

ГОСУДАРСТВЕННАЯ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ПУБЛИЧНАЯ БИБЛИОТЕКА ИМЕНИ М.Е. САЛТЫКОВА-ЩЕДРИНА  
ОТДЕЛ ВНЕШНЕГО ОБСЛУЖИВАНИЯ

---

Печ. знаков: 36.000

Заказ: 50/1

*Bayer (2816), 1977*

Ульф Байер

"Перегородки головоногих

Часть I:

Конструктивная морфоло-  
гия аммонитовой перепо-  
родки"

/" . o. SoI. Palao . Ao .",

154, 3, стр. 290-366, Штут-

тгарт, август 1977 г./

Перевод с немецкого

Л е н и н г р а д

1 9 8 0

Заказ: перевод с немецкого:

I Bayer : "Сер аlorose - ер е

То I I:

Ко г о отр oIoo e

oe A o e - ер "

/" . o. CooI. PaIao . Ao .",

I54, 3, стр. 290-366, Итут -

тгарт, август 1977 г./

Резюме : Рассматривая аммонитовые перегородки не в их минерализованном состоянии, как это принято в настоящее время, а с точки зрения их органической предформы, можно получить замкнутую модель, описываемую физико-математическими терминами. Полученная модель проверяется на модификациях реальной септальной морфологии. В сущности, конструктивная морфология перегородок может быть сведена к одной основной переменной - давлению в фрагмоне.

### Введение

Идея эволюции тесно связана с понятием селекции, что приводит прямо к функциональному методу рассмотрения признаков, изменяющихся с течением времени. После того, как EI ASHER /1970/ развил концепцию конструктивной морфологии, были предприняты попытки выяснения такого рода функциональных аспектов с учётом филогенетической предьстории и биологических ограничений. Таким

образом, конструктивная морфология дополняет филогенетическую историю форм, модельно описываемую эволюционными рядами "отдельных индивидуумов", ещё одним немаловажным звеном — в е р о я т н о й причинной интерпретацией. Поэтому конструктивная морфология относится наряду с филогенией к историческому описанию эволюции. При этом за пределами рассмотрения остаются эволюционные механизмы и изменения популяций вместе с окружающей средой; эти вопросы могут быть учтены в более широких рамках с привлечением экологии.

При рассмотрении ископаемого материала функцией отдельных элементов не наблюдаются непосредственно; какие-либо выводы о них могут быть сделаны на основании морфологических, современных биологических и весьма скудных, как правило, экологических данных. Этим и объясняется тот факт, что понятие модели или, в несколько модифицированной форме, образца занимает в конструктивной морфологии центральное место. Здесь модель следует понимать в самом общем смысле — как отображение фрагмента действительности / см. НАХ, 1974/. Для того, чтобы иметь определённую теоретико-познавательную ценность, такое отображение должно быть не только формальным описанием данного объекта, но и источником новых данных, которые затем могут быть проверены либо на самом объекте, либо на более точной модели. Эти соображения указывают и на метод построения модели, способной объяснить исследуемые явления с причинной точки зрения. Основой такого метода является последовательная оптими-

запия исходной модели, которая может проводиться либо на основании отдельного наблюдения, либо, как это обычно и делается, на примере нескольких поколений. При этом в большинстве случаев не так уж и важно, является ли выбранная исходная модель достаточно хорошим приближением объекта или же при данных обстоятельствах она довольно далека от него. Почти всегда можно ожидать, что после проведения процесса последовательных приближений модель будет описывать объект с любой требуемой точностью. Как правило, выбор начального приближения влияет лишь на скорость сходимости процесса последовательных приближений. Таким образом, процесс оптимизации характеризует методику конструктивной морфологии и является основой понятия "образа", введенного Р. И. ИСК"ом: " а , е о се егаI ег , е ре са о о с а у г с ге со ог , о I I с о е ес еIу?" /Р. И. ИСК, 1964, стр.35/. Кроме того, понятие оптимизации определяет и конструктивно-морфологический способ рассмотрения объекта. По формулировке Е. И. АШЕР"а, каждый конструктивно-морфологический уровень развития объекта является результатом нескольких последних шагов оптимизации; этот уровень может быть восстановлен лишь на основании предыстории данного состояния и не должен выходить за определённые биотехнические границы. Поэтому оптимальное решение зачастую идентично наилучшему из возможных. При проведении сложных процессов оптимизации наличие внутренних взаимосвязей, часто не имеющих



внешних проявлений и определяемых пределов, приводит к дополнительным трудностям, позволяющим достигнуть лишь относительного оптимума даже тогда, когда для отдельных переменных, характеризующих всю систему в целом, существуют и более оптимальные решения /см. НАХ, 1974/.

Поэтому в данной работе мы будем заниматься не только конструктивно-морфологическим анализом аммонитовых перегородок, но и некоторыми методическими вопросами, что оказывается возможным благодаря наличию большого числа моделей, относящихся к рассматриваемому кругу проблем, и возможности их сравнения друг с другом. По той же причине мы будем придерживаться скорее описанного выше методического пути, чем схемы "чистое наблюдение - интерпретация", хотя последняя, быть может, и более наглядна.

Предлагаемое исследование проводилось по инициативе профг. А.ЗАЙЛАХЕРА /Тюбинген/; он же существенно способствовал продвижению работы многочисленными дискуссиями. На семинарах " В 53" с самого начала представлялась возможность подробного обсуждения некоторых вопросов, что также благоприятствовало прогрессу исследования. Большую помощь в работе оказали беседы с д-ром К.БРЕННЕРом, проф. И.КУЛЬМАННОМ и проф. И.НИДМАННОМ /Тюбинген/. Часть фотодокументации была подготовлена г/ном В.БЕТЦЕЛЕМ. Финансирование исследования осуществлялось организациями "С С" и, частично, " В 53". Всем, кто оказал мне помощь в этой работе, я хотел бы выразить мою самую сердечную благодарность.

## I. Конструктивный принцип

### I.1. Расположение перегородки в раковине

Формирование перегородки существенно отличается от общего концентрического строения раковины, характерного для моллюсков. Если прирост раковины происходит непрерывно и на резко обозначенном фронте роста, то перегородки формируются периодически и в уже подготовленном для них объёме. Поскольку для образования перламутрового слоя необходимо наличие органической матрицы, то апикальная мантия периодически проходит через последовательность различных состояний:

1. Выделение камерной жидкости в процессе продвижения мягкого тела по раковине вперёд.

2. Активирование эпителия и формирование апикальной септальной оболочки.

3. Образование мантийной щели и отложение перламутрового слоя.

4. Исчезновение мантийной щели, формирование адорального фарфоровидного слоя и выделение адоральной септальной оболочки.

После этого вновь начинается образование камерной жидкости.

При этом эпимантийная часть мантийной области, не участвующая в образовании перегородки, должна быть отделена от септального объёма. Необходимое для этой щели "уплотнительное кольцо" в случае представителей

образуется септальной мускулатурой.

Поскольку речь идёт о вторичном образовании в уже подготовленном объёме, то при начальном рассмотрении естественно считать перегородку изолированной структурой. В этом случае перегородочная линия, т.е. линия, по которой перегородка прикрепляется к раковине, является её свободным краем.

### 1.2. Значение перегородочной линии

В процессе филогенеза аммонитов свободный край перегородки становился всё более складчатым. При этом форма и характер онтогенетического разнтия перегородочной линии рассматриваются как важные таксономические признаки. Для систематики существует вопрос : определяется ли складчатость перегородочной линии характером перегородки, или же перегородочная линия определяет форму перегородки? Хотя при такой постановке вопроса и вспоминается известный парадокс: "Что первично -- яйцо или курица?", с практической точки зрения эта проблема далеко не тривиальна. В качестве основы систематических исследований использовались обе точки зрения. Руководствуясь результатами своих онтогенетических исследований,

СНІ Е О считал, что генетически запрограммированной является перегородочная линия, которая вместе с Поперечным сечением раковины определяет форму перегородок. Е ТЕРМА , напротив, исходил а рг ог из представления, что аммонитовые перегородки являются элементами механической защиты раковины, и делал на этом ос-

новании вывод о зависимости формы перегородочной линии от функционально обусловленной складчатости перегородок. В 1956 году он даже написал /стр.237/:

"Таким образом, перегородка определяет все существенные признаки раковины вплоть до скульптурн" /выделено Е ТЕРМА "ом/.

АРКЕ , оценивавший таксономическое значение перегородочной линии не столь высоко, возражал /1957, стр. 241 и далее/:

" . . . см. стр.294 /англ/ . . . "

Хотя мы будем рассматривать перегородку как изолированную систему на основании тех же доводов, которые приводит АРКЕ , всё же не следует упускать из виду и трактовку Е ТЕРМА "а, которая имеет то преимущество, что при её учёте сложная морфология с самого начала связывается с определённой функцией. В случае конструктивной гипотезы, основанной на форме перегородочной линии, установление подобной связи оказывается весьма трудным делом. Хотя в большинстве случаев складчатость перегородочной линии и связывалась с увеличением септальной мускулатуры, это не являлось приемлемым и убедительным функциональным объяснением. БЕСКЕ /1912, стр.257/ ясно сформулировал распространённый в то время тезис:

"В подавляющем своём большинстве аммониты . . . , по-видимому, ползали по дну . . . Наполненная воздухом оболочка являлась основным гидростатическим органом

животного . . . Эта устремляющаяся вверх оболочка постоянно воздействовала на животное и особенно на его мантию . . . , и потому, благодаря этому функциональному воздействию, сформировалась изрезанность краёв мантии, которая, должно быть, и привела к регулярной и хорошо сформированной изрезанности мест нарастания".

Однако такое объяснение относится к ламаркизму в той его форме, которая, согласно современному уровню знаний, совершенно несовместима с эволюционной теорией. Другая точка зрения, представителями которой являлись, в частности, М. СНИТ и, в течение некоторого времени, СНИ - Е О , основывается на предположении, что наружнораковинные головоногие имели пресептальный объём между мантией и перегородкой, изменявшийся при движении мантии. В таком случае увеличение септальной мускулатуры можно было бы связать с развитием способности к погружению. Однако исследования Е ТО "а ЕРО "а показали, что у современных корабликов подобное пространство отсутствует. Поэтому предположение о его наличии у аммонитов относится к области умозрительных рассуждений и не находит никакого приемлимого объяснения. Поэтому нет ничего удивительного в том, что исследователи, считавшие перегородочную линию определяющим элементом, зачастую откладывали в сторону функциональный аспект, занимаясь главным образом онтогенетическим объяснением филогенетического расчленения перегородочной линии.

### 1.3 Модель формирования перегородки

#### 1.3.1 Формальный подход

При построении конструктивно-морфологической модели перегородки отправной точкой является задача формального описания раковины, в которой эта перегородка располагается. При попытке математического описания формы раковины головоногого в декартовой системе координат получаются очень неудобные формулы. Такое описание можно значительно упростить выбором системы координат, которая уже сама по себе существенно учитывает геометрию раковины. Для многих головоногих в этом смысле подходит система логарифмических спиралей. Такую двумерную ортогональную систему координат можно получить из декартовой системы с помощью теории конформных преобразований /см. стр.299/.

Если для такого отображения выбрать функцию  $w = e^z$ , где  $z$  — комплексные переменные, то каждая полоса исходной декартовой системы координат, имеющая ширину  $2\pi$ , переходит в полярную систему координат /см. рис.1/. Общую коническую структуру раковины можно получить путём выбора ширины исходной полосы в соответствии со значением апикального угла данной раковины. Такая полоса будет отображена на круговой сектор с соответствующим углом раствора. Если перед проведением такого отображения поворачивать декартову систему координат вокруг её начала, то выбранная полоса будет отображаться в се-



мешество логарифмических спиралей, спиральный угол которых соответствует углу поворота декартовой системы координат. В качестве естественной формы описания логарифмической спирали получается уравнение, использованное THOMP O "ом:  $r = e^{c \theta}$ , где спиральный угол  $c \theta$  соответствует повороту  $\theta$  исходной системы координат. Математическое описание трёхмерной раковины упрощается, если имеется возможность представить её параллельными полосами в декартовой системе координат, которые затем трансформируются в форму самой раковины.

Теперь возникает вопрос: можно ли с помощью этого метода описать и форму перегородки? Для этого оказывается необходимым предположение об идеальной форме поперечного сечения перегородки, расположенной в раковине примерно цилиндрического вида. Поскольку разные исследователи /P A , EI ASHER, THOMP O , E TERMA /, пользовавшиеся различными рабочими гипотезами, получили один и тот же результат /перегородка должна иметь сечение в виде кругового сегмента/, то именно такое предположение об идеальной форме перегородки и должно быть положено в основу дальнейших рассуждений. При этом отображение круговых поперечных сечений перегородок на реальную форму раковины может быть сравнено с морфологическими данными, относящимися к реальным объектам. Результаты нескольких отображений такого вида показаны на рис. 2 и 3. Сравнение рисунков с поперечными сечениями раковин головоногих показывает, что формальная математическая операция такого типа на самом деле даёт хорошее



сравниваемых форм. Это особенно чётко видно в случае раковин, навитых в виде логарифмической спирали, когда в соответствии с действительным положением вещей имеет место смещение максимума кривизны к внутренней стороне раковины.

Однако даже при отображении идеального поперечного сечения перегородок на коническую раковину получаются заметные отклонения их формы от исходной - т.е. от кругового сегмента. Это отклонение становится более заметным у края перегородки. Именно такое искажение у края имеет место и у реальных перегородок. Е ТЕРМА /1976, стр.384/ писал об этом так:

" . . . см. стр.297 /англ./ . . . " /опущены места, где Е ТЕРМА излагает свою функциональную трактовку<sup>2/</sup>

Такой чисто теоретический метод конструирования возможных поперечных сечений перегородок даёт возможность сделать некоторые выводы относительно параметров, определяющих их форму, не давая пока никакого физиологического объяснения полученному сходству:

1/ Форма перегородки, полученная с помощью отображения, явно зависит от выбранной величины кругового сегмента или же от выбранного радиуса кривизны /см. рис.2 и 3/. Форма, близкая к реальной, получается лишь в тех случаях, когда выбранный сегмент гораздо меньше полу-круга.

2/ Крайние искажения кругового сегмента при отображении становятся тем заметнее, чем больше угол раствора конуса или же спиральный угол раковины.

Эти свойства отображения, определяемого формальным математическим преобразованием, были подтверждены Е -  
ТЕРМА "ом /1975, стр.385/ на примере :

" . . . стр.298 /англ./ . . . /круговой сектор -  
прим. автора/ . . . " /выделено автором/.

Эта цитата одновременно свидетельствует об определённом пробеле в механической, функционально ориентированной интерпретации формы перегородок, данной Е ТЕРМА "ом. Поскольку используемый нами формальный метод как-раз передаёт не указанное им свойство формы перегородок, то он может восполнить этот пробел, если к нему добавить биологическое и/или физическое объяснение.

### 1.3.2 Конформное отображение и форма перегородок

В поисках интерпретации используемого нами математического метода, соответствующей свойствам объекта исследования, нам следует подробнее рассмотреть его особенности.

Конформное отображение связывает два множества точек таким образом, что в очень малых окрестностях изображение и оригинал похожи друг на друга /см. ВЕНЕРВАСИ, 1967/; иначе говоря, в бесконечно малых областях такое отображение сохраняет углы и соотношения длин отрезков. В частности, конформное отображение должно удовлетворять уравнениям Коши-Римана:

$$\frac{\partial}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial u} ; \quad \frac{\partial}{\partial y} = - \frac{\partial}{\partial v} ,$$

которые формулируют условие стремления производной отображающей функции в каждой точке к её предельному зна-

чению независимо от пути приближения к этой точке. С помощью дифференциальных уравнений Коши-Римана уже можно было бы дать некоторую биологическую интерпретацию конформного отображения. Дело в том, что решения дифференциального уравнения Лапласа  $\Delta u = 0$  удовлетворяют тем же самым условиям и описывают группу явлений переноса, которые при определённых ограничениях можно интерпретировать как процесс роста. Прямой вывод дифференциальных уравнений Коши-Римана на основании рассмотрения процессов роста, был проведен РИШАР "ом КА А А-ОН"ом /1947/. Однако нам следует исследовать этот аспект параллельно с более подробным рассмотрением процесса роста раковины, поскольку в отношении формы перегородок появляется ещё одна интерпретация конформного отображения, приводящая к весьма полезному его использованию.

Конформные отображения тесно связаны с теорией плоских напряжённых состояний и изменений формы упругих мембран. В физике эта связь используется для получения изображений, соответствующих различным конформным отображениям. Такое применение теории конформных отображений, основанное на физических свойствах объектов /например, в теории мембран/, кажется нам наиболее целесообразным, поскольку, во-первых, оно связано с формой перегородок /ТНОМР О, ЕІ АСНЕР и В ТЕРМА /, или а во-вторых, потому, что совпадение реальных и формально построенных поперечных сечений перегородок, полученное в предыдущем разделе, оказалось возможным благодаря

выбору в качестве исходной наиболее простой формы односторонне нагруженной перегородки в соответствии с теорией мембран.

Связь конформных отображений с напряжёнными состояниями обусловлена тем, что в плоском поле напряжений сумма главных напряжений  $\sigma_x + \sigma_y$  и среднее напряжение  $\sigma = \frac{1}{2} \sigma_x + \sigma_y$  удовлетворяют уравнению Лапласа  $\sigma = 0$  /см. НЕТ, 1948/. Условия, формулируемые дифференциальными уравнениями Коши-Римана, в этом случае становятся особенно наглядными: предел изменения напряжения в каждой произвольно выбранной точке Р должен принимать в этой точке определённое значение независимо от того, по какому пути происходит приближение к ней, поскольку в противном случае не обеспечивается связность нагруженной системы. При небольших отклонениях плоской мембраны имеет место однородность напряжённого состояния, если выполнены следующие условия:

1/ Мембрана настолько тонка, что её изгибная жёсткость пренебрежимо мала.

2/ Напряжение мембраны во всех направлениях и во всех точках одинаково.

Следствие: в каждой точке мембраны все приложенные к ней силы должны уравновешивать друг друга; это утверждение формулируется математически следующим образом:

$$= \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2} = \frac{P}{0} .$$

причём это уравнение выполняется в случае мембран, к

которой приложено усилие сжатия  $P$  /см. ЕТ, 1948, стр. 134/. Если же давление с обеих сторон мембраны одинаково, то это уравнение упрощается и переходит в уравнение Лапласа:  $\Delta p = 0$ .

Применение математических преобразований, соответствующих мембранной модели, к исходной форме, полученной из той же модели, опять даёт модельную форму. Возникает вопрос: даёт ли выбранное начальное приближение феноменологически ценные результаты и при более детальном его исследовании? При этом не следует забывать, что выбором начального приближения исследователь абстрагируется от реального объекта — и в первую очередь от материальных свойств перегородки и мантии. Эти свойства, знание которых выходит за рамки намеченной здесь физической модели, будут исследованы в следующем разделе с помощью морфологического анализа септальных поверхностей.

### 1.3.3 Различные аспекты связи между перегородкой и теорией мембран

Как уже говорилось, теория мембран использовалась разными авторами для анализа формы перегородок. При этом можно выделить два основных направления рассуждений, результаты которых, имеющие внешнее сходство в некоторых отношениях, приводят к почти противоположным интерпретациям форм перегородок.

Е. ТЕРМА воспользовался технической теорией мембран для оценки статической стабильности перегородок простой формы. Нам придётся оставить открытым вопрос

о том, в какой степени материальные характеристики, измеренные у современных корабликов /да и там неточно/, могут служить основой для подобных расчётов. Кроме того, мы оставим в стороне и вопрос относительно пределов применимости теории мембран, используемой в статике для приближенного расчёта сложных систем, поскольку для её использования необходимо предположить, что все вышеназванные условия напряжённого состояния мембраны выполнены. Даже если такое предположение сделать можно, всё равно в процессе расчётов с помощью теории мембран возникают дополнительные трудности /например, при учёте процессов в местах контакта различных элементов/, которые не позволяют пренебрегать изгибной жёсткостью /см.

СН Е С БР Е КА, 1970/. Это особенно касается перегородок, которые жёстко закреплены на краю и потому подвержены в этой области напряжению изгиба, которое впрямую не зависит от того, как приложена нагрузка - нормально или радиально. Метод введения поправок в расчёт нагрузки элементов такого типа, используемый в статике, для перегородок почти неприменим, поскольку такая система уже сама по себе достаточно сложна, а знание материальных свойств, необходимое для проведения расчётов, практически отсутствует.

Кроме трудностей, связанных с рассмотрением перегородки, имеется и ещё одна - определение расчётной нагрузки, соответствующей реальному положению вещей.

Как показывает статическая теория, в случае складчатых перегородок эта задача весьма сложна. В своих работах



Е ТЕРМА продолжил исследования Р А "а /1911/. Оба автора получили простые изогнутые перегородки наутиллоидей путём идеального статического согласования с гидростатическим давлением, приложенным в направлении от устья. При этом возникли некоторые противоречия: во-первых, действительная форма перегородок отличается от постулируемой /с сечением в виде кругового сегмента/; во-вторых, при принятой авторами нагрузке должны возникать напряжения на растяжение, хотя сам Е ТЕРМА констатировал, что септальный перламутр имеет гораздо более высокую прочность при сжатии, чем при растяжении. ЕИ - АСНЕР /1975, стр.268/ также рассматривал этот вопрос и пришёл к выводу, что предполагаемой нагрузке более соответствовали бы перегородки, изогнутые в обратную сторону, т.е. в направлении устья.

При рассмотрении аммонитов трудности, связанные с определением характера нагрузки, становятся ещё большими. Р А определял филогенетическую складчатость аммонитовых перегородок в процессе оптимизации при том же расчётном варианте нагрузки, что и в случае наутиллоидей. В увеличении лопастной линии он усматривал прежде всего улучшение условий прикрепления перегородки к стенке раковины. Подтверждением своей модели он считал получение численным путём таких же параболических образований, которые наблюдаются при рассмотрении аммонитовых перегородок. На самом же деле такой результат был получен потому, что при моделировании аммонитовых перегородок Р А опирался не с гидростатическим давлением,



а с постоянной нагрузкой; он согласовывал расчётную нагрузку с формой перегородок и уже не мог провести обратную процедуру — определение формы по заданной нагрузке.

В 1975 году Е ТЕРМА признал модель Р А "а ошибочной и выбрал для ammonitовых перегородок нагрузку, отличающуюся от той, которая была использована в случае nautilusов: по его мнению, складки перегородок служат для радиального укрепления раковины. Тем самым, изменение формы перегородок привело к изменению их функций и адаптации к совершенно новому типу нагрузки. Это, однако должно было требовать и фундаментального изменения организации. Если у современных корабликов при расчётной нагрузке давление в камере ниже давления окружающей среды, то у ammonitов, если следовать модели Е ТЕРМА "а, эти давления совпадали. Сам же Е ТЕРМА посредством различных рассуждений пришёл к выводу, что давление в камере даже превышало давление окружающей среды.

Хотя THOMP O /1952/ также воспользовался теорией мембран, он применил её к вопросу о перегородках совсем иначе. Для него минерализованная перегородка была лишь следствием формы мягкого тела. Тем самым, отказавшись от функциональной интерпретации минерализованной перегородки, он сумел обойти все трудности, связанные с применением теории мембран, поскольку абсолютная податливость органической оболочки на изгиб не требует никаких дополнительных предположений. Кроме того, мягкая оболочка может воспринимать только напряжения на

растяжение, и адиабатическая кризиса перегородок наutilus является только следствием такого типа нагрузки. При таком рассмотрении предположения и следствия разграничиваются гораздо отчетливее, чем в моделях Р А "а и Е ТЕРМА "а, а число вспомогательных предположений существенно уменьшается. Кроме того, такая модель полностью соответствует условиям образования перегородок, изученным на примере кораблика. Поскольку образованию каждой перегородки предшествует фаза свободного размещения мягкого тела в раковине без минерализованной опоры, то все силы, действующие в этот период, должны быть приложены к адиабатической мантии. Е ТЕРМА /1975, стр.247/ писал:

" . . . см. стр.302 /англ./ . . . "

Руководствуясь своей моделью, THOMP O последовательно интерпретировал складчатость аммонитовых перегородок как результат расчленённости перегородочной линии, по которой была натянута адиабатическая мантия в виде поверхности минимальной площади. Е I ASHER /1975/ согласился с моделью THOMP O "а и развил её с помощью аналоговых моделей. При этом ему удалось показать, что хотя перегородки аммонитов и не повторяют форму поверхности минимальной площади, принимаемую складчатостью, такое приближение всё-же возможно при изменении материальных свойств оболочки. Примечательно, что оболочечная модель THOMP-O "а приводит к тому же требованию, которое пришлось ввести и Е ТЕРМА "у для объяснения формы перегородок, - а именно, что в случае аммонитовых перегородок, в от-

личие от перегородок наутилоидей, одностороннее давление места не имело.

Несмотря на частично совпадающие результаты, оба подхода существенно различаются. Для Е ТЕРМА "а теория мембран являлась средством численного доказательства правильности выбора предполагаемой функции. Для ТНОМР О "а и ЕІ АСНЕР"а, напротив, она является теорией септальной морфологии, что и было чётко сформулировано ЕІ АСНЕР"ом. Он хотел рассматривать форму перегородок на основании закономерностей, определяющих форму натянутой оболочки /1975, стр.268/. Таким образом, исходя от реального объекта — апикальной мантии мягкого тела — ТНОМР О пытался построить модель, которая объясняла бы морфологию перегородок наиболее полным образом и охватывала бы все условия, необходимые для их формирования. Такой подход соответствует конструктивно-морфологической концепции, которой мы придерживаемся в этом разделе; в дальнейшем будет проведена проверка правильности такого подхода.

Особый интерес представляют сложные септальные поверхности аммонитов. С помощью аналоговых моделей ЕІ АСНЕР"у /1975/ удалось показать, что вид поперечного сечения раковины влияет на характер перегородочной линии очень незначительно. Формирование лопастей требует введения дополнительных условий. Контакт "перегородка — ~~панциря~~ оболочка" должен быть задан наперёд — либо линией, либо поточечно, поскольку в противном случае получается граничная линия, характеризующаяся поч-

ти неизменным краевым углом и очень незначительно отклоняющаяся от прямой линии. То же показали и конструктивные эксперименты БЕРМА "а, который исходил от идеальной, заданной наперёд сферической перегородки и пытался строить лопасти, проводя различные сечения построенного цилиндра. Лопасти реальной формы получались лишь после предварительной деформации сферической поверхности; при этом возможность конструктивно-морфологической интерпретации терялась.

Обоснование необходимости дополнительных краевых условий при конструировании лопастей может быть получено с помощью теории мембран. При использовании этой теории сферическая форма идеальной перегородки является решением трёхмерного уравнения Лапласа, которое, в свою очередь, представляет собой условие стационарности состояния. Получаемый при этом радиус сферы  $r$  зависит от давления  $p$  и напряжения оболочки  $\sigma$ ; если можно пренебречь толщиной оболочки, имеет место соотношение  $r = 2\sigma / p$ . Как уже указывалось, для изгиба перегородок необходимо наличие одностороннего давления  $p - 0$  при  $r \rightarrow \infty$ . Это соответствует наблюдениям БЕРМА "а СИРИ-НРО "а, которые установили у современных корабликов давление в камере порядка 0,1 - 0,9 атм. В зависимости от разности давлений и упругости оболочки получается определённый радиус кривизны  $r$ , следовательно, идеальный краевой угол между оболочкой и раковиной. При этом мантия моллюска не кончается на перегородочной линии; она может быть сравнена с мешочком, дно которого раздувается за счёт

внутреннего давления. Тогда краевой угол не является физической константой, как это имеет место в случае жидкости, — он определяется трением между мантией и раковиной. Септальная поверхность, возникшая в таких условиях, уже не может быть идеальной, сферической, поскольку она должна удовлетворять совершенно определенным краевым условиям. По этой причине формирование лопастей можно трактовать как изменение краевого угла между апикальной мантией и раковиной, что соответствует характеру их построения В. И. АСНЕР "ом и Е. ТЕРМА "ом. С этой точки зрения формирование лопастей наряду с давлением и формой поперечного сечения раковины становится эффективным параметром образования перегородок. Правда, в этом утверждении нет ничего нового, однако для используемой методики очень важен тот факт, что такое положение вещей, наблюдаемое на примере ископаемого материала, может быть показано и с помощью оболочечной модели. Поэтому целью следующих разделов будет проверка применимости предложенной модели для описания реальной морфологии и выяснение обусловленности формы перегородки отдельными свойствами модели.

#### 1.3.4 Перегородка

Сложность морфологического исследования изогнутых септальных поверхностей связана с трудностью их изображения на двумерной плоскости рисунка. Возможным решением проблемы является нанесение линий урона на гипсовые



слепки крупных перегородок с помощью специального высо-  
томера /точность измерения -  $1/10$  мм/, что облегчает  
формальный анализ. Благодаря такой методике существенно  
упрощается сравнение различных перегородок; правда, при  
этом возможны значительные погрешности, связанные с  
проблемой ориентировки перегородок при нанесении линий  
уровня. Поскольку в случае перегородок наutilusовидной ка-  
кие-либо ориентир или выделенные направления отсутствуют  
их ориентация осуществляется визуально. Для оценки по-  
грешности, обусловленной этим обстоятельством, при со-  
ставлении карт линий уровня были выбраны две разные  
ориентации перегородок.

## Р И С У Н К И

Рис.1. Конструирование ортогональных систем координат,  
используемых для описания различных форм раковин  
моллюсков. Отображение осуществляется с помощью  
двух комплексных плоскостей:  $z = x + iy$ ,  
 $\bar{z} = x - iy$ .

Рис.2. В предположении, что в цилиндрической раковине  
идеальные септальные поверхности задаются сфе-  
рическими, а их сечения - круговыми секторами,  
комплексное преобразование  $w = e^{i\theta} z$  отобра-  
жает их сечения на конусные раковины. Сравнение  
этих рисунков с реальными перегородками /  
- Е ТЕРМА, 1975/  
показывает хорошее совпадение рассчитанных и ре-  
альных форм.

Рис.3. Отображение перегородок цилиндрической раковины, имеющих вид круговых сегментов, на раковины в виде логарифмических спиралей даёт хорошее их совпадение с реальными перегородками наутилоидей и аммонитов.

Рис.4. Изображение линий урона реальных, экспериментально определённых и рассчитанных септальных поверхностей . Введение локальных напряжений при растяжении, приложенных по краю, приводит в случае "баллонной" модели / Е.И. АСНЕР, 1975/, а также в случае сильно упрощённого математического моделирования к формам, хорошо совпадающим с перегородкой а. Если же такое напряжение приложено не в отдельных точках, а по всему краю, и "баллон" прикреплён к раковине по всей перегородочной линии, то перегородки сильно отличаются от перегородок а, однако своими "поперечными распорками" похожи на аммонитовые перегородки /Тюбинген 1499/2-6/.

Свободный край

Закреплённый край

Математическое  
моделирование

Частично закреплённый край

"Баллонная" модель



При удачной ориентации перегородки наutilus в её центральной части имеется почти сферический участок /см. рис.4/; при удалении от центра ход линий уровня быстро деформируется и под влиянием наличия двух латеральных допастей приобретает почти треугольный вид. Такой метод изображения перегородки особенно отчётливо показывает, что вдали от допастей она прилегает к раковине почти касательно; в окрестности же допастей происходит постепенное изменение краевого угла, и здесь линии уровня подходят к стенке раковины под большим углом.

ЕІ АСНЕР /1975/ предпринял попытку более точного описания конструкции перегородки наutilus с помощью аналоговых моделей, основанных на теории мембран. Для более детального рассмотрения на его модели также были нанесены линии уровня /рис.4/. В случае самой простой модели /"баллона", вжатого в раковину, но не прикреплённого к ней/ имело место соприкосновение со стенками с постоянным краевым углом, что соответствует положению вещей на свободных участках септального края наutilus. При некоторой модификации этого эксперимента, заключающейся в прикреплении "баллона" к раковине в двух точках и создании в этих местах дополнительных напряжений посредством небольшого смещения "перегородки" по раковине вперёд, образовалась поверхность, во многом схожая с септальной поверхностью наutilus.

При проведении вычислений с расчётной нагрузкой, соответствующей гидростатическому давлению, возникают определённые затруднения. Поэтому использовалась крайне упро-

щенная математическая модель /рис.4/, в которой вместо равномерно распределённого усилия сжатия вводилась точечная нагрузка, приложенная в одной-единственной точке в центре "перегородки". Аналогичным образом контакт перегородки с лопастями был заменен двумя точечными силами. В результате трёхмерную задачу удалось свести к двумерной, для решения которой можно использовать метод конформного отображения. Несмотря на сильную упрощённость подобной модели, она привела к образованию форм, весьма похожих на перегородку наutilus, когда в окрестности точек прикрепления были введены "твёрдые стенки", пересекающие линии урона, в то время как на остальных участках септального края границей являлись сами эти линии. Вся картина существенно изменяется, если перегородку прикрепить по всему её краю и затем отобразить на поперечное сечение, аналогичное сечению раковины наutilus. При этом образуется перегородка с равномерно изогнутой, седлообразной формой, что можно объяснить той ролью "поперечной распорки", которую такая перегородка играет в раковине. Таким образом, введение закреплёния всего края перегородки приводит к образованию аммонитовых септальных поверхностей, для которых характерны именно такие поперечные связи. Более подробно этот аспект будет рассматриваться в следующем разделе.

Мы видим, что с помощью теории мембран можно смоделировать поверхности, аналогичные септальным поверхностям наutilus. При этом форма свободных участков септального края определяется контактным трением между мантией и

стенкой раковины; в окрестности же лопастей краевой угол изменяется, а дополнительные силы, обусловленные их наличием, налагаются на апикально направленные силы гидростатического давления. При последовательном использовании теории мембран аналоговые модели Е. И. АСНЕР"а дают некоторое представление и о свойствах апикальной мантии. В ходе экспериментов не удавалось полностью прижать "баллон" к стенке раковины в области сильного закругления умбиликального края. В этой части раковины формировалось длинное седло, которое разглаживалось возле устья. Этот результат становится понятным, если учесть то обстоятельство, что при почти однородной материальной структуре "баллона" его расширение в области малого радиуса кривизны требует приложения больших сил, чем в области большого радиуса кривизны. В случае реальной мантии наутилуса подобные сложности не возникают, поскольку, во-первых, мантийный "мешочек" удерживается дорсальной лопастью, а во-вторых, реальная мантия не является таким простым "мешочком", как модельная, и формируется в соответствии с поперечным сечением раковины. От модели следовало бы потребовать, чтобы мантия на различных своих участках имела различные значения предела прочности при растяжении, что позволяло бы лучше согласовать её форму с формой поперечного сечения раковины.

### 1.3.5 Аммонитовые перегородки

Поскольку оболочечная модель имеет большое конструктивно-морфологическое значение для исследования форм перегородок, она должна помочь и при интерпретации сложных аммонитовых форм. Кроме того, с её помощью хотелось бы выяснить в первую очередь характер взаимосвязей между формами перегородки, перегородочной линии и самой раковины. В соответствии с рассуждениями предыдущего раздела, лопасти являются местами прикрепления апикальной мантии к раковине и вместе с силами давления, действующими на мантию, определяют её форму. В процессе филогенетического развития муральная часть аммонитовой перегородки постепенно уменьшалась. В окрестности лопастей перегородки гониатитов подходят к стенкам раковин под большим углом и не имеют муральных участков, в то время как в области широких сёдел они прилегают к стенке тангенциально. Цераитовые перегородочные линии имеют в области нерасщеплённых сёдел ещё достаточно хорошо выраженные муральные участки, которые в случае сильно расщеплённых перегородочных линий аммонитов наблюдаются в реликтовой форме лишь в части случаев. Таким образом, в процессе филогенетического развития происходил переход от почти свободного края перегородки /такая ситуация чаще всего имеет место и в случае / ко всё большей его фиксации. Следовательно, теоретические результаты предыдущего раздела соответствуют реальному ходу морфологического развития и могут быть взяты в качестве исходного пункта для применения теории мембран к перегородкам более слож-

ной формы.

Возникает вопрос: какая расчётная нагрузка соответствует форме аммонитовой перегородки? В случае наутилуса её выбор проводился довольно просто и мог быть проверен путём прямых наблюдений. В случае же аммонитов труднее решить, какие элементы перегородки определялись внешними воздействиями, а какие были обусловлены влиянием перегородочной линии. Поскольку medianные сечения таких перегородок часто имеют выпуклую кривизну, предполагается, что давление внутри раковины превышало давление окружающей среды. Нельзя, однако, исключить и той возможности, что кривизна подобного типа обусловлена только влиянием вентральной и дорсальной лопастей. Доказательством такому предположению могли бы служить аммониты с лопастями небольшой высоты, у которых центральные части перегородок являются почти плоскими. Именно так обстоит дело в случае таких форм нижнего лемаса, как

и /частично/

; у них, как

правило, не наблюдается изгиба центральных частей перегородок в какую-либо сторону /см. стр.319 /, что может быть объяснено с помощью оболочечной модели лишь в предположении равенства давлений с обеих сторон мантии. Иначе обстоит дело в случае

из нижнего

триаса. Представители этого рода имеют широкую, гладкую центральную часть перегородки, всегда изогнутую в направлении устья раковины в полном соответствии с ожидаемым направлением изгиба при рассмотрении модели с адорально направленными силами давления. Таким образом

при исследовании аммонитов не удаётся составить столь же единого представления об апикальной мантии, как в случае наутилоидей, и приходится исходить от идеализированных условий. В частности, к таким условиям относится предположение о равенстве давлений по обеим сторонам мантии, поскольку как морфологические наблюдения, так и аналоговые эксперименты Е. И. АСНЕР"а показывают, что в большинстве случаев в такое предположение оправдано.

Как уже говорилось, первые представления подобного типа были выдвинуты THOMP O "ом, который сравнивал аммонитовые перегородки с жидкостными плёнками минимальной площади. Такой подход критиковался Е. И. АСНЕР"ом /1975/ и Е. ТЕРМА "ом /1975/, поскольку он не позволял получить удовлетворительные модели перегородок. Е. И. АСНЕР предпринял попытку улучшения результатов, используя в своих экспериментах оболочки с ограниченной эластичностью. Нам в первую очередь надлежит рассмотреть различия между поверхностью минимальной площади и резиновой оболочкой, натянутой на такой же контур; это даст основания для дальнейшего рассмотрения аммонитовых перегородок с точки зрения оболочечной модели.

Определению минимальной поверхности соответствует задача построения поверхности наименьшей площади, проходящей через заданный контур. Такая задача решается в вариационном исчислении путём минимизации интеграла

$$S = \int \sqrt{x'^2 + y'^2} \, dx \, dy$$

при заданных краевых условиях. Рассмотренный ранее подход,



основанный на теории мембран, приводит к дифференциальному уравнению Лапласа  $\Delta \phi = 0$ , решение которого также может быть сведено к задаче вариационного исчисления - к минимизации функционала вида

$$C \int \left( \frac{2}{x} + \frac{2}{y} - 1 \right)^{1/2} dx dy,$$

имеющего определённое сходство с приведённым выше. Существенным различием между поставленными задачами является то, что первая основывается на заданной поверхности, а вторая - на заданном силовом поле. В первом случае отыскивается поверхность минимальной возможной площади, во втором - поверхность с постоянной потенциальной энергией. При рассмотрении поверхностного слоя жидкости обе задачи идентичны, поскольку в этом случае поверхность минимальной площади обладает и наименьшей потенциальной энергией. В случае же оболочек с конечной эластичностью идентичность этих задач не имеет места. Поэтому подход ТНОМР 0 "а" представляет собой лишь ещё большую идеализацию, чем эксперименты Е1 АСНЕР"а.

Для дальнейшего рассмотрения аммонитовых перегородок более предпочтительной оказывается модель неопнносторонне нагруженной оболочки, поскольку описывающее её двумерное дифференциальное уравнение позволяет проводить конформное отображение и даёт, тем самым, очень простой и точный метод конструирования сегментальных поверхностей в различных поперечных сечениях. На возможность получения перегородок в разнообразных сечениях с помощью отображений или же преобразований координат указывал СН1 Е -



0 /1972, стр.64/; однако использованные им методы не могут быть применены к оболочечной модели в столь же простой форме, поскольку соответствующие им преобразования не удовлетворяют условиям напряжённого состояния оболочки. При исследовании оболочечной модели приходится пользоваться более сложными конформными отображениями.

Для моделирования складок на перегородках может быть использована теория потенциала. Если задать перегородочную линию на краю круга в виде некоторой функции, эта задача будет соответствовать проведению через круговой контур поверхности, удовлетворяющей дифференциальному уравнению Лапласа, т.е. задаче Дирихле для круга, которая всегда имеет решение в виде

$$r, \quad = \frac{2}{\rho_0} + r a \cos \theta + o$$

если краевая функция может быть разложена в ряд Фурье.

На основании определённой таким способом модели можно сделать вывод относительно того, к перегородкам какой формы она может быть применена. Во-первых, известно, что потенциальная функция достигает своих экстремальных /минимального и максимального/ значений не внутри круга, а только на его краю. Во-вторых, при неизменных размерах круга форма потенциальной поверхности определяется исключительно краевой функцией, т.е. перегородочной линией. При этом влияние каждого элемента перегородочной линии зависит только от его амплитуды.

Рассматриваемая модель может быть применена к круг-

лым перегородкам, имеющим аналогичные свойства. Условие достижения экстремума на септальном краю выполняется почти у всех аммонитов. Если отбросить исключительный случай / /, то складки, выходящие от края перегородки, к её центру уплощаются, а точки, соответствующие максимальному отклонению урона, располагаются на перегородочной линии. Для проверки второго утверждения /о том, что форма перегородки определяется перегородочной линией/ на рис.6 сопоставляются несколько перегородок из работ БЕРМА "а и ЕІ АСНЕР"а с соответствующими им перегородочными линиями. С первого взгляда видна связь между размерами лопастей и формами перегородок. Протяжённость складок, обусловленных отдельными элементами перегородочных линий, определяется только размерами этих элементов. Таким образом, оба предположения, обусловленные свойствами принятой модели, полностью подтверждаются наблюдениями.

Противоречие с таким утверждением можно усмотреть в том, что у аммонитов с вытянутыми и сплюснутыми поперечными сечениями складки зачастую проходят по всей ширине перегородок. Главным образом это явление и привело к гипотезе о защитной функции таких перегородок, играющих роль "распорок" /"гофрированное железо" - см. ЕІ АСНЕР, 1975/. Однако и в этом случае оказывается, что размеры отдельных лопастей оказывают существенное влияние на протяжённость соответствующих складок: у таких аммонитов, как и , имеющих очень низкие лопасти, центральные области перегородок являются почти

гладкими. Поскольку различные перегородки относятся к разным поперечным сечениям, необходимо исследовать и влияние последних на складчатость перегородок. При использовании оболочечной модели основанием для анализа такой связи служит тот факт, что при конформной отображении потенциальная функция вновь переходит в потенциальную функцию. На рис. 7 показаны несколько перегородок, полученных из круговой формы и соответствующих различным поперечным сечениям, причём краевая функция задавалась в виде ряда Фурье на основании рассмотрения реальных перегородок. Преобразования кругового сечения в вытянутое и сплюснутое приводят, как и следует ожидать, к возникновению "поперечных распорок". Поскольку отдельные лопасти исходной формы имели различную мощность, то и после проведения преобразований влияние размеров этих лопастей на интенсивность соответствующих складок сохранилось. Эффект возникновения "поперечных распорок" возникает за счёт того, что в процессе преобразования на новую форму отображается не вся исходная круговая поверхность — из её центральной части приходится исключать некоторую область, чтобы не нарушать потенциального условия. Наряду с возникновением поперечных распорок в случае односторонне изогнутых сечений имеет место и обусловленное краевой деформацией сужение элементов перегородочной линии на вогнутой внутренней стороне и аналогичное их расширение на выпуклой части поперечного сечения. В случае некоторых отображений неудовлетворительным является тот факт, что их вентральные лопасти слишком широки по сравнению с

реальными; это обусловлено выбором краевой функции в слишком упрощенном виде. Рассматриваемая модель показывает, что форма перегородки определяется влиянием двух факторов — формами перегородочной линии и поперечного сечения раковины. С помощью этих двух критериев можно классифицировать перегородки различных аммонитов; попытка это сделать показана на рис. 8. При этом оказывается, что в пределах рассматриваемого семейства *Ag. e. oae* форма перегородок определяется главным образом изменениями формы поперечного сечения в рамках различных родов. В свою очередь, сравнение этих перегородок с перегородками представителей других семейств, имеющими аналогичную форму поперечного сечения, свидетельствует о влиянии характера перегородочной линии на складчатость перегородок. Формирование складок типа "поперечных распорок" зависит только от сплюснутости поперечного сечения раковины.

### 1.3.6 Конструктивно-морфологическое значение оболочечной модели

Оболочечная модель перегородок пригодна для описания различных реализуемых в природе форм независимо от их систематической принадлежности — от простых наутилоидей до аммонитов. При этом различные формы перегородок обусловлены разнообразием типов нагрузки, приложенной к апикальной мантии. Однако если у наутилоидей изгиб перегородки может быть сведён непосредственно к величине разности давлений по обеим сторонам мантии /причём большей

разности давлений соответствует большая изогнутость перегородки/, то при рассмотрении симметричных складок модель не даёт столь же простого функционального объяснения. Правда, ход складок довольно хорошо согласуется с модельным, однако лишь при условии, что давления с обеих сторон оболочки одинаковы. Форма перегородки может быть практически полностью объяснена совместным влиянием перегородочной линии и поперечного сечения раковины, вследствие чего функциональная трактовка может быть сведена к этим двум параметрам. Дальнейшие рассуждения приводят нас к выводу, что с конструктивно-морфологической точки зрения истинным носителем информации о форме перегородки является перегородочная линия, поскольку поперечное сечение раковины считается заданным.

Из всего этого следует, наконец, что представление СНІ Е О "а о перегородочной линии как о генетически определённом элементе, обуславливающим форму перегородки, эквивалентно гипотезе ТНОМР О "а и ЕІ АСНЕР"а о том, что форма перегородки является следствием конфигурации мягкой мантии. Разумеется, оболочечная модель применима лишь в том случае и лишь постольку, поскольку между раковиной и апикальной мантией в процессе роста сохраняется тесная связь, согласующая их друг с другом. Выделение центральной части перегородок, необходимое для образования различных их форм, можно понять с биологической точки зрения так, что апикальная мантия, как и остальные элементы, характеризуется аллометрическим ростом. По отношению к реальным объектам использованная нами методика

конформного отображения обладает ограниченной информативностью. Если в случае круглых поперечных сечений /рис. 10, / она может использоваться хотя бы для приблизительного описания процесса онтогенетического развития, то при рассмотрении раковин с вытянутыми поперечными сечениями /таких, например, как / эта методика пригодна лишь для описания ранней фазы роста. В процессе дальнейшего развития в умбиликальной области развиваются дополнительные элементы перегородочной линии, обусловленные удлинением поперечного сечения; описание таких элементов выходит за рамки принятой простой модели.

Результатом данного раздела является вывод о том, что форма перегородки может быть сведена к форме перегородочной линии; этот вывод подтверждается морфологическими наблюдениями. При асимметричном расположении перегородок в раковинах аммонитов перегородочные линии сформированы, как правило, полностью; отдельные их элементы различаются лишь размерами, однако сама перегородка в таких случаях теряет форму, присущую нормальному развитию. Подчеркнём, что влияние характера перегородочной линии на складчатость перегородки явно преобладает над влиянием формы поперечного сечения раковины.



## I.4 Влияние кратковременных изменений поперечного сечения на перегородку и перегородочную линию

### I.4.1 Деформации перегородки

Применимость рассматриваемой оболочечной модели в большой степени зависит от материальных свойств апикальной мантии, относительно которых имеются весьма противоречивые ~~мнения~~ мнения. Е.ТЕРМА рассматривает апикальную мантию как твёрдое образование и приписывает ей "Аро-е го" -подобную структуру. Е.І АСНЕР /1975/, напротив, исходит от мягкой, гибкой оболочки, а в соответствии с конструктивной моделью В.І "а /1975/ эта оболочка должна быть очень упругой. Все наблюдения, касающиеся стабильности перегородочной линии в процессе роста, не дают оснований для принятия окончательного решения. АРКЕ /1957/ показал, что у группы среднеюрских аммонитов /Т а оосега оае/, занимающих особое место вследствие наличия ператитовой перегородочной линии, можно наблюдать большие различия между умбиликальными элементами последовательных перегородочных линий; это указывает на то, что форма апикальной мантии была не очень стабильной. Кроме того, АРКЕ предположил, что на форму перегородочной линии могут оказывать явное влияние элементы скульптуры. При исследовании ператитов Е.І АСНЕР"у /1975/ удалось доказать однозначную зависимость форм лопастей от их расположения относительно рёбер. Характер обнаруженных модификаций привёл автора к выводу, что они несовместимы с представлением об абсолютно упругой мантии.

Поскольку перегородочная линия представляет лишь часть перегородки или апикальной мантии, дополнительные сведения о первоначальном состоянии мантии можно получить на основании исследования всей структуры в целом. Если рассматривать апикальную мантию как элемент, генерирующий перегородки, то в случае животного со скульптурированной раковиной возникает трудность, связанная с необходимостью перекрытия пространства различной площади оболочкой наперед заданных размеров. При этом пределы возможности решения этой задачи определяются эластичностью мантии и механизмами приспособляемости, имеющимися у данного животного. При недостаточной эластичности мантии можно ожидать наличия деформированных септальных поверхностей в аномальных раковинах; при этом возможны два типа деформаций:

- 1/ Площадь апикальной мантии недостаточна для перекрытия поперечного сечения раковины.
- 2/ Площадь апикальной мантии слишком велика по сравнению с площадью поперечного сечения, вследствие чего возникают складки и вмятины.

Поиск подобных деформаций был начат с <sup>из</sup> аммонитов <sup>из</sup> Лейаса-бета Юной Германии /" о ат о "/, имеющих два благоприятных для этого свойства: во-первых, отклонения роста различных групп раковин из этих слоев встречаются очень часто /см. ВАУЕР, 1974/; во-вторых, этот ископаемый материал притизирован, что способствует простому и качественному препарированию перегородок. После проведения целенаправленных поисков действительно удалось отыскать предполагаемые структуры.

Фрагмент *Echioceras varicostatum*, рис. IIa-c/  
имеет перегородку с односторонне неполной перегородочной  
линией. Отсутствует бо́льшая часть умбиликальной лопасти,  
вместо которой имеет место длинное, широкое "седло", про-  
стирающееся по всей длине фрагмента. В том месте, где  
должна была формироваться лопасть  $U_I$ , на "седловой" по-  
верхности /имеющей в остальном непрерывный изгиб/ при-  
сутствует небольшая закруглённая выпуклость, свидетельст-  
вующая о том, что первоначально формирование этой лопа-  
сти имело место. Перегородка располагается в раковине  
наискось, чем и можно объяснить возникновение данной ано-  
малии. Косое расположение апикальной мантии и наличие  
мощных рёбер привели к тому, что мантия оказалась недо-  
статочно эластичной для перекрытия площади сечения. Вто-  
ричное седло показывает, что в этом месте септальный ма-  
териал перемещался в адорально прилегающее эпимантийное  
пространство, что и обусловило аномальную форму перего-  
родок. Образование чрезвычайно протяжённого "седла" за-  
ставляет вспомнить об аналоговых моделях SEILACHER'a:  
при проведении опытов не представлялось возможным пол-  
ностью прижать экспериментальный "баллон" к раковине, в  
результате чего возникла щель /"седло"/, простирающаяся  
до устья /см. стр. 306/. Если аналогия между моделью и  
объектом не случайна, можно сделать вывод, что в описы-  
ваемом случае внутреннее давление было недостаточным для  
того, чтобы плотно прижать мантию к раковине хотя бы  
на коротком участке, противодействуя давлению, действующе-  
му извне через мантийную щель. При учёте чрезвычайно

большой протяжённости аномального "седла" такое предположение представляется весьма вероятным.

У второго экземпляра примечательно сгущение нескольких перегородок, после чего следует оборот с нормальными интервалами между ними /рис. IIe-o/. После проведения препарирования оказалось, что близко друг от друга расположенные перегородки имеют на своей поверхности складки, морщины и вмятины, тогда как предшествующие и последующие характеризуются нормальной, гладкой поверхностью. Первая из аномальных перегородок /рис. IIe/ деформирована только по краю. Вмятины присутствуют главным образом в местах надрезов септальной поверхности. Следующая перегородка, расположенная на особенно малом расстоянии от первой /рис. II /, покрыта глубокими складками, которые окружают основные лопасти. Наконец, третья перегородка имеет на своей поверхности многочисленные небольшие вмятины. Этот тип деформации указывает на относительную жёсткость первичной структуры, способствующую образованию вмятин. Указанием на условия образования деформаций служит их связь со сгущением перегородок. ЕНМА /1974/ описал экземпляр, у которого отклонение в росте раковины сопровождается соответствующим сгущением перегородок. Все нарушения подобного типа следует рассматривать в связи с ростом раковины. Говоря о рассматриваемом экземпляре и основываясь на других аналогичных случаях, можно предположить, что рост его раковины был временно нарушен, в то время как мягкое тело продолжало развиваться нормально, образуя

перегородки в обычном ритме. При таком подходе легко представить, что апикальная мантия стала слишком большой по сравнению с сечением раковины и не натягивалась достаточно туго, что и привело к возникновению складок и вмятин.

Рассмотрение рода выявило наличие боль-  
шого числа нарушений их септальных поверхностей, которые, в силу их многочисленности, можно было бы считать "нормальной принадлежностью". В большинстве случаев такие нарушения имеют место наряду с несколько косым расположением или аномальным изгибом перегородок, что, в свою очередь, может быть связано с чрезвычайной мощностью скульптуры этих аммонитов. Более подробное рассмотрение таких экземпляров, представляющих собой "ширитовые слепки", показывает, что обычно наблюдаемые на жилой камере бугорки и шипы в области фратмокона почти отсутствуют, а рёбра сильно уплощены и разделены очень мелкими бороздками. Все эти признаки свидетельствуют о том, что перед образованием перегородок элементы скульптуры были покрыты вторичным раковинным слоем. "Качество" сглаживания внутренней части раковины столь же изменчиво, как и её форма /BAUER, 1972/. Рассматриваемая группа аммонитов ~~еще~~ характеризуется частыми нарушениями развития или же характером роста тела г о с о р г а т. Наличие разнообразных нарушений роста раковины приводило к аномалиям и затруднениям при формировании перегородок. Наряду с небольшими складками на краях перегородок зачастую образовывались резкие кромки в местах перехода от элементов



перегородочной линии к септальной поверхности. Наконец, общий изгиб перегородок очень изменчив как в рамках рода, так и у отдельных индивидуумов. На примере одного из экземпляров /рис. 12e/ видно, что среди часто наблюдаемых следов искривлений мягкого тела имеются и такие, которые обусловлены чисто механическими причинами или же изменениями градиентов роста. Хотя перегородка в раковине и искривлена, элементы перегородочной линии сформированы нормально, в результате чего на септальной поверхности, деформированной при искривлении, возникли длинные узкие складки.

## Р И С У Н К И

Рис. 5. Род из нижнего триаса имеет не  
только проксимально изогнутые в медианном сечении перегородки, но и явно выраженную выпуклость в направлении устья на септальной поверхности /Тюбинген 1499/1 /.

Рис. 6. Связь между строением перегородочной линии и формой перегородок особенно отчетлива в случае круглых перегородок. " р г 1а о-образные перегородки /Е ТЕРМА /1965/, Б I АШЕР /1975// имеют септальные складки, исходящие от соответствующих лопастей.

Рис. 7. Септальные поверхности, рассчитанные на основании физико-математической модели эластичных оболочек. Перегородочные линии, заданные на контуре кругового



сечения простым рядом Фурье, отображаются на сечения другой формы с помощью конформного преобразования координат. С увеличением сплюснутости поперечного сечения возникают "защитные складки", форма которых аналогична форме складок, наблюдаемых у аммонитов; они являются одним из следствий оболочечной модели.

Рис.8. Изменения изогнутости перегородок различных аммонитов при вариациях высоты лопасти /Р/ и поперечного сечения. В рамках семейства Ag e oae основным является влияние формы поперечного сечения, в то время как у других аммонитов складчатость перегородки определяется перегородочной линией /I : боковая лопасть, I : боковое седло, E: центральная лопасть, I: дорсальная лопасть/.

Рис.9. Изменение медианного сечения перегородок в результате изменения поперечного сечения. Последняя перегородка обозначена цифрой I.

Рис.10. Онтогенетическое развитие форм септальных поверхностей у аммонитов из нижнего триаса /Тюбинген I499/16-18 /.

Рис.11. Аномальные септальные поверхности

:

a - c: неполная перегородочная линия и формирование длинного, гладкого седла в результате недостаточного перекрытия поперечного сечения раковины мантией. Лопасть I намечена в виде бугорка /Тюбинген I499/19 /.

о - о: Ес осега с временным "немостиженным" сгущением лопастей. Соответствующие перегородки имеют складки и вмятины /Тюбинген I499/20 /.

Рис. 12. Деформированные септальные поверхности:

а - : . Округлые складки и краевые утолщения, возникшие в результате влияния скульптурн. е: образование складок в результате смещения сифона из среднего положения /Тюбинген I499/21-26 /.

о: . Аномалии перегородки в результате деформации раковины.

Нарушения на септальных поверхностях двух препарированных представителей рода настолько регулярны и однотипны, что их уже нельзя считать аномалиями и следует рассматривать в качестве элементов, присущих общей структуре. Небольшие складки на краях септальных поверхностей этих аммонитов обусловлены наличием чрезвычайно высоких, узких рёбер, которые не оставили достаточного пространства для полного растяжения апикальной мантии. В окрестности склонов рёбер имеют место маленькие засечки, от которых исходят первичные складки, причём в районе их начала располагаются кольцеобразно проходящие утолщения. Седловые элементы, которые должны были прикрепляться к раковине на дистальных участках рёбер, сглажены; при этом прямо под септальным краем и параллельно ему также проходят небольшие утолщения. Всё указывает на то, что в этих областях мантия имела выпуклости, которые при её сильном распрямлении привели к образованию упомянутых утолщений. Кроме того, на одной из перегородок /рис.13с/ имеется значительное нарушение, которое связано не с каким либо скульптурным или элементом, а с несколько косым расположением этой перегородки. Центральное седло в этом месте несколько увеличено; от него исходит множество очень чётко выраженных радиальных складок. К этому добавляется углубление, проходящее под перегородочной линией и параллельно ей; всё седло в некоторой степени уплощено. При проведении экспериментов складчатость такого типа получается в случае чрезмерного растяжения оболочек.

Аномалии, наблюдаемые у

, в отдельных

случаях встречаются и у других представителей семейства Agelidae. Поскольку, однако, септальные поверхности таких форм редко поддаются препарированию, а их края, как правило, повреждены, то о частоте встречаемости подобных аномалий ничего определённого сказать нельзя.

#### 1.4.2 Свойства апикальной мантии

Рассмотренные аномалии перегородок подтверждают предположение о том, что апикальная мантия является матрицей перегородки. Только в таком предположении можно понять природу таких отклонений, поскольку ни органические, ни неорганические элементы самой перегородки не имеют механизмов самостоятельного согласования её формы с условиями образования. Способность такой оболочки, с одной стороны, сокращаться и, с другой стороны, воспринимать большие нагрузки свидетельствует о том, что она обладала определённой эластичностью и была сравнительно твёрдой. При этом, правда, нельзя исключить возможности того, что мантии представителей разных систематических групп имели различную эластичность. Особое значение имеет тот факт, что первичные складки перегородки не являются только следствием прикрепления эластичной оболочки вдоль перегородочной линии, — они предварительно формировались на самой мантии и сохранялись при аномалиях её натяжения<sup>3</sup>. Такой вывод соответствует условию, формально выведенному при рассмо-

-----

<sup>3</sup> Имеющие при этом место отличия от оболочечной модели подробно рассматриваются в следующей главе.

трении перегородки наутилуса, согласно которому апикальная мантия должна формироваться в соответствии с формой раковины так, чтобы в достаточной степени перекрывать её поперечное сечение. Вопрос о том, почему сформированная поверхность так хорошо согласуется со складчатостью напряжённой упругой оболочки и не принимает при данной твёрдости мантии какой-либо другой формы, исследуется средствами функционально-морфологического анализа.

При оценке значения перегородки важно учитывать обстоятельство, выясненное при рассмотрении аномальных явлений и заключающееся в том, что замкнутое прикрепление перегородочной линии к стенке раковины имеет большее функциональное значение, чем гладкая септальная поверхность с равномерной кривизной. С другой стороны, в определённых крайних случаях можно без особых последствий отказаться от замкнутости перегородочной линии. Наконец, можно предположить, что второстепенное функциональное значение перегородок форм типа по сравнению со скульптурой раковины связано с тем, что именно ребристость и обуславливаются, как правило, нарушения регулярности септальных поверхностей. Такие аномалии дают также некоторое представление о механизмах, регулирующих связь между структурами раковины и перегородок. Процессы их роста были согласованы друг с другом настолько слабо, что внешние воздействия могли вызывать значительные, хотя и временные, нарушения.

С помощью морфологических данных однозначно определяются границы применимости оболочечной модели, которая

описывает не реальную мантию с её материальными свойствами и действительным поведением, а лишь некоторую оболочку. Однако мантия может описываться абсолютно упругой модельной оболочкой только в том случае, если в любой момент времени и в любом месте её напряжённое состояние сохраняется за счёт поступления дополнительного материала, обусловленного аллометрическим ростом. В случае ограниченных изменений, связанных с характером скульптуры, такой процесс не может быть эффективным. При этом начинают играть важную роль реальные материальные свойства мантии, которые не удовлетворяют идеализированным условиям, налагаемым на оболочечную модель. Правда, некоторые чётко выраженные формы аномалий септальных поверхностей аммонитов подтверждают правильность основного положения оболочечной модели — равенство или же приблизительное равенство давлений по обеим сторонам мантии. Дело в том, что при одностороннем давлении септальные складки представителей и разгладились бы за счёт "раздувания" мантии, и перегородки имели бы гладкую поверхность.

#### 1.4.3 Механизм согласования перегородок

Хотя морфологический анализ и привёл нас к чёткому пониманию того, что они генерируются мантией, он не дал пока никаких данных относительно того, как происходило их согласование со скульптурой раковины. Несколько первых указаний в этом направлении даёт рассмотрение перегородок представителей . В отличие от остальных



описанных аммонитов эти формы наряду с различными типами согласования перегородок имеют и различные значения их кривизны: в случае небольших краевых аномалий отдельные первичные септальные складки как бы разглаживаются из-за "раздувания" мантии /рис. 12 /. Поскольку эти перегородки невелики, то попытки более подробного исследования их кривизны наталкиваются на технические трудности; дело в том, что простой и легко осуществимый анализ с помощью "карт линий уровня" и профилей применим только в случае более крупных перегородок.

У хорошо сохранившегося фрагмента уда-  
лось препарировать несколько перегородок, занимающих различные положения относительно рёбер; три из них представлены на рис. 14 вместе с соответствующими профилями сечений. Изменение изогнутости перегородок особенно отчётливо видно из рассмотрения их сечений. Согласование формы перегородок с увеличением внутрираковинного пространства, обусловленного наличием рёбер, приводит к изменениям их кривизны двух типов, которые могут быть сравнены непосредственно друг с другом, если исключить влияние увеличения размеров по линии Е-лопасть - I-лопасть:

- 1/ Сечение по линии латеральная лопасть - латеральная лопасть при расширении раковины распрямляется, а его кривизна уменьшается.
- 2/ Сечение по линии дорсальная лопасть - вентральная лопасть при приближении к ребру характеризуется явным увеличением кривизны, хотя относительная высота оборота из-за этого не меняется.

Если сводить согласование перегородки с раковиной к радиально направленному усилию или давлению, то наблюдаемое изменение кривизны в сечении Е-І объяснить невозможно, поскольку при таком механизме выуклость сечений І-І и Е-І должна уменьшаться или хотя бы оставаться постоянной в последнем сечении. Наблюдаемое изменение кривизны сечения Е-І может быть объяснено только увеличением нормального апикального давления, приложенного к мантии, в результате чего последняя "раздувалась". Казалось бы, такому утверждению противоречит распрямление сечения І-І и уменьшение его кривизны, однако полученное противоречие очень просто разрешается при более дифференцированном рассмотрении процесса согласования. Обусловленное скульптурой увеличение поперечного сечения касается только латеральных сторон раковины; поэтому закрепление вентральной и дорсальной лопастей происходит без всяких затруднений — они могут прочно прикрепляться к раковине. Если же прикрепление перегородочной линии, начавшееся с этих элементов, продолжает прогрессировать, то в зависимости от расположения данной перегородки относительно ребра рано или поздно будет достигнуто такое состояние, при котором другие элементы, оставшиеся ещё свободными, теряют контакт с раковиной. И если теперь давление в пресептальном объёме, ограниченном органической оболочкой, повысится, это отразится на различных участках перегородки по-разному. В той области, где оболочка уже закреплена и натянута, произойдёт её растяжение, сопровождаемое увеличением кривизны. На свободных участках перегородочной линии чи-

этому растяжению сопутствует распрямление оболочки. Этот эффект наблюдается, например, в случае воздушного шара сложной формы, деформация которого определяется различными значениями кривизны и толщины оболочки. Таким образом, вследствие повышения давления перегородочная линия может быть прижата к раковине, причём этот процесс продолжается до тех пор, пока не будут превышены пределы эластичности мантии. На третьем профиле I-I видно, что при очень сильном её растяжении в краевой области происходит нарушение плавного хода сечения, имеющее вид "перегиба". На процесс согласования оболочки при приближении к пределу эластичности влияют как её форма, так и наличие уже закреплённых участков перегородочной линии, вследствие чего такой процесс не является непрерывным.

Описанная модель согласования формы перегородок с ограниченными изменениями поперечного сечения ставит перед нами ещё два вопроса:

- 1/ В какой последовательности происходит прикрепление элементов перегородочной линии и может ли эта последовательность служить классификационным признаком?
- 2/ Какой механизм делает возможным повышение давления в наполненном жидкостью пресептальном объёме без оттеснения маточного тела от стенок раковины и без прекращения процесса согласования?

#### I.4.4 Камерные оболочки

Второй вопрос имеет решающее значение для рассматриваемой модели. Для осуществления процесса согласования гидравлическим путём необходимо, чтобы пространство, в котором происходит повышение давления, было изолировано. Только при таком условии согласование происходит так, как описано выше, поскольку в противном случае лопасти были бы сжаты, а мягкое тело — оттеснено от стенок раковины. Эта проблема тесно связана с ещё одной. Дело в том, что камерные оболочки аммонитов, в отличие от оболочек наutilus, не дифференцированы по толщине. В раковине наutilus адикальная септальная оболочка гораздо мощнее остальных и не выходит непрерывным образом из оболочки, покрывающей стенки раковины, а налагается на неё. У аммонитов же подобная линия "шва" между оболочкой, покрывающей стенки, и адикальной септальной оболочкой отсутствует. По-видимому, при продвижении вперёд мягкое тело постоянно "достраивало" органическое покрытие стенок раковины — так же, как и сифональную трубку. Продвижение мягкого тела через жидкостное наполнение определяло и рост органических оболочек. Для равномерного, изолированного роста камерной оболочки мантия должна была иметь и постоянную связь как с ней, так и с раковинной по перегородочной линии, поскольку зоны роста покрытия раковины могут располагаться только там. Поэтому замкнутый объём, в котором размещалось мягкое тело, образовывался не только мантией, но всей системой из адикальной мантии, перегородочной линии и ка-

мерной оболочки. В результате пресептальный жидкостный объём оказывался полностью замкнутым, и требования гидравлической модели выполнялись. Само согласование, связанное с ростом апикальной мантии, камерной оболочки и сифона, становилось медленным, "ползущим" процессом; поэтому между моментами закрепления двух различных элементов перегородочной линии могло пройти значительное время — достаточное, по крайней мере, для образования соответствующей оболочки.

При таком подходе образование органического покрытия камер полностью вписывается в конструктивно-морфологическую концепцию, что до сих пор имело место лишь для апикальной септальной оболочки. Связь апикальной мантии и камерных оболочек со структурой аммонитовой раковины, необходимая для объяснения наблюдаемых изменений кривизны септальных поверхностей, помогает обосновать и отличие такой раковины от раковины наутилуса.

При продвижении мягкого тела по раковине аммонита адорально действующее давление передаётся к стенкам в виде растягивающего напряжения. Такой перенос сил происходит вдоль перегородочной линии, которая, в свою очередь, связана с органическим покрытием стенок. Если растягивающая нагрузка такого типа воспринимается камерной оболочкой, то структура и толщина последней должны формироваться в соответствии с ней. В раковине же наутилуса действуют только апикально направленные напряжения. При этом мантия прижимается к раковине наподобие "баллона", и растягивающее напряжение воспринимает только та её часть, кото-



рая соответствует свободным участкам перегородки, или же часть оболочечного покрытия, служащая "предперегородкой". Передача напряжений к стенкам раковины происходит с апикальной стороны апикальной септальной оболочки через специальный "склеивающий элемент" - муральную кромку. В этом случае мощной и прочной должна быть только апикальная септальная оболочка, поскольку только она подвергается механическим нагрузкам. Все остальные камерные оболочки не несут механических функций и могут быть очень тонкими, как это в действительности и имеет место в раковине наутилуса. Микроструктура камерных оболочек изучена пока лишь на примере современных наутилусов, причём даже их высыхание очень быстро приводит к весьма существенным структурным изменениям. Исследования ультраструктуры таких оболочек, проведенные СРЕСОЛРЕ"ом, показали, что их конструкция идеально соответствует восприятию растягивающих напряжений. Основой структуры является сеть нерегулярно проходящих пучков волокон, между которыми располагаются отдельные волокна, образующие сеть второго порядка; вся оболочка покрыта нерегулярными круглыми частичками. Следовательно, между теорией и наблюдениями имеет место полное согласие - как в отношении распределения толщины оболочек, так и в отношении микроструктуры, изученной на примере наутилуса.

Из-за своей толщины и пространственной локализации апикальная септальная оболочка играет в раковине наутилуса совершенно особую роль. Однако до сих пор не выяснено, когда происходит её отделение - после того, как апикальная мантия переместилась в новое положение для образования



следующей перегородки, или же в процессе её перемещения. Если последнее предположение верно и применимо к аммонитам, это означает, что складчатость септальной поверхности даёт сведения не о свойствах этой оболочки, а о состоянии камерной оболочки. Кроме простоты органического покрытия камер аммониты могут иметь и другие отличия. Описывая из верхней прп, СНІ Е О /1967/ упоминает об оболочках, свободно натянутых в камерах и прикреплённых к раковине собственными перегородочными линиями. На наличие "псевдоперегородочных линий" у представителей из нижнего триаса указывал ещё ОН /1909/, однако впоследствии это наблюдение было оставлено без внимания. Правда, при оценке подобных структур следует соблюдать крайнюю осторожность, поскольку, как показали исследования ЕІ АСНЕР"а /1966, 1967/, такие "псевдолопасти" могут быть следствием заполнения раковины осадками. Однако тщательное рассмотрение нескольких экземпляров свидетельствует о том, что структуры, наблюдавшиеся ОН "ом, присутствуют только в тех сечениях раковины, которые осадками не заполнены, а изготовленные шлифы показали, что "псевдолопасти" продолжают в кальцитовом заполнении в виде септальных поверхностей. Этим было подтверждено предположение о том, что здесь речь идёт о неминерализированных остатках септальной оболочки. Распределение таких оболочек в камерах не является регулярным. В вентральной области имеется густая последовательность "псевдоперегородочных линий", расположенных между перегородками; они более многочисленны на латераль-

ных сторонах и, как правило, совершенно исчезают в умбиликальной области. Особенно отчётливо сформированы седла, в то время как лопасти таких образований играют совершенно второстепенную роль по сравнению с минерализованными лопастями перегородок. Причиной тому служит суженность шеек лопастей, вследствие чего мантия в процессе продвижения вперёд подолгу оставалась в контакте с перегородкой. Кроме того, "псевдоперегородочные линии" не имеют столь же выраженных насечек, как в случае минерализованных перегородок. Отсутствие муральной кромки и незавершённость процесса минерализации указывают на неполное прикрепление.

Таким образом, представляли двух весьма различных групп аммонитов / и / наряду с обычным процессом формирования перегородок иногда имели дополнительный тип образования оболочек, свободно растянутых в соответствующих камерах. Эти случаи показывают, что по крайней мере у некоторых аммонитов апикальная септальная оболочка формировалась ещё в процессе продвижения мягкого тела вдоль раковины. Кроме того, отсюда видно, что в отдельных случаях генетически заданные структуры получали возможность расширения своих функций; это можно объяснить только с помощью анализа специальных адаптивных условий, выходящего за рамки общей конструктивной морфологии.

## 1.5 Перегородочная линия

### 1.5.1 Деформации

В рассмотренной нами конструктивно-морфологической модели перегородочная линия является не только краем перегородки, но и элементом, определяющим форму последней. В одном из предыдущих разделов было показано, что отдельное рассмотрение перегородочной линии необходимо для объяснения механизма согласования перегородки со скульптурными элементами. Изображение перегородочной линии — столь же сложная техническая проблема, как и изображение самой перегородки. Часто применяемый метод перевода формы перегородочной линии на наклеиваемую на неё прозрачную плёнку и последующего развёртывания этой плёнки во многих случаях отказывает — особенно при исследовании скульптурированных аммонитов, раковины которых имеют поверхность, которую нельзя развернуть в плоскую. Дополнительная трудность заключается в том, что при такой методике мелкие элементы перегородочной линии зачастую либо воспроизводятся неточно, либо не воспроизводятся вовсе. Этим затруднений можно избежать, используя оптический чертёжный прибор, однако и у такого метода имеется свой недостаток: вследствие изогнутости раковины и наличия скульптурных элементы перегородочной линии прелучаются в перспективном изображении. Искажения полученного изображения, обусловленные формой раковины, могут быть учтены лишь в некоторой степени. Поэтому в каждом конкретном случае мы будем использовать тот метод изображения перегородочной линии, который наилучшим образом от

вечает поставленной задаче.

Анализ деформаций перегородочной линии /рис. 16-21/, обусловленных скульптурными особенностями, дополняет результаты, полученные при рассмотрении перегородки. Отдельные элементы перегородочной линии при закреплении претерпевают неодинаковые деформации /рис. 18, 19/. Детальное исследование /рис. 17/ свидетельствует о зависимости характера деформации данного лопастного элемента от его расположения относительно ребра, а также о наличии дополнительных деформаций, обусловленных тем, что разные элементы закреплялись неодновременно. Элементы, прикрепляющиеся к апикальному склону ребра, претерпевают очевидное растяжение. Если же они "перебираются" за гребень ребра, то происходит выделение седлового элемента, а лопасти деформируются довольно слабо. Такой характер деформаций согласуется с рассмотренной выше "гидравлической" моделью.

Распространение такого анализа на более протяжённые участки перегородочной линии позволяет сделать некоторые выводы относительно того, в какой последовательности происходило её закрепление. При этом деформации насечек, хотя и довольно значительные, представляют второстепенный интерес; основное внимание следует уделить последовательности прикрепления перегородочной линии, поскольку этой последовательности можно приписать и определённое систематическое значение. Во всех случаях стабильным элементом оказывается вентральная лопасть — на неё не оказывает влияния латеральная скульптура. Не наблюдалось значительных деформаций и в случае дорсальной лопасти. Правда, описанный выше экземп-

ляро с частично закреплённой перегородочной линией служит доказательством тому, что дальнейшее закрепление обоих этих элементов происходило неодинаково; неразвитыми остались только умбиликальные лопасти. Дальнейший анализ /рис. 18/ показывает, что при приближении к умбилику деформация вентральной стороны становится всё более выраженной и достигает своего максимума вблизи лопастей. Однако если на лопасть I эта деформация влияет, то дорсальная лопасть сохраняет стабильную форму. Совершенно аналогично обстоит дело и в случае II.

Представители /в широком значении этого определения/ исследовались с точки зрения прикрепления лопастей более подробно, поскольку, во-первых, они имеют чётко выраженную скульптуру и, во-вторых, их перегородочные линии рассматривались многими исследователями в качестве родового признака. В I /1963, стр. 92/ определяя их перегородочную линию как "... критерий, не зависящий от изменений формы, ... как таксономически существенный признак ..."

Если, как уже говорилось, у представителей характер скульптуры приводит к явной деформации умбиликальных и латеральных лопастей, а латеральное седло, напротив, имеет стабильную форму, то в случае рода III всё происходит почти наоборот. Если абстрагироваться от насечек, то лопасти этих аммонитов характеризуются высокой стабильностью формы, и в то время как угол раствора латерального седла весьма изменчив. Последнее обстоятельство можно объяснить прогрессирующим прикреплением перегородочной линии, симметрично распространяющейся от вентрального и дорсального седел.



Кроме того, оказывается, что интенсивность деформаций зависит от высоты рёбер; если вспомнить результаты, полученные при рассмотрении модели согласования, то именно такого результата и следовало ожидать. В силу этого обстоятельства оценка характера согласования у , имеющих менее выраженную скульптуру, в значительной мере затруднена /рис.22/. Представители родов и -

ещё довольно чётко проявляют преимущественную деформацию лопастей, затрагивающую в первую очередь умбиликальные лопасти, но ведь именно у этих форм наблюдаемый тип деформации мог быть обусловлен бугорками, сформированными в умбиликальной области. Таким образом, хотя наблюдения и указывают на то, что имела место не только временная последовательность прикрепления лопастей, но, возможно, и само прикрепление их происходило по-разному, однако картина деформаций настолько искажена влиянием скульптуры, что причину уже невозможно однозначно отличить от следствия. Наконец, ко всему этому добавляется влияние формы поперечного сечения, оказываемое на размеры отдельных элементов перегородочной линии /рис.8/. В частности, такое влияние можно рассматривать в качестве причины формирования очень широкого вентрального седла , дополнительно разделённого очень глубоким разрезом, поскольку эти формы характеризуются широким сплюснутым поперечным сечением. Таким образом, хотя перегородочная линия и может оцениваться с систематической точки зрения наряду с остальными элементами раковины, однако детали её строения зависят от столь разнообразных краевых условий, что её никак нельзя ставить



выше других признаков. Онтогенетическое же развитие лопастей, указывающее на расчленённость мантии, может служить очень качественным признаком при эмбриолого-онтогенетическом сравнении.

### 1.5.2 Асимметрия перегородочной линии

В первом разделе этой части работы форма септальной поверхности объяснялась воздействием таких параметров, как форма перегородочной линии, давление и структура раковины. При этом остался открытым вопрос, можно ли полностью или хотя бы частично объяснить расчленённость перегородочной линии с помощью конструктивных принципов, или же эту проблему необходимо рассматривать с функционально-морфологической и экологической точек зрения.

Влияние формы поперечного сечения раковины на перегородочную линию уже обсуждалось при рассмотрении перегородки. Если для апикальной мантии было принято напряжённое состояние, соответствующее оболочечной модели, то ширина отдельных лопастей определялась видом поперечного сечения. При таком же предположении можно получить и некоторые данные относительно оптимальных высот лопастей. Форма перегородки характеризуется складками, исходящими от элементов перегородочной линии, которые, в свою очередь, зависят от напряжённого состояния мантии и высот лопастей. Если при этом вся мантия покрыта равномерной складчатостью, а амплитуды этих складок в середине мантии находятся в некотором постоянном отношении с высотами соот-

ветствующих им лопастей, то эти высоты должны быть пропорциональны протяжённости мантии в данном направлении. Тогда у раковин с вытянутыми сечениями лопасти наибольшей высоты должны располагаться на латеральных сторонах, а наименьшей - в умбиликальной области; у сплюснутых раковин наибольшая протяжённость мантии достигается, как правило, в вентральной области, где и должны быть лопасти наибольшей высоты. Все эти соображения соответствуют реальному положению вещей. Таким образом, относительные различия высот лопастей объясняются равномерной складчатостью перегородки и не дают ничего более, как дополнение к детальному описанию геометрии раковины.

## Р И С У Н К И

- Рис.13. Деформации перегородок у представителей семейства *Agelidae*.  
а, о, о: . Формирование складок и вмятин в окрестности гребня ребра.  
с: . Косо расположенная перегородка с радиальной складчатостью.  
е: . Краевая складчатость.  
: с вдавленной умбиликальной лопастью /Тюбинген I499/16, 27-29/.

Рис.14. р. Изменения формы перегородок в зависимости от их расположения относительно ребра. Расширение перегородки в окрестности ребра /1-3/ приводит к увеличению её кривизны в сечении по

линии вентральная лопасть - дорсальная лопасть /Е-1/ и к уменьшению кривизны в сечении, проведенном через латеральные лопасти /Тюбинген 1499/9 /.

Рис. 15.

а, о: Деформации, вызванные нарушением формы раковины. Контакт между перегородкой и раковиной остался неполным, что привело к образованию рубцов. Из-за деформации перегородки в умбиликальной области образовались складки /о/.

с- : "Псевдоперегородочные линии". с, о: "Псевдоперегородочные линии" продолжают в камерном объеме в виде "псевдоперегородок". е, : Перегородочные и "псевдоперегородочные" линии. Последние особенно четко сформированы в вентральной области и образуют там чрезвычайно густую последовательность /Тюбинген 1499/30 /.

Рис. 16. Влияние выбора методики на полученное изображение перегородочной линии. Вверху: получение изображения в центральной проекции. Низу: "развёртывание" перегородочной линии с помощью прозрачной плёнки.

Рис. 17. Деформация отдельных элементов перегородочной линии в зависимости от их положения относительно ребра. Лопасти удлиняются или укорачиваются, в то время как седла могут быть открытыми или закрытыми /изображения получены методом "развёртывания"/.

Рис. 18. Под влиянием ребристости раковины перегородочная линия имеет явные деформации в умби-

ликальной области, однаю лопасть I затронута ими лишь в незначительной степени, а I-лопасть не затронута вовсе. На этом основании можно сделать вывод относительно последовательности закрепления перегородочной линии /центральная просекция/.

Рис.19. Под влиянием ребристости и перегородочная линия имеет явные деформации в умбиликальной области, которая не затронута лишь дорсальная лопасть.

Рис.20. Картина деформаций перегородочных линий - характеризуется высокой стабильностью очертаний латерального седла. Смещения и деформации затрагивают главным образом лопасти /центральная просекция/.

Рис.21. Картина деформаций перегородочной линии - характеризуется довольно стабильной формой лопастей, в то время как латеральное седло деформируется гораздо сильнее.

Рис.22. Деформации лопастей различных представителей , обусловленные скульптурой.

Вторым существенным фактором является внутреннее давление в раковине. У наутилуса мантия прикрепляется к стенкам посредством септальной мускулатуры и дополнительно прижимается к ним за счёт апикально направленных сил давления. Если же эти направленные силы убрать, то при образовании новой камеры мантия, имея до сих пор форму "мешочка", должна среагировать соответствующим уменьшением своей кризисы и принять, в конце концов, вид плоской оболочечной поверхности, которая растянута септальной мускулатурой. Одновременно с этим давлением исчезнет и причина дополнительного прикрепления мантии к раковине; все силы будут передаваться от мантии к стенкам только через септальную мускулатуру. В соответствии с ростом нагрузки должна увеличиться и мощность субэпителиальной мускулатуры. Если теперь давление в объёме, образовавшемся апикально от мантии, повысится и превзойдёт давление окружающей среды, то растягивающее напряжение септальной мускулатуры ещё более возрастет; одновременно с этим при проксимальном изгибе перегородки между раковиной и апикальной мантией образуется узкий промежуток, объём которого недостаточен для размещения мускулатуры. Таким образом, апикально и адорально направленные силы внутреннего давления неравноценны для организации животного, поскольку они вызывают нагрузки принципиально различных типов. На этом основании складчатость перегородочной линии можно объяснить с функциональной точки зрения увеличением мощности субэпителиальной мускулатуры, не делая при этом никаких дополнительных предположений; именно так поступили М. СНМІ Т /1925/ и В І /1975/.

Кроме того, адоральная направленность сил внутреннего давления приводит к неравноценности седловых и лопастных элементов, что, в свою очередь, оказывает влияние и на вид септальной поверхности. I ЕРТО /1918/ установил, что сёдла и соответствующие им складки занимают в раковине меньше места, чем лопасти со своими складками. Такой же результат получается и при внимательном исследовании перегородок, показанных на рис.8. Кроме того, при рассмотрении выясняется, что все перегородки в целом имеют небольшую проксимальную кривизну. Асимметрия перегородочных линий и самих перегородок особенно чётко видна на рис.8 и 24. Сёдла придают септальной поверхности почти плоскую форму, а длинные латеральные лопасти вызывают в ней растягивающие напряжения. Перегородки представителей имеют дополнительные особенности: в их раковинах лопасти I и 2 расставлены настолько широко, что при сравнительно небольшой высоте они обеспечивают очень хорошее растяжение септальной поверхности. При этом дорсальная лопасть даже простирается до предшествующей септальной поверхности, благодаря чему её область влияния и, следовательно, стабилизирующее воздействие на мантию увеличиваются <sup>4</sup>. Наконец, в рассмотренную

-----

<sup>4</sup> Вследствие протяжённости дорсальной лопасти до предшествующей перегородки в её окрестности должно было происходить наложение апикальной септальной оболочки данной перегородки на адоральную оболочку предшествующей. При этом можно ожидать осложнений с их прикреплением.



нами модель вписываются и такие экстремальные линии, как, например, у /см. рис. 8, 29/. У представителей этого рода седла сильно расчленены, в результате чего насечки одного и того же элемента перегородочной линии могут налагаться друг на друга. Резкой противоположностью им являются лопасти, образующие широкие, открытые поверхности, на которые не распространяются лопасти следующей перегородки. Структура такого типа может быть объяснена в предположении ядорального воздействия: если внутреннее давление, превышающее давление окружающей среды, прижимает длинные лопасти к раковине, то на седлах это же давление проявляется в виде чистого растягивающего напряжения, которое из-за их чрезвычайной расчленённости частично преобразуется в давление на стенки раковины. Остальные силы передаются стенкам под очень малым углом, благодаря чему возникает большая поверхность прикрепления.

Рассмотренная выше зависимость высот лопастей от формы поперечного сечения также может быть объяснена воздействием сил давления, поскольку степень стабилизации апикальной мантии должна быть пропорциональна размерам поверхности, подверженной такому воздействию. Это утверждение совпадает с одной из постулируемых РГАГГ"ом /1911/ закономерностей строения перегородок, а вся наша модель отличается от модели РГАГГ"а лишь тем, что у нас исходным пунктом является не минерализованная перегородка, а её предформа. Кроме того, с помощью оболочечной модели можно связать друг с другом два таких, казалось бы, со-

вершенно несовместимых представления, как статическая стабилизация и дифференциация септальной мускулатуры.

Хотя построенная таким путём модель и может объяснить общий характер образования перегородочной линии с чисто конструктивно-морфологической точки зрения, всё же не исключено, что на формирование лопастей и перегородок оказывали влияние и другие факторы. Например, перегородочную линию нельзя считать непосредственным стабилизирующим элементом, поскольку в этом случае сильно проявляется вогнутая кривизна перегородки; в свою очередь, чрезвычайно малая протяжённость жилой камеры

может рассматриваться в качестве причины образования латеральных лопастей, а их формирование — как чисто пространственная задача, поскольку в их отсутствие перегородка была бы слишком вытянута в направлении устьевого края, и сократительная мышца не имела бы достаточной поверхности прикрепления.

## Р И С У Н К И

Рис. 23. Биостатика апикальной мантии у наутилоидей и аммонитов.

а: Апикально направленное избыточное давление в мягком теле передаётся от мантии к раковине через большую поверхность в виде "прикрепительного трения". о: У аммонитов адорально направленное давление может передаваться раковине лишь через небольшую контактную поверхность. с: Зависимость переноса сил от апикальной мантии к раковине от

краевого угла. Чем большим становится значение этого угла или радиуса кривизны, тем большим становится и вертикальная составляющая напряжения растяжения в месте контакта.

Рис. 24.

р. Септальная поверхность и перегородочная линия /Лидеигсбург 22895, отливки - в Тюбингене /1499/15//. Септальная поверхность, очень плоская на уровне седла /а-с, е/, сильно растянута широко расставленными лопастями /с, о/. "Периосты" образования на концах этих лопастей / / свидетельствуют об интенсивном прикреплении мантии для противодействия растягивающим напряжениям. Аналогичным образом можно интерпретировать и дорсальную лопасть / , о/, сформированную как септальная лопасть; она способствует интенсивному растяжению апикальной мантии в дорсальной области.

ГОСУДАРСТВЕННАЯ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ПУБЛИЧНАЯ БИБЛИОТЕКА ИМЕНИ М.Е.САЛТЫКОВА-ШЕДРИНА

ОТДЕЛ ВНЕШНЕГО ОБСЛУЖИВАНИЯ

Печ. знаков:

Заказ 50/п

Всего (2816) 11977  
к стр. 341-360

У. БАЙЕР

" КОНСТРУКЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ  
СЕПТЫ У АММОНИТОВ "

Перевод с немецкого

Переводчик Скорый В.Б.

Ленинград

1980

", стр. 340-360.

### 1.6. Сифон

Сифон как составная часть каждой септы влияет на ее форму и сама подвержена давлению в фрегатоконе. Однако его влияние на форму септы у аммонитов в целом можно пренебречь вследствие его относительно очень небольшого диаметра, в отличие от различных ископаемых , которые здесь однако не рассматриваются. Исключением среди аммонитов являются различные группы , наружная лопасть которых крайне расщеплена, и таким образом, находится в резком противоречии к гониетитовым и цератитовым боковым лопастям. Толкование дифференциации этой относящейся к сифону лопасти позволяет уже упомянутый , у которой выпуклость септы, наверняка, указывает на избыточное давление в камерах. Сифонные трубки этого аммонита направлены апикально, и сифон таким образом непрерывно выступал из мантии как у

За счет изменения условий давления апикально мантии у сифон подвергся бы растягивающему напряжению, исходящим из септы. Чтобы избежать этого, на базисе модели мембраны имеется только возможность особенно стабилизировать мантию в окружении сифона, что возможно за счет целесообразной дифференциации наружной лопасти и вентрального седла.

У более поздних аммонитов, которые вышли очевидно из этого биотаксона, происходит другое сохранение сифона. Линдевольф показал в различных работах, что за изменением выпуклости септы или условий давления онтогенетически и филогенетически следует изменение сифонных трубок. Об этом свидетельствует изменение структуры места прикрепления сифона у апикальной мантии, которое при этом направлении сифонных трубок должно было находиться во вмятине ( ср. Мутфай/Раймент, 1973.)

Таким образом, статическая защита сифона теперь достигается не за счет стабилизации окружающей среды, а за счет особенно упругого залегания, которое улавливало возникающие деформации и таким образом защищало сифон.

Свободно натянутая через камеры собственно оболочка сифона также является компонентом, интегрированной в систему фрагмокона, которая должна выполнять различные требования. У сифонных оболочек со свободным прохождением камеры, как у наутилуса, так и у аммонитов, бросается в глаза, что они не повторяют изгиб ра-



ковины, а вытянуты. Благодаря этому, они образуют идеальные цилиндры давления, которые не подвержены никаким асимметрично действующим силам давления. Этому соответствует также ультраструктура сифонных мембран наутилуса. Она соответствует структуре мембран камер волокнистых пучков, которые по-видимому, окружают сифон в форме кольца (Грегар, 1962) и таким образом принимают растягивающее напряжение, создаваемое внутренним давлением сифона. Этому типу воздействия соответствует также имеющаяся на сифоне наутилуса дополнительная оболочка из неориентированных арагонитовых иголок или пучков иголок. Эта оболочка, кроме того, по-видимому, выполняла дополнительную механическую задачу поддержания сифона при воздействии нагрузки собственного веса, чтобы избежать изгибов.

У аммонитов, у которых отсутствует неорганический опорный слой существует другая стабилизация сифона для защиты от нагрузки собственного веса. При свободном нависании, которое здесь обычно встречается только в ранних онтогенических стадиях, сифон натягивается несколькими связками в виде висячего моста, причем эти связки расположены таким образом, что закрепление осуществляется во всех направлениях. В более поздних стадиях роста, при которых увеличение расстояний между септами происходит аллометрически намного быстрее, чем рост сифона в толщину, он закрепляется на стенке раковины и натягивается связками.

В то время как у аммонитов си-

аммонитов сифон является консервативным элементом и филогенетически едва ли изменяется, его форма у

очень изменчива. Некоторые из встречающихся форм, прежде всего, "четковидные сифоны" могут быть связаны с условиями давления в камерах. Бочко- и шаровидные сифонные мембраны имеют форму находящегося под давлением зажатого с обеих сторон упругого шланга. Различные видоизменения того принципа и наложения внутреннего давления и собственного веса характерны для сифонов не рассматриваемых здесь более подробно палеозойских наутилоидей.

### 1.77 Минерализация септы.

У апикального основания септы у стенки раковины в качестве особой структуры выступает гребень. Он давно известен у наутилоидей и толковался как заполнение промежутков. Блинд (1975) обнаружил его также и у аммонитов, и показал, что этот промежуточный буторок является составной частью септы, которой нельзя пренебречь. Правда, его интерпретация, согласно которой муральный гребень "выделился ~~внешним~~ с соответственно предыдущей септой" и "образующаяся новая септа примыкает к этому ранее образовывавшемуся муральному гребню", приводит к трудностям при толковании различных в свойств септ. Так, эта интерпретация несовместима согласованием лопастной

линии со скульптурой раковины, так как для обозначенной на адоральной, кольцевидной мантии не может использоваться такой же механизм приспособления, как для апикальной мантии, свободно выходящей в лопастях. Кроме того, согласно мнению Блинда, можно было бы предположить; что расстояние между апикальной мантией и мускульным кольцом обозначающим лопастную линию, в значительной мере постоянно или соответственно росту непрерывно увеличивается. Однако тогда это представление будет находиться в противоречии со скоплениями лопастей, наблюдающимися снова и снова также и во время роста.

Однако наиболее существенные аргументы против "задания лопастной линии" у наутилуса resultируются из связи апикальной септальной мембраны и мурального гребня. М.Шид установил, что септальная мембрана на муральном гребне имеет апикальное залегание, и что в "непрозрачной мембране, в области мурального гребня включены " известковые зерна". Исследования Грегуара показали затем, что апикальная мембрана в области мурального гребня не только содержит в больших количествах арагонит, но и "смешана с ним". Таким образом, это наблюдение показывает, что муральный гребень, по-видимому, образовался после или вместе с апикальной септальной мембраной, и в качестве функционального толкования мы склонны рассматривать его как "ленту для склеивания" вдоль которой апикальная мембрана была прикреплена к раковине, прежде чем мантия отделилась от нее, чтобы

образовать необходимую для минерализации щель

. Этот принцип образования септы отражается также в выпуклости септы. В то время как апикальная сторона септы в сечении соприкасается со стенкой раковины под довольно крутым углом, адоральная поверхность септы тангенциально прилегает к раковине. В соответствии с различным прохождением обеих сторон септы, выпуклость мантии, по-видимому, изменялась во время минерализации. При присоединении апикальной мембраны она была прикреплена вдоль узкой линии на раковине, за счет чего под воздействием имеющегося одностороннего давления установились кривые условия. При выделении перламутрового слоя мантия должна выдвигаться в раковине вперед с ростом ее толщины, для чего имеются два механизма. Во-первых, все животное может медленно передвигаться в раковине (рис. 27, Ia), или же предшествующее септе ~~конец~~ мускульное кольцо для сцепления может быть ослаблено и давление в щели несколько увеличено (рис. 27, I). За счет этого апикальная мантия выдавливается вперед и тангенциально прижимается под преобладающим наружным давлением (соответственно адоральной стороне септы), как при пневмотораксе, к раковине.

Вторая возможность приобретает большую вероятность с учетом аммонитовых септ. Лопасты у них часто перетянуты в форме горлышек бутылок, так что мантия не вслушмогла бы отделиться от септальной мем-

браны за счет простого вытягивания вперед. Образование сплошной щели в этом случае возможно только за счет изменения соотношений давлений. При этом следовало бы ожидать, что ширина щели или минерализованной септы определяется соответствующим изгибом апикальной мантии. Согласно "принципу пневмоторакса" деформации, достигнутые за счет увеличения давления, должны быть пропорциональны величине радиуса изгиба. Эти взаимосвязи действительно наблюдались Вестерманом у аммонитовых септ и стали отправными точками для критики его "статической гипотезы" (Блинд, 1975). Но здесь они могут объяснены общим действием формы септ и минерализации.

### 1.8. Модель конструкции.

Основанная д.Арсси/Томпсоном и Зейлахером исходная идея ~~обоснованности~~ объяснения принципа конструкции септы из ее мягкой, упругой и исходной формы оказалась пригодной для проектирования обширной строительной модели фрагмента. В качестве исходной формы септы могут рассматриваться как апикальная септальная мембрана, так и мантия мягкого тела. Однако для дифференцированного рассмотрения, в которое должны включаться также различия между апикальной и адвентальной поверхностью септы, должны учитываться в своей взаимосвязи при действительных

для них краевых условиях. Для модели, которая описывает только закономерности формы и может рассматриваться как первое приближение к реальности, эти "оболочки" могут рассматриваться как идеальные мембраны, если пренебречь их ~~идеальными~~ материальными свойствами. Тогда конструкционная морфология сепен и связанных с ней структур может быть сведена к небольшому числу основных параметров, за счет изменения которых можно моделировать филогенетический тренд развития. Само собой разумеется, что различным образом могут также действовать влияния, которые не содержатся в этой основной модели. В качестве примера этого, среди прочего были приведены образования лопастей у и у

В дальнейшем мы проследим неоднократно проторенный путь предсказаний об объекте на основании модели мышления. Это попытка дедуктивного вывода формы септы из некоторых немногих предпосылок. Сравнительное исследование склонно исходить при этом из следующих условий:

I) Апоикальная мантия может быть описана как идеальная мембрана, которая может быть математически изображена с помощью дифференциального уравнения.

или после изменения символики.



где  $\sigma$  = плотность мембраны,  $\sigma_0$  = предварительное напряжение,  $p$  = односторонне действующее давление. Для простоты в последующем  $\sigma_0$  тоже обозначает предварительное напряжение.

2) Определяющими форму септальной поверхности являются давление  $p$  и форма раковины.

3) Напряжение давления апикальное и адоральное вследствие биологической организации не равноценны.

Наиболее простую основную форму образуют наутилоидеи с сильным апикальным давлением. За счет этого мантия "надувается" и прижимается к стенке раковины. Она имеет тенденцию к септе в форме полушария. Для закрепления в раковине в этом случае из-за достаточного трения между мантией и раковиной достаточно разницы давлений. Прохождение края септы результируется из условия, что между свободной мантией и раковиной имеется соответствующий трению угол. Отклоняющиеся от круговой формы поперечные сечения оборотов результируют тогда изогнутые сутуры. Мембранное уравнение упрощается до

$$h = P /$$

с краевым условием

С уменьшением перепада давления выпуклость мембраны уменьшается. Для мешковидной мантии это означает, что не необходимо дополнительное фиксирующее устройство чтобы не отделиться от раковины. Это делает необходимым введение кольцевидной субэпителиальной мускулатуры. Таким образом, краевые условия мембраны, которая теперь упруго зажата, изменяются до  $(P) / = (P)$  и поверхность септы в соответствии с новыми краевыми условиями отклоняется от односторонне действующего давления возникла бы такая плоская поверхность септы. Однако при продолжающемся уменьшении давления возникают проблемы со стабильностью, которые делают необходимым изменения стратегии. Деформации мембраны, вызываемые небольшими изменениями давления, которые возникают за счет движений при плавании или погружении, описываются в зависимости от времени с помощью уравнения

Если мы рассмотрим только начальное и конечное состояния движения, то получим

что в случае одинакового давления с обеих сторон мембраны переходит в  $\sigma = 0$ . Отсюда можно сделать вывод, что деформация, наряду с изменением давления, в очень значительной мере обуславливается предварительным напряжением. Чем оно больше, тем меньше становится член  $\frac{p}{E}$ , и таким образом, деформация.

Однако повышение напряжения мембраны приводит к увеличению  $\Delta s$ , переносимых на раковину, для чего необходимо увеличить септальную мускулатуру. Так как приложение силы к раковине при недостаточной выпуклости септы осуществляется линейно, и не может как напряжение при растяжении переходить в адоральную червевидную полость мантии, в качестве средства увеличения мускулатуры прикрепления остается только удлинение линии сцепления. Но она вынуждена должна быть складчатой.

Форма складок является оптимальной тогда, когда они лучше всего переносят нормальные нагрузки мантии на стенку раковины. О зависящих от времени деформациях мембраны информирует изображенное выше дифференциальное уравнение, которое при отсутствии одностороннего давления приобретает более простую форму  $\frac{d^2 y}{dx^2} = -\frac{1}{R}$ . Из этих уравнений результируется собственные колебания мембраны, которые могут быть также рассчитаны

для второго уравнения и для простых конутов. Одна из возможностей стабилизации апикальной мантии заключается в ее отклонении в форме мембраны, вибрирующей свободным краем (физически может быть реализовано только с помощью пластин), а именно в форме, которая соответствует нормальной нагрузке. При этом можно с самого начала исключить некоторые формы вибрации, а именно такие, которые потребовали бы стабилизации внутри плохо изгибающейся мембраны без контакта к краю. Прохождение септального края является таким образом функцией формы и величины мембраны. Контуры определяют прохождение деформаций, а промежуток определяет амплитуду отклонения края. С другой стороны отклонение края влияет на предварительное напряжение мембраны, которое может быть тем больше, чем больше амплитуда лопастной линии.

Еще одна дифференциация лопастной линии становится необходимой с повышением давления в камере по сравнению с давлением окружающей среды. Простое изменение соотношений исключается биологической организацией, так как в этом случае не имеется червевидной полости мантии, которая могла бы принять силы растяжения. Все действующие силы должны переноситься через септальную мускулатуру на рековину, которая таким образом может быть соответственно сильно развита, что и в этом случае может быть достигнуто только за счет как можно более длинной линии прикрепления. Таким образом, нагрузка становится различной для отдельных элементов сутуры. В то время

жек седла должны воспринимать только напряжения мембран, и таким образом надуваться, лопасти должны переносить все силы растяжения на раковину. Поэтому особенно благоприятно, когда лопасти расположены веерообразно и силы распределяются на большой поверхности. Далее, силы, воздействующие на раковину, становятся тем меньше, чем больше на ней основания лопастей. Дифференциация лопастей за счет достигнутого увеличения поверхности сцепления должна быть пропорциональна нагрузке за счет адорального действующего давления.

Изменение давления в камере обуславливает не только форму септы, но и предъявляет совершенно новые требования ко всему наполненному жидкостью пресептальному пространству. В частности, оно должно образовывать замкнутую "камеру сжатия", что достигается за счет изменений покрытия мембран. Наряду с этим, необходимо защитить сифон от растягивающих нагрузок, для чего возникает упругая опора на мантии. Границы модели достигаются в том случае, когда становятся действительными реальные постоянные материалы мантии. Это особенно относится к скульптурированным раковинам, поперечное сечение которых на короткое время изменяется. Механизм адаптации хотя и не идеален и осуществляется в этом случае по "модели пневмоторекса", однако идеальное состояние напряжения мембраны не может сохраняться.

Дальнейшее ограничение модели результируется для лопастной линии. Так как она не может быть

приспособлена к требованиям за счет "опыта", а должна задаваться, модельная идеальная форма возможна лишь ограниченно. Во-первых, каждая селективная оптимизация может осуществляться с помощью филогенетически заданной информации, с другой стороны, при онтогенетическом изменении поперечного сечения невозможно полная переорганизация, а от уже достигнутого состояния необходимо стремиться к достигнутому оптимуму. В то время как физическая модель позволяет полное сведение лопастной линии к форме раковины и соотношением давлений, у реального биологического объекта это невозможно. У него лопастная линия может пониматься только как результат селекции, действующей в соединении с формой раковины и давлением в камере. В соответствии с этим, она должна иметь собственную генетическую информацию. Различия в раннеонтогенетической лопастной линии при одинаковых поперечных сечениях раковин, обозначают, таким образом, как различия в генетическом составе, так и различные "планы нагрузки".

## 2. Функциональная морфология септы

### 2.1. Подход

В основе конструктивно-технического исследования лежал принцип сведения имевшихся строительных планов и как можно меньшему числу параметров и их вариаций.



Адекватными техниками работы для этого оказались понятия модели и использувшийся в физике принцип аналогии. Объект рассматривался при этом как замкнутая система, характер которой определяется только взаимодействием ее составных частей. Таким образом, определение определяющих форму и зависимых признаков было сведено к процессу оптимизации нахождения в заданных морфологических единствах минимального набора конструктивных элементов, который в состоянии наиболее полно объяснить всю морфологию.

В отличие от этого, функционально-морфологический подход переносит объект в его окружающую среду и рассматривает принцип строения как результат взаимосвязей с окружающей средой. При этом возникают новые методические трудности, так как неполными являются не только знания о самом объекте, но и о его связях с окружающей средой. Применяемый в биологии метод создания изоморфной объекту модели с помощью испытаний для определения взаимосвязи между объектом и окружающей средой не может быть использован в палеонтологии — "черный ящик" охватывает почти всю интересующую нас область. При кибернетической формулировке, здесь может использоваться для выяснения взаимосвязей только метод проб и ошибок, причем в той форме, когда "черный ящик" заменяется белым ящиком" известной сутуры, и за счет вариации этого "белого ящика", отыскивается изоморфная объекту модель, которая

объясняет как известные морфологические структуры, так и различные взаимосвязи с окружающей средой. Этот наиболее общий метод соответствует принципу парадигмы Рудвига, если место непрерывной вариации "белого ящика" занимает набор возможных идеальных функциональных моделей, из которого выбирается та, которая наилучшим образом описывает известные условия, и таким образом, имеет наибольшую вероятность быть изоморфной реальному объекту.

Как строительно-техническая модель, так и функционально-морфологическая, является абстракцией к реальности, и в своей действительной форме зависит как от биологически возможного, так и от филогенетической predispositionности. Трудности интерпретации заключаются, прежде всего, в зависимости объектов от филогенетического развития. Для чисто функционально-морфологического рассмотрения решающую роль может иметь только уровень развития, достигнутый к настоящему моменту, или лимитированный им следующий шаг адаптации под определенным селективным давлением. Предыстория, которая привела к уровню развития на данный момент, не представляет интереса для рассматриваемого шага, так как она является ничем другим, как суммой таких отдельных шагов, из которых каждый был обусловлен соответственно только уровнем, достигнутым непосредственно до этого. Этой точке зрения противостоит способ рассмотрения, при котором весь филогенез рассматривается как фактор влияния. Так,

Альдер (1976, стр. 502) пишет к дискуссии о развитии гетероморфных аммонитов: "Разве невозможно подумать здесь о молекулярной перестройке состава ген, который снова формирует прошедшее, которое затем умеет захватить пригодную среду обитания, не являясь ее следствием?".

Эти различные интерпретации "не полностью наблюдаемого" "черного ящика" в кибернетическом смысле не являются однако действительно различными системами, а основываются только на двух различных связях между наблюдателем и "черным ящиком" (ср. Эшби, 1974, стр. 170 и следующие), а также на знаниях о системе. Предположение "памяти", к которой можно обратиться к какой-нибудь ситуации, является в понимании теории систем только вспомогательным средством: "Если определенная система наблюдаема лишь частично, наблюдатель может снова восстановить предсказуемость, учитывая прошлое системы, т.е. предполагая существование в системе своего рода "памяти".

Наличие "памяти" не является поэтому совершенно объективным свойством системы — это связь между системой и наблюдателем; это свойство изменяется при применении в канале связи между системой и наблюдателем". (Эшби, 1974, стр. 173).

Предпринятая в последнее время Циглером, Видманом и др. попытка объяснения развития форм раковин аммонитов в зависимости от неоднократных изменения окружающей среды имеет, в отличие от этого, более высокое содержание информации о "системе эволюции", чем

чисто филогенетическое рассмотрение, и именно функционально-морфологическое рассмотрение может наряду с анализом еще заметных экологических связей способствовать знанию системы "аммонит" или системы "филогенез". В следующих главах мы попытаемся оценить значение различных парадигм и спроектировать функционально-морфологическую модель септы.

## 2.2. Мембраны и камеры

Биддер и Дэнтон/Джилпин-Браун наблюдали у рецентного наutilus способность мембраны камеры транспортировать жидкость по "принципу пропускной бумаги". Соответственно Мутфай (1967) сделал вывод, что складчатость септ может объясняться, прежде всего, как увеличение поверхности, за счет чего была достигнута значительно лучшая пропускная способность мембран. К этому мнению я присоединился после исследования хорошо сохранившихся мембран камер (Байер, 1975). В качестве контраргумента часто возражают, что сифон имеет относительно величины камеры сильно отрицательно-силлометрический рост, и таким образом, не растет соответственно необходимой транспортной мощности. На этот аргумент, касающийся онтогенетического роста, можно возразить, что циркуляция крови в сифоне не должна быть меньше определен-

ной минимальной величины (Байер, 1975). Раннеонтогенетический сифон должен быть поэтому относительно "слишком большим".

Однако в отличие от онтогенетического развития, филогенетический градиент представляет аргумент против гипотезы транспортировки.

По сравнению с величиной камеры, поперечное сечение сифона не больше, чем у сифонов рецентных и ископаемых наутилоидей. Однако у них кровотока хватает лишь для очень медленного обмена камерной жидкости и газов. Увеличение "системы пропускной бумаги" аммонитов, таким образом, не происходит вместе с аналогичным увеличением системы, осуществляющей транспортировку, и поэтому не смогло стать эффективным. Таким образом, нельзя считать вероятным улучшение пропускной способности системы мембран по сравнению с рецентными наутилоидеями, в то время как увеличение системы мембран стало понятным из принципа конструкции перегородок как необходимое следствие увеличения септальных поверхностей (см. выше).

### 2.3. Стабилизирующая функция складчатости септ

Наиболее часто связываемой ~~функцией~~ со складчатостью септ функцией является "стабилизация", причем

в основу этого понятия кладутся самые различные значения. Иффе видел стабилизирующее воздействие в поддержке септальной поверхности при воздействии на нее нормального давления, в то время как Вестерман и Зайлахер видели его в подпирании раковин " столбчатыми складками". В предыдущей модели конструкции стабилизация упругой исходной формы септы рассматривалась как ключевая причина формы септы. Понятие стабилизации использовали также Ведекинд ( 1916) и Шиндевольф, однако они не определили более подробно соответствующую нагрузку. И наконец, цитированная выше попытка объяснения Дееке обращается к понятию стабилизации. Таким образом, большинство обработчиков сходятся в том, что складчатость септ имела стабилизирующую функцию, однако господствуют различные мнения о том, что стабилизировалось в отдельности. Тем самым, этот вопрос становится собственно проблемой функционально-морфологического рассмотрения.

Примечательно, что описанная выше строительно-техническая модель была лишь незначительно затронута этими ~~независимыми~~ различными подходами. Так, Вестерман ( 1975) пришел к очень похожим строительно-техническим результатам, которые он , правда, ввел как дополнительные предположения. За счет различного комбинирования элементов конструкции, лежащих в основе строительно-технической модели, не обусловленные в зависимости параметры различные в теории стабилизации могут быть сведены к одной и той же конструктивной моде-



ли:

1) Представляемая в особенности Вестерманом опора стенки раковины складчатыми септами подразумевает, что складчатость септ является селективно развитым функциональным признаком. Этот основной элемент изменяется лишь за счет независимо варьирующего поперечного сечения раковины. Все остальные структурные элементы являются лишь вспомогательными средствами создания оптимальной функционально-морфологической формы при заданных строительно-технических возможностях ( ср. Зейлахер 1975).

2) В представляемой Зейлахером ~~модели~~ ( 1975) модификации модели Вестермана строительно-технические границы подчеркиваются сильнее, а лопастная линия становится формирующим элементом упругой исходной формы септы. Однако ее форму Зейлахер видит также в аспекте подпирания раковины.

3) В модели Шрейфа функциональный подход может быть полностью оведен к спроектированной модели мембраны: , она отличается от нее только моментом действия. Модель мембраны образует здесь созданную растягивающими силами исходную форму септы, наилучшим образом рассчитанную на фронтальные силы сжатия. Определяющей форму является опять-же лопастная линия.

## 2.4. Строительно-технические критерии принятия решений

Гипотеза о том, что складчатые септы являются опорными элементами стенки раковины, позволяет сравнение возможных оптимальных решений с реальной морфологией. При этом для различных форм поперечного сечения аммонитов не существует общего наилучшего решения, а необходимо различать отдельные случаи.

Для узких, высокоустных форм поперечного сечения Зейлахер (1975, рис. 2 и стр. 275) видел наилучшее решение в "опоре в виде волнистого листа", причем септы должны были иметь одинаково интенсивную складчатость по всей своей поверхности. Это же предположение может также использоваться для широких поперечных сечений с низкими устьями. Но особенно у высокоустных форм часто resultируются такие сильные отклонения от идеальной формы, что их больше нельзя объяснить за счет строительно-технических ограничений.

"Идеальный волнистый лист не удалось изготовить при используемом способе изготовления ни в одном случае, так как любая натянутая на лопастной линии оболочка уплощается в центре". (Зейлахер, 1975, стр. 275).

У особенно узких форм раковин, например,

и

, в

центре септальной поверхности выступает широкая, почти плоская область, которая обуславливается только амплитудой лопасти, которая у этих форм часто незначительная. Причем эта форма без труда могла бы быть больше приближена к парадигме за счет увеличения лопастных элементов, как например, это показывают различные с подобным узким поперечным сечением обороты.

У круглых форм поперечных сечений парадигма волнистого листа больше не соответствует идеальной форме. Если мы рассмотрим перенос нагрузки с раковины на септу, то станет ясно, что она подвергается изгибающей нагрузке тем больше, чем более плоским является ее угол контакта с оболочкой раковины. За счет радиальных "опорных складок", выравнивающихся в середине септы, по-прежнему не достигается распределения сил, лишь концентрация в середине септы, которая вызывает локальную повышенную нагрузку. Поэтому для круглых поперечных сечений раковин особенно целесообразна как можно более гладкая, плоская септа. На качество стабилизации дополнительно влияет также распределение материала: для оптимальной передачи сил сжатия, исходящих от раковины, септа должна достигнуть своей небольшой толщины на сuture и стать тоньше к центру септы. Однако этой парадигме скорее соответствуют различные формы септ наутиллоидей, чем более сложные аммонитовые септы, у которых распределение материала является прямо противоположным

модели.

Но " опорная модель" содержит также и другие противоречия. По мнению Вестермана подпирание раковины тем лучше, чем сильнее расщеплена лопастная линия у аммонитов всегда означает, что отдельные элементы имеют очень плоское основание на стенке раковины и на остром изгибе переходят в свободную септальную поверхность. В этих переходных областях силы, передаваемые раковиной; стали бы действовать почти исключительно как моменты. Однако согласно Вестерману минеральное строение септ непригодно для выравнивания изгибов. Поэтому увеличение расщепления лопастей, в отличие от представления в модели, может отрицательно отразиться на эффективности подпирания. Это особенно отчетливо заметно при литоцератидном строении септ. Здесь очень сильно расщепленные элементы лопастей перетянуты в переходной области к свободной септе в виде горлышка бутылки. За счет этого возникают "столбики" с относительно острыми краями, которые при нагрузке со стороны стенки раковины вызвали бы локально повышенные напряжения (см. рис. 24).

Некоторые выводы о свойствах излома септ позволяют сделать раковины, разбитые в очень мелкозернистом отложении. В этом случае, по меньшей мере у аммонитов, осадочное давление может рассматриваться как гидростатическое давление. Сломанные септы ( рис. 28) показывают что прохождение излома действительно определяется ви-

дом складок и связанными с этим локальными повышениями напряжения.

И наконец, при гипотезе подпирания непонятны также крайне складчатые септы

У этих аммонитов седла крайне тонко распущенные, так что элементы частично взаимно соприкасаются. В отличие от этого, в области лопастей имеются широкие, открытые поверхности (рис. 29). Таким образом, раковина подпирается септой очень различным образом. С точки зрения "модели подпирания" это невозможно объяснить, но это очень хорошо подходит к строительно-технической модели мембраны (см. выше). Подобным же образом обстоит дело, если учитывать также стабильность раковины. Очень обобщенно можно сказать, что почти круглые поперечные ~~сечения~~ сечения раковин ближе всего статически идеальной форме при гидростатическом давлении. Поэтому осуществляемые септами подпирания должно быть особенно оптимальным у высокоустных раковин. Если мы рассмотрим различные филогенетические ряды от кругловатых до высокоустных раковин, как у

(рис. 29) или у

, то увидим, что складчатость септ у форм с круглым поперечным сечением наиболее интенсивна и становится слабее с увеличением уплощения. (Таким образом, постулированная по модели функция опоры уменьшается тогда, когда она должна была быть наиболее интенсивно развита. Но если мы видим задачу расщепления лопастей по модели Пфеффа или по мембранной модели в том,

чтобы создать как можно большую краевую линию сцепления, то можно объяснить и кажущееся бессмысленным упрощение складчатости лопастей и расщепления лопастей. При одинаковой, улавливаемой краем нагрузке поперечное сечение, сильно отклоняющееся от круговой формы, всегда создает значительно большую площадь сцепления, чем площадь наименьшего объема, которую представляет круг. Поэтому эффективное расщепление на каждую единицу площади должно достигать при круглом поперечном сечении при одинаковой нагрузке максимума при сравнении с любым другим поперечным сечением. В отличие от этого, реальное расщепление при одинаковом поперечном сечении указывает на различные силы, которые воспринимаются лопастью лавной.

Остается открытым вопрос, насколько строительно-технические возможности могут при случае перекрывать опорную функцию, чтобы реальные условия были вынуждены отклоняться от парадигмы. Приведенные Зейдхера строительно-технические возможности ориентируются на эластическую оболочку. Против этого состояния мантии возражал еще Вестерман (1975), который совершенно в противоположность этому приписывал мантии очень жесткую апоневрозную структуру. То что мантия была относительно прочной, здесь удалось показать с помощью исследований отклоняющихся от нормы септ. В частности выяснилось, что складки септ не являлись непосредственным следствием



натяжения вдоль лопастной линии, а были предварительно сформированы в мантии. Так как это было возможно, непонятно, почему исходная форма септ не была приспособлена к статическим требованиям значительно лучше, так как за счет задания складок в мантии с помощью модели пневмоторакса могла быть создана почти любая форма складок.

Таким образом, строение септ по основным пунктам противоречит "опорной гипотезе" Вестермана. У значительного более соответствие между моделью и реальностью проявляет, в отличие от этого, модель Ифаффа, в которой лопастная линия понимается как линия сцепления, и таким образом, складчатость септ и расщепление лопастей могут быть объяснены близко к действительности. Однако не совсем удовлетворительными являются здесь действительные соотношения выпуклости септы относительно предполагаемой Ифаффом нормальной к площади септы гидростатической для нагрузке. Идеальной парадигмой к неподвижной, минерализованной септы под этой нагрузкой была бы направленная против давления поверхности, имеющая форму полушария или несколько модифицированная соответственно форме поперечного сечения. Септы очень сильно отклоняются от этого. Во многих случаях как раз в центре они проявляют тенденцию к образованию как можно более ровной стенки. Но таким образом, и здесь наступает случай, когда на септу действует, прежде всего, нагрузка моментов, хотя по своему материалу она не рассчитана на этот тип

нагрузки. Со строительно-технической точки зрения описанная выше модель мембраны имеет преимущества перед другими мембранами, потому что она обращается только к напряжениям при растяжении, для чего в апикальной мантии и в мембране камеры имеются идеальные материалы.

## 2.5. функциональные критерии решения

Лифф и Вестерман исходили в своих моделях из функционально-морфологических соображений. Для обоих функция складчатости септ заключается в том, что раковина дополнительно защищается от гидростатического давления, и при одинаковой эффективности погружения с рецентным наутилусом может быть легче создана. Мутфай (1979) даже постулировал для аммонитов значительно большую эффективность погружения, чем у наутиллоидей. Теперь различные наблюдения говорят в пользу того, что аммониты преимущественно населяли более мелкий шельф. С одной стороны, они особенно часто встречаются в этих отложениях, с другой стороны, периоды расцвета аммонитов приходится на время обширных трансгрессий, в то время как фауны скудеют в периоды генеральной регрессии (Циглер, 1967) Видман, Дитль, Айнзель/Иммель). Ограниченная таким образом для массы аммонитов область обитания не дает предполагаемого пространства для больших ежедневных

миграций. (Мутфай, 1979). Понятие эффективности погружения может относиться в этой области обитания только к скорости, с которой осуществляется вертикальное изменение положения. Раймент/Мутфай (1973) в свою очередь указывали на то, что устье раковины, у аммонитов всегда меньше, чем у раковин наutilusов, может принимать только соответственно меньшую воронку, и что из-за обычно удвоенной жилой камеры вытягивающие мускулы больше не могли служить для поддержки плавательных движений. И наконец, различные наблюдения говорят в пользу того, что

значительное число аммонитов обитали не только в более мелком мелфе, но и в значительной мере связано с сушей. Так, Циглеру (1962) удалось определить у

географические расы, изолированное присутствие которых в составе окаменелостей указывает на связанный с сушей образ жизни. У различных аммонитов повреждения раковины являются нормальными явлением (Байер, 1970), что проще всего можно объяснить связанным с сушей образом жизни, особенно если эта группа образует во взрослой раковине специальные устьевые края, которые как у особенно пригодны для предотвращения механических повреждений. И наконец, новая интерпретация аптихов как элементов челюстей аммонитов приводит Лемана к выводу, что эти челюсти могли оптимально использоваться только при образе жизни, связанном с бентосом.

Несколько трудно согласовать гипотезы

Вестермана и Шрёффа со строительной техникой, настолько противоречиво противостоят они сделанным экологическим наблюдениям. Если представленная выше картина области обитания и образа жизни правильна, то будет вообще трудно определить генеральную функцию септ, поскольку именно в этой среде обитания <sup>и</sup> следует принимать в расчет множество экологических ниш, которые соответственно выдвигают специфические требования к отдельным структурным элементам раковины. Указаниями на то, что септы в отдельных случаях кроме закрытия жилой камеры едва ли имели еще другую функцию, являются например, регулярно возникающие у нарушения регулярного прохождения складок и одновременно очень сильно упрощенная лопастная линия. Несмотря на это, мы попытаемся на основании разработанной модели конструкции узнать возможна ли функциональная интерпретация расщепления лопастей.

Эта форма септы была в основном объяснена давлением в камере. Таким образом, у рецентного наутилуса была определена ясная взаимосвязь между апикальной мантией, основанной на растягивающей нагрузке, давлением в камере и образом жизни. Наблюдение, что давление в камере всегда меньше 1 атм, соответствует тому факту, что наутилус может подниматься до поверхности воды, так как и в этом случае на апикальной мантии по строительно-техническим соображениям должно оставаться определенное остаточное напряжение. Для головоногих с соот-

ветствующим строением септы, но ограниченной областью обитания на больших глубинах, было бы достаточно высокого давления в камере, и оно было бы, прежде всего, экономичнее. Чем уже вертикальная область обитания, тем меньше может быть пониженное давление в камере по отношению к давлению окружающей среды. При постоянно одинаковых соотношениях давления полное выравнивание было бы, наконец, лучшим решением. При равном натяжении апикальной мантии однако возникли бы рассмотренные в строительно-технической части трудности со стабилизацией, в то время как первая обширная складчатость устроенных была бы эти проблемы. Переход от наutilusовидных головоногих к ammonoidae характеризовался бы, таким образом, специализацией образа жизни. Следующая за этим филогенетическая дифференциация лопастной линии, которая происходит с возрастающей изменчивостью формы раковины, могла бы быть связана с дальнейшей дифференциацией областей обитания. При повторном переходе упомянутых форм к более высокой плавательной активности, в соответствии с законом Дюлло нельзя ожидать, что произойдет обратное развитие к наutilusовидным формам, скорее должны быть развиты новые принципы конструкции на основе уже достигнутого состояния. После начавшегося образования складок на септах это происходило за счет дальнейшей дифференциации. Однако при вторичном усиленном вертикальном движении на мантию стали действовать такие силы, постоянно меняющиеся по своему направлению. Экономичное

преодоление действующих снаружи сил возможно в частности в том случае, когда направление действия этих сил остается постоянным, чего наутилус достигает для всех возможных в его области обитания состояний за счет незначительного давления в камере. Такого же действия аммониты достигли с вероятным для них избыточным давлением во фремокоме. В отличие от наутилуса, в этом случае результируется абсолютный физический предел глубины области обитания, который задается не за счет опасности разрушения под действием наружного давления, а за счет стабильности эпикальной мантии. Если мы будем проводить аналогии между наутилусом и аммонитами еще дальше, то мы сможем провести не только относительную, но даже абсолютную границу. Она определяется у наутилуса поверхностью воды, у аммонитов это обычно с морской грунт.

Эта грубо очерченная функциональная модель наиболее соответствует нашим современным познаниям о технике строения септы и экологии аммонитов еще и потому, что она по волеяет объяснить мнимое ортогенетическое развитие лопастной линии специфическими условиями селекции.

При таком рассмотрении, и мнимые генетические атаксизмы в области лопастной линии не встречают никаких трудностей в объяснении, а включаются в картину продолжающейся специализации во все более узкие экологические ниши. Поэтому при подобных условиях окружающей среды морей снова и снова возникают аналогичные формы.

Насколько реальна эта функционально-морфологическая гипотеза и в каком отношении она нуждается в улучшении, по моему мнению, больше невозможно определить на основании принципов конструкции, а лишь за счет дальнейших детальных экологических исследований.

### Резюме

Сутуры и септы являются наиболее заметными характерными признаками аммонитов. Их сложность и изменчивость обычно использовалась различным образом для классификации, и в частности, их использовали при попытках разработать функциональные модели. Наиболее популярными в свое время были первая рассматривавшаяся Пфаффем (1911) и затем разработанная в отдельных трудах Вестермана. Согласно их точке зрения септы следовало понимать как структуры, стабилизирующие фрэммон. Но в этих моделях возникали отдельные трудности, среди которых одной из наиболее значительных было уменьшение эффекта стабилизации при увеличении складчатости септ. Это является причиной того факта, что угол контакта между септой и раковиной становится меньше при увеличении складчатости септ. Поэтому септа напрягается при действии моментов в ее периферических частях. Этого противоречия не наблюдается, если септа подразумевается в ее форме



до минерализации, имеются в виду механические свойства апикальной мантии или первично сформировавшаяся адапикальная мембрана септы. Эта идея впервые интуитивно возникла у Томпсона и была основана на аналогии между септальной формой и характеристикой идеальных мембран. Позднее это было во многих деталях изучено Зейлхером, который использовал аналоговые модели.

Исходя из подобной интуитивной точки зрения, в этой работе показывается, что некоторые фундаментальные признаки формы септы полностью соответствуют ее модели мембраны, а при более подробном рассмотрении показывается, что целый образец септы аммонита предстает как естественный результат модели мембраны или пневмоторакса. Но не только септа аммонита может быть рассмотрена таким путем, форма наutilusной септы тоже может быть объяснена с помощью модели. Поэтому можно развить некоторые формулировки функциональной истории септы, используя метод конструктивной морфологии. "Мотор" процесса образования складчатости может быть понят как (филогенетическая) смена разности давлений фрагмокона и окружающей среды. В то время как давление внутри фрагмокона наутилуса всегда меньше, чем в атмосфере, структура септы аммонитов имеет смысл только в том случае, если давление на обеих сторонах органической исходной формы было почти одинаковым. Этот тезис, впервые разработанный с помощью модели, может быть проверен ~~тут~~ при морфологических исследованиях экземпляров септ.

Модель исходит по соображениям расчета из идеальной мембраны, однако ее можно использовать для предсказания свойств реальных мембран. Здесь было возможно продемонстрировать, насколько полезным может быть принцип моделирования. Модель привела к представлению различных видов септ с отклонениями от нормы, и все ожидаемые формы были найдены позже. Отсюда можно получить идею реальных свойств пресептального материала.

Модель распространилась теперь на реальные свойства материала, позволила способствовать функциональному толкованию всех значительных структур фремокона, как органических мембран, покрывающих стенки, так и отдельных сифонных структур. Отсюда возможно функционирование септальных моделей, связанных с мембранами моделями, подразумевающими результаты образа жизни и

"адаптационной стратегии" аммонитов. Ограничение активности погружения является существенным аспектом, который может быть связан с сильной специализацией в небольших экологических нишах. Эта гипотеза, развития с помощью пневмотораксной модели, полностью соответствует основному распространению аммонитов в мелководных отложениях. результаты , полусенным Леманом при изучении ептихов, и результатам исследований линий обтекания, проведенных Чемберленом.

Подписи к рисункам:

Рис. 25. Биостатика сифона I. Стабилизация сифона осуществляется у наутилоидей за счет того, что внутреннее давление в камере всегда меньше, чем давление окружающей среды, так что у сифона не может возникнуть никаких растягивающих сил.

стабилизировали сифон за счет сильной складчатости септ в наружной области, что соответствует локальному натяжению. Большинство аммонитов перешло к упругому расположению сифона в мантийной складке, которая могла бы улавливать легкие движения мантии.

На рисунке ( сверху вниз):

постоянное направление давления

локальное натяжение

упругое расположение

Рис. 26. Биостатика сифона II. Аммониты закрепили свой легкий сифон для защиты от нагрузки за счет собственного веса на оболочке раковины или использовании связки для подвески и стабилизации. В отличие от этого, сифон наутилуса округлен минеральным опорным

слоем, который как стабилизирует его от деформаций под собственным весом, так и повышает предел прочности при сжатии.

На рисунке (сверху вниз):

аммониты: упругая подвеска сифона

наutilus: жесткая опора

Рис. 27. Конструктивные принципы строения септы.

I: Возможности движения мантии при создании септы (схематически) а) простое продвижение вперед; септа, по-видимому, становится к краю более тонкой. Однако параллельно к раковине она повсюду имеет одну и ту же толщину. б) изменение давления в легком теле с уменьшением радиуса изгиба. Очевидно, септа становится к краю толще, однако радиально повсюду имеет одну и ту же толщину. в) комбинированное смещение и повышение давления в мягком теле.

II: Формы прикрепления септы к стенке раковины:

а) у наutilus, б) у аммонитов.

III: Муральная часть септы. Слева направо: наutilus, цератиты, аммониты.

Рис. 28. Септы

(а, б, в),

(с) и

( ,е). Узор обломков очень регулярный. Каломы всегда расположены в ослабленных местах, указанных складками септ (Тюбинген I499/18,31,33).

Рис. 29. Расщепление лопестей, расстояние между септами и поперечное сечение раковины. Крайне сильно расщепленная лопастная линия.

имеет большие, не поддерживаемые септой поверхности.

В пределах существует отчетли-  
вая взаимосвязь между поперечным сечением витка, шириной  
умбо и расщеплением лопастей, а также расстоянием между  
септами. С увеличением уплощения раковины и редуцией  
ширины умбо септы располагаются более тесно, лопастная  
линия уплощается