ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1977 № 2

Глубокоуважаемому Юрию Дмитриевичу Захарову от авторов Михайлова

УДК 564.53

В. В. ДРУЩИЦ, Л. А. ДОГУЖАЕВА и И. А. МИХАЙЛОВА

СТРОЕНИЕ АММОНИТЕЛЛЫ И ПРЯМОЕ РАЗВИТИЕ АММОНИТОВ

Аммониты, подобно всем современным головоногим, развивались без личиночной стадии. Из яйцевой оболочки выходила аммонителла, эмбриональная раковина которой состояла из протоконха и гладкого планоспирального оборота с призматической микроструктурой стенки. Аммонителла обладала цекумом и просифоном, прикреплявшим ее тело к стенке протоконха. Протоконх отделялся одной, реже двумя септами с призматической микроструктурой. В течение детской стадии постэмбрионального периода аммонителла вела планктонный образ жизни, формируя в приустьевой части первичный валик с перламутровой микроструктурой; впереди валика расположен эмбриональный пережим. Конец детской стадии (аммонителлы) и начало юношеской фиксируется постройкой раковины с новой микроструктурой стенки, появлением скульптуры и иного типа завивания у гетероморф.

Изменения в онто- и филогенезе лопастной линии, морфологии и скульптуры раковины у аммонитов издавна привлекали внимание палеонтологов. Эти изменения использовались в качестве основы для их биологической интерпретации и периодизации онтогенезов. В последние 10 лет появились новые данные об изменениях в онтогенезе структуры стенки раковины, септ и септальных трубок, полученные при помощи сканирующего электронного микроскопа. Они послужили толчком для начала новой дискуссии о ранних стадиях онтогенеза. Прежде чем перейти к обсуждению поставленной проблемы, кратко рассмотрим некоторые черты строения раковины.

Аммониты имели наружную мономорфную или гетероморфную раковину. Под мономорфной раковиной мы понимаем любые типы планоспиральных раковин, состоящих из тесно прилегающих оборотов, с различной степенью инволютности, расположенных в одной плоскости и не меняющих своего плана строения в течение онтогенеза. К гетероморфным, как это принято, относят все типы раковин, отклоняющиеся от мономорфного, изменяющие в онтогенезе план строения, в том числе планоспиральную с несоприкасающимися оборотами, прямую, состоящую из одного ствола или двух-четырех соприкасающихся или несоприкасающихся стволов, соединенных коленообразными перегибами, спирально-винтовую, клубкообразную (Nipponites) и другие типы раковин (криоконы, анцилоконы). Большинство аммонитов обладало мономорфной раковиной, меньшинство — гетероморфной. К последним относятся первые раннедевонские аммониты, имевшие гетероморфную раковину в начальный период становления всего ствола аммонитов, немногие позднетриасовые и юрские и более разнообразные и многочисленные меловые в период их расцвета, крупной дивергенции и приспособления к различным экологическим нишам.

Мономорфные и гетероморфные раковины, независимо от их формы, состояли из двух неравных частей — жилой камеры, в которой помещалось тело моллюска, и гидростатических камер. Первая камера, отличающаяся от остальных своей шаровидной или валиковидной формой,

получила название протоконха, или начальной камеры. Оба названия правомерны и применяются в равной степени, но первое, как более краткое, используется чаще. Все остальные камеры образуют гидростатический аппарат, или фрагмокон. Протоконх герметично отделяется от фрагмокона первой перегородкой, или просептой. Через все камеры фрагмокона, от протоконха до начала жилой камеры, протягивается сифон — особый вырост задней части тела, функция которого состояла в выделении и поглощении жидкости и газа в камерах при постройке очередной септы или при вертикальных миграциях моллюска.

У всех юрских и меловых аммонитов, как мономорфных, так и гетероморфных, начальная часть раковины состояла из протоконха и окружающего его планоспирального оборота, в последней четверти которого расположен первичный валик, сопровождаемый первичным пережимом. Первичный валик представляет собой утолщение перламутрового слоя, иногда в 1,5—3 раза превышающее обычную толщину стенки. На следующих за ним частях раковины наблюдается ряд значительных преобразований — изменяются строение стенки, архитектоника оборотов, появляется скульптура. Поэтому с первичным валиком одни исследователи связывают конец ларвального, другие — начало постэмбрионального периода.

Жилая камера у большинства меловых аммонитов занимала около $^3/_4$ последнего оборота. В процессе роста тело моллюска увеличивалось в размерах, около устья надстраивались новые части раковины, в какой-то момент тело подтягивалось вперед и отделялось от фрагмокона очередной септой. Как проходил этот процесс и как часто строились септы, недостаточно ясно. Предполагаем, что за лунный месяц строилась одна септа (Иванов, 1971; Иванов и Стумбур, 1975).

Среди современных головоногих моделью для сравнения мог бы служить наутилус, имеющий, как и аммониты, наружную раковину, но отличающийся от аммонитов анатомией мягкого тела, отсутствием просифона, обособленного цекума и срединным положением сифона. В качестве другой модели может быть использована спирула, имеющая эндогастрически свернутую внутреннюю раковину, состоящую из 2,5 оборотов. Раковину спирулы сближают с раковиной аммонитов шаровидный протоконх, наличие цекума и просифона; сифон, как у позднедевонских климений, занимает внутреннее краевое положение. Периодичность построения новых септ не выяснена.

Известно, что современные головоногие (наутилус, спирула, сепия) при постройке очередной септы заполняют вновь созданную гидростатическую камеру жидкостью, по солевому составу близкую к морской воде, но с иной концентрацией ионов и катионов. После завершения постройки новой септы жидкость частично удаляется из полости камеры, уступая место газу (Bidder, 1962; Denton and Gilpin-Brown, 1966; Denton, Gilpin-Brown and Howarth, 1967).

Эмбриогенезы современного наутилуса и спирулы недостаточно изучены. Самка наутилуса откладывает крупные яйца длиной до 25 *мм* при диаметре 16 *мм*. Из яйца выходит наута, имеющая эмбриональную раковину в один оборот; наута мало отличается по строению тела от взрослого животного. В конце первого оборота на поверхности эмбриональной раковинки заметен небольшой пережим, называемый непионической линией. После выхода из яйца дальнейшее наращивание раковины моллюска приостанавливается; об этом свидетельствует первичный валик, возникающий во время адаптации моллюска к новым для него условиям. После первичного валика у наутилуса полностью исчезает сетчатая скульптура, изменяется форма поперечного сечения (Шиманский, 1948, 1962). Указанные морфологические изменения используются для установления границ эмбриональной раковины у вымерших наутилоидей. Молодь современных колеоидей, только что вышедшая из

яйцевых капсул, отличается от взрослых форм величиной тела и недоразвитием некоторых органов (половой системы, плавников и др.). Самая маленькая спирула, пойманная на глубине около 1000 *м*, имела тело размером в 6 *мм* и внутреннюю раковину, состоящую из протоконха и пяти гидростатических камер (Chun, 1975). Раковина спирулы, по данным Г. Мутвея (Mutvei, 1964) и И. С. Барскова (1973), состоит из двух полупризматических слоев (наружного и внутреннего), между которыми проходит, видимо, тонкий слой периострака. Септы построены из дорсальной конхиолиновой мембраны и перламутрового слоя, а длинная септальная трубка, доходящая до предшествующей септы, в дополнение к указанным двум слоям имеет еще полупризматический внутренний слой; в месте соединения ее с предшествующей септой развит сферулито-призматический слой. Этот же слой обнаружен около муральной части септы. Первая септа соединяется со стенкой протоконха около устьевого края и построена из двух слоев — перламутрового и сферулито-призматического. К септальной трубке просепты прикрепляется конхиолиновая оболочка цекума, от которого к стенке протоконха тянется органический дорсальный отросток. Этот отросток служит для прикрепления сифона и гомологичен просифону аммонитов. Сифон у спирулы (Chun, 1975) окружен эпителием, который подстилается соединительной тканью; в центре сифона проходит осевой пучок паренхимной ткани, в которую погружены артериальный сосуд и венозные лакуны (число их 12—13). Между соединительной тканью и осевым пучком имеется полость, которую можно рассматривать в качестве целомической. Сифональный эпителий является прямым продолжением эпителия раковинного мешка, но отличается строением и формой клеток.

Самка аммонитов, как и спирул, откладывала, вероятно, многочисленные мелкие яйца. Из яйцевой капсулы выходила аммонителла, имевшая эмбриональную раковинку, состоящую из протоконха и первого оборота. Жилая камера у юрско-меловых аммонителл занимала $^3/_4$ первого оборота и была отделена от протоконха просептой или просептой и примасептой. Просепта строилась после вытягивания тела моллюска из протоконха, за ней возможно, секретировалась примасепта. Просепта прикреплялась к устьевому краю протоконха и сжимала заднюю часть тела, образуя цекум (рис. 1). За счет внешних оболочек мантии возникал просифон. Диаметр раковины аммонителлы достигает 1,5 *мм*, значит яйца, которые откладывала самка аммонитов, вероятно, были маленьких размеров. Кладки яиц до сих пор не обнаружены, хотя В. Ветцель (Wetzel, 1959) описал «личинки» аммонитов из юрских отложений ФРГ и хитиноподобную оболочку диаметром 0,6 *мм*, похожую на яйцевую.

Сведения об анатомии мягких частей тела и эмбриональных раковинах вымерших головоногих можно найти в работе В. Е. Руженцева и В. Н. Шиманского (1954), В. Н. Шиманского и Ф. А. Журавлевой (1961), В. Е. Руженцева (1962), Б. И. Богословского (1969). О строении мягкого тела аммонитов известно сравнительно мало. В последние годы на основании исследования пиритизированных остатков аммонитов при помощи рентгеновских лучей установлено, что головной комплекс состоял из 8—10 коротких рук (Zeiss, 1968). В жилых камерах аммонитов были встречены остатки сохранившегося желудка, заполненного раковинками фораминифер и остракод, остатки верхней и нижней челюстей, чернильного мешка и радулы, отпечатки жабр (Lehmann, 1971). Радула аммонитов имела по семь зубчиков в каждом ряду, вместо 13, как у современного наутилуса. Чернильный мешок грушевидной формы длиной около $^1/_4$ жилой камеры открывается устьем в сторону переднего края жилой камеры; у наутилуса, как известно, чернильного мешка нет. Наличие небольшого числа рук и чернильного мешка, а также тип строения радулы свидетельствуют о том, что по анатомии мягкого тела аммониты стояли ближе к колеоидеям, чем к наутилоидеям.

Сведения о биологии и анатомии современных головоногих и их онтогенезе, данные о морфологических изменениях, наблюдаемых на раковине аммонитов и наутилуса, используются для периодизации онтогенезов, историю которой подробно проанализировал А. Н. Иванов (1971). Мы ограничиваемся рассмотрением эмбриогенеза и самой ранней (детской) стадии в постэмбриональной жизни аммонитов. В настоящее время существуют две точки зрения на развитие аммонитов. Сторонники одной из них считают, что аммониты в отличие от современных головоногих имели

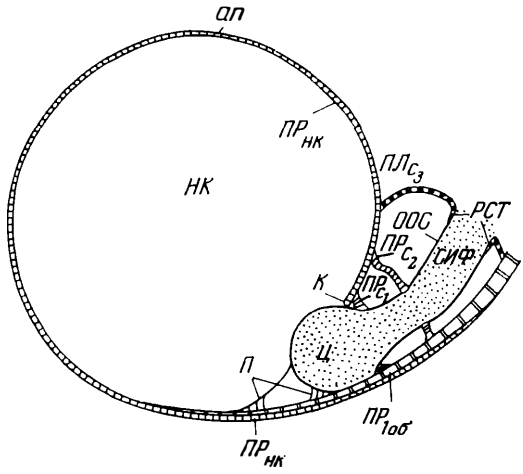


Рис. 1. Схема строения протоконха и начала фрагмокона на примере рода Jauberticeras. Обозначения: *ап* — апикальная часть, *к* — кромка, *нк* — начальная камера, *ооc* — органическая оболочка сифона, *п* — просифон, $пл_{c_3}$ — пластинчатый слой третьей септы, $пр_{нк}$ — призматический слой стенки протоконха, $пр_{1об}$ — призматический слой стенки первого оборота, $пр_{c1}$ и $пр_{c2}$ — призматический слой первой и второй септ, *рст* — ретрохоанитовая септальная трубка, *сиф* — сифон, *ц* — цекум

личиночную стадию (Шиманский, 1954; Erben, 1964). Авторы статьи придерживаются другой точки зрения, полагая, что аммониты развивались прямым путем, без метаморфоза (Друщиц, 1956; Друщиц и Хиами, 1969, 1970; Иванов, 1973; Друщиц, Догужаева и Михайлова, 1973; Михайлова, 1976а).

Для обоснования мнения о прямом развитии аммонитов ниже рассматриваются морфология и строение протоконха и первого оборота, микроструктура их стенки, изученной в сканирующем электронном микроскопе, характер раннеонтогенетических изменений лопастной линии, строение первичного валика и изменения, наблюдаемые на раковине после первичного пережима. Основное внимание обращено на строение эмбриональной раковины и на первую (детскую) стадию постэмбрионального развития, в течение которой завершалось формирование раковины аммонителлы, соответствующее по длительности времени образования первичного валика. Следующая — юношеская стадия определяется постройкой раковины после первичного пережима. Аммонителла юрских и меловых аммонитов независимо от формы раковины взрослого животного имела раковину, состоящую из протоконха и первого планоспирального оборота. Ее устьевой край определяется положением переднего края первичного валика. Диаметр раковины аммонителлы у меловых аммонитов колеблется от 0,7 до 1,4 *мм*.

У меловых аммонитов установлено три типа протоконхов: шаровидный, при Ш — Д$\leqslant$100 *мк* (где Ш — ширина, Д — диаметр протоконха), валиковидный, при Ш — Д=101—200 *мк*, и веретеновидный, при

Ш — Д≥201 *мк* (Друщиц и Хиами, 1969). Диаметр начальной камеры колеблется от 0,22 до 0,80 *мм*, а ширина от 0,33 до 1,00 *мм*; в среднем преобладают диаметр 0,3—0,6 *мм*, ширина 0,4—0,7 *мм*. Протоконхи наиболее крупных размеров обнаружены у представителей семейства Placenticeratidae (Михайлова, 1974а; Д=0,75 *мм*, Ш=1,00 *мм*). Наиболее мелкие протоконхи встречены в разных группах: среди филлоцератид у берриасского рода Ptychophylloceras (Д=0,22—0,28 *мм*), среди литоцератид у среднеюрского рода Eurystomiceras (Д=0,32—0,39 *мм*) и аптского Ptychoceras (Д=0,28—0,29 *мм*), среди аммонитид у рода Aconeceras (Д=0,29—0,35 *мм*). Среди изученных родов (свыше 40) шаровидный протоконх имели только Euphylloceras, Submartinoceras и некоторые десмоцератоидеи; у всех остальных протоконх был валиковидный. Стенка протоконха построена из одного призматического слоя (табл. V, фиг. 1а—д). Тонкие кристаллы арагонита, собранные в удлиненные призмочки, ориентированы перпендикулярно стенке протоконха. Этот слой выклинивается в начале первого оборота (табл. VI, фиг. 3в, 3г). Призматический слой, образующий стенку первого оборота, появляется в последней четверти протоконха и постепенно замещает его призматический слой (табл. VI, фиг. 3а, б; рис. 1, 2).

Т. Биркелунд и Х. Хансен (Birkelund and Hansen, 1968, 1974) наблюдали в стенке протоконха двух позднемеловых аммонитов (Saghalinites, Scaphites) два слоя — внутренний призматический и наружный субпризматический; последний отличается неправильно ориентированными кристаллами, погруженными в органическую матрицу. Стенка первого оборота до первичного валика построена из призматических кристаллов, расположенных, как и в протоконхе, перпендикулярно поверхности оборота (табл. V, фиг. 1е, ж). Протоконх соединяется с началом фрагмокона щелевидным отверстием, через которое вытягивалось мягкое тело моллюска. Этот процесс проходил, вероятно, медленно и постепенно в процессе постройки первого оборота.

У юрских и меловых аммонитов первичный валик располагается под углом 270—340° к просепте. Форма валика изменяется от вытянутой линзовидной до вздутой линзовидной с асимметричным крутым передним краем (табл. V, фиг. 1з, и). Толщина валика в 1,5—3 раза превышает толщину стенки первого оборота. Схема строения первичного валика простая — в последней четверти первого оборота появляется перламутровый слой, толщина которого увеличивается постепенно или очень быстро; одновременно с его утолщением призматический слой выклинивается. Место его окончательного выклинивания соответствует устьевому краю эмбриональной раковины. За первичным валиком следует первичный пережим.

Эмбриональный период заканчивался до постройки первичного валика. Аммонителла, покинув яйцевую капсулу, переходила к планктонному образу жизни. В течение начавшейся детской стадии постэмбрионального периода устьевой край мантии формировал перламутровые слои первичного валика. Стадия аммонителлы завершалась вместе с окончанием постройки первичного валика, а не захватывала еще двух оборотов, как предполагает А. Н. Иванов (1971). Юношеская стадия начиналась строительством новой части раковины фрагмокона, стенка которого вначале построена из наружного призматического и перламутрового слоев. Позднее, реже одновременно, появляется третий слой — внутренний призматический. Этот морфологический рубеж распознается всеми исследователями, но, как отмечалось выше, биологически трактуется по-разному. Сразу после первичного валика на раковине могут появляться различные элементы скульптуры и линии нарастания.

Безусловным подтверждением того, что из яйцевых оболочек выходила аммонителла, имевшая планоспиральную эмбриональную раковинку в один оборот, служит изучение гетероморфных аммонитов, значительно

продвинувшееся в последние годы. Теперь можно не предполагать, а утверждать, что все гетероморфы имели протоконх и окружающий его планоспиральный оборот. Любые последующие изменения, приводившие к формированию собственно гетероморфной раковины, не распространялись на эту стадию. Такая специфика строения первого оборота в сочетании с остальными признаками свидетельствует о том, что развитие мономорфных и гетероморфных аммонитов в эмбриогенезе однотипно (Богданова и Михайлова, 1975; Друщиц и Догужаева, 1976; Атабекян и Михайлова, 1976).

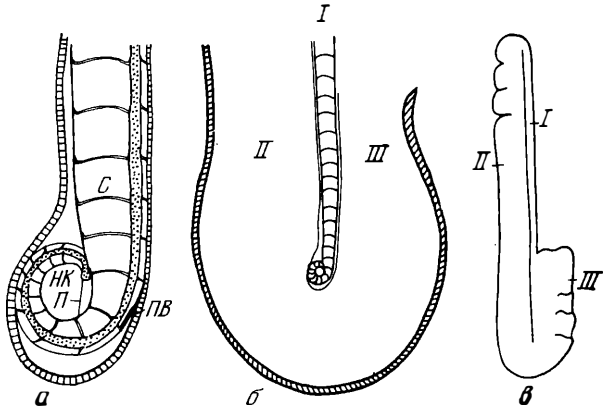


Рис. 2. Строение раковины рода Ptychoceras: *а* — протоконх, планоспиральный оборот, начало первого ствола, окруженные дорсальной стенкой второго и третьего стволов (×175), *б* — соотношение планоспирального оборота и трех стволов (×35), *в* — общий вид раковины (×1). Обозначения: *пв* — первичный валик, *с* — септа, I—III — номера стволов; остальные обозначения те же, что на рис. 1

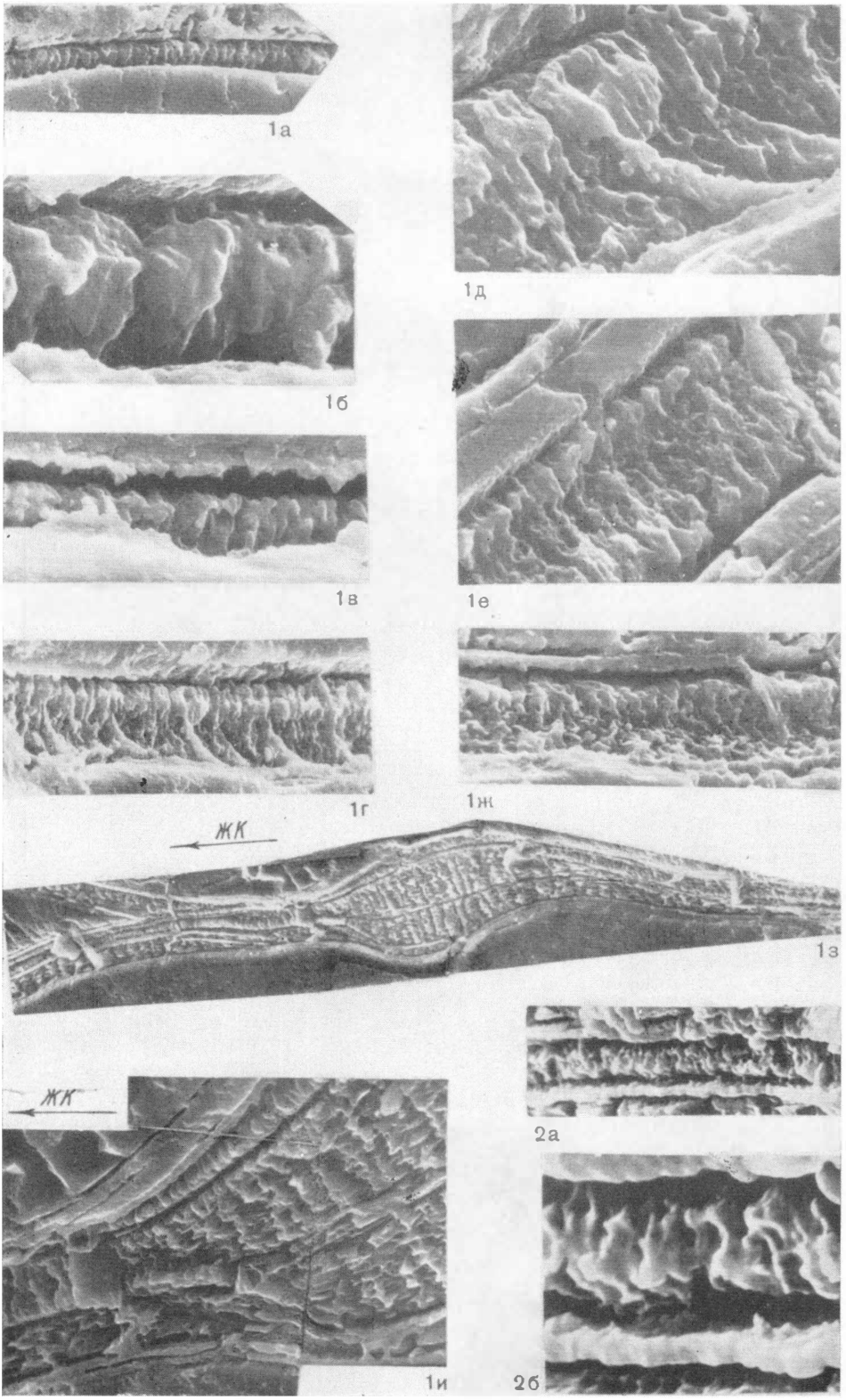
Это заключение базируется на изучении ряда гетероморф, имеющих во взрослом состоянии самую разнообразую раковину. У раннемелового рода Ptychoceras после планоспиральной эмбриональной раковины строились прямой первый, затем второй и третий стволы, соединенные двумя коленообразными перегибами (рис. 2). Третий ствол перекрывал эмбриональную раковину и тем самым предохранял ее от разрушения. У раннемелового рода Ammonitoceras за первичным валиком следовал короткий прямой ствол, затем пологая дуга с пупочным зиянием и соприкасающиеся слабо объемлющие последующие обороты (рис. 3). По такому типу построена начальная часть рода Paraspiticeras (Wiedmann, 1969). У позднемелового рода Hypoturrilites, имевшего взрослую башенковидную раковину, эмбриональная раковина также состояла из протоконха и первого планоспирального оборота, диаметром около 1 *мм* (рис. 4, *д—ж*). Диаметр протоконха 0,43 *мм*. За первичным валиком начинается спирально-винтовая раковина. У позднемелового рода Baculites

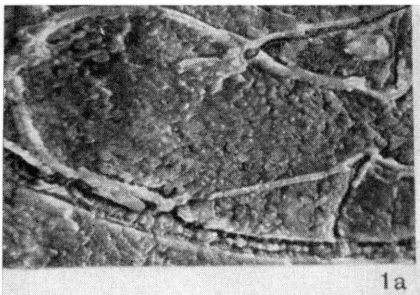
---

Объяснение к таблице V

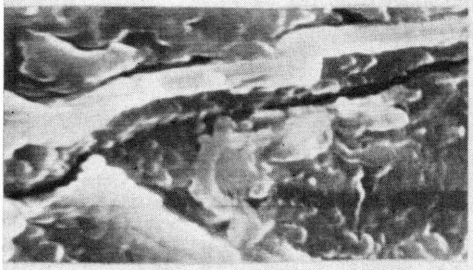
Фиг. 1. Euphylloceras velledae Michelin; экз. № 189/615: 1а — стенка протоконха в апикальной части (×1200), 1б — то же (×7000), 1в — стенка протоконха в средней части (×2340), 1г — стенка в конце протоконха (×1270), 1д — то же (×3500), 1е — стенка раковины в начале первого оборота (×2340), 1ж — стенка перед первичным валиком (×1400), 1з — первичный валик (×350), 1и — деталь валика (×1000); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт.

Фиг. 2. Melchiorites sp.; экз. № 189/840: 2а — стенка в конце протоконха, один призматический слой (×1800), 2б — то же (×6000); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт.

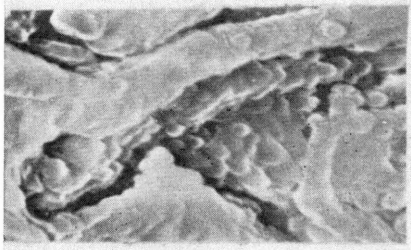

1а
1б
1в
1г
1д
1е
1ж
ЖК
1з
ЖК
1и
2а
2б



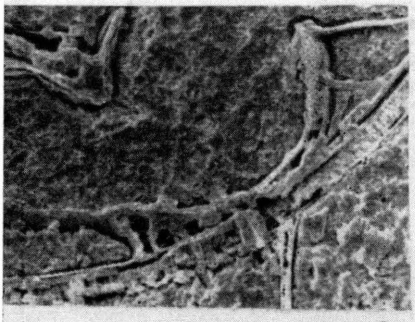
1а



1б

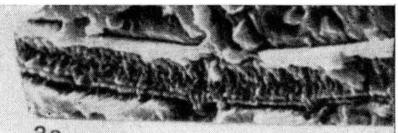


1в

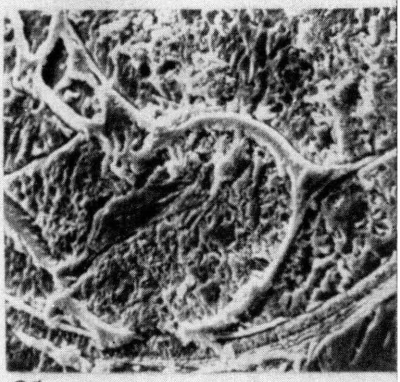


2а

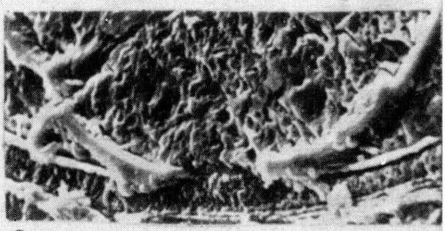
2б



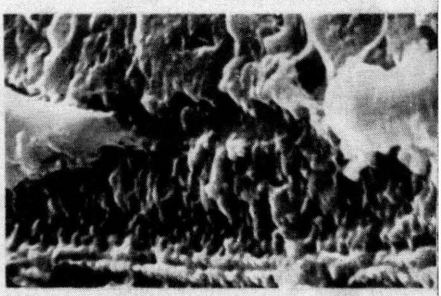
3а



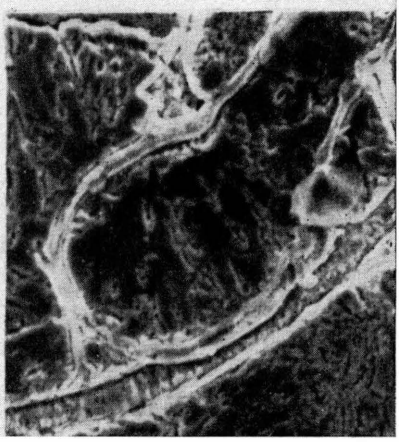
3б



3в



3г



4

после первичного валика раковинная трубка выпрямляется и переходит в прямой ствол (рис. 4, *а—г*).

Дж. Смит (Smith, 1901) изобразил найденную в верхнемеловых отложениях Северной Америки раковину, принадлежащую роду Baculites, состоящую из протоконха, одного оборота, просепты и сохранившегося цекума, но без первичного валика. Эту раковину, с нашей точки зрения, можно рассматривать в качестве эмбриональной. Планоспиральный первый оборот раннемелового рода Acrioceras (рис. 5, *з*, *и*) приведен в ра-

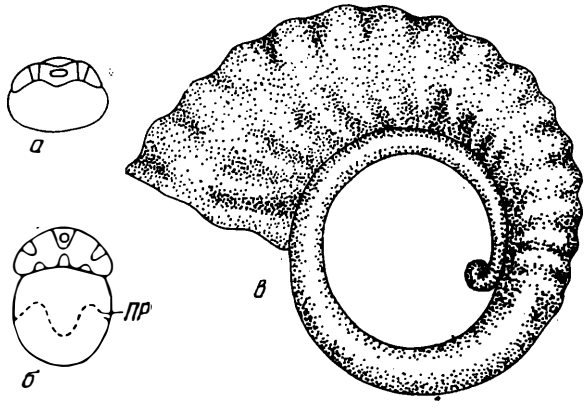


Рис. 3. Строение раковины рода Ammonitoceras (по Богдановой и Михайловой, 1975): *а* — начальная камера (×22), *б* — первый планоспиральный оборот (×22), *в* — общий вид раковины (×4). Обозначения: *пр* — просутура

боте В. Бранко (Branco, 1879—1880). Г. Дитл (Dietl, 1975) описал у среднеюрского рода Spiroceras протоконх и первый планоспиральный оборот, за которым следовал прямой ствол.

Просепта, или первая перегородка, принципиально отличается от примасепты, или второй перегородки, а также от всех последующих септ направленностью гофрировки в плоскости симметрии. Это отличие очень наглядно выступает в очертаниях просутуры (первой лопастной линии) и примасутуры (второй лопастной линии): в первом случае в плоскости симметрии наблюдается вентральное и дорсальное седла, а во втором вместо седел возникают соответствующие лопасти, присутствующие во всех последующих лопастных линиях.

Юрские и меловые аммониты имеют узкое вентральное седло, что дало повод В. Бранко (Branco, 1879—1880) назвать эту просутуру узкоседельной, или ангустиселлатной. Между вентральным и дорсальным седлами с каждой стороны расположены две или три лопасти. В примасутуре к этим лопастям добавляются вентральная и дорсальная лопасти, и соот-

---

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. Cadoceras sp.; экз. № 189/1131: 1а — начало сифона (×400), 1б — кромка, просепта, примасепта (×1800), 1в — просепта и примасепта (×2500); р. Ока; келловей.

Фиг. 2. Acanthohoplites sp.; экз. № 189/1072: 2а — начало сифона (×360), 2б — взаимоотношение просепты и вентральной стенки (×1200); Северный Кавказ; средний и верхний апт.

Фиг. 3. Acanthohoplites sp.; экз. № 189/651: 3а — стенка раковины примерно у третьей септы (×1000), 3б — начало сифона (×400), 3в — часть цекума, просепта и стенка раковины (×600), 3г — взаимоотношение просепты и стенки раковины (×1800); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт.

Фиг. 4. Phyllopachyceras sp.; экз. № 189/783, начало сифона (×360); Северо-Западный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт.

ветственно общее число лопастей составляет пять (счет ведется только по одной боковой стороне с добавлением вентральной и дорсальной лопастей). Изучение взаимоотношений просутуры и примасутуры достаточно сложное и здесь не рассматривается (Schindewolf, 1929, 1968; Друщиц, 1956; Руженцев, 1962; Михайлова, 1976а, б). У всех раннемеловых аммонитов число лопастей в примасутуре равно пяти, а у некоторых позднемеловых увеличивается до шести (Schindewolf, 1968), что указывает на смещение поздних стадий развития лопастных линий на более ранние стадии онтогенеза.

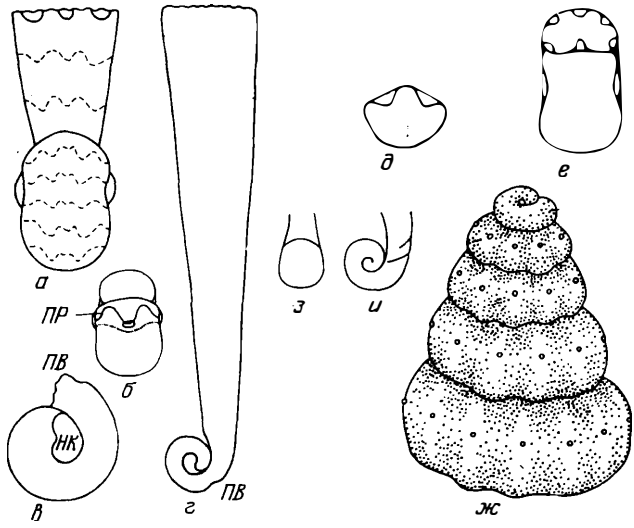


Рис. 4. Строение раковины Baculites, Hypoturrilites и Acrioceras; *а — в* — Baculites: *а* — начальная часть раковины (×20), *б, в* — первый планоспиральный оборот (×20), *г* — общий вид раковины (×7) (по Смиту, 1901); *д — ж* — Hypoturrilites: *д* — начальная камера (×22), *е* — начальная камера и первый планоспиральный оборот (×22), *ж* — общий вид начальных оборотов раковины (×10) (по Атабекяну и Михайловой, 1976); *з, и* — Acrioceras, эмбриональная раковина (×15) (по Branco, 1879—1880). Обозначения те же, что на рис. 1—3

Просепта имеет призматическую микроструктуру по данным всех исследователей, наблюдавших ее в электронном микроскопе (табл. VI, фиг. 1). Это, по-видимому, связано с образованием первой септы до дифференциации мантии и начала секреции вещества с перламутровой микроструктурой, т. е. в течение эмбриогенеза. Примасепта имеет у одних родов призматическую микроструктуру (Erben, Flajs und Siehl, 1969), а у других перламутровую (Birkelund and Hansen, 1974; Kulicki, 1974, 1975). У исследованного рода Cadoceras (Друщиц, Догужаева и Ломинадзе, 1976) просепта обладает призматической, а примасепта — перламутровой микроструктурой (табл. VI, фиг. 1). Примасепта, если судить по ее микроструктуре, в первом случае, по-видимому, секретировалась в яйцевой оболочке, а во втором — после выхода из нее.

Просепта строилась в яйцевой капсуле эпителием задней части тела, после того как тело было вытянуто из протоконха. Она прикреплялась на дорсальной стороне к стенке протоконха на разном расстоянии от его края (рис. 5). Подобным образом первая септа прикрепляется к раковине у спирулы (Mutvei, 1964; Chun, 1975). Вторая септа прикреплялась к стенке фрагмокона или с дорсальной стороны к просепте, что отражается на сближении и соприкосновении примасутуры с просутурой (Branco, 1879—1880, табл. 8, фиг. 3; табл. 9, фиг. 1, 3). На вентральной стороне в месте прикрепления просепты наблюдается частичная резорбция приз-

матического слоя и отсутствие конхиолиновой мембраны, покрывающей изнутри полость раковины (табл. VI, фиг. 2а, б).

Образование просепты, по мнению Ц. Кулицкого (Kulicki, 1975), происходило до возникновения цекума и просифона. Просепта и начальная камера формировались следующим образом. В яйцевой оболочке строилась начальная камера, затем на вентральной стороне протоконха выделялся субпризматический слой, из которого формировалась вентральная часть просепты. Следующая стадия в онтогенезе проявлялась

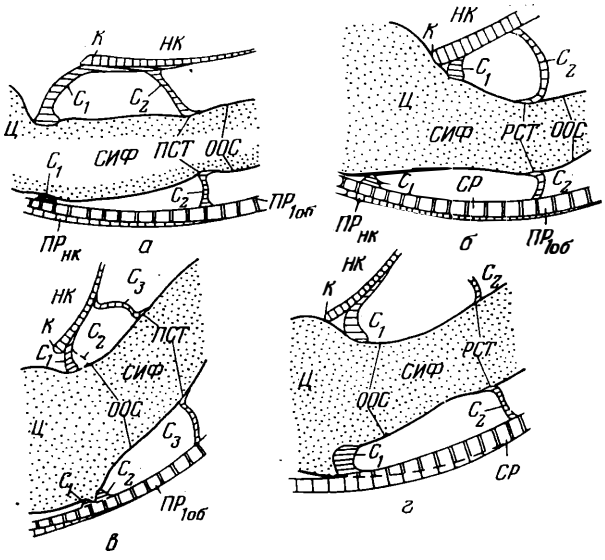


Рис. 5. Строение начальной части фрагмокона Melchiorites (*а*), Jauberticeras (*б*), Deshayesites (*в*) и Tetragonites (*г*) (×250). Обозначения: *пст* — прохоанитовая септальная трубка, c_1, c_2, c_3 — первая, вторая и третья септы, *ср* — стенка раковины; остальные обозначения те же, что на рис. 1

в дальнейшей секреции внутреннего призматического слоя начальной камеры, постройке в глубокой складке дорсальной части просепты и кромки и секреции стенки первого оборота. В качестве аргументов приводятся следующие данные: а) дорсальная часть просепты отделяется от стенки протоконха четкой границей, б) на вентральной стороне просепта будто бы переходит в призматический слой первого оборота. Выше мы рассмотрели этот случай и считали, что просепта к вентральной стенке прикреплялась так же, как по всей своей периферии. Если бы это было не так, мы не увидели бы того типа просутуры, который наблюдается у всех аммонитов. Трудно согласиться с мнением, что только после образования просепты тело моллюска вытягивалось из полости протоконха и возникал просифон и цекум. Этому противоречат данные о взаимоотношении между этими образованиями у аммонитов и спирул.

Органом, регулирующим режим гидростатического аппарата аммонитов, является сифон, отходящий от задней части тела (рис. 5, 6). Сифон начинается в протоконхе небольшим вздутием, получившим название сифонального цекума, но чаще называемого цекумом. Цекум расположен в полости протоконха или частично в первой камере. В поперечном сечении цекум обычно сжат в дорсовентральном направлении. После резкого сужения, связанного с наличием узкого отверстия в просепте, цекум переходит в собственно сифон (рис. 5). Обычно цекум тесно прилегает к вентральной стенке протоконха (табл. VI, фиг. 2а, 3б, 4; рис. 5) и по происхождению соответствует задней части тела аммонителлы. У одного экземпляра Tetragonites наблюдалась тонкая известковая оболочка, ок-

ружавшая цекум, которая прикреплялась к просепте и, вероятно, полностью изолировала полость протоконха от остальных гидростатических камер.

Цекум прикреплялся к стенке протоконха особой органической лентой, получившей название «просифон». Длина ленты просифона различна. Она может быть короткой — при длине, равной диаметру цекума, средней — при длине от одного до двух диаметров цекума и длинной; в последнем случае длина ее в два раза превышает диаметр цекума. У филлоцератид и литоцератид просифон был представлен многими короткими лентами (Друщиц и Догужаева, 1974, табл. IV, фиг. 2в).

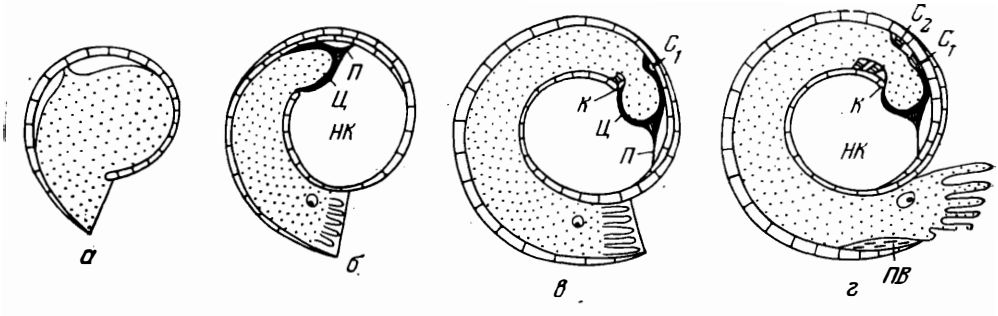


Рис. 6. Эмбриональный и постэмбриональный периоды в онтогенезе аммонитов: *а* — секреция протоконха, *б, в* — образование первого оборота, *г* — раковина аммонителлы. Обозначения те же, что на рис. 1, 2 и 5

Сифон в начале спирали занимает центральное или субцентральное положение, а затем вентрально-краевое или у позднедевонских клименниид дорсально-краевое. Изменение положения сифона и строение образований, сопровождающих сифон, в онто-филогенезе аммонитов были недавно рассмотрены авторами (Друщиц, Богословская и Догужаева, 1976).

В отличие от защищаемой авторами точки зрения Г. Эрбен и его коллеги (Erben, 1964; Erben, Flajs und Siehl, 1969) выделяют в онтогенезе аммонитов три периода — эмбриональный, ларвальный и постларвальный. В эмбриональный период шло формирование конхиолиновой колпачковидной раковинки. На апикальном ее конце последовательно возникали слойки с субпризматической микроструктурой; они выклинивались в обе стороны от апекса. Вслед за ними раковинной железой секретировались полнопризматические слойки, строившие суженную устьевую часть протоконха. С этим сужением Эрбен связывает «первое изменение роста» раковины и конец эмбрионального периода. Из яйцевой капсулы выходила личинка, обладавшая протоконхом, напоминающая личинку гастропод типа велигер. В течение ларвального периода шло формирование первого оборота и так называемого «просептального слоя», за счет которого в дальнейшем строилась просепта. В этот период тело личинки освобождало протоконх и при помощи просифона прикреплялось к стенке протоконха. На дорсальной стороне протоконха строилась кромка. Цитируемые авторы считали, что кромка не является дорсальной частью стенки протоконха; она состоит из одного или двух призматических слойков, которые изнутри прикреплялись к «просептальному» слойку, т. е. кромка формировалась после создания просепты. Функция кромки неясна для цитируемых авторов. Однако предполагается, что она могла служить для укрепления просепты, или в качестве онтогенетически более молодого образования может рассматриваться как вторичный дорсальный край протоконха (первичный дорсальный край протоконха выклинивался несколько раньше).

Ларвальный период заканчивался формированием $1^1/_4$ оборота раковины (начало отсчета Эрбен ведет от апикальной части протоконха). Около него за счет перламутрового слоя возникал первичный валик, наступал перерыв в постройке новых частей спиральной трубки, формировалась примасепта.

Постларвальный период Эрбена совпадает, по нашим представлениям, с началом детской стадии. Идея, развиваемая Эрбеном и его коллегами, имела своих предшественников. Еще Дж. Смит (Smith, 1901), изучая онтогенетическое развитие Baculites chicoensis, выделил те же три стадии. Эмбриональная стадия, по Смиту, завершалась постройкой протоконха и части первого оборота, в котором помещалось тело молодого моллюска. Граница жилой камеры эмбриона проходила между первой и второй септами и выражена небольшим пережимом (рис. 4, *б*). Диаметр раковины эмбриона составлял 0,53 *мм*. Первая ларвальная стадия (или ананепионическая) фиксировалась постройкой первого оборота, формированием просепты и цекума. Поверхность протоконха и первого оборота была грануллирована. Вторая личиночная стадия (метанепионическая) начиналась постройкой второй септы, изменением скульптуры в конце первого оборота, заменой гранул тонкими струйками и ребрышками. Она охватывает $^1/_4$ второго оборота после первичного пережима и часть выпрямленной раковины. Окончание ларвальной стадии Смит выделял по появлению собственно аммонитовой лопастной линии.

* * *

С мнением сторонников личиночного развития аммонитов трудно согласиться. Доказательством прямого развития аммонитов, без ларвальной стадии, служат следующие факты:

1. Все аммониты, в том числе известные нам гетероморфы (Spiroceras. Ammonitoceras, Paraspiticeras, Hypoturrilites, Ptychoceras, Baculites), имеют однотипно построенную эмбриональную раковину, состоящую из протоконха и планоспирального оборота.

2. Жилая камера аммонителлы занимала $^3/_4$ оборота и отделялась от протоконха одной, реже двумя септами. В верхнемеловых отложениях сохранилась раковина погибшей аммонителлы, у которой жилая камера отделялась от протоконха просептой (Smith, 1901).

3. Стенка протоконха, первого оборота до первичного валика, просепта и в отдельных случаях примасепта имеют одинаковую призматическую микроструктуру, что указывает на общий механизм секреции.

Перечисленные выше аргументы свидетельствуют о прямом развитии аммонитов, без личиночной стадии. Вышедшая из яйцевой оболочки аммонителла вела планктонный образ жизни подобно науте и большинству современных «личинок» головоногих. Термин «личинка» неправомерно используется биологами при описании онтогенезов рецентных форм, так как не отражает истинной природы ранних стадий постэмбрионального развития (Иванов, 1971). Протоконх аммонителлы, наполненный газом и, возможно, частично жидкостью, представлял собой поплавок относительно большого диаметра (рис. 6). Отношение диаметра протоконха к диаметру эмбриональной раковины составляет 1 : 2 или 1 : 2,5. Этот поплавок удерживал молодое животное в толще воды и позволял ему некоторое время вести планктонный образ жизни. Подобно молодой науте аммонителла в устьевом крае эмбриональной раковины строила первичный валик. В связи с адаптацией к новым условиям дальнейшее наращивание раковины временно приостанавливалось.

Конец детской и начало юношеской стадии морфологически выражены возникновением первичного пережима; после этого обычно увеличивается высота оборота планоспиральных раковин и появляется новый тип раковин у гетероморфных аммонитов. У многих форм после первич-

ного валика возникают первые элементы скульптуры, микроструктура стенки изменяется, она становится двуслойной или трехслойной.

На основании всего сказанного в онтогенезе аммонитов выделяются два периода — эмбриональный и постэмбриональный. В течение первого, проходившего у аммонитов, подобно современным головоногим, в яйцевой капсуле, формировалась эмбриональная раковина. Изменения, которые наблюдаются между протоконхом и началом фрагмокона, проявляются только в сужении устья и не могут рассматриваться в качестве границы ларвальной стадии.

Итак, аммониты подобно современным головоногим развивались прямым путем без метаморфоза. Раковина аммонителлы имеет следующие характерные черты: а) поверхность протоконха и первого оборота до первичного пережима гладкая, без каких-либо следов скульптуры; б) граница эмбриональной раковины у аммонитов проводится, как у современного наутилуса, по первичному пережиму, после которого изменяется характер поверхности раковины и форма оборотов; в) просепта, как и все последующие септы, секретировалась задней частью эпителия мантии и, подобно современным наутилусу и спируле, прикреплялась к стенке фрагмокона; г) просутура, отражающая гофрировку периферического края просепты, отличается от всех последующих лопастных линий наличием вентрального и дорсального седел, возникновение которых обусловлено наличием цекума; д) первичный валик формировался в устьевой части эмбриональной раковины после выхода моллюска из яйцевой оболочки в первую (детскую) стадию постэмбрионального развития; он формировался за счет перламутрового слоя во время адаптации аммонителлы к новой среде обитания и связанной с этим приостановки в наращивании раковины.

После первичного валика, морфологического рубежа эмбрионального и постэмбрионального периодов, в онтогенезе аммонитов происходят существенные изменения морфологии раковины: появляется скульптура, стенка становится двух- и затем трехслойной, у гетероморф изменяется архитектоника раковины. Юношеская стадия начинается постройкой раковины после первичного валика.

ЛИТЕРАТУРА

Атабекян А. А. и Михайлова И. А. 1976. Особенности развития туррилитид (на примере Hypoturrilites gravesianus d'Orb.). Докл. АН СССР, т. 231, № 5, стр. 206—209.

Барсков И. С. 1973. Микроструктура слоев скелета сепии и спирулы и их сопоставление со слоями раковины других моллюсков. Палеонтол. ж., № 3, стр. 3—13.

Богданова Т. Н. и Михайлова И. А. 1975. Об онтогенезе Ammonitoceras vassiliewskyi Renng. Докл. АН СССР, т. 225, № 1, стр. 197—200.

Богословский Б. И. 1969. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 124, стр. 1—341.

Друщиц В. В. 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Изд-во Моск. ун-та, стр. 3—150.

Друщиц В. В., Богословская М. Ф. и Догужаева Л. А. 1976. Эволюция септальных трубок у аммоноидей. Палеонтол. ж., № 1, стр. 41—56.

Друщиц В. В. и Догужаева Л. А. 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea). Палеонтол. ж., № 1, стр. 42—53.

Друщиц В. В. и Догужаева Л. А. 1976. Внутреннее строение раковины рода *Ptychoceras d'Orbigny*. Докл. АН СССР, т. 230, № 5, стр. 1210—1213.

Друщиц В. В., Догужаева Л. А. и Ломинадзе Т. А. 1976. Строение протоконха и фрагмокона у трех келловейских родов аммонитов (Pseudocadoceras, Cadoceras, Kosmoceras). Сообщ. АН ГрузССР, т. 81, № 2, стр. 498—500.

Друщиц В. В., Догужаева Л. А. и Михайлова И. А. 1973. Планктонная стадия в жизни аммонитов. Тез. докл. XIX сесс. Всес. палеонтол. о-ва, стр. 16—18.

Друщиц В. В. и Хиами Н. 1969. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., № 2, стр. 156—157.

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

Иванов А. Н. 1971. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. Уч. зап. Яросл. пед. ин-та, вып. 87. Геол. и палеонтол., стр. 76—119.
Иванов А. Н. 1973. К вопросу о планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. Тез. докл. XIX сесс. Всес. палеонтол. о-ва, стр. 25—26.
Иванов А. Н. и Стумбур Х. А. 1975. О стадиях роста раковин у современного наутилуса. Сб. научн. тр. Яросл. пед. ин-та, вып. 142, стр. 58—69.
Михайлова И. А. 1974а. Связь раннемеловых и позднемеловых гоплитаций. Спис. Българск. геол. друж., год. 35, кн. 2, стр. 117—132.
Михайлова И. А. 1974б. О систематическом положении рода Ptychoceras Orbigny. Докл. АН СССР, т. 214, № 1, стр. 193—196.
Михайлова И. А. 1976а. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. Палеонтол. ж., № 1, стр. 57—66.
Михайлова И. А. 1976б. О правильном понимании онтогенеза у представителей семейства Deshayesitidae Stoyanow. Докл. АН СССР, т. 226, № 2, стр. 444—447.
Руженцев В. Е. 1962. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие 1. Изд-во АН СССР, стр. 243—334.
Руженцев В. Е. и Шиманский В. Н. 1954. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи южного Урала. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 50, стр. 1—152.
Шиманский В. Н. 1948. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих. Уч. зап. Моск. пед. ин-та, т. 52, каф. геол., вып. 3, стр. 77—151.
Шиманский В. Н. 1954. О принципах выделения наиболее крупных систематических единиц у цефалопод. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 29, № 5, стр. 98—99.
Шиманский В. Н. 1962. Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные. В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие 1. Изд-во АН СССР, стр. 18—29.
Шиманский В. Н. и Журавлева Ф. А. 1961. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 90, стр. 1—176.
Bidder A. M. 1962. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly Nautilus. Nature, vol. 196, p. 451—454.
Birkelund T. and Hansen H. 1968. Early shell growth and structure of septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. Medd. Dansk. Geol. Forening, vol. 18, № 1, pp. 71—78.
Birkelund T. and Hansen H. 1974. Shell ultrastructure of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications. Det Kong. Danske Vidensk. Sels. Biol. Skrift., 20, № 6, p. 1—34.
Branco W. 1879—1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Palaeontographica, Bd 26, Th. 1, S. 19—50; Bd 27, Th. 2, S. 17—80.
Chun C. 1975. The Cephalopoda. German Deepsea Expedition 1898—1899, vol. 18. Jerusalem, p. 1—436.
Denton E. J. and Gilpin-Brown J. B. 1966. On the buoyancy of the pearly Nautilus. J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 46, № 3, p. 723—759.
Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. and Howarth J. V. 1967. On the buoyancy of Spirula spirula. J. mar. biol. Ass. U. K., vol. 47, № 1, p. 181—191.
Dietl G. 1975. Die entrollten Ammoniten des Schwäbischen Juras. Stuttgart. Beiträge Naturkunde, Ser. C., H. 4, S. 36—43.
Erben H. K. 1964. Die Evolution der altesten Ammonidea (Lfg. 1). Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl., Bd 120, H. 2, S. 107—212.
Erben H. K., Flajs G. und Siehl A. 1969. Die Frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden. Paläeontographica, Abt. A, Bd 132, S. 1—54.
Kulicki C. 1974. Remarks on the embryogeny and postembryonal development of ammonites. Acta palaeontol. Polonica, vol. 19, № 2. p. 201—224.
Kulicki C. 1975. Structure and mode of origin of the ammonite proseptum. Acta Palaeontol. Polonica, vol. 20, № 4, p. 535—542.
Lehmann U. 1971. Jaws, radula and crop of Arnioceras (Ammonoidea). Palaeontology, vol. 14, pt 2, p. 338—341.
Mutvei H. 1964. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in noncephalopod molluscs. Arkiv. Zool., Bd 16, № 14, p. 221—278.
Schindewolf O. 1929. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammoneen Lobenlinie. Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., NF, H. 115, S. 1—102.
Schindewolf O. H. 1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandl. Akad. Wissensch. Mainz, math.-naturwiss. Kl., № 3, S. 735—901.
Smith J. P. 1901. The larval coil of Baculites. Amer. Naturalist, vol. 35, № 409, p. 39—49.
Wetzel W. 1959 .Über Ammoniten-Larven. Neues Jahrb. Geol. Palaontol. Abhandl., Bd 107, № 2, S. 240—252.
Wiedmann J. 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. Biol. Rev., vol. 44. № 4, p. 563—602.
Zeiss A. 1968. Fossile Cephalopoden mit Weichteilen. Natur und Museum, Bd 98, № 10, S. 418—424.

Московский государственный университет

Статья поступила в редакцию 5 VIII 1976