основой для прикрепления плавников. В этом мы видим главное назначение ростра. Не исключена также возможность участия ростра вместе с плавниками в маневрировании при плавании. Это маневрирование осуществлялось, по всей видимости, так, как это предусматривает Конгель: изгибанием задней части белемнита.

Предположение Эрнста (Ernst, 1964, стр. 157) о существовании брюшного плавника, прикрепленного на стенке фрагмокона, нам представляется не приемлемым (см. стр. 64). По мнению упомянутого автора, парные спинные плавники в основном обеспечивали равновесие тела белемнита и кроме того, играли вспомогательную роль при поступательном движении. Гипотетический брюшной плавник, по Эрнсту, выполнял роль руля. Мы думаем, что изменение направления перемещения у белемнитов осуществлялось так же, как и у рецентных кальмаров.

VI

В литературе существуют различные мнения относительно числа рук у белемнитид. Большинство исследователей (d'Orbigny, 1842; Naef, 1921a, стр. 138—139; 1922, стр. 62, 91, 219; 1922a, стр. 583 и др.; Morton, 1958, стр. 205; Prell, 1921, стр. 211; 1922, стр. 302—308 и др.) считают, что число рук у белемнитов было равно десяти.

Крик (Crick, 1902, стр. 13; 1907, стр. 278—279), Штромер фон Рейхенбах (Stromer von Reichenbach, 1909, стр. 250) и Абель (Abel, 1916, стр. 207, 228—230, 236—237) полагают, что у белемнитов было всего шесть рук, а Мартенс (Martens, 1894, стр. 615) — восемь рук.

Прелль на основе сравнения с современными эндокохлиями

имеющихся данных по ископаемым формам пришел к выводу, что у последних могло быть только пять пар рук. Он считает, что заключение Крика основано на неправильной интерпретации находок ростров с отпечатками рук в лейасе Англии. Эти находки свидетельствуют о том, что число рук было не менее шести, но ничего не говорит о том, что оно было равно шести. Руки у белемнитов не были дифференцированы. Кроме присосок, они были снабжены и крючьями. Весьма ценные данные о числе и строении рук ископаемых эндокохлий доставили находки ископаемых белемнотеутид, в частности, в сеномане Сирии (Roger, 1944). У белемнотеутид 10 рук, вооруженных крючьями; руки не дифференцированы или одна пара по длине лишь немного больше остальных.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПАЛЕОБИОЛОГИИ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

I

На основании изучения онтогении ростров можно высказать некоторые предположения о стадиях развития и продолжительности жизни верхнемеловых белемнитов.

Достоверные данные о самых ранних стадиях развития белемнитов отсутствуют. Нэф (Naef, 1922a, стр. 584) предполагал, что уже на начальной камере появлялся «начальный ростр» («примордиальный ростр»). Этот ростр Нэф сравнивал с конечным шипиком современной сепии, появляющимся уже на эмбриональной стадии развития (с помощью этого шипика осуществляется прокалывание пленки яйца при вылупливании молодых особей сепии). Попутно с начальным ростром шло образование первых камер. В другом месте Нэф (Naef, 1922, стр. 203) сомневается в том, что начальный ростр белемнитов является эмбриональным образованием; весьма возможно, что он возникает в послеэмбриональную стадию. Но вот проостракум, по мнению Нэфа, несомненно уже имелся у эмбриона.

Абель (Abel, 1916) считал, что ростр появляется в эмбриональную стадию развития. Ханаи (Hanai, 1953, стр. 66) предполагал, что в эмбриональную стадию образуется только примордиальный ростр, а протоконх появляется во вторую (так называемую ортоцероидную) стадию; в эту же вторую стадию на примордиальном ростре наращивается юный ростр и появляются первые камеры фрагмокона (рис. 72).

По Мюллер-Штоллу (Müller-Stoll, 1936, стр. 167—168), раннее развитие белемнита (до приобретения им способности сохранять горизонтальное положение) распадается на три стадии: фетальную и две личиночные. В фетальную стадию появляется мягкое образование полукруглой или полуяйцевидной формы, не имеющее камер, лишенное какой-либо ориентировки в пространстве. В первую личиночную стадию возникает начальный проостракум,

образуется эпителий на апикальном конце bursa primordialis, из которой мягкие ткани появляются наружу и возникают первые камеры, придающие вертикальную ориентировку всей личинке. Во вторую личиночную стадию возникают внутренние слои эндотеки, участвующие в формировании камер из сифона; посредством незначительного эндогастрического изгибания намечается переход к горизонтальному положению. В следующую затем послеличиночную стадию начинается формирование ростра.

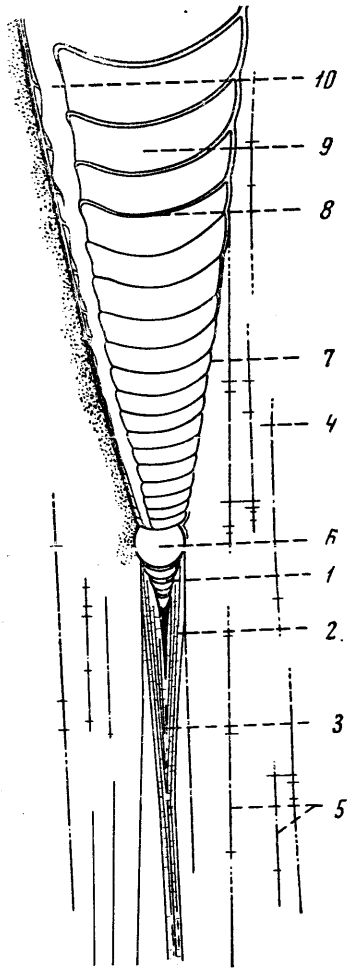


Рис. 72. Примордиальный ростр *Neohibolites mijakoensis* Hanai. Сильно увеличено. (По Ханаи, 1953, табл. VI, фиг. 5):

1 — примордиальный ростр; *2* и *3* — юный ростр различных фаз развития; *4* — ростр; *5* — линии нарастания; *6* — протоконх; *7* — конотека; *8* — септа; *9* — камера; *10* — сифон

Известно, что развитие современных головоногих моллюсков в основном заканчивается внутри яйца (Акимушкин, 1963, стр. 57; Зуев, 1964а, стр. 1440—1445). Поэтому можно предположить, что подобный характер развития был присущ также и ископаемым эндокохлиям.

Весьма отчетливо у верхнемеловых и у многих более ранних белемнитид выделяется первый видимый ростр, т. е. совершенно определенная юношеская стадия развития. Юношеская стадия и последующие стадии молодого ростра составляют первую основную стадию развития. По линиям нарастания ростров верхнемеловых белемнитов выделяется еще и вторая основная стадия развития, а у некоторых особей также и третья, старческая стадия ростра (см. стр. 38). Эти стадии совпадают с непионической, неанической и эфебическо-геронтической стадиями развития, по Фишеру (Fischer, 1947, стр. 1—24) и Пугачевской (Pugaczewska, 1961, стр. 118—119), и юной, взрослой и старческой стадиями, по Конгелю (Kongiel, 1962, стр. 10—14).

Контур первого видимого ростра у белемнителлид, как правило, очень отчетлив. Еще более резко обычно выражен рубеж между первой и второй основными стадиями развития. Этот рубеж отчетливо выражен не только образованием утолщенной граничной линии (см. рис. 11, 17, 18-*2*, 19 и др.). К границе первой и

второй основных стадий развития, кроме того, часто приурочено резкое смещение линии основания брюшной щели (см. рис. 21), фиксирующее какую-то приостановку в нарастании ростра. Об этом же свидетельствуют некоторые нарушения апикальной линии (см. табл. II, фиг. 7).

Все это указывает на то, что формирование граничной линии проходило в каких-то особых условиях, отражающих либо определенную фазу развития особи, либо какой-то сезон года. Нужно, однако, иметь в виду, что отделить климатическую сезонность от стадийности индивидуального развития, очевидно, трудно, так как сами стадии развития приурочены обычно к определенным сезонам года.

Интерес представляют сведения о сроках размножения и индивидуальном развитии современных головоногих. И. И. Акимушкин (1963, стр. 51—55) отмечает, что о сроках размножения современных головоногих моллюсков имеется мало данных. Период размножения большинства видов тропических, субтропических и южно-бореальных областей, по-видимому, приходится на весну и начало лета, так как именно в это время температура достаточна для развития яиц. У ряда видов сроки размножения растянуты. Спирула, как уже отмечалось в главе X, размножается преимущественно зимой. Подавляющая часть головоногих северных морей размножается в конце лета и осенью, когда вода этих морей достаточно прогревается.

В главе X уже отмечалось, что современные головоногие отличаются быстрым темпом роста и короткими сроками жизни. Там же отмечалось, что после нереста большинство современных головоногих погибает. Для нас представляют интерес сведения о развитии головоногих, приводимые И. И. Акимушкиным (стр. 56—59), который считает, что у многих видов рост прекращается осенью. Половая зрелость у многих видов наступает осенью, часто сроки ее наступления значительно растягиваются и, во всяком случае, за половым созреванием (различным по времени наступления у различных полов одного и того же вида) вовсе не следует сразу же размножение.

Теперь попытаемся расшифровать запечатленные линиями нарастания стадии развития ростра. Нэф (Naef, 1922a, стр. 586) считал, что первый видимый ростр образовался к осени первого года жизни белемнита. Видимо, этот вывод сделан на основе приведенных выше данных о характере развития современных головоногих моллюсков. Этот вывод представляется нам возможным. Вылупившаяся летом (очевидно, меловые бассейны Европы охватывали южно-бореальную и частично субтропическую области по терминологии Акимушкина, и поэтому откладывание яиц, вероятно, имело место весной—в начале лета) из яиц молодь к осени уже превращалась в небольшие, полностью сформировавшиеся особи.

Длина особей юной стадии развития белемнелл и белемнителл была различной. Об этом можно судить по длине первого видимо-

го ростра. Юные белемнеллы превосходили по длине белемнителл. В ископаемом состоянии довольно часто были находимы маленькие рострики, отвечающие этой стадии развития. Изображения подобных небольших ростров имеются в работах Шлютера (Schlüter, 1876, табл. LIV, фиг. 7, табл. LV, фиг. 5—7), Моберга (Moberg, 1885, табл. VI, фиг. 16—18) и др.

Крайне любопытными оказались данные послойного определения отношения O^{18}/O^{16} в рострах некоторых белемнелл: первый видимый ростр всегда показывает более высокие значения температур по сравнению с остальным ростром (рис. 73). Очевидно, это можно объяснить тем, что только что появившееся животное обитало при температурах более высоких, чем в последующие стадии развития. Можно думать, что подобные температуры были связаны не только с сезоном года (весна — лето), но и с относительно мелководными условиями обитания; животные взрослых стадий, по рострам которых не получены такие температуры, очевидно, никогда более не попадали в подобные мелководные условия.

Время образования граничной линии — наиболее резко выраженной в онтогенезе всего ростра — вероятнее всего совпадает со стадией полового созревания белемнита. Весьма возможно, что, как и у многих современных головоногих моллюсков, это созревание (или только начало его) было приурочено к осени (второй осени жизни белемнита). Во время образования половой системы и половых продуктов резко замедлялся рост всего животного (в том числе и ростра). Этим объясняется сгущение элементарных линий нарастания, образующих граничную линию (см. стр. 34), а также смещение линии основания брюшной щели (см. стр. 107). Весной наступал период размножения и затем смерть животного. Таким образом, продолжительность жизни подавляющей части белемнитов (все приводимые здесь заключения сделаны на основании изучения ростров только белемнителл и белемнелл) составляла всего лишь два года. Лишь некоторые крупные ростры (главным образом, белемнеллы), на которых прослеживается третья старческая стадия нарастания, принадлежали особям, жившим, возможно, три года.

Конечно, приведенные выше заключения о стадиях развития и продолжительности жизни являются сугубо предварительными. Необходимы специальные исследования онтогении белемнитов.

Приведенные выше предположения о продолжительности жизни белемнителлид (2—3 года) в общем согласуются, с одной стороны, с оценкой продолжительности жизни некоторых мезозойских белемнитид, полученной при изотопных исследованиях (3—4 года; Urey et al., 1951), и с другой — с наиболее обычными сроками жизни современных дибранхиат (см. стр. 219—221).

В связи с возможной приуроченностью формирования граничной линии ростров верхнемеловых белемнитов к периоду полового созревания привлекают внимание имеющиеся в литературе толкования времени появления так называемого э п и р о с т р а

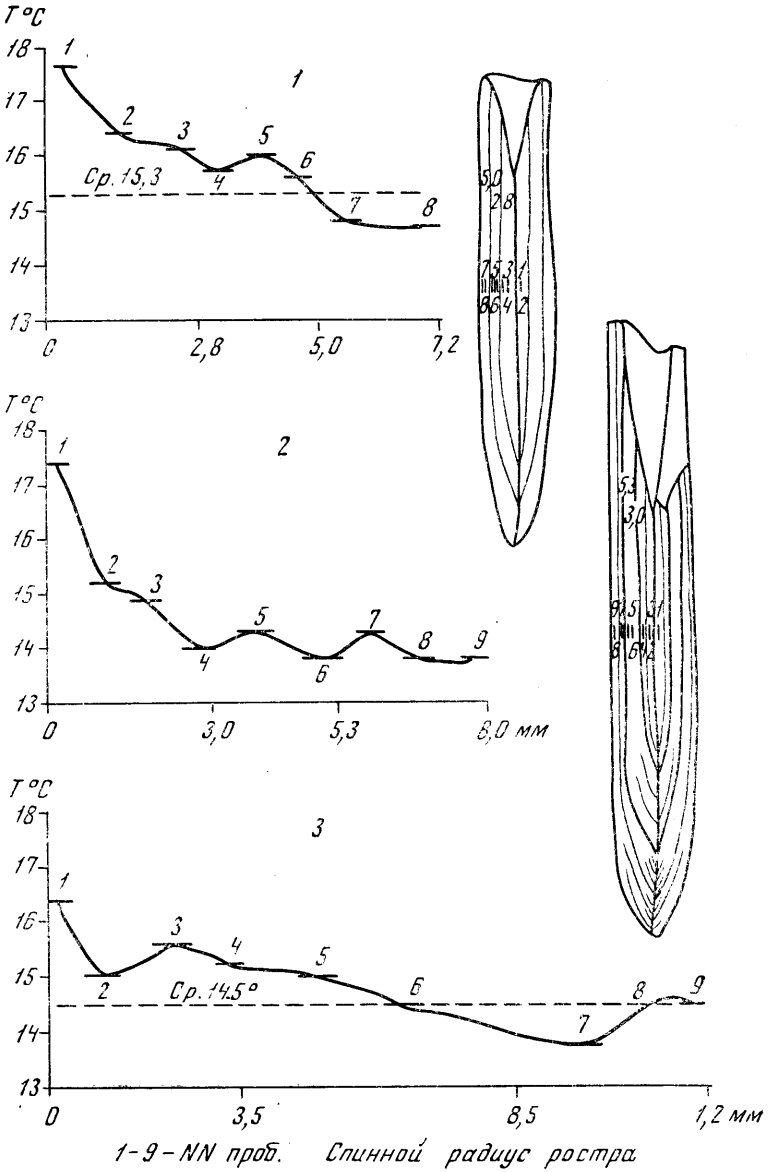


Рис. 73. Сезонные температуры по рострам нижнемаастрихтских белемнелл. (По Д. П. Найдину, Р. В. Тейс и И. К. Задорожному, 1966, рис. 1):

1—*Belemnella licharewi* (Купянск, Харьковская обл., № 953/2, основание маастрихта); *2*—*Bel. sumensis occidentalis* (Крымское, Луганская обл., нижний маастрихт, № 6197/8); *3*—тот же подвид (Бол. Чернечина, Сумская обл., нижний маастрихт, № 6104/8)

ряда юрских и нижнемеловых белемнитов. Под эпиростром понимают резко удлиненные цилиндрические стержни, наращивающие задний конец ростров; стенки эпиростра, как и ростр, имеют радиально-концентрическую структуру, но их центральная часть заполнена беспорядочно ориентированными кристаллами карбонатов. Ростры с подобными стержнями неоднократно изображались многими авторами (Zittel, 1881—1885, фиг. 678 и др.). В качестве самостоятельного элемента они впервые были выделены Мюллер-Штоллом (Müller-Stoll, 1936, стр. 176).

Лиссажу (Roger, 1952, стр. 703) предполагал, что эпиростры возникали на тупых рострах самок в последнюю стадию их развития. Роже (Roger, 1952, стр. 700—701), отмечая, что значение эпиростра очень неясно, тем не менее допускал (как и Лиссажу) возможность связать его появление с каким-то физиологически активным периодом жизни животного (например, созреванием гонад). Швеглер (Schwegler, 1949, стр. 299), Г. Я. Крымгольц (1958, стр. 150), Г. К. Кабанов (1964, стр. 11) не склонны рассматривать эпиростры как отражение стадии развития белемнитид.

Автор никогда не занимался изучением эпиростра и поэтому весьма далек от каких-либо определенных суждений о его назначении, времени появления и т. п. Однако опубликованные материалы по эпиростру позволяют провести известную аналогию между появлением граничной линии белемнителлид (и многих других белемнитид) и формированием эпиростра.

II

Имеющиеся данные о существовании у некоторых видов и подвидов двух групп ростров, отличающихся средними размерами, позволяют предположить, что эти различия связаны с половым диморфизмом.

Среди ростров сеноманского *Praeactinocamax primus curtus* из одного местонахождения имеется примерно равное количество длинных и коротких (Найдин, 1964, стр. 61—62). Весьма возможно, что в этом случае мы имеем дело с половым диморфизмом. «Короткие» и «длинные» ростры *Belemnella lanceolata lanceolata*, обнаруженные в нижней части нижнего маастрихта бассейна Десны, также, возможно, принадлежат различным полам. Вероятно, некоторые виды изменчивости *Belemnitella langei* в какой-то степени обусловлены половым диморфизмом.

Как известно, у некоторых современных головоногих одним из различий полов является величина особей. Маковский (Makowski, 1962) и Хоуша (Houša, 1965) среди других признаков, как они вполне справедливо допускают, полового диморфизма у некоторых юрских аммонитов отмечают также абсолютные размеры раковин. В недавно появившейся работе Вестермана (Westermann,

1964, стр. 33—73) излагаются результаты исследования по выявлению полового диморфизма у аммонитов среднеюрского семейства Otoitidae. По данным Вестермана, выделяется несколько «пар», отличающихся рядом признаков и в первую очередь размерами. Эти «пары» обычно относят к различным видам и даже к различным родам. На основании сравнения с соотношением средних размеров самок и самцов современных головоногих Вестерман предполагает, что самки аммонитов обладали более крупными раковинами, чем самцы (соотношение в средних размерах раковин каждой «пары» изменяется от 1,6 : 1 до 6 : 1).

О возможности объяснения различий в длине ростров, происходящих из одного местонахождения, половым диморфизмом писал еще д'Орбиньи (d'Orbigny, 1842, стр. 67—69). Он предполагал, что удлиненные ростры принадлежат самцам, а более короткие и толстые — самкам. Лиссажу также приписывал стройные длинные ростры самцам, а самкам — тупые, приобретавшие на последней стадии развития эпиростр (см. Roger, 1952, стр. 703).

По нашему мнению, указанные различия в средних размерах ростров сеноманских преактинокамаксов и нижнемаастрихтских белемнелл скорее всего объясняются половым диморфизмом. Но вот о зависимости длины ростра от пола мы ничего сказать не можем. Не совсем ясно, почему Вестерман так категорически утверждает, что у современных цефалопод самки всегда крупнее самцов. У *Argonauta* и у многих других дибранхиат это действительно так, но у спирулы, например, самцы крупнее самок (см. стр. 213).

Стевенс (Stevens, 1965, стр. 54) отрицает возможность проявления половых различий на рострах белемнитов. Основываясь главным образом на реконструкциях Нэфа (Naef, 1922, в частности на фиг. 62), он считает, что гонады в теле белемнитов располагались таким образом, что половой диморфизм, если он вообще мог отражаться на их скелете, проявлялся только на проостракуме, но не на ростре.

ВЛИЯНИЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

I

Данные пространственного распространения верхнемеловых белемнитов убедительно показывают, что ведущим в этом распространении был фактор климатический. Только влиянием климатического фактора можно объяснить субширотные простирания границ родов и подродов, видов и подвидов верхнемеловых белемнитов. Полученные результаты лишь уточняют выводы автора о географическом распространении белемнителлид в Евразии, сделанные ранее (1954).

Представления о существенном влиянии климатического фактора на географическое распространение мезозойских белемнитов были высказаны рядом авторов XIX в. Но впервые Неймайр (Neumayr, 1883) убедительно обосновал эти представления. В частности, выделяемые им климатические пояса различались составом фауны белемнитид.

В. А. Густомесов недавно (1961, стр. 194) провел разделение территории европейской части СССР на несколько поясов, различающихся составом верхнеюрских белемнитов:

1) северный пояс (Тиман, полярные острова) — исключительно цилиндротейтисы и пахитейтисы; гиболиты отсутствуют;

2) средняя полоса (Московская, Рязанская, Ивановская и другие области) — очень много цилиндротейтисов и пахитейтисов; в частности, очень обильны *Cylindroteuthis beaumonti* (Orb.) и близкие виды; изредка гиболиты;

3) южная полоса (Донбасс, Брянская обл. и др.) — широкое распространение мелких гиболитов; пахитейтисы и цилиндротейтисы играют подчиненную роль;

4) Крым и Кавказ — гиболиты; пахитейтисы и цилиндротейтисы отсутствуют.

Различия в фауне этих поясов обусловлены влиянием температурного фактора.

В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева (1966, стр. 177) также считают, что основным фактором, определявшим своеобразие фауны (и прежде всего белемнитов) арктических морей, могла быть только температура воды.

Мы еще раз подчеркиваем, что именно климатический, температурный фактор определял распространение белемнитов в позднемеловых бассейнах Евразии.

Несомненно, зависимость между географическим распространением и температурой,— как и в современных морях и океанах,— в позднемеловых бассейнах не была простой, так сказать, прямолинейной. В ряде последних работ (Гурьянова, 1955; Hutchins, 1947; Hedgpeth, 1957; Gunter, 1957; Fischer, 1960; Кузнецов, 1963 и др.) показано, что несмотря на то, что температура является наиболее важным фактором, управляющим расселением организмов, конкретное распространение того или иного вида является результатом влияния многих факторов.

Наиболее сложным, как нам представляется, является выяснение зависимости температурного фактора от собственно географического положения и от вертикальной зональности. Установлено, что многие современные группы, обитающие в теплых морях на значительных глубинах, в холодных морях живут на меньших глубинах, но при той же температуре. Но, с другой стороны, существуют формы, обитающие в относительно узком ареале, но при различных температурах (например, современная спирула; (см. стр. 209).

В заключение рассмотрения температурного фактора несколько слов о его влиянии на размеры животных. По нашим данным (см. выше), а также по данным Юри и др. (Urey et al., 1951), у одного и того же вида верхнемеловых белемнителлид отмечается приуроченность крупных особей к северным, а мелких — к южным ареалам распространения вида. В. А. Густомесов (1961), отмечает, что на севере Европы распространены верхнеюрские роды белемнитид с более крупными рострами, чем на юге.

По-видимому, это обусловлено прежде всего тем, что для большинства белемнитид (и в том числе для белемнителлид) — форм, явно тяготевших к северным, относительно холодным морям,— в северных зонах были более благоприятные температурные условия. В какой-то мере этот факт согласуется с наблюдениями ряда авторов (Самойлов, 1925; Loeb, Narthrop, 1916; Gunter, 1957), показывающими, что в холодных морях организмы растут медленнее, созревают позже, живут дольше и достигают более крупных размеров.

II

В ряде случаев достаточно определенно может быть установлено влияние фактора глубины на распространение верхнемеловых белемнитов.

Каковы были глубины позднемеловых бассейнов Евразии?

О глубинах этих бассейнов имеются резко различные представления. Так, до настоящего времени нет единого мнения о глубинах образования белого писчего мела и мелоподобных пород, весьма широко распространенных в пределах Русской платформы. Поэтому, если мы имели бы данные о глубинах образования этих осадков, то тем самым мы получили бы представление о глубинах значительных участков позднемеловых бассейнов.

Джукес-Браун (Jukes-Browne, 1903, стр. 355—358, 550—557; 1904, стр. 361—378) полагает, что глубины образования карбонатных пород верхнего мела Англии были порядка 800—1000 *м* и временами даже глубже. Известно, что А. Д. Архангельский (1912, стр. 479) также считал, что писчий мел нижнего маастрихта Поволжья образовывался на глубинах, вероятно, свыше 1000 *м*.

Фогт в одной из ранних своих работ (Voigt, 1929, стр. 122) считал, что нижнемаастрихтский писчий мел о. Рюгена образовался при меняющихся условиях глубины: отдельные прослои, богатые мшанками и другими организмами, формировались на глубинах около 300 *м*, а разделяющие их прослои, почти лишенные остатков крупных окаменелостей, образовывались на глубинах свыше 1000 *м*.

Однако уже давно установился взгляд на карбонатные осадки (и в частности, писчий мел) верхнего мела, как значительно более мелководные образования.

Кайе (Cayeux, 1897), Вудс (Woods, 1897) на основании ряда признаков (наличие обломанных толстых створок и т. п.) показали, что меловые толщи Англо-Парижского бассейна образовывались на относительно небольших глубинах — не свыше 200—300 *м*.

Позже Фабр (Fabre, 1940, стр. 321—326) на основании изучения фауны моллюсков подтвердил выводы Кайе и Вудса об относительной мелководности верхнемеловых карбонатных пород Франции.

Бергквист и Коббан (Bergquist, Cobban, 1957, стр. 871) отмечают, что верхнемеловые карбонатные осадки Северной Америки формировались на глубинах от 20 до 200 *м*.

Г. И. Бушинский (1954, стр. 210) отмечает, что верхний предел глубин накопления писчего мела достаточно определенно может быть оценен цифрой порядка 100 *м*. Значительно сложнее определить максимальную глубину формирования мела. По его мнению, можно предположительно ее оценить примерно в 400—500 *м*.

Палеоэкологический анализ рюгенского нижнего маастрихта (и в частности, характер бентоса), осуществленный недавно Нестлером (Nestler, 1965, стр. 111—113), показал, что значительные колебания глубин накопления писчего мела, допускавшиеся Фогтом, исключаются: писчий мел формировался на глубинах 100—250 *м*.

Что же могут дать сведения о белемнитах при определении глубин позднемеловых бассейнов и, в частности, глубин образования писчего мела?

Прежде всего напомним, что ростры верхнемеловых белемнитов не проявляют какой-либо приуроченности к определенным фациям. Это, по нашему мнению, обусловлено тем, что белемниты были нектонными животными, обитавшими в пелагиали. Как и современные кальмары, белемниты были отличными пловцами. Этот вывод основывается на приведенных выше результатах воссоздания общего облика тела верхнемеловых белемнитов. Животные с удлиненным торпедовидным телом, несомненно, были весьма активными обитателями пелагиали.

Приведенные в главе IV данные о прижизненных повреждениях и характере их расположения на рострах свидетельствуют о том, что многие из этих повреждений (различные переломы, шрамы — «царапины» и т. д.) получены при ударе о предметы на дне, при задевании или касании дна. Вряд ли наличие этих повреждений говорит о придонном образе жизни белемнитов. В частности, на рострах верхнемеловых белемнитов полностью отсутствуют какие-либо следы использования ростра в качестве «роющего» орудия, нет никаких следов истирания ростров и т. п.

Правильнее предположить, что лишь временами белемниты попадали в придонные зоны моря. Но вот теперь вопрос: на каких глубинах?

Наши данные, как нам представляется, достаточно убедитель-

но говорят о том, что эти глубины были незначительными. Прежде всего, о небольших глубинах свидетельствуют следы разнообразных сверлящих и прирастающих организмов. Столь многочисленные и разнообразные поселения характерны только для относительно небольших глубин. Несомненно, широкое распространение сверлящих водорослей в рострах верхнемеловых белемнитов говорит о том, что после смерти животных эти ростры попадали на участки дна бассейна, по глубинам не выходящие за пределы фитали, т. е. нескольких десятков метров. Еще раз подчеркнем: ростры со следами сверлений и прирастаний в равной мере встречаются и в различных карбонатных породах, и в песчаных породах большей части Русской платформы.

Дорсей (Dorsey, 1917, стр. 122—128) подметил очень важную особенность в распространении верхнемеловых белемнитов: они приурочены главным образом к фации писчего мела и близким к нему разностям и фации глауконитовых песков. Известно, что упомянутые фации являются доминирующими в составе пород верхнего мела Русской платформы. Дорсей объясняет установленную им закономерность накоплением этих двух типов пород в условиях примерно одинаковой глубины. Глубины образования глауконитовых осадков от нескольких десятков метров до 150—200 *м* установлены в современных морях. При фациальном анализе глауконит применяется как достаточно надежный индикатор глубин, соответствующих внешней части шельфа. Отсюда следует, что и писчий мел, а также близкие фации образовывались примерно на таких же глубинах.

Следовательно, весьма обширные области распространения белого писчего мела и родственных ему осадков на платформе, очевидно, должны быть отнесены к осадкам шельфового типа.

О небольших глубинах бассейнов, занимавших громадные области Русской платформы, в какой-то мере свидетельствуют также следы значительной подвижности придонных вод (наличие механически поврежденных раковин моллюсков и ростров белемнитов, небольшая скорость погребения ростров и т. д.). По данным, полученным в последние годы океанологами, сильные придонные течения существуют и на очень значительных глубинах. Но в позднемеловых бассейнах платформы, подвижность зоны седиментации, в сочетании с приведенными выше данными, по нашему мнению, свидетельствует о небольших глубинах.

Еще одно доказательство небольших глубин обитания белемнитов мы, вслед за Абелем (Abel, 1916), видим в наличии у них чернильного мешка: они могли обитать преимущественно в освещенной зоне моря.

Поверхностные участки глубоководного моря также освещены, однако отлично плававшие белемниты не встречаются в относительно глубоководных осадках. Мы думаем, что, как и современные обитатели шельфа (даже очень подвижные формы), белемниты были привязаны к нему, как к области питания и участкам

благоприятным для нереста. Очевидно, нерест проходил на наиболее мелководных участках моря с хорошо прогреваемой водой (см. стр. 258), возможно, в прибрежной зоне.

Абель (Abel, 1916, Нэф (Naef, 1922), Стевенс (Stevens, 1963, 1965), Майр (Mayr, 1964) и некоторые другие авторы также предполагают, что мезозойские белемниты в основном были обитателями шельфовых морей.

По данным В. Н. Сакса и Т. И. Нальняевой (1964—1966), верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера Евразии, обладавшие крупными, короткими рострами, обитали в мелководной прибрежной зоне (возможно, даже вели придонный образ жизни), а формы с более длинными и тонкими рострами обитали как в прибрежной зоне, так и в открытом море (глубины открытого моря порядка 100—200 и более метров).

Однако верхнемеловые белемниты (во всяком случае, достигшие стадии молодого ростра) едва ли обитали в поверхностных слоях воды вблизи берегов, как предполагает Нэф (Naef, 1922, стр. 191). Изотопные температуры по верхнемеловым белемнитам в среднем на 4—7° ниже температур, полученных по двустворкам, брахиоподам, серпулам и некоторым другим организмам, обитавшим в мелководных, более теплых участках бассейна (Тейс и др., 1965). По нашим представлениям, белемниты населяли толщу воды на глубинах порядка не более 100—200 *м* на значительных участках позднемеловых бассейнов Русской платформы.

Настоящий подраздел мы начали с утверждения, что в некоторых случаях намечается влияние фактора глубины на распространение белемнитов.

В туронских и коньякских отложениях Западной Европы, с одной стороны, и Закаспия, с другой, достаточно обычны белемниты. А в одновозрастных осадках юго-западной и южной окраин Русской платформы и Крыма, принадлежащих примерно тому же субширотному поясу, что Европа и Закаспий, белемниты отсутствуют. Исчезновение белемнитов в туроне и коньяке Крыма и окраин платформы мы связываем с существовавшими здесь бо́льшими глубинами бассейна.

Почти полное отсутствие белемнелл в нижнемаастрихтских отложениях Северного Кавказа, формировавшихся в пределах единой субширотной полосы, включающей Крым на западе и Закаспий на востоке (где белемнеллы встречаются), мы объясняем воздействием не климатического фактора, а бо́льшими глубинами раннемаастрихтского бассейна Северного Кавказа. Очевидно, глубины там превышали шельфовые. Возможно, достаточно резкие различия (несмотря на отдельные черты сходства) евразиатских и североамериканских белемнителлид обусловлены в основном также влиянием фактора глубины.

Интересно, что с увеличением глубины резко сокращается количество инкрустирующих и сверлящих форм (не только в белемнитах, но и в других субстратах).

Наши заключения о влиянии фактора глубины на распространение белемнитов совпадают с точкой зрения Стевенса (Stevens, 1963, стр. 481—497; 1965, стр. 181—182). Стевенс подчеркивает, что белемниты были обитателями шельфовых морей, а их расселение ограничивалось глубоководными барьерами.

Это заключение, кроме того, полностью согласуется с данными о том, что для многих современных головоногих большие глубины являются непреодолимой преградой (см. стр. 206—210).

Во всяком случае, доказательств существования сухопутных барьеров на путях расселения верхнемеловых белемнитид наш материал не дает.

III

Наш материал позволяет допустить влияние течений на распространение белемнитов. О значительном развитии течений в позднемеловых бассейнах Евразии и о их влиянии на расселение фауны говорил еще А. Д. Архангельский (1916).

Убедительно доказано существование в позднемеловую эпоху теплого течения, проходившего вдоль западных берегов Западной Европы. Вдоль этого «Гольфстрима», впервые намеченного более 100 лет назад Ремером (Römer, 1852; Hennig, 1899; Schwarzbach, 1961), далеко на север проникали рудисты, орбитоиды и др.

Как нам кажется, достаточно правдоподобны реконструкции Т. Ф. Балабановой, С. Г. Галеркиной и др. (1959, стр. 208) Зауральского холодного течения, существовавшего на протяжении всей позднемеловой эпохи и направленного вдоль восточного склона Урала. Возможно, что в какой-то мере именно с ветвями этого течения связано проникновение в Закаспий и Приаралье некоторых белемнитов.

Нам представляется, что к западу от Урала также существовало северное течение. Именно вдоль зоны действия этого течения (или течений) в восточной части Русской платформы отмечается распространение кремнистых осадков и проникновение в начале раннего кампана несомненно бореальной формы, каковой является *Oxytoma tenuicostata* (Roem.) далеко на юг [1].

Течения в бассейнах восточной части Русской платформы, очевидно, являлись преградой для распространения на восток представителей подрода *Gonioteuthis*. Во всяком случае, ни температура, ни фактор глубины, ни сухопутные барьеры в этом случае не могут быть привлечены для объяснения распространения собственно гониотейтисов только в Западной Европе и в западных районах европейской части Союза.

Выше уже отмечалось, что наличие механически разрушенных ростров и раковин других организмов (даже в тонких карбонат-

---

[1] Эта форма в массовых количествах встречается в Бореальной палеозоогеографической области (низовья Оби, Енисея и т. д.).

ных осадках) свидетельствует о существовании придонных течений в позднемеловых бассейнах Евразии. О подвижности придонного слоя воды свидетельствуют также многочисленные обрастания и сверления ростров белемнитов, которые могли возникать лишь при не очень высокой скорости погребения в осадке. Последнее, по нашему мнению, в значительной степени могло быть связано с выносом части осадка придонными течениями.

V

Приведенный выше анализ влияния различных факторов на распространение верхнемеловых белемнитов показывает, что при всестороннем изучении белемнитов оказывается возможным получить ряд очень интересных и важных выводов по палеогеографии позднемеловых бассейнов и прежде всего о их глубине и температуре.

В целом позднемеловые эпиконтинентальные бассейны Евразии по обширности акватории и условиям глубин несомненно были близки морям Северного Ледовитого океана, прилежащим к Евразии. В частности, позднемеловые бассейны очень напоминают море Лаптевых. Возможно, что в турон-коньякское время батиметрические условия бассейна, занимавшего Русскую платформу, были близки к условиям Баренцова моря. На юге и юго-западе этого бассейна глубины были бо́льшими по сравнению с остальной его акваторией. Для Баренцова моря также характерна неравномерность глубин: в среднем 150—350 *м* до 450—600 *м* в западной части моря (желоб острова Медвежьего).

Температурные условия поверхности этих бассейнов в Западной Европе, как это впервые было отмечено еще Геннигом (Hennig, 1899, стр. 175), по-видимому, напоминали условия Атлантического океана примерно на параллели 40° с. ш. у берегов Португалии. Цеслинский и Витвицкая (Cieśliński, Witwicka, 1962, стр. 364—375) также приходят к выводу о существовании в позднемеловую эпоху на территории Польши климата, сходного с климатом современной Португалии. По Цеслинскому (Cieśliński, 1964, стр. 327), климат позднемеловой эпохи в Европе был влажным, теплым до субтропического.

Палеоботанические данные (Nowak, 1907; Szafer, Kostyniuk, 1952) позволяют сделать подобные же предположения о существовании в средней части Европы в позднемеловую эпоху умеренно-теплого до субтропического климата.

Субширотные простирания границ распространения белемнитов (Найдин, 1954, рис. 2—4), очевидно, свидетельствуют о том, что, как и в настоящее время, в позднемеловую эпоху в восточных районах Европы было холоднее, чем в западных. Палеоботанические данные также в общем свидетельствуют о том же. По этим данным (Baikovskaia, 1956, стр. 326), граница между теплым и субтропическим поясами в позднемеловую эпоху проходила через

Среднюю Англию, к югу от Скандинавии, центр европейской части СССР, а далее вдоль Волги резко спускалась к югу.

Определение климатических условий позднемеловой эпохи обширных площадей Русской платформы и сопредельных областей, заливавшихся морем, может быть осуществлено только после детального изучения особенностей расселения различных групп фауны, выяснения характера распределения различных типов осадков, анализа всех имеющихся данных по флоре окружающих участков суши. По распространению же белемнитов и по изотопным температурам по белемнитам и другим формам можно высказать лишь частные суждения по этой проблеме. В частности, судя по изотопным определениям (Найдин и др., 1964, стр. 978; Тейс и др., 1965, стр. 657—659), температура среди обитания белемнитов, т. е. толщи воды на глубинах порядка 100—200 *м* в позднемеловых бассейнах Русской платформы и некоторых соседних районов, составляла примерно 12,5—16,5°.

Температуры поверхностных слоев воды были, естественно, более высокими. Температуры мелководных прибрежных зон моря Крыма в позднемаастрихтское время (судя по определениям по O^{18}/O^{16} в двустворках) достигали в среднем 20—22°. Это, по-видимому, летние температуры роста раковин. Они несколько выше значений средних зимних температур Атлантического океана у Бермудских островов (Epstein, Lowenstam, 1953). Дорф (Bowen, 1961) предполагает, что между 40 и 50° с. ш. в Северной Америке в позднемеловую эпоху были температуры порядка 20°. Брукс (Brooks, 1949) на основе анализа распределения суши и моря, реконструкции течений и т. п. предполагает, что в Европе в меловом периоде южная граница холодного пояса располагалась примерно по 40° с. ш.

Таким образом, по-видимому, прибрежные зоны позднемаастрихтских бассейнов юга европейской части СССР располагались в условиях, отвечающих несколько более северным (чем Португалия, как это допускается для Западной и Центральной Европы некоторыми авторами; см. выше) участкам современной Северной Атлантики. Севернее (например, в Поволжье) температуры, определенные по двустворкам маастрихта, еще ниже. Следовательно, можно предположить, что в позднемеловую эпоху граница между теплым и субтропическим поясами в пределах европейской части Союза проходила несколько южнее по сравнению с намечаемой палеоботаниками.

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

В предыдущем разделе, по существу, уже были охарактеризованы главнейшие особенности среды обитания белемнителлид: они обитали в шельфовых морях на глубинах порядка 100—200 *м* при температурах около 12,5—16,5°. Возможно, на стадии перво-

го видимого ростра (т. е. только что появившиеся особи) животные обитали в прибрежной зоне моря.

Нет оснований сомневаться в том, что верхнемеловые белемниты были стеногалинными и стенотермными животными.

По температурному уровню существования верхнемеловые белемниты, видимо, принадлежат к группе мезотермных форм (обитают при температурах от 3—4 до 15—17°), по классификации Н. И. Тарасова (1938, стр. 425—429). Отсутствие резко выраженных сезонных колебаний температур по отношению O^{18}/O^{16} у верхнемеловых белемнитов (см. рис. 73) позволяет предположить, что они относятся к типу гомостенотермных форм (классификация Парра; по Н. И. Тарасову, 1938, стр. 427), в то время как верхнеюрские белемниты, проявляющие значительные различия между зимними и летними температурами (Urey et al., 1951, фиг. 1), являются гетеростенотермными формами.

Временами белемниты,— активные обитатели пелагиали,— несомненно бывшие очень хорошими пловцами, оказывались в придонной зоне моря. Это вполне естественно, если учесть небольшие глубины позднемеловых морей. Возможно, что белемнеллы, обладавшие, по-видимому, несколько более уплощенным телом, чем белемнителлы, были более приспособлены к плаванию вблизи дна. О пребывании белемнитов в придонной зоне моря говорят разнообразные повреждения (шрамы-«царапины», переломы и т. д.). Однако полностью исключается собственно бентонный образ белемнителлид.

О питании белемнителлид нельзя сказать ничего определенного, равно как и о том, кем они пожирались. Характер повреждений (почти полное отсутствие достоверных двусторонних следов хватания и т. п.; см. главу IV) свидетельствует о том, что белемниты почти не захватывались челюстями.

Массовые скопления ростров верхнемеловых белемнитов (см. стр. 178) мы, вслед за Абелем (Abel, 1916), объясняем тем, что белемниты, как и многие современные головоногие моллюски, образовывали огромные стаи. Заслуживает внимания тот факт, что обычно скопления представлены рострами одной стадии развития. Это согласуется с наблюдаемыми ныне случаями массовой гибели стай одной генерации. Причины смерти белемнитов, очевидно, были такими же, как и у современных дибранхиат (см. главу X). По-видимому, наиболее обычной была смерть после нереста. Скопления юных ростров (например, *Bel. arkhangelskii* в некоторых пунктах Крыма, *B. langei* в ряде пунктов Донбасса и т. д.) свидетельствуют о том, что массовая гибель животных происходила вследствие резкого изменения одного из существенных компонентов среды (например, температуры).

Широкое развитие патологически измененных ростров всех стадий развития, как мы уже отмечали, не свидетельствует о дегенерации белемнитов, как это допускает Швеглер (Schwegler, 1939); их подавляющая часть, как мы думаем, связана с удара-

ми, ранениями, укусами и т. п. Лишь незначительная часть патологически измененных ростров возникла при заболеваниях. Мы думаем, что это можно объяснить, во-первых, тем, что подвижные белемниты были ограничены в перемещении по вертикали небольшими глубинами и поэтому часто «соприкасались» с дном и, с другой, тем, что срок жизни белемнитов был столь непродолжительным, что они не «успевали» болеть.

После отмирания тело белемнита очень непродолжительное время сохраняло плавучесть или, по крайней мере, находилось в полувзвешенном состоянии в придонной зоне моря благодаря камерам фрагмокона. До погребения в осадке тело полностью разлагалось — в осадок попадали только мацерированные ростры.

ВЫВОДЫ

1. Общие очертания тела верхнемеловых белемнитов были близки реконструкции, предложенной Преллем (Prell, 1922), отличаясь бо́льшим удлинением и менее широкими парными плавниками. В целом контуром тела верхнемеловые белемниты напоминали современных кальмаров.

2. Верхнемеловые белемниты имели очень мощную мускульную мантию. Ростр составлял примерно $^1/_5$—$^1/_6$ длины всего тела вместе с десятью руками.

3. Жесткий ростр представлял опору для задней части тела животного, удлиняя и придавая ей форму, облегчавшую быстрое плавание, а также являясь основой для крепления плавников. Роль ростра в качестве противовеса подъемной силе камер фрагмокона была незначительной. Совершенно исключается «роющая» функция ростра.

4. Нейтральная плавучесть тела белемнита обеспечивалась совместным действием гидростатического аппарата — фрагмокона и регулированием плотности тела изменением объема его полостей с помощью механизма, недавно описанного Г. В. Зуевым (1963) у кальмаров.

5. Продолжительность жизни большинства белемнителлид составляла два года, некоторые особи жили около трех лет.

6. Предполагается, что первый видимый ростр образовывался к осени первого года жизни животного, а формирование граничной линии,— наиболее резко выраженной в онтогенезе,— совпадает со стадией полового созревания (вероятно, вторая осень жизни животного). Высказывается мнение, что имеется определенная аналогия между проявлением граничной линии белемнителлид и образованием эпиростра у ряда белемнитид.

7. Существование у некоторых видов и подвидов белемнителлид двух групп ростров, отличающихся средними размерами, предположительно связывается с половым диморфизмом.

8. На основании ряда признаков строения ростров, характера их прижизненных и посмертных повреждений, особенностей захо-

ронения, а также на основании данных изотопной палеотермометрии автор приходит к выводу о том, что белемнителлиды были обитателями шельфовых морей на глубинах порядка 100—200 *м* при температурах около 12,5—16,5°.

9. Белемнителлиды были несомненно стеногалинными и стенотермными формами, образовывавшими большие стаи и быстро плававшими,— типичными нектонными организмами. Наличие разнообразных повреждений ростров свидетельствует о том, что белемнителлиды могли плавать в придонной зоне моря. Однако бентонный образ жизни верхнемеловых белемнитов полностью исключается.

10. а) Главным фактором, определявшим распространение белемнителлид, был фактор климатический. Влиянием этого фактора объясняется тяготение белемнителлид к северным участкам европейской палеозоогеографической области и субширотные простирания (ЗСЗ — ВЮВ) границ распространения родов и отдельных видов.

б) Довольно определенно устанавливается влияние фактора глубины на распространение белемнителлид. Так, отсутствие белемнитов в туроне и коньяке юга и юго-запада Русской платформы связывается с существованием здесь бо́льших глубин бассейна.

в) В ряде случаев расселение белемнитов было связано с крупными течениями. В частности, крупные северные течения, существовавшие в восточной части Русской платформы, вероятно, препятствовали распространению на восток представителей подрода *Gonioteuthis*.

г) Существование сухопутных барьеров, которым некоторые исследователи придают большое значение при объяснении различий в фауне белемнителлид отдельных участков Европейской палеозоогеографической области, не установлено.

11. Анализ влияния различных факторов на распространение белемнителлид приводит к некоторым выводам по палеогеографии позднемеловых бассейнов Евразии. Эти бассейны по обширности акватории и условиям глубин, по-видимому, были близки морям Северного Ледовитого океана, но принадлежали более теплому климатическому поясу, очевидно, примерно соответствовавшему температурным условиям современного Атлантического океана у берегов Франции и Англии.

ЛИТЕРАТУРА

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

Акимушкин И. И. Приматы моря. М., Географгиз, 1963а.

Архангельский А. Д. Верхнемеловые отложения востока Европейской России. «Мат-лы для геологии России», т. 25, СПб., 1912.

Архангельский А. Д. Ископаемая фауна берегов Аральского моря. Верхнемеловые отложения, вып. 1. «Изв. Туркест. отд. Русск. геогр. о-ва», т. VIII, вып. 2. Научные результаты Аральской экспедиции, вып. 11, СПб., 1912а.

Архангельский А. Д. Верхнемеловые отложения Туркестана, вып. 1. «Тр. Геол. ком.», нов. сер., вып. 151, Пг., 1916.

Балабанова Т. Ф., Галеркина С. Г. и др. Фации мезокайнозоя западной части Западно-Сибирской низменности. «Тр. ВНИГРИ», вып. 140, Геол. и нефтегазоносность Западно-Сибирск. низменности. М., 1959.

Безносов Н. В., Шевырев А. А. О прижизненных повреждениях раковин у юрских аммонитов. «Вестн. Моск. ун-та», 1956, № 6.

Белокрыс П. С. Об одной форме окремнения створок ископаемых раковин. «Изв. высш. учебн. завед.», сер. геол. и развед., 1959, № 1.

Беляев Г. М. Клювы головоногих моллюсков в океанических донных осадках. «Океанология», 1962, т. 2, вып. 2.

Берлин Т. С., Хабаков А. В. Исследование некоторых физико-химических свойств карбонатных пород с целью определения условий их образования. ДАН СССР, 1960, т. 130, № 2.

Берлин Т. С., Хабаков А. В. О различиях электрокинетических потенциалов карбонатных осадочных пород различного генезиса и состава. «Геохимия», 1961, № 3.

Берлин Т. С., Хабаков А. В. Методика и результаты определения электрокинетических потенциалов карбонатов в осадочных породах. Сб. «Физические методы исследования осадочных пород и минералов». М., Изд-во АН СССР, 1962.

Берлин Т. С., Хабаков А. В. Химико-аналитические определения отношения кальция и магния в рострах белемноидей как метод оценки температур среды обитания в морях мелового периода СССР. «Геохимия», 1966, № 11.

Берлин Т. С., Хабаков А. В. К вопросу о минералогическом составе ростров верхнемеловых белемнитов. «Геохимия», 1966а, № 12.

Берлин Т. С., Найдин Д. П., Сакс В. Н. и др. Климаты в юрском и меловом периодах на Севере СССР по палеотемпературным определениям. «Геология и геофизика», 1966, № 10.

Борисяк А. А. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М., Изд-во АН СССР, 1947.

Булач М. Х. Об ориентировке белемнитов в юрских отложениях Дагестана. «Геол. сборн.». Л., Изд-во ВСЕГЕИ, 1951.
Бушинский Г. И. Литология меловых отложений Днепровско-Донецкой впадины. «Тр. Геол. ин-та АН СССР», геол. сер., вып. 156, № 67, 1954.
Быстров А. П. О разрушении скелетных элементов ископаемых животных грибами. «Вестн. Ленингр. ун-та», сер. геол. и геогр., 1956, № 6, вып. 1.
Василенко В. К. Белемниты. «Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР», т. 11. М., Госгеолиздат, 1949.
Василенко В. К., Размыслова С. С. Систематика белемнителл. ДАН СССР, 1950, т. 74, № 3.
Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря (ч. 2, 3). «Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР», т. IV (1937) и т. VI (1944), 1937—1944.
Гаврилишин В. И. Рядозубые пластинчатожаберные моллюски меловых отложений Волыно-Подольской плиты и Львовской мульды. Автореф. канд. дисс. Изд-во Львовск. ун-та, 1964.
Геккер Р. Ф., Осипова А. И., Бельская Т. Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии, т.т. I и II, М., Изд-во АН СССР, 1962.
Геккер Р. Ф., Ушаков Б. В. Черви. В кн.: «Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви». М., Изд-во АН СССР, 1962.
Герасимов П. А., Мигачева Е. Е., Найдин Д. П., Стерлин Б. П. Юрские и меловые отложения Русской платформы. «Очерки региональной геологии СССР», вып. 5. Изд-во МГУ, 1963.
Гурьянова Е. Ф. Закономерности распределения современной морской фауны и принцип районирования Мирового океана. Сб. «Вопросы палеобиогеографии и биостратиграфии». Тр. 1-й сессии ВПО, 1955 (1957).
Густомесов В. А. Верхнеюрские белемниты Русской платформы. Автореф. канд. дисс. Изд-во МГУ, 1956.
Густомесов В. А. К экологии верхнеюрских белемнитов (климатическая зональность в распространении, образ жизни, массовые прижизненные повреждения). «Тр. МГРИ», т. XXXII. М., 1961.
Густомесов В. А. О значении боковых борозд ростра для разработки систематики белемнитов. «Палеонт. журн.», 1962, № 1.
Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948.
Догель В. А., Зенкевич Л. А. Руководство по зоологии. II. Беспозвоночные. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
Друщиц В. В. Прижизненные повреждения раковины нижнемеловых аммонитов. «Природа», 1954, № 1.
Жирмунский А. В., Задорожный И. К., Найдин Д. П. и др. Определение температур роста некоторых современных и ископаемых моллюсков по отношению O^{18}/O^{16} в их скелетных образованиях. «Геохимия», 1967, № 5.
Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Зуев Г. В. Об удельном весе кальмара *Ommastrephes sagittatus* Lamarck. «Тр. Севаст. биол. станции АН УССР», т. XVI. Киев, 1963.
Зуев Г. В. Скорость движения кальмаров. «Природа», 1964, № 9.
Зуев Г. В. О способности личинок головоногих к активному движению. «Зоол. журн.», 1964а, т. XLIII, вып. 10.
Зуев Г. В. О форме тела *Cephalopoda*. «Тр. Севаст. биол. станции АН УССР», т. XVII. Киев, 1964б.
Зуев Г. В. О приспособлении к движению у *Cephalopoda*. «Зоол. журн.», 1964в, т. XLIII, вып. 9.
Зуев Г. В. Некоторые эколого-морфологические особенности придонных Cephalopoda. Сб. «Бентос». Киев, Изд-во АН УССР, 1965.
Зуев Г. В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев, Изд-во АН УССР, 1966.
Зуев Г. В., Махлин В. З. О функциональном значении ростра *Actinocamax verus fragilis* Arkh. «Палеонт. журн.», 1965, № 1.

Иванова А. Н. Двустворчатые, брюхоногие и белемниты юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. «Тр. ВНИГРИ», вып. 137, М., 1959.
Кабанов К. А. Верхнемеловые белемниты рода *Belemnitella* из Ульяновской области. ДАН СССР, 1950, т. 82, № 1.
Кабанов К. А. Прижизненные повреждения белемнитов. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1953, вып. 2.
Кабанов К. А. Был ли ростр белемнита твердым при жизни животного? «Палеонт. журн.», 1959, № 2.
Кабанов Г. К. Микроструктура ростров белемнитов и характер их минерального выполнения. Автореф. докл. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1962, вып. 3.
Кабанов Г. К. Фрагмокон *Pseudobelus bipartitus* из валанжина Крыма. «Палеонт. журн.», 1963, № 4.
Кабанов Г. К. Морфофункциональный и биологический анализ Belemnitida. Автореф. канд. дисс. М., Изд-во Палеонт. ин-та АН СССР, 1964.
Кабанов Г. К. К вопросу о прижизненном составе ростров белемнитид. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1964а, вып. 6.
Кабанов Г. К. Скелет белемнитид. «Тр. Палеонт. ин-та АН СССР», т. 114, М., 1967.
Камышева-Елпатьевская В. Г. О прижизненных повреждениях раковин юрских аммонитов. «Уч. зап. Сарат. ун-та», вып. геол., т. 28, 1951.
Камышева-Елпатьевская В. Г. Влияние прижизненных травматических повреждений у древних организмов на их дальнейшее развитие и выяснение фациальной обстановки. В сб.: «XIX герценовские чтения», геогр. и геол. Ленингр. пед. ин-т им. А. И. Герцена, 1966.
Колтыпин С. Н. Об одном случае уродства ростра белемнителлы. «Ежегодн. Всес. палеонт. об-ва», 1953, т. 14.
Кондаков Н. Н. Класс головоногих моллюсков (Cephalopoda). «Руководство по зоологии», т. II, 1940.
Кондаков Н. Н. Головоногие моллюски дальневосточных морей СССР. «Исследования дальневосточных морей СССР», т. I, 1941.
Коробков И. А. О возможности выяснения родственных взаимосвязей некоторых двустворчатых моллюсков по раковинам, имеющим следы прижизненных повреждений. ДАН СССР, 1950, т. 73, № 6.
Крымгольц Г. Я. Нижнемеловые белемниты Кавказа. Монографии по палеонтологии СССР, т. LXII, вып. 1. Л., 1939.
Крымгольц Г. Я. Генетические связи родов в семействе Belemnitidae Orbigny. «Мат-лы ВСЕГЕИ», общ. сер., 1948, вып. 8.
Крымгольц Г. Я. Подкласс Endocochlia. Внутреннераковинные. «Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие», т. II. М., Госгеолтехиздат, 1958.
Кузнецов В. В. Время и температурные условия размножения морских беспозвоночных. «Мат-лы по комплексн. изучению Белого моря», т. II. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
Лихарев Б. К. Общая часть. «Основы палеонтологии. Мшанки, брахиоподы». М., Изд-во АН СССР, 1960.
Мамедов Т. А., Бабаев Ш. А. Об аномальном развитии крупных фораминифер из эоценовых отложений Азербайджана. ДАН АзССР, 1965, 21, № 4.
Матесова М. Н. Геологические экскурсии в окрестностях города Вольска. «Тр. Вольск. научно-образ. муз.», вып. 3. Вольск, 1930.
Махлин В. З. Новые позднетуронские гониокамаксы Поволжья. «Палеонт. журн.», 1965, № 4.
Надсон Г. А. Сверлящие водоросли и их значение в природе. «Ботанические записки», вып. XVIII. СПб., 1900—1902.
Надсон Г. А. Сверлящие водоросли Черного моря. «Русск. архив протистологии», т. VI, вып. 1—4. Л., 1927.
Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты Западной Украины. «Тр. МГРИ», т. XXVII, 1952.
Найдин Д. П. Некоторые особенности распространения в пределах Европы верхнемеловых белемнитов. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1954, вып. 3.

Найдин Д. П. О границах вида на ископаемом материале. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1957, вып. 3.

Найдин Д. П. Описание аммонитов и белемнитов. «Атлас верхнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма». М., Гостоптехиздат, 1959.

Найдин Д. П. Верхнемеловые актинокамаксы Русской платформы и некоторых сопредельных площадей. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1963, № 3.

Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты Русской платформы и сопредельных областей. Актинокамаксы, гониотейтисы и белемнеллокамаксы. Изд-во МГУ, 1964.

Найдин Д. П. Верхнемеловые белемнителлы и белемнеллы Русской платформы и некоторых сопредельных областей. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1964а, вып. 4.

Найдин Д. П., Нероденко В. М. Маастрихтские белемниты Украинской впадины. ДАН СССР, 1957, т. 112, № 1.

Найдин Д. П., Тейс Р. В., Задорожный И. К. Некоторые новые данные о температурах маастрихтских бассейнов Русской платформы и сопредельных областей по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов. «Геохимия», 1964, № 10.

Найдин Д. П., Тейс Р. В., Задорожный И. К. Изотопные палеотемпературы верхнего мела Русской платформы и других районов СССР. «Геохимия», 1966, № 11.

Нероденко В. М. К вопросу о систематике *Belemnitella* и *Belemnella* (укр.). «Научн. зап. Киевск. ун-та», 1959, т. 18, вып. 6.

Никитин И. И. Верхнемеловые белемниты северо-западного крыла Днепровско-Донецкой впадины (укр.). «Тр. Ин-та геол. наук АН СССР», сер. стратигр. и палеонтол., вып. 20. Киев, 1958.

Никитин И. И. К вопросу о филогенетической связи между видами *Belemnitella mucronata* Schloth. и *Belemnitella lanceolata* (Sinz.) (укр.). ДАН УССР, 1958а, № 12.

Никитин И. И. О строении альвеолы у представителей родов *Actinocamax* Mill. и *Belemnitella* d'Orb. (укр.). ДАН УССР, 1962, № 5.

Павлов А. П. Юрские и нижнемеловые Cephalopoda Северной Сибири. «Зап. Росс. Академии наук», 1914, VIII сер., т. XXI, № 4.

Прокофьев В. А. Элементарный химический состав раковин палеозойских брахиопод по данным спектрального анализа. «Геохимия», 1964, № 1.

Рессель Ф. С., Ионг Ч. М. Жизнь моря. М.—Л., 1934.

Реймент Р. А. Факторы, определяющие распространение раковин головоногих в геологическом прошлом. «Палеонт. журн.», 1961, № 4.

Рулье К. Ф. Белемниты. «Вестник естественных наук, издаваемый Московским о-вом испытателей природы», 1854, № 23.

Савельев А. А. Внутривидовые подразделения и некоторые вопросы видообразования. «Палеонт. сборн.», 1960, № 2.

Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* и *Lagonibelus* (1964). Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis* (1966). М.—Л., «Наука», 1964—1966.

Самойлов Я. В. Возрастной состав фауны и температура окружающей среды. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1925, вып. 3—4.

Сарычева Т. Г. О прижизненных повреждениях раковин каменноугольных продуктид. «Тр. Палеонт. ин-та АН СССР», т. 20, М., 1949.

Семенов-Тян-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. «Зап. Росс. Академии наук», 1910, VIII сер., т. XXV, № 1.

Синцов И. Ф. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии. «Мат-лы для геологии России», т. 4. СПб., 1872.

Синцов И. Ф. Об Оренбургско-Самарской юре. Статья 2. «Зап. Новоросс. об-ва естествоиспытателей», т. 15, вып. 1. Одесса, 1890.

Синцов И. Ф. О верхнемеловых осадках Саратовской губернии. «Зап. Минер. о-ва», 2-я сер., ч. 50. Пг., 1915.

Суздальский О. В. Элементарный состав раковин и принципы его применения в стратиграфии и для восстановления элементов палеогеографии. «Уч. зап. НИИ геологии Арктики», сер. палеонт. и биостр., вып. 5, Л., 1964.
Султанов К. О прижизненных повреждениях раковин из верхнеплиоценовых древнекаспийских отложений Азербайджана. ДАН АзССР, 1951, т. 11, № 8.
Тарасов Н. И. О классификации водных организмов по их отношению к температуре. «Изв. Географ. о-ва», 1938, т. 70, вып. 3.
Тарасов Н. И. Рецензия на книгу И. И. Акимушкина «Головоногие моллюски морей СССР». «Зоол. журн.», 1964, т. XLIII, вып. 10.
Тейс Р. В., Найдин Д. П., Задорожный И. К. Определение верхнемеловых температур Русской платформы и некоторых других областей СССР по изотопному составу кислорода органогенного кальцита. Сб. «Проблемы геохимии». М., «Наука», 1965.
Фогт Э. Верхнемеловые мшанки Европейской части СССР и некоторых сопредельных областей. Изд-во МГУ, 1962.
Хабаков А. В. Упорядоченное залегание раковин эндоцератитов в аренигских слоях кунда в Прибалтике и некоторые проблемы динамической палеогеографии. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1964, № 5.
Халилов А. Г., Ализаде Ак. А. Об анормальных рострах белемнитов. «Изв. АзССР», сер. геол.-геогр., 1960, № 5.
Шатский Н. С. Стратиграфия и тектоника верхнемеловых и нижнетретичных отложений северной окраины Донецкого кряжа. «Тр. Особ. комисс. по иссл. Курск. магн. аномалии», вып. 5, М., 1924.
Швецов М. С. Нижнемеловые белемниты Абхазии. «Ежегодник по геол. и минерал. России», 1913, т. 25, вып. 2—3.
Шиманский В. Н. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих. «Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та», 1948, т. LII, вып. 3.
Шиманский В. Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований. Изд-во МГУ, 1956.
Шиманский В. Н. О некоторых случаях конвергенции у наутилоидей. «Бюлл. МОИП», отд. геол., 1958, вып. 3.
Шиманский В. Н. Рецензия статьи Р. Флауера и М. Гордона «Новые миссисипские белемниты». «Палеонт. журн.», 1960, № 2.
Шиманский В. Н. Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные. «Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие», т. I, М., Изд-во АН СССР, 1962.
Шиманский В. Н. Надотряд Bactritoidea. Бактритоидеи. «Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие», т. I, М., Изд-во АН СССР, 1962а.
Шиманский В. Н. Подкласс Ectocochlia. Внутреннераковинные. В кн.: «Палеонтология беспозвоночных», под ред. Ю. А. Орлова. Изд-во МГУ, 1962б.
Шиманский В. Н., Журавлева Ф. А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. «Тр. Палеонт. ин-та АН СССР», т. 90. М., 1961.
Эберзин А. Г. Класс Bivalvia. Двустворчатые моллюски. В кн.: «Палеонтология безпозвоночных», под ред. Ю. А. Орлова. Изд-во МГУ, 1962.
Яковлев Н. Н. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных. М., Изд. АН СССР, 1956.
Abel O. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiata. Jena, 1916.
Abel O. Lehrbuch der Paläozoologie. Jena, 1924.
Abel O. Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit. Jena, 1927.
Abel O. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena, 1935.
Abelson Ph. H. Organic constituents of fossils. «Mem. Geol. Soc. Amer.», 1957, 67, vol. 2.
Adam W. Céphalopodes. Exp. océanograph. belge. Résultats sci., vol. III, fasc. 3. Bruxelles, 1952.
Agassiz A. Ueber Belemniten. Leonhard. und Bronns Jb. für Mineralogie. 1835.
Andrusow D. Le Cretacé des Karpates de la Slovaquie. XX Congr. geol. intern. Resumens de los Trabajas Presentados (1956). Mexico, 1959.
Appellöf A. Die Schalen von *Sepia, Spirula* und *Nautilus*. «Kngl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar», 1893, 25, No. 7.

Badoux H. Les bélemnites tronçonnées du Leytron (Valais). «Bull. Soc. vaud. sci. natur.», 1963, 68, No. 6.
Baikovskaia G. N. 1956. Upper Cretaceous floras of Northern Asia and their relations with Upper Cretaceous floras of North America. XX Congr. geol. intern. Resumens de los Trabajos Presentados (1956), Mexico, 1959.
Bassler R. S. Bryozoa. In «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part G». New York, 1953.
Bather F. A. Shell-growth in Cephalopoda (Siphonopoda). «Ann. and Mag. of Natural History», 1888, I.
Bergquist H. R., Cobban W. A. Mollusks of the Cretaceous. In «Treatise on Marine Ecology and Paleoecology». «Mem. Geol. Soc. Amer.», 1957, 67, vol. 2.
Bernhauser A. Über *Mycelites ossifragus* Roux, Auftreten und Formen im Tertiär der Wiener Beckens. «Sitzunberichte Osterreich. Ak. Wiss., Math.-nat. Kl.», 1953, Abt. I, Bd. 192, Hf. 3.
Bernhauser A. Über *Mycelites ossifragus* Roux und *Palaeomycelites lacustris* Bystrow. «Mikroscopie», 1962, 17, Nr. 5—6.
Berry E. An american *Spirulirostra*. «Amer. J. Sci.», 1922, 5 ser., vol. III, No. 17.
Berry E. W. Cephalopod adaptations—the record and its interpretation. «Quart. rev. of Biol.», 1928, III, No. 1.
Bessler S. Zur Kenntnis des Lias Delta (Amaltheus-Schichten) der Langenbrückener Senke. «Jber. und Mitt. des Oberrheinischen geol. Vereins», 1935, N. F., XXIV.
Binkhorst J. T. von den. Monographie couches crétacées supérieures du Limbourg. Céphalopodes. Bruxelles-Maestricht, 1873.
Birkelund T. Upper Cretaceous Belemnites from West Greenland. «Med. Grönland», 137, No. 9, Kobenhavn, 1956.
Birkelund T. Upper Crataceous Belemnites from Denmark. «Biol. Skr. Danske Videnskab. Selskab», 1957, 9, No. 1.
Birkelund T., Wienberg Rasmussen H. Die Nomenklaturfrage der Belemniten im Senon und die stratigraphischen Zonennamen. «Pal. Zs.», 1956, Bd. 30.
Blainville D. Manuel de Malacologie et Conchyliologie. Paris, 1825.
Blainville D. Mémoire sur les bélemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. Paris, 1827.
Boekschoten G. J. Shell borings of sessile epibiontic organisms as palaeoecological guides (with examples from the Dutch coast). «Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.», Amsterdam, 1966, 2, No. 4.
Bowen R. Oxygen isotope paleotemperature measurements on Cretaceous Belemnoides from Europe, India and Japan. «J. Pal.», 1961, 35, No. 5.
Bowen R. Oxygen isotope paleotemperature measurements on Mesozoic Belemnoidea and their importance in paleoclimatic studies (Abstract). Internat. Meet. Organic Processes Geochim., Milan, 1962 (Preprints). Oxford, 1962.
Bowen R., Fontes J. C. Paleotempératures indiqués par l'analyse isotopique de fossiles du crétacé inférieur des Hautes-Alpes (France). «Experientia», Basel, 1963, 19, No. 5.
Böggild O. B. The shell structure of the mollusks. «Danske Videnskab. Selskab Skrif. Naturvidensk. og Math.», 1930, Afd. 9, vol. 2, No. 2.
Böhm J. Die Kreidebildungen des Förbergs und Sulzbergs bei Siegsdorf in Oberbayern. Paläontographica, Bd. 38, Stuttgart, 1891—1892.
Branco W. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Paläontographica, Bd. 27. Cassel, 1880.
Branco W. Über einige neue Arten von Graphularia und über tertiäre Belemniten. «Zs. deutsch. geol. Ges.», 1885, Bd. 37.
Brongersma-Sanders M. Mass mortality in the sea. In «Treatise on Marine Ecology and Paleoecology». «Mem. geol. Soc. Amer.», 1957, 67, vol. 1.
Brooks C. E. P. Climate through the ages. London, 1949.
Bruun A. The biology of *Spirula spirula* (L). «Dana»-Reports, 24. Copenhagen—London. 1943.

Bruun A. New light on the biology of Spirula, a mesopelagic cephalopod. Essays Nat. Sci. Univ. South California. Los Angeles. 1955.
Buckland W. On the discovery of a new species of Pterodactyle and of a black substance resembling *Sepia*. «Philos. Mag.», 1829, vol. V.
Buckland W. Notiz über die hydraulische Wirkung des Siphos bei den Nautilen. «N. Jb. Miner. etc». Stuttgart, 1835.
Buckland W. Bemerkungen über das Genus *Belemnosepia* und über den fossilen Tintensack in dem vorderen Kegel der Belemniten. «N. Jb. Miner. etc». Stuttgart, 1836.
Bütschli O. Untersuchung über organische Kalkbilde nebst Bemerkungen über organische Kieselgebilde. «Abhandl. königl. Gesellschaft Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Kl.», 1908—1910, N. F., VI.
Carricker M. R. Observations on the penetration of tightly closed bivalves by Busycon and other predators. «Ecology», 1951, 32, No. 1.
Carricker M. R. Preliminary study of behaviour of newly hatched oyster drills, *Urosalpinx cierea* (Say). «J. Elisha Mitchell Sci. Soc.», 1957, 73, No. 2.
Cayeux L. Contribution a l'étude micrographique des terrains sédimentaires. I. Craie du bassin de Paris. «Ann. Soc. Géol. du Nord», 1897, 4, livr. 2.
Christensen E. Neue Beiträge zum Bau der Belemniten. «N. Jb. Miner., Geol., Pal.», Stuttgart, 1925, Beilage-Band LI.
Chun C. *Spirula australis* Lam. «Berichte über die Verhandlungen der Königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Math.-phys. Kl.», 1910, 62, IV.
Chun C. Die Cephalopoden. I. T.: Oegopsida. Wissensch. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped., XVIII, Jena, 1910a.
Chun C. Cephalopoda. Rep. Scient. Research «M. Sars» North Atlant. Deep-Sea Exped. Zoology, 3, pt. I, Bergen, 1914.
Chun C. Die Cephalopoden. II. T.: Myopsida, Octopoda. Wissensch. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped., XVIII (2). Jena, 1915.
Cieśliński St. Beitrag zur Kenntnis der Oberkreide-Klimas in Polen. «Geol. Rundschau», Stuttgart, 1964, Bd. 54.
Cieśliński St., Witwicka E. Zagadnienia klimatyczne górnej kredy w Polsce. Księga pam. prof. J. Samsonowicza, Warszawa, 1962.
Clarke F. W., Wheeler W. C. The inorganic constituents of marine Invertebrates. U. S. geol. survey. Prof. paper 124. Washington, 1922.
Clarke B. S. Belemnite orientation in the Huntanton Red Rock. «Proc. Geolog. Assoc. London», 1964, 75, pt. 3.
Codez J., Saint-Seine R. Revision des Cirripèdes acrothoraciques fossiles. «Bull. Soc. Géol. France», 1957, sér. 6, 7, fasc. 6.
Cossmann M. Mollusques éocéniques de la Loire Inférieure. «Bull. Soc. Sc. Naturelle de l'ouest de la France», Nantes, 1895—1898, 5.
Crick G. C. Note on the type-specimens of *Belemnoteuthis Montefiorei* Buckm., from the lower Liasshales between Charmouth and Lyme Regis, Dorset. «Proc. Malacol. Soc. London», 1902, 5.
Crick G. C. Note on *Actinocamax* Miller, its identity with *Atractilites* Link. «Geol. Mag.», 1904, Dec. 5, 1.
Crick G. C. Note on a rare form of *Actinocamax (A. Grossouvrei)* from the Chalk of Yorkshire. «Naturalist», London, 1906.
Crick G. C. On the arms of the Belemnite. «Proc. Malacol. Soc. London», 1907, 7.
Crick G. C. Note on two rare forms of Actinocamax from the English Upper Chalk. «Geol. Mag.», 1907a, Dec. 5, IV.
Crick G. C. On *Belemnocamax Boweri* nov. gen. et. sp. from the Lower Chalk of Linkolnshire. «Proc. Geol. Assoc. London», 1910, XXI, pt. 6.
Curry D. The occurence of the dibranchiate cephalopods Vasseuria and Belosepiella in the English Eocene, with notes on their structure. «Proc. Malacol. Soc. London», 1955, vol. 31, pt. 3/4.
Dacqué E. Grundlagen und Methoden der Palaeogeographie. Jena, 1915.
Dacqué E. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Berlin, 1921.
Deecke W. Die Fossilisation. Berlin, 1923.

Denton E. J. The buoyancy of fish and cephalopods. «Progress in biophysics and biophysical chemistry», 11. Oxford—London, 1961.
Denton E. J. Buoyancy mechanisms of sea creatures. «Endeavour», London, 1963, XXII, No. 85.
Denton E. J. The buoyancy of marine molluscs. In «Physiology of Mollusca, I». Ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge. New York—London, 1964.
Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). «J. marine biol. Assoc. U. K.», Cambridge, 1961.
Denton E. J.. Gilpin-Brown J. B. The effect of ligth on the buoyancy of the cuttlefish. «J. marine biol. Assoc. U. K.», Cambridge, 1961a.
Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. «J. marine biol. Assoc. U. K.», Cambridge, 1961b.
Denton E. J., Gilpin-Brown J. B., Howarth J. V. The osmotic mechanism of the cuttlebone. «J. marine biol. Assoc. U. K.», Cambridge, 1961.
Dodd J. R. Paleoecological implications of shell mineralogy in two pelecypod species. «J. Geol.», 1963, 71, No. 1.
Dodd J. R. Environmentally controlled variation in the shell structure of a pelecypod species. «J. Pal.», 1964, 38, No. 6.
Dorsey E. The habitat of *Belemnitella americana* and *mucronata*. Geography, Johns Hopkins Univ. Circ., pp. 107—129, 1917.
Duval-Jouve J. Belémnites des terrains crétacés inférieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes). Considérés geologiquement et zoologiquement, avec la description de us terrains. Acad. des sci. nat. de Paris, 1841.
Easton W. H. Invertebrate paleontology. New York, 1960.
Eichwald E. Lethaea Rossica ou paléontologie de la Russie. Vol. II. Période mogenne (aves un Atlas). Stuttgart, 1868.
Emery K. O., Tracey J. I. Jr., Ladd H. S. Geology of Bikini and nearby atolls. Pt. 1, U. S. Geol. Surv. Profess. Papers, N 260-A, 1954.
Epstein S., Lowenstam H. A. Temperature-shell-growth relations of recent and interglacial Pleistocene shoal-water biota from Bermuda. «J. Geol.», 1953, 61, No. 5.
Ernst G. Ontogenie, Phylogenie und Stratigraphie der Belemnitengattung *Gonioteuthis* Bayle aus dem nordwestdeutschen Santon/Campan. «Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen», 7, Krefeld, 1964.
Fabre S. Le Crétacé superieur de la Basse Provence Occidentale. I. Cenomanien et Turonien. «Ann. Faculté sci. Marselle», 1940, 2 sér., 14.
Falke H. Das Fischensterben in der Bucht von Conception (Mittel-Chile). «Senckenbergiana», 1950, 31, No. 1/2.
Fatton E., Roger J. Les organismes perforants. «Travaux lab. Paleontologie». Paris, 1968.
Finzel E. Der Zweispitz-Belemnit von Misburg — ein Unikum. «Aufschluss», 1963, 14, Nr. 2.
Fischer A. G. A Belemnoid from the Late Permian of Greenland. «Med. Grönl.», 133, No. 5, Kobenhavn, 1947.
Fischer A. G. Latitudinal variations in organic diversity. «Evolution», 1960, XIV, No. 1.
Fischer P. Manuel de Conchyliologie. Paris. 1887.
Fischer P. H. Perforations de fossiles tertiaires par des gastéropodes prédateurs. «J. conchyliol.», 1966, 105, No. 2.
Flower R. H. A belemnite from a Mississippian boulder of the Canay shale. «J. Pal.», 1945, 19, No. 5.
Flower R. H., Gordon M. Jr. More Mississippian Belemnites. «J. Pal.», 1959, 33, No. 5.
Florkin M., Grégoire Ch., Bricteux-Grégoire S. et Schoffeniels E. Conchiolines de nacres fossiles. «Compte rendus Acad. Sci.», Paris, 1961, 252, No. 3.
Frentzens K. Der Lias Delta im Gebiete zwischen Aseltingen und Aalen. «Sitzenbericht. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-natur. Kl.», 1934.
Fritsch A. Miscellanea palaeontologica. II. Prag, 1910.

Fritsch A. und Schloenbach U. Cephalopoden der böhmischen Kreideformation. Prag, 1872.
Fujiwara T. Palaeobiochemical studies on the organic substance remaining in various sorts of fossils. «Misc. Reports Research Inst. Natur. Resources», 1962, No. 58—59.
Glock W. S., Agerter S. Anomalous patterns in tree rings. «Endeavour», London, 1963, XXII, No. 85.
Géczy B. Pathologische jurassische Ammoniten aus dem Bakony-Gebirge. «Ann. Univ. sci. Budapest, Sec. geol.», 1965 (1966), 9.
Göke G. Mikroskopische Untersuchungen an Belemniten. «Mikrokosmos», 1956, 45, No. 6.
Grant Gross M. Variations in the $0^{18}/0^{16}$ and C^{13}/C^{12} ratios od diageneticaly altered limestones in the Bermuda islandes. «J. Geol.», 1964, 72, No. 2.
Grandjean F. Le siphon des Ammonites et des Bélemnites. «Bull. Soc. Géol. France», 1910, 4 sér., 13, fasc. 6.
Gray J. E. On the animal of *Spirula*. «Ann. a. Mag. of Natural History», 1845, 15.
Grégoire Ch. Conchiolin remnants in mother-of-pearl from fossil Cephalopoda. «Nature», 1959, 184, No. 4693.
Grégoire Ch. Thermal changes in the Nautilus shell. «Nature», 1964, 203, No. 4947.
Griepenkerl O. Die Versteinerungen der senonen Kreide von Königslutter im Herzogtum Braunschweig. «Pal. Abhandl.», 1889, Bd. 4, Hf. 5.
Gripp K. *Polydora biforans* n. sp., ein in Belemniten-Rostren bohrender Wurm der Kreide-Zeit. «Meyniana», Frankfurt a/M., 1967, 17.
Grimpe G. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. «Wissenschaftl. Meeresuntersuch. Komm. Wissensch. Untersuch. deutsch. Meere in Kiel», 1925, N. F., Bd. 16.
Guex J. Contribution à l'etude des blessures chez les ammonites. «Bull. Soc. vaud. sci. natur.», 1967, 69, No. 7.
Gunter H. Temperature. In «Treatise on Marine Ecology and Paleoecology». «Mem. Geol. Soc. Amer.», 1957, 67, vol. 1.
Hagenov F. Monographie der Rügen'schen Kreide-Versteinerungen, II. Abt. «N. Jb. Miner. etc.», Stuttgart, 1840.
Hammen T. Upper Cretaceous and Tertiary climatic periodicities and their causes. «Ann. N. Y. Acad. Sci.», 1961, 95, art. 1.
Hanai T. Lower Cretaceous Belemnites from Miyako district, Japan. «Trans. Japanese J. Geol. a. Geogr.», 1953, vol. XXIII.
Hardy A. C. The Open Sea. London, 1956.
Häntzschel W. Trace fossils and problematica. In «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W», New York, 1962.
Hedgpeth J. W. Marine Biogeography. In «Treatise on Marine Ecology and Paleoecology». «Mem. Geol. Soc. Amer.», 1957, 67, vol. 1.
Heim A. und Heim A. Die Juramulde in Aarmassive bei Fernigen (Uri). «Geol. Fachlese», 1916, N 25.
Heller F. Neue Fälle von Gehäuse-Missbildungen bei Amaltheiden. «Pal. Zs.», 1964, Bd. 38, Hf 3/4.
Hennig A. Studier öfter den baltiska Yngre kritans bildninghistoria. «Geol. Fören. Förhandl.», 21 (2), Stockholm, 1899.
Hoyle W. E. Observations on the anatomy of a rare Cephalopod *(Gonatus Fabricii)*. «Proc. Zool. Soc. London», 1889.
Hölder H. Paläontologische Nachlese zur Conellen-Frage. «N. Jb. Geol., Pal.», 1954, Monatshefte 8.
Houša V. Pohlavni dimorfismus a system jurských a křidových amonitů. «Časop. Národn. muzea. Odd. přirodověd.», Praha, 1965, 134, No. 1.
Hutchins L. W. The basis for temperature zonation in geographical distribution. «Ecol. Monography», 17, 1957, No. 3.

Huxley T. On the structure of Belemnitidae, with a description of a more complete specimen of Belemnites than any hitherto known, and an accaunt of a new genus of Belemnitidae, *Xiphoteuthis*. Mem. Geol. Survey United Kingdom, Monograph II. London, 1864.

Jaeckel O. Thesen über die Organisation und Lebensweise ausgestorbenes Cephalopoden. «Zs. deutsch. geol. Ges.», 1902, 54.

Jaeckel S. A. Cephalopoden. In «Die Tierwelt der Nord-und Ostsee». Lief. XXXVII (T. IX b_3), Leipzig, 1958.

Jeletzky J. A. Zur Kenntnis der oberkretazischen Belemniten. «Geol. Fören. Förhandl.», 68 (1), Stockholm, 1946.

Jeletzky J. A. Zur Kenntnis der oberkretazischen Belemniten. II. «Geol. Fören. Förhandl.», 70 (1), Stockholm, 1948.

Jeletzky J. A. Zur Kenntnis der Oberkreide der Dnjepr-Donez-Senke und zum Vergleich der russischen borealen Oberkreide mit derjenigen Polens und Nordwesteuropas. «Geol. Fören. Förhandl.», 70(4), Stockholm, 1948a.

Jeletzky J. A. Sowerby's and Sharpe's *Belemnites lanceolatus* and their relation to *Belemnites lanceolatus* Schlotheim, 1813. «Geol. Mag.», 1948b, 85.

Jeletzky J. A. Über den taxonomischen Wert einiger morphologischer Elemente des Rostrums der belemnitellenartigen Formen (Familie Belemnitellidae Pavlow, 1913), sowie über die Gattung *Belemnella* (Nowak, 1913, subg.) Jeletzky, 1941, ihre Phylogenie und einige Vertreter. «N. Jb. Miner., Geol., Pal.», 1949, Abt. B, Monatshefte 9.

Jeletzky J. A. Some Notes on *«Actinocamax» propinquus* Moberg, 1885, its taxonomic position and phylogenetical relations within the Family Belemnitellidae Pavlow, 1913, morphological characters, and Synonymy. «Geol. Fören. Förhandl.», 71 (3), Stockholm, 1949a.

Jeletzky J. A. Actinocamax from the Upper Cretaceous of Manitoba. «Bull. Geol. Survey Canada», Ottawa, 1950, 15.

Jeletzky J. A. Some nomenclatorial and taxinomic problems in paleozoology. «J. Pal.», 1950a, 24, No. 1.

Jeletzky J. A. Die Stratigraphie und Belemnitenfauna des Obercampan und Maastricht Westfalens, Nordwestdeutschlands und Dänemarks, sowie einige allgemeine Gliederungs-Probleme der jüngeren borealen Oberkreide Eurasiens. «Geol. Jb.», Hannover, 1951, Beihefte 1.

Jeletzky J. A. Evolution of Santonian and Campanian *Belemnitella* and paleontological systematics: exemplified by *Belemnitella praecursor* Stolley. «J. Pal.», 1955, 29, No. 3.

Jeletzky J. A. *Belemnitella praecursor,* probably from the Niobrara of Kansas, and some stratigraphic implications. «J. Pal.», 1955 a, 29, No. 5.

Jeletzky J. A. Paleontology, basis of practical geochronology. «Bull. Assoc. Petrol. Geol.», 1956, 40.

Jeletzky J. A. Die jüngere Oberkreide (Oberconiac bis Maastricht) Südwestrusslands und ihr Vergleich mit der Nordwest- und Westeuropas. Beihefte «Geol. Jb.», Hannover, 1958, Beihefte 33.

Jeletzky J. A. Actinocamax from the Upper Cretaceous Benton and Niobrara formation of Kansas. «J. Pal.», 1961, 35, No. 3.

Jeletzky J. A. Cretaceous Belemnites of New Jersey. In «The Cretaceous Fossils of New Jersey», pt. II, Trenton, 1962.

Jeletzky J. A. Taxonomy and phylogeny of fossil Coleoidea (=Dibranchiata). «Paper Geol. Survey Canada», Ottawa, 1965, No. 2.

Jeletzky J. A. Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. Mollusca, article 7. The University of Kansas, Pal. contributions, 1966.

Jonnson M. R. W. Belemnite deformation at Fernigen, Switzerland. «Geol. Mag.», 1967, 104, No. 3.

Joubin L. Sur une jeune Spirule. «Compt. Rend. hebd. des séanc. de l'Acad. des Sci.», 150, Paris, 1910.

Joysey K. A. Life and its environment in ancient seas. «Nature», 1961, 192, No. 4806.
Jukes-Browne A. J. The Cretaceous rocks of Britain. Mem. Geol. Survey Great Britain, Vol. 2 (1903), vol. 3 (1904).
Jux U., Strauch F. Angebohrte Spiriferen-Klappen; ein Hinweis auf palökologische Zusammenhänge. «Senckenbergiana lethaea», 1965, Bd. 46, Nr. 1.
Kaufman E. G., Kesling R. V. An Upper Cretaceous Ammonite bitten by a Mosasaur. «Contr. Mus. Pal. Univ. Michigan», Ann. Arbor, 1960, 15 (9).
Keferstein W. Malacozoa cephalophora. Bronns Klasse und Ordnung. Tierreiche. Bd. III (2), Heidelberg, 1862—1866.
Kiprijanoff W. Studien über die fossilen Reptilien Russlands. Theil I. «Mém. de l'Acad. des Sci. St.-Petersbourg», 1881, VII sér., 28, No. 8.
Kiprijanoff W. Studien über die fossilen Reptilien Russlands. Theil II. «Mém. de l'Acad. des Sci. St.-Petersbourg», 1882, VII sér., 30, No. 6.
Klähn H. Die Spaltung des Rostrums von *Belemnitella mucronata* Schl. «Zs. deutsch. geol. Ges.», 1925, 77. Nr. 3/4.
Klinghardt F. Über den methodische Nachweise der Eingeweide bei fossilen Tintenfischen. «Pal. Zs», 1932, 14, Hf. 3.
Koenen A. Beitrag zur Kenntnis der Mollusken-Fauna des norddeutschen Tertiärgebierges. Paläontographica, Bd. 16, Stuttgart, 1867.
Koenen A. Über eine paläocäne Fauna von Kopenhagen. «Abhandl. Wiss. Ges.», XXII, Göttingen, 1885.
Kongiel R. On Belemnites from Maastrichtian, Campanian and Santonian sediments in the Middle Vistula valley (Central Poland). «Prace Museum Ziemi», 1962, Nr. 5.
Korringa P. The shell of Ostrea edulis as a habitat. «Archives Néerlandaises de Zoologie», Leiden, 1951, X, livr. I.
Korschelt E., Heider K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil, Hf. 3, Jena, 1893.
Kretzoi M. *Necroteuthis* n.g. (Ceph. dibr., Necroteuthidae n.f.) aus dem Oligozän von Budapest und das System der Dibranchiata. «Földtani közlöny», Budapest, 1942, 72, fül. 1—3.
Kummel B. Status of Invertebrate Paleontology, 1953, V. Mollusca: Cephalopoda. «Bull. Museum Comparative Zoology at Harvard College», Cambridge, Mass., USA, 1954, 112, No. 3.
Kummel B. History of the Earth. San Francisco, 1961.
Ladd H. S. The paleontological record and the origin of life. Introduction. «Mem. Geol. Soc. Amer.», 1957, 67, vol. 2.
Ladurner J. Zur Kenntnis des Gefüges «gestreckter» Belemniten. «Mineralog. und petrographische Mitteilungen», Leipzig, 1933, N. F., Bd. 44, Hf. 6.
Lang A. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Mollusca. Jena, 1900.
Leriche M. Deuxième note sur les fossiles de la craie phosphate de la Picardie «Bull. Soc. Belge Géol., Pal. et Hydrol.», 1911 (1912), t. 25, fasc. 3.
Lessertisseur J. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. «Mém. Soc. Géol. France». 1955, n. sér., 34, 4, No. 74.
Leuchs K. Eine anormale Belemnitenform. «Zentralbl. Miner., Geol., Pal.», Abt. B, Stuttgart, 1932.
Livan M. Über Bohr-Locher an rezenten und fossilen Invertebraten. «Senckenbergiana», 1937, Bd. 19, Nr. 3/4.
Loeb I., Narthrop I. Is there a temperature coefficient for the duration of life. «Proc. Natur. Acad. Sci.», 1916, 2.
Lönnberg E. Notes on *Spirula reticulata* Owen and its phylogeny. Zool. Stud Festkrift W. Lilljeborg, Upsala. 1896.
Lowenstam H. A. Factors affecting the aragonite: calcite ratios in carbonate-secreting marine organisms. «J. Geol.», 1954, 62, No. 3.
Lowenstam H. A. Status of invertebrate paleontology. 1953. XI: Systematic paleoecology and evolutionary aspects of skeletal buildung materials. «Bull. Museum Comparative Zoology at Harvard College», Cambridge, Mass., USA. 1954 a, 112, No. 3.

Lowenstam H. A. O^{18}/O^{16} ratios and Sr and Mg contents in recent and fossil articulate Brachiopods and their relationship to the water chemistry. «Bull. Geol. Soc. Amer.», 1960, 71. No. 12, part 2.
Lowenstam H. A. Paleotemperatures of the Permian and Cretaceous periods. (Abstracts). Paleoclimates Conference Proceedings. Newcastle, 1961.
Lowenstam H. A. Mineralogy, O^{18}/O^{16} ratios, and strontium and magnesium contents of recent and fossil Brachiopods and their bearing on the history of the oceans. «J. Geol.», 1961a, 69, No. 3.
Lowenstam H. A.. Epstein S. Paleotemperatures of the Post-Aptian Cretaceous as determined by the oxygen isotope method. «J. Geol.», 1954, 62, No. 3.
Lowenstam H. A., Epstein S. On the origin of sedimentary aragonitic needles of the Great Bahama bank. «J. Geol.», 1957, 65, No. 4.
Mägdefrau K. Lebensspuren fossiler «Bohr»-Organismen. «Beiträge zur naturkundl. Forschung. SW-Deutschland», 2 (1), Karlsruhe, 1937.
Mägdefrau K. Paläobiologie der Pflanzen. Jena, 1953.
Mantell G. A. Observations on some Belemnites and other fossil remains of Cephalopoda in the Oxford-clay near Towbridge, Wiltshire. «Philos. Transact. Royal. Soc. London», 1848 (1847), pt. 2, No. 12.
Makowski H. Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoidés. Księga pam. prof. J. Samsonowicza. Warszawa, 1962.
Mark W. Über einige Wirbeltiere, Kruster und Cephalopoden der westfalischen Kreide. «Zs. deutsch. Geol. Ges.», 1858, X.
Martens E. Weichtiere. In Heck-Matschie-Martens «Das Tierreich», Bd. II, Neudamm, 1894.
Mayr F. X. Das Karbonatthermometer zur Bestimmung der Temperatur vorzeitlicher Meere. «Naturwiss. Rundschau», Stuttgart, 1964. 17, Nr. 2.
McGowan J. A. Observations on the sexual behaviour and spawing of the squid, *Loligo opalescens* at La Jolla, California. «Californ. Fish a. Gameservice», La Jolla, 1954, 40, No. 1.
Merkt J. Über Austern und Serpeln als Epöken auf Ammonitengehäusen. «N. Jb. Geol. und Pal.», 1966, 125, Hf. 1—3.
Miller J. S. Observation on the Genus *Actinocamax*. (Read in May 1823). «Trans. Geol. Soc. London», 1829. 2 ser., vol. II, pt. I.
Miller H. W. (Jr). *Niobrarateuthis bonneri*, a new genuis and species of squid from the Niobrara formation of Kansas. «J. Pal.», 1957, 31, No. 4.
Moberg J. C. Cephalopoderna i Sveriges Kritsystem. II. «Sveriges Geol. Unders.», Stockholm, 1885, Ser. C, No. 73.
Moberg J. Über schwedische Kreidebelemniten. «N. Jb. Miner., Geol., Pal.», 1894, 11.
Moodie R. L. Paleopathology. An introduction to the study of ancient evidences of diseases. Illinois, USA, 1923.
Morton J. E. Molluscs. London, 1958.
Morton J. E., Yonge C. M. Classification and structure of Mollusca. In «Physiology of Mollusca, I». Ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge. New York—London, 1964.
Müller A. H. Diagenetische Untersuchungen in der Obersenonen Schreibkreide von Rügen. «Abhandl. Geol. Dienstes», N. F., Hf. 228, Berlin, 1951.
Müller A. H. Grundlagen der Biostratonomie. «Abhandl. Deutsch. Akad. Wissensch. zu Berlin, Kl. Math. Naturwiss.», Jahrgang 1950. 1951a, Nr. 3.
Müller A. H. Bemerkungen zur Stratigraphie und Stratonomie der obersenonen Schreibkreide von Rügen. T. I. «Geologie», 1952, 1, Nr. 5.
Müller G., Wollemann A. Die Molluskenfauna des Untersenon von Braunschweig und Ilsede. II. Die Cephalopoden. «Abhandl. Preuss. Geol. Landesanstalt», N. F., Hf. 47, Berlin, 1906.
Müller-Stoll H. Beuträge zur Anatomie der Belemnoiden. «Nova Acta Leopoldina», Halle, 1936. N. F., Bd. 4, Nr. 20.
Munier-Chalmas E. Sur le développement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologiques des Ammonites avec les Seiches. «Compte rendus Acad. Sci.», Paris, 1873.

Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda with description of the minute shell structure of Belemnoides. «Stockh. contributions in Geology», 1964, XI, No. 4.
Mutvei H. On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. «Arkiv zool. Svenska vetenskapsacademien», Höteborg-Uppsala, 1964a, 16, No. 14.
Naef A. Cephalopoda. Handwörterbuch Naturwiss. II, Jena, 1912.
Naef A. Studien zur generellen Morphologie der Mollusken. 2. Teil : Das Coelomsystem in seinen topographischen Beziehungen. «Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie», III, Jena, 1913.
Naef A. Die Cephalopoden. Fauna e Flora di Golfo di Napoli. Stazione Zool. di Napoli. Monogr. 35. Berlin, Bd. I, Liefer. I—1921; Bd. I, Liefer. 2—1923; Bd. II—1928.
Naef A. Über die Deutung belemnoider Fossilien auf Grund des Baues und der Entwicklung rezenter Tintenfische. «Verh. Schweiz. naturforsch. Ges.», Schaffhausen, 1921a, 102.
Naef A. Das System der dibranchiaten Cephalopoden und die mediterranen Arten derselben. «Mitt. zoolog. Stat. Neapel», 1921 b, XXII.
Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena, 1922.
Naef A. Über belemnitenartige Tintenfische. «Ecologae geologicae Helveticae», Bâle, 1922a, XVI, Nr. 5.
Najdin D. P. On the paleogeography of the Russian platform during the Upper Cretaceous epoch. «Stockh. contributions in Geology», 1959a, III, No. 6.
Nestler H. Ein Bohrschwamm aus der weissen Schreibkreide (U. Maastricht) der Insel Rügen (Ostsee). «Geologie», 1960, 9, Hf. 6.
Nestler H. Die Belemniten und die Altersstellung der weissen Schreibkreide der Insel Rügen. «Pal. Abhandl.». 1963, I, Nr. 4.
Nestler H. Die Rekonstruktion des Lebensraumes der Rügener Schreibkreide-Fauna (Unter-Maastricht) mit Hilfe der Paläoökologie und Paläobiologie. «Geologie», 1965, 14, Beiheft 49.
Neumayr M. Über klimatische Zonen während der Jura-und Kreidezeit. «Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Kl.», 1883, 47, 1.
Neumayr M. Über einige Belemniten aus Centralasien und Südafrika und über den Canal der Belemniten. «Verhandl. der k.-k. geol. Reichsanstalt», Wien, 1889, Nr. 2.
Nowak J. Die fossile Senonflora von Potylicz. «Bull. Intern. l'Acad. Sci. de Cracovie», 1907.
Nowak J. Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen. III. T. «Bull. Intern. l'Acad. Sci. de Cracovie, cl. math.-naturel.», 1913, sér. B, Nr. 6B.
Öpik A. Über Klitamboniten. «Acta et comment. Universit. Tartuensis. A. Math., phys., med.», XXVI, Tartu. 1934.
d'Orbigny A. Paléontologie française. T. I. Terrains crétacés. T. I. Céphalopodes. Paris, 1840—1842.
d'Orbigny A. Considérations paléontologiques et géologiques sur la distribution des Céphalopodes acétabulifères. «Ann. Soc. naturel., Zoologie», Paris, 1841, 16(2).
d'Orbigny A. Paléontologie française. Terrains jurassiques. T. I. Paris. 1842.
d'Orbigny A. Mémoire sur deux genres nouveaus de Céphalopodes fossiles (les *Conoteuthis* et *Spirulirostra)* offrant des passages, d'un côté entre la Spirule et la Seiche, de l'autre entre les Bélemnites et les Ommastrèphes. «Ann. Soc. naturel., Zoologie», 17 (2), Paris, 1842a.
d'Orbigny A. Paléontologie de la Russie. Système crétacé. Mollusques. In Murchison R., Verneuil E., Keyserling A. «Géologie de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural», vol. II. Paris, 1845.
d'Orbigny A. Mollusques vivant et fossiles. Paris, 1855.
d'Orbigny A. Paléontologie universelle des coquilles et des mollusques. Paris, 1855a.
Owen R. Cephalopoda. Todd's Cyclopaedia, I, London, 1836.

Parona C. F. Note sui Cefalopodi terziari del Piemonte. «Palaeontogr. Ital.», IV, Pisa, 1898.
Peyer B. Über Algen und Pilze in tierischen Hartsubstanzen. Archiv Julius-Klaus Stiftung. Ergänzungbd. zu Bd. XX, Zürich, 1945.
Phillips J. Monograph of British Belemnitidae. Palaeontogr. Soc. London, 1865—1870.
Pia J. Die Kalklösenden Thallopyten. «Archiv für Hydrologie», XXI, Stuttgart, 1937.
Pilkey O. H., Goodell H. G. Composition of the fossil and recent mollusk shells. «Bull. Geol. Soc. Amer.», 1964, 75, No. 3.
Pożaryska K., Urbanek A. O pewnych przykładach regeneracji u zwierząt kopalnych. «Kosmos, ser. A, Biologia», Warszawa, 1955, IV, zesz. 4 (15).
Prell H. Über die Schale von Spirula und ihren Verwandten. «Zentralbl. Miner., Geol. Pal.», 1921, Nr. 6—7.
Prell H. Über die Armzahl, der Nelemniten. «Zentralbl. Miner., Geol. Pal.», 1922, Nr. 10.
Pugaczewska H. Belemnoids from the Jurassic of Poland. «Acta Palaeontologica Polonica», Warszawa, 1961, VI, No. 2.
Pugaczewska H. Les organismes sédentaires sur les rostres des Bélemnites du crétacé supérieur. «Acta Palaeontologica Polonica», Warszawa, 1965, X, No. 1.
Quenstedt F. A. *Loligo Bollensis* ist kein Belemniten-Organ. «N. Jb. Miner. etc.». Stuttgart, 1839.
Quenstedt F. A. Petrefaktenkunde Deutschlands. I. Abth., Bd. I, Die Cephalopoden. Tübingen, 1849.
Quenstedt F. A. Handbuch der Petrefaktenkunde. 3. Aufl., Tübingen, 1885.
Rama Rao L., Pia J. Fossil algae from the Uppermost Cretaceous beds of the Trichinopoloy District, S. India. Paleont. Indica, N. S., Mem. 4, Calcutta, 1936.
Rao K. V. Biology and fishery of the Palkbay squid, *Sepioteuthis arctipinnis* Gould. «Indien J. Fishery». 1954, 1.
Ravn J. P. J. Kridtaflejringerne paa Bornholms Sydvestkyst og deres Fauna. III. Senonet. IV. Kridtaflejringerne ved Stampe Aa. «Danmarks Geol. Unders.», II. Rk., No. 32, Kobenhaven, 1921.
Revelle R., Fairbridge Rh. Carbonates and Carbon Dioxide. «Mem. Geol. Soc. America», 1957, 67, vol. I.
Reyment R. A. Some factors in the distribution of fossil Cephalopods. «Stockh. contributions in Geology», 1958, 1, No. 6.
Reyment R. A. Bohrlöcher bei Ostracoden. «Pal. Zs.», 1963. 37, Hf. 3/4.
Reyment R. A. Preliminary observations on Gastropod predation in the Western Niger delta. «Palaeogeography, Palaeoclimatol., Palaeoecol.», Amsterdam, 1966, 2, No. 2.
Reyment R. A., Najdin D. P. Biometric study of *Actinocamax verus* s.l. from the Upper Cretaceous of the Russian platform. «Stockh. contributions in Geology», 1962, IX, No. 4.
Riefstahl E. Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. Paläontographica, Bd. 33, Stuttgart, 1886.
Rioult M. Un Calmar fossile du Cénomanien de Haute-Normandie. «Bull. Soc. Géol. de Normandie et des amis de Muséum du Havre», 1962, LII.
Robson G. C. «Invertebrate naturel history» edited by C. T. Regan. London, 1936.
Roger J. *Acanthoteuthis (Belemnoteuthis) syriaca* n. sp. Céphalopode Dibranche du Crétacé supérieur de Syrie. «Bull. Soc. Géol. France», 1944, 5 sér., t. 14.
Roger J. Découverte d'une coquille de *Sepia (S.* cf. *vindobonensis* Schloenbach) dans le Vindobonien supérieur de Saubrigues (Landes) et histoire paléontologique des Sepiidae. «Bull. Soc. Géol. France», 1947 (1948), sér., 17, fasc. 4—6.
Roger J. Sous-classe des Dibranchiata Owen 1836. In J. Piveteau «Traité de Paléontologie, II», Paris. 1952.

Romein B. J. On the type locality of the Maastrichtian, the upper boundary of that stage and on the transgression of a Maastrichtian s. l. in Southern Limburg. «Mededel. Geol. Stichting. N. Ser.», Maastricht, 1962, No. 15.
Römer F. Die Kreidebildungen von Texas und ihre organische Einschlüsse. Bonn, 1852.
Saemann L. Observation sur *Belemnites quadratus* Defr. «Bull. Soc. Géol. France», 1861 (1862), sér. 2, 19.
Saint-Seine R. Les Cirripèdes acrothoraciques échinicoles. «Bull. Soc. Géol. France», 1955, sér. 6, 5, fasc. 4—6.
Schaffer F. X. Die zerrissenen Belemniten von Mariavölgy (Mariatal) in Ungarn. «Verhandl. Geol. Reichsanstalt», S. 140, Wien, 1918.
Schäfer W. Die geologische Bedeutung von Bohr-Organismen in tierischen Hart-Teilen, aufgezeigt an Balaniden-Schild der Innenjade. «Senckenbergiana», 1938, 20, Nr. 5.
Schäfer W. Die Schutzwirkung der Tintenfisch-Tinte. «Natur und Volk», 1956, 86, Nr. 1.
Schäfer W. Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. Frankfurt a/M, 1962.
Schevill W. E. An Upper Jurassic Sepioid from Cuba. «J. Pal.», 1950, 24, No. 1.
Schindewolf O. H. Parasitäre Tallophyten in Ammoniten-Schalen. Festband Hermann Schmidt, Sonderausgabe zu «Pal. Zs.», Stuttgart, 1962.
Schloenbach U. Über einen Belemniten aus der alpinen Kreide von Grünbach bei Wiener-Neustadt. «Jb. k.-k. geol. Reichsanstalt», Wien, 1867, XYII.
Schlotheim E. F. Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. Leonard's Taschenbuch für die gesammte Mineralogie. VII. Jahrgang, Gotha, 1813.
Schlotheim E. F. Die Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkt durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerter und fossiler Ueberreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt. Gotha, 1820.
Schlüter C. Die Belemniten der Insel Bornholm. «Zs. deutsch. geol. Ges.». 1874, 26.
Schlüter C. Die Cephalopoden der oberen deutschen Kreide. «Paläontographica», Bd. 21 und Bd. 24, Cassel, 1872—1876.
Schlüter C. Verbreitung der Cephalopoden in der oberen Kreide Norddeutschland. «Zs. deutsch. Geol. Ges.», 1876, 28.
Schlüter C. Über den ersten Belemniten im jüngsten Pläner mit Inoceramus Cuvieri. «Zs. deutsch. geol. Ges.», 1894, 46.
Schlüter C. Zur Kenntnis der Pläner-Belemniten. «Verhandl. des naturhist. Ver. Rheinlande, Westfalens und Osnabrück», 51, Bonn, 1894a.
Schlüter C. *Podoceras* im Senon von Braunschweig und Verbreitung und Benennung der Gattung. «Zs. deutsch. geol. Ges.», 1899, 51.
Schmidt J. Live specimens of *Spirula*. «Nature», 1922, 110, No. 2771.
Schmid F. Orientierte Anheftung von *Ostrea vesicularis* Lam., *Dimyodon nilssoni* Hag. und *Crania parisiensis* Defr. «Mitt. Geol. Staatsinstitat Mamburg», 1949, Hf. 19.
Schmid F. Die bisherigen Untersuchungen über das Unter/Obermaastricht-Grenzprofil von Hemmor (Niederelbe), seine Schichtfolge und Leitformen. «Mitt. Geol. Staatsinstitut Hamburg», 1955, Hf. 24.
Schmid F. Jetziger Stand der Oberkreide-Biostratigraphie in Nordwestdeutschland : Cephalopoden. «Pal. Zs.», 1956, 30, Sonderheft.
Schmid F. Biostratigraphie der Grenzschichten Maastricht/Campan in Lüneburg und in der Bohrung Brunhilde. «Geol. Jb.», 1956a, 70.
Schmid F. Biostratigraphie du Campanien-Maastrichtien du NE de la Belgique sur la base des Bélemnites. «Ann. Soc. géol. Belgique», LXXXII, Liège, 1959.
Schmid F. Zur Ontogenie einiger Vertreter der Gattungen *Belemnitella* d'Orbigny und *Belemnella* Nowak. «Geol. Jb.», 1960, 77.
Schmid F. Neues über den Bau des Alveolarandes bei *Gonioteuthis* (Belemn., Oberkreide). «Pal. Zs.», 1961, 35, Hf. 1—2.

Schmid F. Ein Nachtrag zum «Zweispitz-Belemnit» aus dem Untercampan von Misburg bei Hannover, pathologische Ausbildung an *Gonioteuthis quadrata* (Blainville). «Aufschluss», 1963, 14, Nr. 11.
Schmidt H. Ein Mosasurier als Ammoniten-Mörder. «Natur und Volk», 1961, 91, Nr. 8.
Schremmer F. Bohrschwammspuren in Actaeonellen aus der nordalpinen Gosau. «Sitzungsberichte Oesterreichisch. Akad. Wissenschaften. Math.-natur. Kl., Abt. I. Biol., Mineral. usw.», Wien, 1954, 163, Hf. 4/5.
Schwarzbach M. The climatic history of Europe and North America. «Descriptive palaeoclimatol». New York—London, 1961.
Schwegler E. Eine merkwürdige Krankheitserscheinung bei einem Belemniten aus dem Braunen Jura Schwabens und ihre Deutung. «Zentralbl. Min., Geol., Pal.», 1939, Abt. B.
Schwegler E. Vorläufige Mitteilung über Grundsätze und Ergebnisse einer Revision der Belemnitenfauna des Schwäbischen Jura. «N. Jb. Miner., Geol., Pal.», 1949, Abt. B., Hf. 10.
Schwegler E. Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. T. III. «Paläontographica», Abt. A, Bd. 120, 4—6, Stuttgart, 1962.
Seilacher A. Swimming habits of belemnites — recorded by borning barnacles. «Palaeogeography, Palaeoclim., Palaeoecol.», Amsterdam, 1968, 4, No. 4.
Sharpe D. Description of the Fossil Remains of Mollusca found in the Chalk of England. Part I, Cephalopoda, Palaeontogr. Soc. London, 1853.
Shrock R. R., Twenhofel W. H. Principles of invertebrate paleontology. New York, 1953.
Silen L. On the anatomy and biology of Penetrantiidae and Immergentiidae (Bryozoa). «Arkhiv för Zoologi», Stockholm, 1948, 40A, No. 4.
Siler W. L. Feeding habits of some Eocene carnivorous gastropods. «Tex. J. Sci.», 1965, 17, No. 2.
Skołozdrówna Z. Belemnity kredy Lwówa i jego najblizszych okolic. «Sprawozdanie Towarzystwa Naukowego», Lwów, 1929 (1930), IX.
Skołozdrówna Z. O znaczeniu alveoli i szczeliny alveolarnej dla systematyki rodzaju *Belemnitella*. «Posiedz. nauk. Państw. Inst. Geol.», Warszawa, 1932, No. 33.
Stehli F. G. Shell mineralogy in paleozoic invertebrates. «Science», 1956, 123, No. 3206.
Steinmann G. Zur Phylogenie der Belemnoidea. «Zs. für indukative Abstammungs- und Vererbungslehre», 1910 (1911), IV.
Stephenson L. W. The cretaceous formation on North Carolina. North Carolina Geol. a. Econom. Surv., vol. 5, Raleigh, 1923.
Stevens G. R. Faunal realms in Jurassic and Cretaceous Belemnites. «Geol. Mag.», 1963, 100, No. 6.
Stevens G. R. The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific region. New Zealand Geol. Survey, Pal. bull. 36, Wellington, 1965.
Stolley E. Die Kreide Schleswig-Holsteins. «Mitt. Miner. Inst. Univ. Kiel», 1891, Bd. I.
Stolley E. Über die Gliederung des norddeutschen und baltischen Senon, sowie die dasselbe characterisierenden Belemniten. «Arch. Antropol. Geol. Schlesw.-Holst.» 1, Hf. 2, Kiel—Leipzig. 1897.
Stolley E. Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der norddeutschen unteren Kreide. «Geol. Pal. Abh.», 1911, N. F., X, Hf. 3.
Stolley E. Studien an Belemniten der unteren Kreide Norddeutschlands. 4. Jahresber. Niedersächs. geol. Vereins zu Hannover, 1911a.
Stolley E. Neue Beiträge zur Kenntnis der norddeutschen oberen Kreide. III. Die Bedeutung der Actinocamax-Arten als Leitfossilien der oberen Kraide. 9. Jahresber. Niedersächs. geol. Vereins zu Hannover, 1916.
Stolley E. Die Systematik der Belemniten. 11. Jahresber. Niedersächs. geol. Vereins zu Hannover, 1919.

Stolley E. Zur Systematik und Stratigraphie median gefurchter Belemniten. 20. Jahresber. Niedersächs. geol. Vereins zu Hannover, 1927.
Stolley E. Über die Belemniten des alpinen Eocäns. «Zentralbl. Min., Geol., Pal.», Stuttgart, 1928, Abt. B, Nr. 2.
Stromer von Reichenbach E. Lehrbuch der Paläontologie. I. T.: Wirbellose Tiere. Leipzig—Berlin. 1909.
Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H. The Oceans, their Physics, Chemistry and general Biology. New York, 1946.
Sweet W. C. Cephalopoda-general feature. In «Treatise on invertebrate Paleontology. Part K», New York, 1964.
Swinnerton H. H. Belemnites from East Greenland. «Ann. a. Mag. Nat. Hist.», 1943, ser. II, 10(66).
Swinnerton H. H. A monograph of British Lower Cretaceous Belemnites. Part I—1935 (1936), Part IV—1952, part V—1954 (1955). Palaeontogr. Soc. London.
Szafer W., Kostyniuk M. Zarys paleobotaniki. Warszawa, 1952.
Tannert H. Neue Beobachtungen über Kieselringe. «Ber. Ver. «Natur u. Heimat» u. Naturhistor. Mus. Lübek», 1967, 9.
Tasnadi-Kubaczka A. Paläopathologie. Pathologie der vorzeitlichen Tiere. Jena, 1962.
Thiele J. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. T. 3. Jena, 1934.
Thiermann A. Über verheilte Verletzungen an zwei kretazischen Ammonitengehäusen. «Fortschr. Geol. Rheinland und Westfalen», 7, Krefeld, 1964.
Turek R. Chemisch-analytische Untersuchungen an Molluskenschalen. «Archiv Naturgeschichte Zs. system. Zoolog.», 1933, N. F., Bd. 2, Hf. 2.
Turekian K. K., Armstrong H. L. Chemical and mineralogical composition of fossil molluscan shells from the Fox Hills Formation, South Dakota. «Bull. Geol. Soc. Amer.», 1961, 72, No. 12.
Urey H. C., Lowenstam H. A., Epstein S., McKinney C. R. Measurement of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark, and the Southeastern United States. «Bull. Geol. Soc. Amer.», 1951, 62, No. 4.
Voigt E. Die Lithogenese der Flach- und Tiefwassersedimente des jüngeren Oberkreidemeeres. Dessau, 1929.
Voigt E. Morphologische und stratigraphische Untersuchungen über die Bryozoenfauna des oberen Kreide. «Leopoldina», VI (Walther-Festschrift). Leipzig, 1930.
Voigt E. Der Nachweis des Phytals durch Epizoen als Kriterium der Tiefe vorzeitlicher Meere. «Geol. Rundschau», 1956, Bd. 45, Hf. 1.
Voigt E. Untersuchungen an Oktokorallen aus der oberen Kreide. «Mitt. Geol. Statsinstitut Hamburg», 1958, Hf. 27.
Voigt E. Zur Temperatur-Kurve der oberen Kreide in Europa. «Geol. Rundschau», 1964, Bd. 54.
Voigt E. Über parasitische Polychaeten in Kreide-Austern sowie einige andere in Muschelschalen bohrende Würmer. «Pal. Zs.», 1965, Bd. 39, Hf. 3/4.
Voltz P. L. Observations sur les Bélemnites. «Mém. Soc. Mus. hist. natur. Strasbourg», t. I, Paris, 1830.
Voltz P. L. Über Onychoteuthis prisca Münster. «N. Jb. Miner. etc», 1835 (1836).
Voltz P. L. Über die Beziehungen der Belemniten mit den übrigen inneren Schalen von Cephalopoden. «N. Jb. Miner. etc», 1836.
Voltz P. L. Betrachtungen über die Cephalopoden-Schalen. «N. Jb. Miner. etc», 1836a.
Voltz P. L. Über das Geschlecht *Actinocamax*. «N. Jb. Miner. etc», 1839.
Volz P. Die Bohrschwämme (Clioniden) der Adria. «Thalassia», 1939, III, Nr. 2.
Wagner A. Die fossilen Überreste von nackten Tintenfishcne aus dem lithographischen Schiefer und dem Lias des süddeutschen Juragebirges. «Abhandl. math.-phys. Kl. Bayerisch. Akad. Wissenschaft», Bd. VIII, München, 1860.
Watabe N., Wilbur K. M. Influence of the organic matrix on crystal tape in mollusks. «Nature», 1960, 188.

Wegner Th. Die Granulatenkreide des westlichen Münsterlandes. «Zs. deutsch geol. Ges.», 1905, 57.
Wenger R. Über einige Aberrationen bei Muschelkalk Ceratiten. «N. Jb. Geol., Pal., Abhand.», 1956, 103, Nr. 1—2.
Werner E. Über die Belemniten des schwäbischen Lias und die mit ihnen verwandten Formen des braunen Jura (Acoeli). «Paläontographica», Bd. 59, Stuttgart, 1912.
Westermann G. E. G. Sexual-Demorphismus bei Ammonoideen und seine Bedeutung für die Taxonomie der Otoitidae. «Paläontographica», Abt. A. Bd. 124, 1—3, Stuttgart, 1964.
Wetzel W. Die Quiriquina-Schichten als Sediment und paläontologisches Archiv. «Paläontographica», Bd. 73, Stuttgart, 1930.
Wetzel W. Die Schalenzerstörung durch Mikroorganismen, Erscheinungsform, Verbreitung und geologische Bedeutung in Gegenwart und Vergangenheit. «Kieler Meeresforsch.», 2, Kiel, 1938.
Wetzel W. Schalen-Parasitismus bei Ammoniten (auf Grund schleswig-holsteinischer Funde). «Meyniana», Frankfurt a/M., 1964, 14.
Wilbur K. M. Shell formation and regeneration. In «Physiology of Mollusca. I». Ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge. New York—London, 1964.
Wilbur K. M. and Owen G. Growth. In «Physiology of Mollusca, I». Ed. by K. M. Wilbur and C. M. Yonge. New York—London, 1964.
Wilde G. L. Abnormal growth conditions in fusulinids. Contrib. Cushman Foundat. Foraminiferal Res., 1965, 16, No. 3.
Woodward S. P. Manual of the Mollusca. London, 1851.
Woods H. The Mollusca of the Chalk Rock. Pt. 2. «Quarterly J. Geol. Soc. London», 1897, 53.
Zieten C. H. Versteinerungen Würtembergs. Stuttgart, 1830.
Zittel K. Handbuch der Palaeontologie. I. Abt. Palaeozoologie. Bd. II. München und Leipzig, 1881—1885.
Zittel K. Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). München und Leipzig, 1895.
Zittel K. Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). I. Abt. Invertebrata. Neubearbeitet von F. Broili. München und Berlin, 1924.
Zoch W. Die stammesgeschichtliche Gestaltung der Doggerbelemniten Schwabens und die Vergleich mit Lias- und Kreidebelemniten. «N. Jb. Min., Geol., Pal.», 1940, Beilage-Band (Abhandl.), 83, Hf. 3.

ТАБЛИЦЫ
I—IV

*Таблица I**

НЕКОТОРЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ СКУЛЬПТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ РОСТРОВ БЕЛЕМНИТЕЛЛИД

1. Спинно-боковые площадки и бороздки, боковая бороздка, характер ответвления отпечатков сосудов у *Belemnitella mucronata senior*, хут. Заруцкий, Черниговская обл., № 6104/3.
2. Характер ответвления отпечатков сосудов от спинно-боковых площадок и бороздок у *Belemnella lanceolata*, с. Радичев, Черниговская обл., № 6111—2/1.
3. «Морщинки» на апексе *Belemnella lanceolata*, хут. Гуркин, Луганская обл., № 7053—0.
4. Грубые продольные ребра на спинной стороне задней части ростра *Belemnella arkhangelskii*, Белогорск, Крым, № 8086/20.
5. Тонкие продольные струйки на спинной стороне передней части ростра *Belemnella lanceolata*, Эмба, № 116.
6. Точечные гранулы на спинной стороне *Goniteuthis quadrata*, с. Сокол Ивано-Франковская обл. № 1916/1.
7. Продольные прерывистые штрихи на ростре *Belemnitella praecursor submedia*, Крым, № 135.
8. Удлиненные поперечные гранулы на брюшной стороне *Gonioteuthis quadrata* (Найдин, 1952, табл. IV, фиг. 1).
9. Псевдогрануляция на ростре *Belemnitella mucronata senior*, с. Менчикур, Луганская обл.

10а. Спинно-боковые площадки и бороздки, боковая бороздка, грануляция поверхности *Gonioteuthis quadrata* (Найдин, 1952; табл. VII, фиг. 3), вид сбоку.

10б. Удлиненные поперечные гранулы на ростре *Gonioteuthis quadrata* (Найдин, 1952; табл. VII, фиг. 2), вид с брюшной стороны.

---

* На таблицах I—III все изображения даны с небольшим уменьшением, кроме фиг. 3 табл. I, данной примерно с двукратным увеличением.

Таблица I

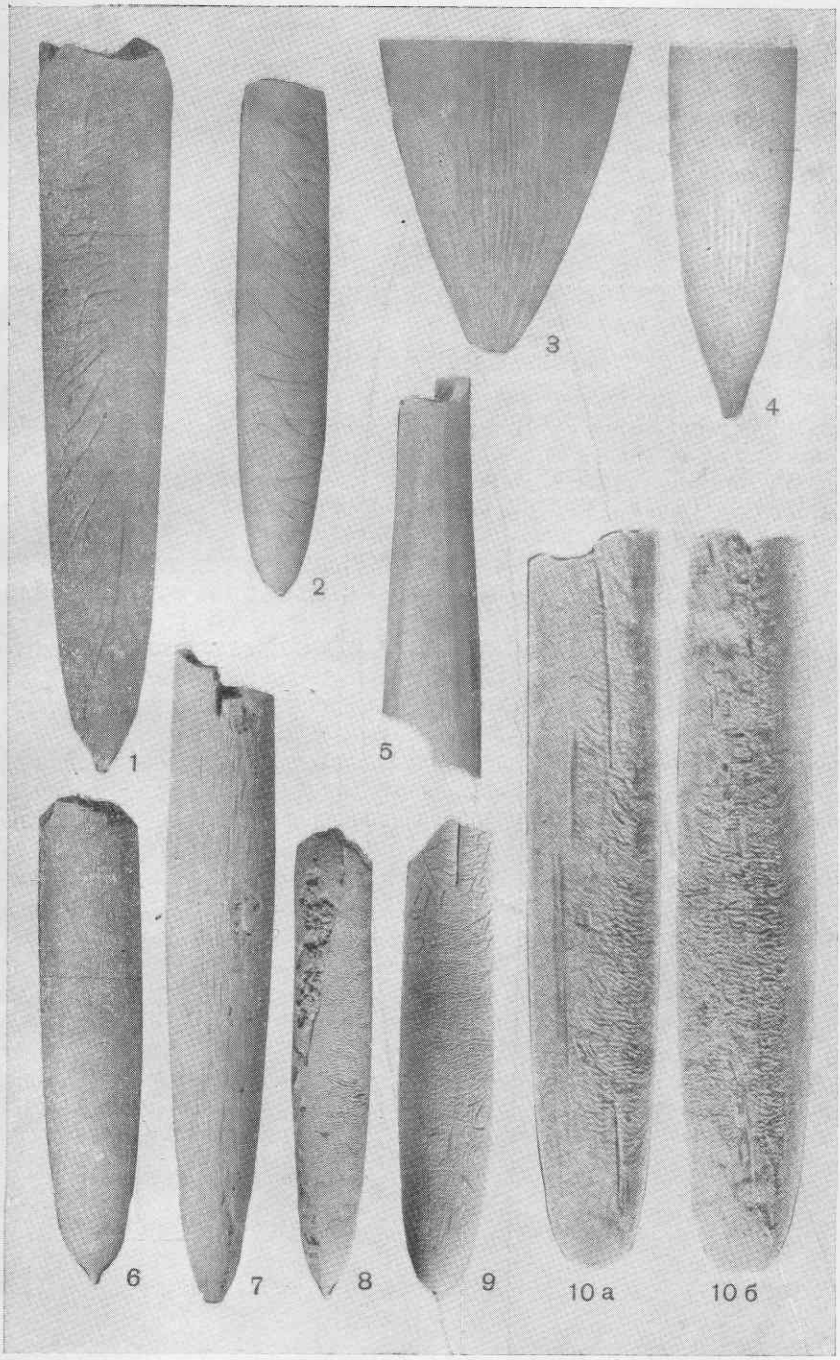


Таблица II

ПАТОЛОГИЧЕСКИ ИЗМЕНЕННЫЕ И ПОВРЕЖДЕННЫЕ РОСТРЫ

1. «Мятая поверхность» ростра *Belemnitella mucronata,* с. Савинцы, Харьковская обл., № 7233-1.
2. Кольцевой валик на ростре *Belemnella sumensis,* Луганская обл., № 7115.
3. Ранние стадии нарастания на заднем конце ростра не перекрываются последующими стадиями, *Belemnella sumensis,* Луганск, № 5114-2.
4. Крученый ростр *Belemnella lanceolata,* Луганская обл., б/1.
5. Искривленный ростр *Belemnella lanceolata,* Луганская обл., б/н-2.
6. Ростр с надкушенным апексом. *Belemnitella praecursor,* с. Закотное, Донецкая обл., № 7203-1.
7. Смещение апикального конца ростра к спинной стороне., *Belemnella lanceolata,* Луганская обл., № 125/2.
8. Ростр преактинокамакса с прижизненно деформированной поверхностью и посмертным обрастанием мшанками, серпулами и мелкими остреями. Сеноман-турон, ур. Актулагай (Эмба).
9. Отверстие, просверленное гастроподой (?) в ростре *Belemnitella langei,* гора Бактыгарын (Актюбинская обл.), б/н.
10. Укороченный ростр *Belemnitella mucronata,* Эмба (р. Сагиз), № 970а.

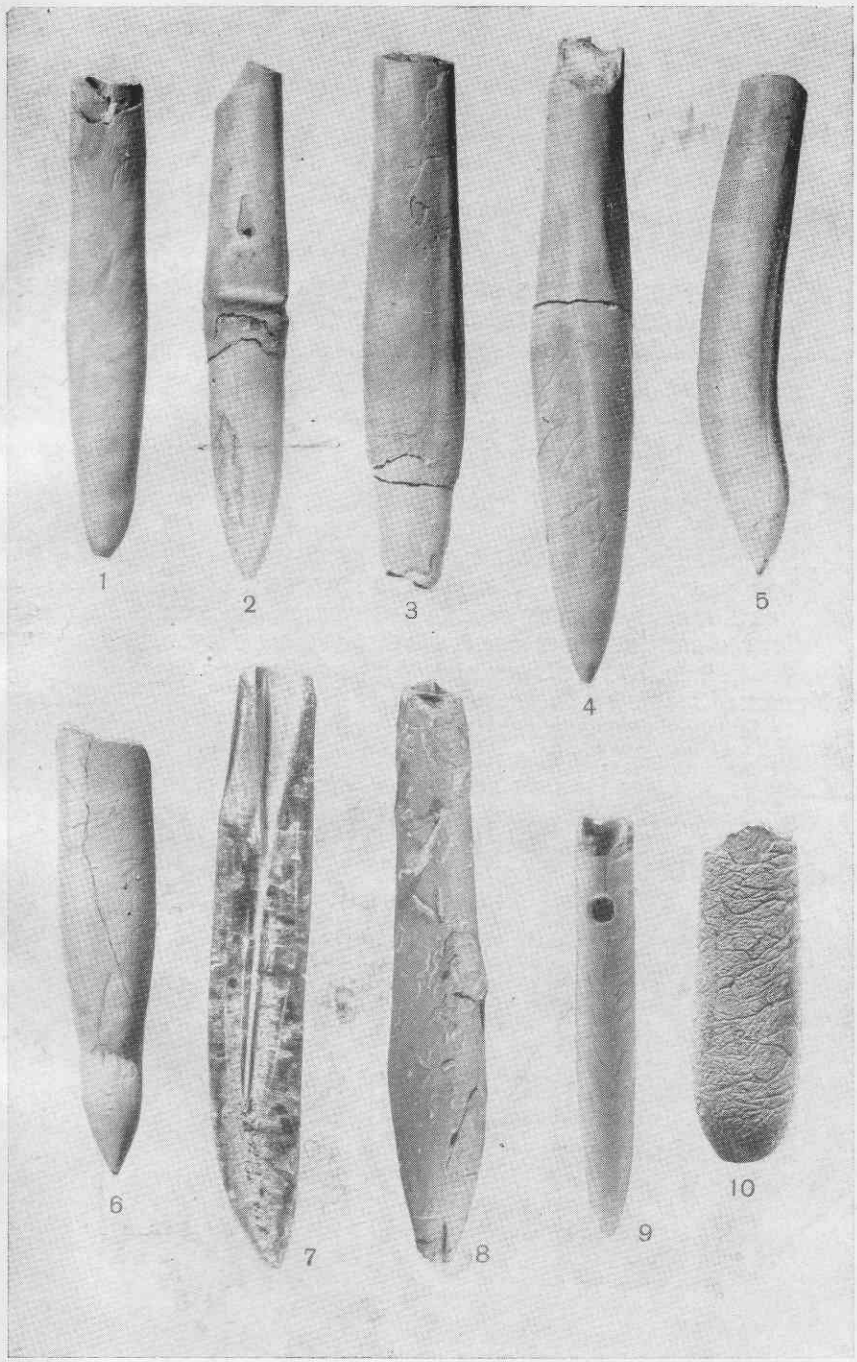
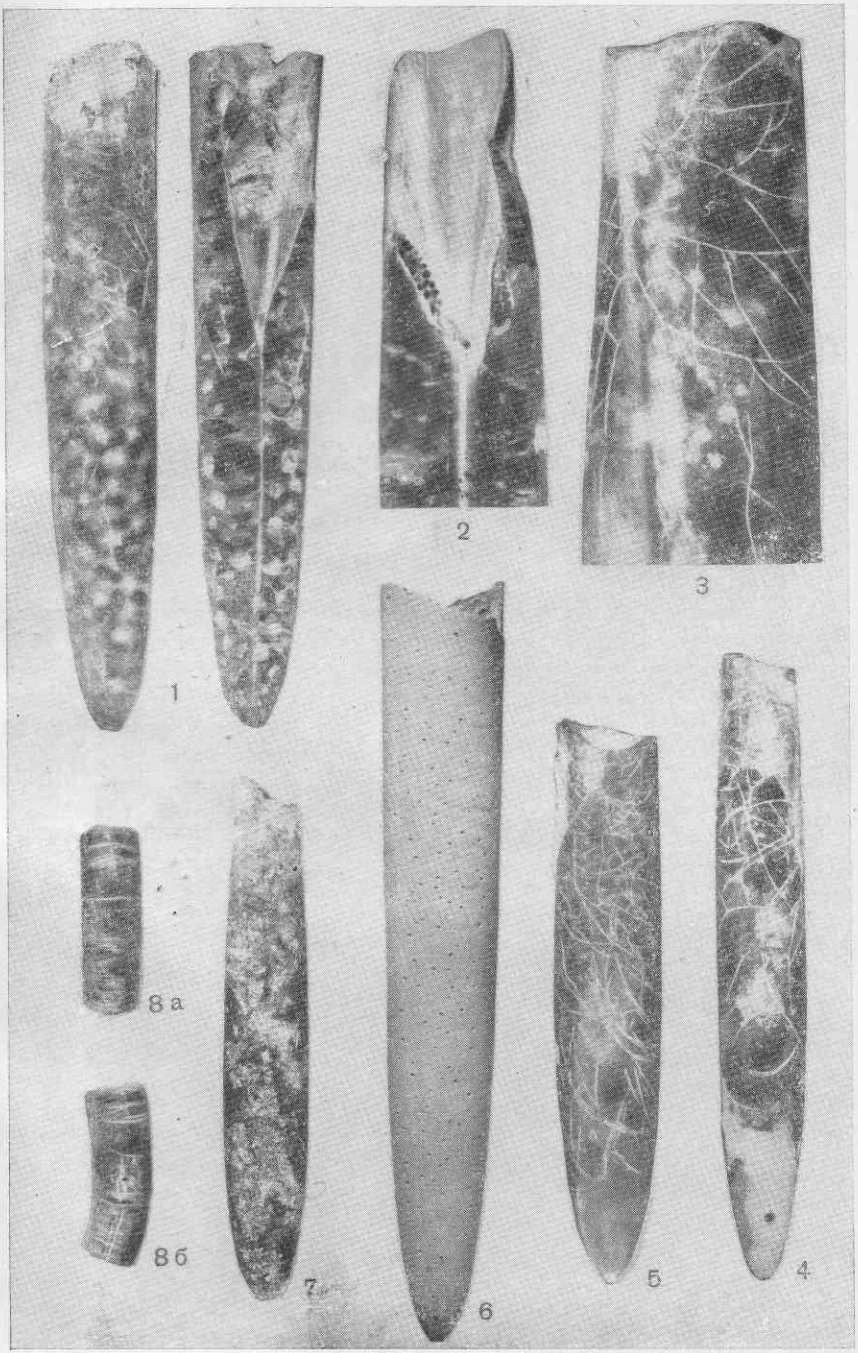

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

Таблица III

НЕКОТОРЫЕ СВЕРЛЕНИЯ В РОСТРАХ БЕЛЕМНИТЕЛЛ И БЕЛЕМНЕЛЛ, А ТАКЖЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ РОСТРОВ УЖЕ В ПОРОДЕ

1. Сверления *Cliona celata micropora* Nestler в ростре *Belemnitella mucronata senior*, с. Смаглеевка, Воронежская обл., № 942/24. (См. фиг. 6), *а* — вид с поверхности, *б* — вид на продольном расколе ростра.
2. Сверление червя (?) с парными ямками вдоль основания брюшной щели *Belemnella lanceolata*, Вольск, № 237/4.
3, 4. Нитевидные каналы, близкие *Talpina ramosa* Hagenow в рострах белемнелл: 3 — *Belemnella sumensis*, $\times 1^1/_2$, № 88-1, Белая Гора, Луганская обл.; 4 — молодой экземпляр *Belemnella lanceolata* (верхний слой вещества ростра удален), немного увеличено, № 176, Сенгилей, Ульяновская обл.
5. Каналы, близкие «*Talpina*» *solitaria* Hagenow в ростре *Belemnitella mucronata;* слева на боковой стороне наросшие острейки. № 131/2, Валуйки, Харьковская обл.
6. Сверления *Cliona celata micropora* Nestler в ростре *Belemnitella praecursor praecursor,* с. Пушкари, Черниговская обл. № 1062—2/1. (См. фиг. 1).
7. «Розетки» *Dendrina belemniticola* Mägdefrau на брюшной стороне ростра *Belemnella licharewi*, Купянск, Харьковская обл., № 969/1.
8. «Изгибание» ростра белемнителлы уже в породе с образованием трещин на внешней дуге «изгиба», Копет-Даг, № 18.



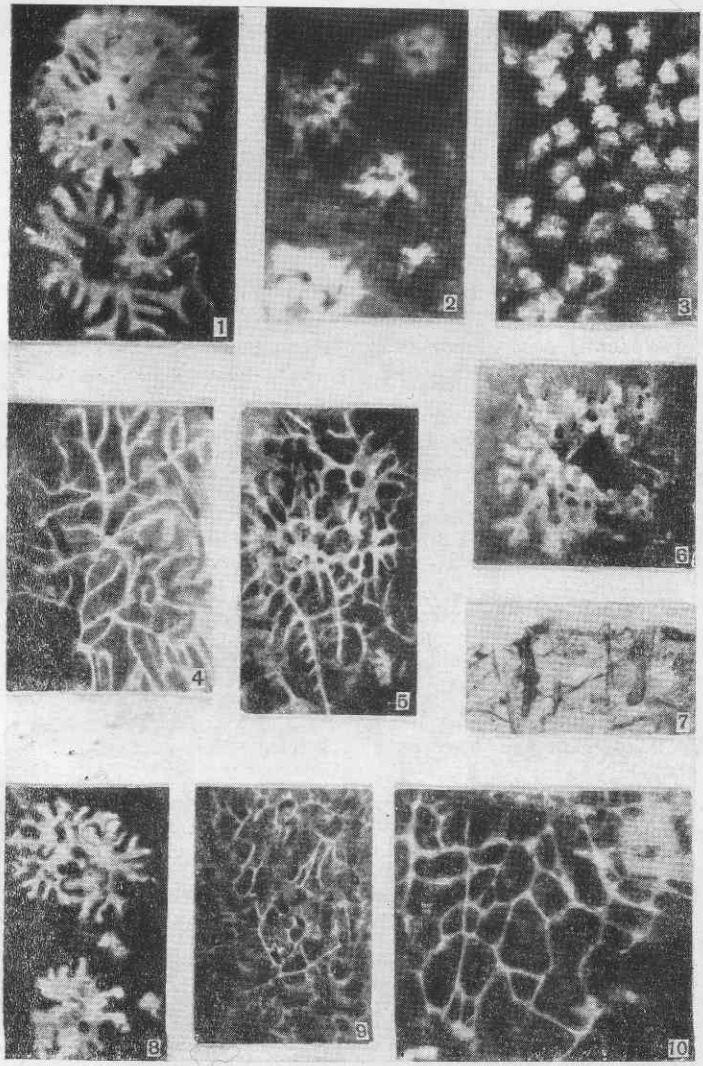
46—2

Таблица IV

РАЗЛИЧНЫЕ СВЕРЛЯЩИЕ ОРГАНИЗМЫ (ПО МЕГДЕФРАУ, 1937; табл. IV)

1. *Dendrina belemniticola* Mägdefrau. В ростре *Belemnitella mucronata*, сенон, ×8.
2. *Dendrina incomposita* Mägdefrau. В раковине *Terebratula carnea*, сенон, ×50.
3. *Dendrina minor* Mägdefrau. В панцире трилобита, ордовик, ×12.
4. *Calcideletrix flexuosa* Mägdefrau. В ростре *Belemnitella mucronata*, сенон, ×8.
5. *Dendrina anomala* Mägdefrau. В ростре *Actinocamax* sp., сенон, ×8.
6. *Dendrina belemniticola* Mägdefrau. В ростре *Belemnitella mucronata*, сенон (верхние слои ростра разрушены), ×8.
7. *Chaetophorites gomontoides* Pratje. В ростре *Belemnites hastatus*, мальм, ×100.
8. *Dendrina belemniticola* Mägdefrau. (Из Фогта, 1929, табл. IV, фиг. 10). В ростре *Belemnitella mucronata*, сенон, ×8.
9. *Calcideletrix breviramosa* Mägdefrau. В ростре *Belemnitella mucronata*, сенон.
10. *Dictyoporus nodosus* Mägdefrau. В ростре *Belemnitella mucronata*, сенон, ×8.

Таблица IV



ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава I. **Вопросы биологии верхнемеловых белемнитов в работах различных авторов** 5

Глава II. **Некоторые особенности строения скелетных остатков верхнемеловых белемнитов** 9

Вводные замечания 9
Фрагмокон 9
Ростр 27
О характере передней части раковины верхнемеловых белемнитов 66
Выводы 72

Глава III. **Некоторые сведения о вещественном составе ростров верхнемеловых белемнитов** 78

Вводные замечания 78
Минеральный и химический состав ростров 78
О первоначальном составе ростров 82
Замечания об эволюции вещественного состава скелетных образований белемнитид 85
Выводы 86

Глава IV. **Патологические изменения и повреждения ростров** . . . 87

Общие замечания 87
Краткий обзор трудов, в которых имеются данные по патологии ростров белемнитов 88
Патологические изменения и повреждения ростров верхнемеловых белемнитов 92
Некоторые общие итоги изучения патологических изменений и повреждений ростров 124

Глава V. **Значение патологических изменений и других отклонений в развитии ростров для систематики** 134

Патологически измененные ростры — «новые» виды 134
Изменение контура ростра 135
Некоторые выводы о значении патологических изменений и изменений контура ростра для систематики 136

Глава VI. **Посмертные повреждения ростров до их погребения** . . . 138

Вводные замечания 138
Обломанные и окатанные ростры 138

Повреждения ростров различными организмами 139
Выводы 162

Глава VII. **Повреждения и некоторые другие изменения ростров после захоронения в осадке** 165

Расплющивание ростров 165
Раздробление ростров 165
Образование спинно-брюшной плоскости 166
Образование «трубочки» вдоль апикальной линии 167
Возникновение ложного «первого видимого ростра» 167
Разрушение поверхности ростра 167
Вторичные изменения вещества ростров 168
Выводы 170

Глава VIII. **Условия захоронения скелетных остатков белемнитов** . . 171

Вводные замечания 171
Литературные данные об условиях захоронения ростров белемнитов 171
Полнота и сохранность скелетных остатков 172
Сортировка по систематическому составу, возрасту и степени сохранности 174
Ориентировка в породе 176
Связь с вмещающими породами и число ростров 177
Сопутствующие остатки других организмов 180
Выводы 182

Глава IX. **Основные черты строения современных и некоторых ископаемых десятиногих** 183

Вводные замечания 183
Краткая морфологическая характеристика современных и некоторых ископаемых десятиногих 183
Особенности строения раковин сепиид и теутид 189

Глава X. **Некоторые особенности биологии современных внутреннераковинных головоногих моллюсков** 206

Вводные замечания 206
Географическое распространение 206
Распространение в зависимости от солености моря 207
Распространение в зависимости от температуры 208
Распространение течениями 209
Распространение по вертикали 209
Образ жизни 210
Миграции 211
Величина тела 211
Половой диморфизм 212
Вооружение и защитные приспособления 214
Плавучесть и движение 214
Питание 218
Образование стай 218
Темп роста 219
Стадии развития и продолжительность жизни 219
Отмирание 221
Захоронение скелетных остатков 222
Заключительные замечания 224

Глава XI. **Сравнение раковин белемнитид, сепиид и теутид** 225

Вводные замечания 225
Сопоставление раковин белемнитид и сепиид 226
Сопоставление раковин белемнитид и теутид 235

Сопоставление ростра белемнитид с элементами вторичной раковины других десятиногих 237
Выводы 241

Глава XII. **Реконструкция общего облика верхнемеловых белемнитов, выяснение условий их обитания и образа жизни** 243

Вводные замечания 243
Существующие представления о назначении ростра, общем облике тела белемнитов, условиях их обитания и образе жизни . . 243
Замечания о назначении ростра и фрагмокона и об общем облике тела верхнемеловых белемнитов 248
Некоторые вопросы палеобиологии верхнемеловых белемнитов 255
Влияние физико-географических условий на распространение верхнемеловых белемнитов 261
Предполагаемые условия обитания и образ жизни верхнемеловых белемнитов 269
Выводы 271
Литература 273
Таблицы I—IV

НАЙДИН ДМИТРИЙ ПАВЛОВИЧ

Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов

Тематический план 1968 г. № 182

Редактор И. И. Щехура Технический редактор Н. А. Рябикина
Переплет художника В. Ю. Стойлова
Корректоры В. П. Кададинская, М. Валетова

Сдано в набор 22/I 1968 г. Подписано к печати 10/IV 1969 г.
Л-73219 Формат 60×90 1/16 Бумага тип. № 1 Физ. печ. л. 19.0
Уч.-изд. л. 20,99 Изд. № 330
Заказ 9 Тираж 600 экз. Цена 1 р. 52 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы

1р. 52к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА