

В СЕСОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ

Рег. № _____
УДК _____

Перевод № А-82289

Танабе К.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ OTOSCAPHITES PUERCULUS (JIMBO) И
SCAPHITES PLANUS (YABE), ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ АММОНИТОВ

Перевод с английского языка статьи из журнала

Tanabe K.

Functional evolution of *Otoscaphites puerulus* (Jimbo) and
Scaphites planus (Yabe), Upper Cretaceous ammonites. "Memoirs
of the Faculty of Science of Kyushu University, Series D,
Geology, 1977, Vol. 23, No. 3, pp. 367-407

Аннотация. Сходство функциональной эволюции и распространения
двух видов верхнемеловых аммонитов позволяет интер-
претировать их морфологическое различие как полевой
диморфизм

Переводчик М.А. Федонкин

Редактор

Кол-во стр. 60

Кол-во ил. 21

Перевод выполнен 5. I. 79

Москва 1979

Функциональная эволюция *Otoscapites puerulus*
(Jimbo) и *Scaphites planus* (Yabe), верхнемеловых аммонитов.

Резюме

Otoscapites puerulus (Jimbo) и *Scaphites planus* (Yabe) в изобилии встречаются в туроне Хоккайдо и Южного Сахалина. Эти два вида почти соответствуют концепции необходимого состояния ископаемой популяции по особенностям их распространения. Биометрическое и гидростатическое изучение 42 экземпляров этих двух видов из районов Быкова, Саку, Обира и Оюбари проводилось для того, чтобы получить количественные данные об их функциональной эволюции. Анализ индивидуального относительного роста длины радиуса по отношению к общему углу поворота, толщины септ и вентральной стенки к длине радиуса и изменения размера фрагмокона взрослых раковин указывает, что эти два вида эволюционировали параллельно в направлении роста плавучести. Приблизительный подсчет плавучести нескольких хорошо сохранившихся взрослых раковин позволяет предположить, что эти два вида изменяли со временем образ жизни взрослой стадии от бентосного до планктонного. Сложность сутуры этих видов увеличивается со временем в обратной пропорции к увеличению толщины септ и вентральной стенки. Диапазон глубины распространения этих видов мог быть более мелководным, чем диапазон распространения современного *Nautilus*, из-за их меньшей величины относительной прочности сифона в сравнении с *Nautilus*. Исходя из фактов совместного существования и симпатического образа распространения, сходства онтогенеза до стадии 8 или 9π и параллельного исторического изменения определенных характеристик раковины, можно допустить, что отношение между двумя номинальными видами является половым диморфизмом.

Введение

Функциональная морфология является одной из наиболее важных областей палеонтологии. Основной целью функциональной морфологии является понимание морфологии организма как первый шаг к его таксономии, палеоэкологии и эволюции. Существует целый ряд факторов, таких как исторические, функциональные, структурные и случайные, которые могут контролировать морфологию организма (Seilacher, 1970; Raup, 1972). Через раскрытие этих факторов мы будем в состоянии оценить биологическое значение морфологии в достаточной степени.

Аммоноиды вызывают растущий интерес многих палеонтологов по причине их удивительной эволюции, разнообразия морфологии раковин и сложной организации. Некоторое количество работ по функциональной морфологии было сделано с различных точек зрения. Однако в большинстве предыдущих работ эта проблема рассматривалась выше видового уровня, в то время как внутривидовая эволюция и ее функциональное значение еще не было сколь-нибудь удовлетворительно выяснено.

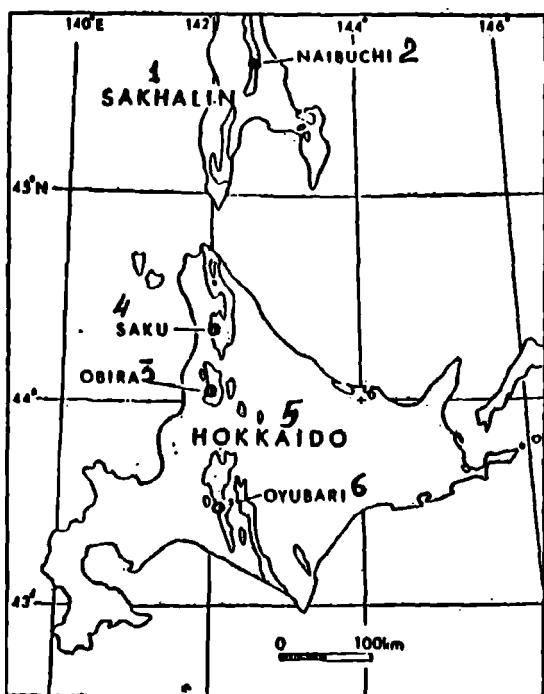
Современные работы о некоторых нынешивущих головоногих (Denton, Girling-Brown, 1961 a, b, 1966, 1971, 1973; Denton, Girling-Brown, Howarth, 1967; Bidder, 1962; Collins, Minton, 1967; Nauen, 1972) дали много важных сведений о механизме плавучести и палеоэкологии вымерших головоногих включая аммоноидей.

Верхнемеловые скафитидовые аммониты могут быть подходящим материалом для изучения функциональной эволюции из-за их тонкого эволюционного развития и изобилия (Cobban, 1951; Wiedmann, 1965, 1969). В настоящем исследовании я рассматриваю характер распространения, относительный рост и изменчивость двух туронских видов *Otosiphonites puerulus* (Jimbo) и *Scaphites planus* (Yabe),

обсуждая их внутривидовую эволюцию с точки зрения функциональной морфологии. Я обсуждаю также таксономическое взаимоотношение между этими двумя видами с определенной ссылкой на возможность полового диморфизма.

Материал

В настоящем исследовании я изучил 556 экземпляров, относящихся к 42 образцам с *O. puerulus* и 507 экземпляров, принадлежащих к 42 образцам со *S. planus*. Эти образцы были собраны в районе г. Быкова Южного Сахалина и в районах Саку, Обира (= Таппу) и Оюбари Хоккайдо, как указано на фиг. I.



Фиг. I. Схема, показывающая обнажение пост-аптских отложений и районов сбора образцов *O. puerulus* и *S. planus* в центральной зоне о.Хоккайдо и на юге о.Сахалин:

I - Сахалин, 2 - Быков, 3 - Обира, 4 - Саку, 5 - Хоккайдо, 6 - Оюбари.

Каждый образец состоит из нескольких экземпляров. Эти экземпляры были выделены из одной известковой линзы с помощью песко-струи но ма ины т ати ра еское поло ение каждого образца оце-

нивалось по мощности отложений, измеряемой от начального горизонта наиболее раннего появления этих видов.

Как показано на фиг.2, каждый образец этих двух видов был получен из интервала от зоны *Inoceramus labiatus* до зоны *I. teshioensis* в изученных районах. Два указанных вида особенно часто встречаются в нижней части зоны *I. hobetensis* районов Обира и Оюбари. По мнению ряда авторов (Matsumoto, 1959а, 1967; Matsumoto et al., 1977) упомянутые выше *Inoceramus* являются важными зональными указателями турона в Японии и соседних районах. Более того, такие международные указатели туронских подзон, как *Vascoceras*, *Fagesia*, *Mammites*, *Pseudaspidoceras*, *Collignonicerat* и *Subprionocyclus* были собраны из тех же самых слоев, что и настоящие два вида в районах Обира и Оюбари (Matsumoto et al., 1977; Hirano et al., 1977; Tanabe et al., 1977). Все эти факты свидетельствуют о том, что два указанных вида имеют стратиграфический диапазон распространения от нижнего до верхнего турона.

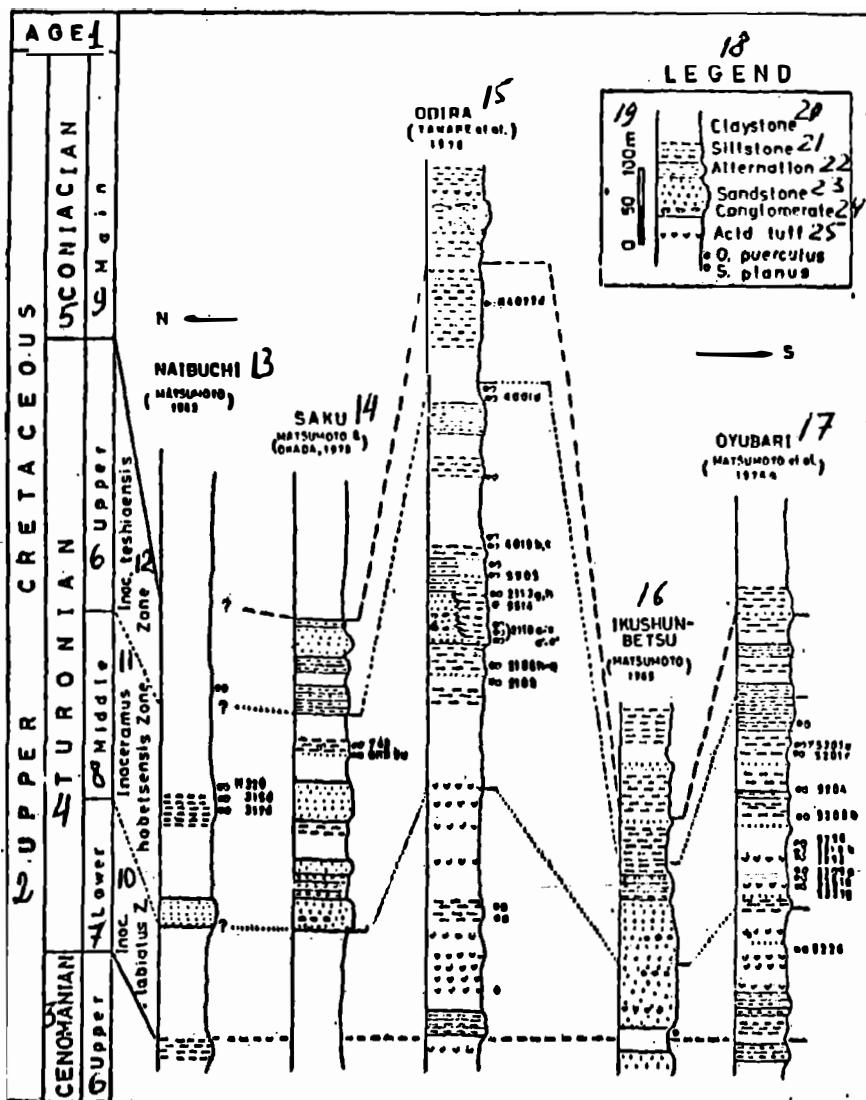
Все образцы, кроме образцов из района Быкова, хранятся в Типовой коллекции университета в Киуши. Среди изученных образцов только изображенные экземпляры обозначены регистрационным номером с префиксом ГК.Н.

Три образца двух видов из района Быкова хранятся в Типовой коллекции Университетского музея в Токийском университете с регистрационным номером, начинающимся с префикса ММ.

Образцы из Быкова.

Для настоящего исследования были использованы 3 образца двух видов, а именно № 315 д, № 317 д и № 320. Они были собраны Т. Мацумото из средней части долины Наибучи в 1937, и позже все местонахождения окаменелостей были точно указаны (Matsumoto, 1942, табл.8). Горизонты, заключающие эти образцы, отвечают пачкам №-1

и Мн - 2 Т.матумото и включаются в зону I.habetsensis среднего турона.



Фиг.2. Стратиграфические колонки разрезов туронских отложений в выбранных районах Хоккайдо и Южного Сахалина. Указаны стратиграфическое распределение *O.puerulus* и *S.planus* и горизонты изученных образцов. (Matsumoto et al. 1976 a) и (Tanabe et al. 1976) должны быть исправлены на (Hirano et al. 1977) и (Tanabe et al. 1977) соответственно: 1 - возраст, 2 - верхний мел, 3 - сеноман, 4 - турон, 5 - конъяк, 6 - верхний, 7 - нижний, 8 - средний, 9 - главный, 10 - зона *Inoceramus labiatus*, II - зона *I.habetsensis*, 12 - зона *I.teshionensis*, 13 - Быков, 14 - Саку, 15 - Обира, 16 -

Икушунбетсу, 17 - Оюбари, 18 - лсгенда, 19 - метры, 20 - аргиллит, 21 - алевролит, 22 - чередование, 23 - песчаник, 24 - конгломерат, 25 - кислый туф.

Образцы из Саку.

Оба вида в изобилии встречаются в свите Саку верхней части серии Мидл Езо, которая в типичном виде обнажена по реке Саку - гакконасава. В настоящем исследовании я изучил 4 образца, а именно: Т 43, Т 1083 р, Т 1079 р и GKS 5 и. Первые 3 образца были найдены Т. Мацумото в 1938 г. и 1960 г., а последний образец - М. Окамура в 1974 г.

Местонахождение окаменелостей первых трех образцов показано в работах Мацумото (Matsumoto, 1942, табл. 12) и Мацумото и Окада (Matsumoto, Okada, 1973, фиг. 3). Местонахождение образца GKS 5 и соответствует местонахождению образца T5054 Мацумото и Окада. Упомянутые выше образцы были найдены в пачке II^a по Мацумото (зона I. hobetsensis).

К сожалению, центр фрагмокона деформирован или разрушен почти у всех экземпляров, поэтому я изучал эти образцы лишь для анализа характера захоронения.

Образцы из Обира.

Разрез турона в этом районе имеет значительную латеральную протяженность в верхней части Обирашибе и по ее притокам. Геологическое строение этого района довольно простое, кроме его юго-западной части вдоль реки Накакинембетсу. В карбонатных линзах из туронских аргиллитов и тонкозернистых песчанистых алевролитов содержится большое количество морских мегафоссилий хорошей сохранности.

Оба вида встречаются в изобилии по всему разрезу турона в

этом районе. Особенno многочисленны эти окаменелости в нижней части среднего турона, где они встречаются скоплениями вместе с другими гетероморфами, такими как *Nipponites*, *Scalarites*, *Hyplanoceras*, *Madagascarites*, *Eubostrychoceras* и других видов *Scaphites*. В целом, биофации в этой части могут называться фацией *Scaphites*, как указано Мацумото и Окада (Matsumoto, Okada, 1973).

Я изучил 26 образцов из этого района. Эти образцы были собраны Т. Мацумото, Т. Мурамото, Х. Окада, Х. Хирено, Е. Мията и мною в 1971-1974 г.г. Местонахождения этих образцов и их стратиграфическое положение указаны в работе Танабе и др. (Tanabe et al., 1977, фиг. 6, 8-10; табл. 2).

Образцы из Юбари.

Толщи туронских отложений в этом районе хорошо обнажены вдоль верхней части реки Юбари и ее притоков. Они представлены главным образом терригенными осадками от аргиллитов до тонкопесчанистых алевролитов иногда с тонкими пластами и прослоями тонкозернистых песчаников. Нахождение скафитидовых аммонитов по всему разрезу турона является довольно частым. Однако из-за сложной геологической структуры и отсутствия маркирующих слоев трудно определить точное стратиграфическое положение местонахождений окаменелостей, которые рассеяны на широкой площади.

Я исследовал 9 образцов из нижнего течения р. Хаккинзава (= Ширакинзава). Они были собраны Т. Мацумото, Х. Хирено и мною в 1973-74 г.г. Я уже показывал местонахождения нескольких образцов с *O. puerulus* (Tanabe, 1975, текст. фиг. 4). Недавно появилась сводка по стратиграфии среднего мела этого района (Hirano et al., 1977). В этой работе указаны местонахождения образцов и их стратиграфическое положение. Биостратиграфически изученные образцы были получены из интервала от верхней части зоны *I. labiatus* до

нижней части зоны *I. hoberthensis*.

Характер распространения

Наличие указанных *O. puerulus* и *S. planus* в туроне Хоккайдо и Южного Сахалина более ощутимо в западной зоне, чем в восточной. Однако районы, где эти окаменелости встречаются в изобилии, разбросаны в западной зоне. Как уже показано на фиг. 2 стратиграфическое и географическое распространение этих двух видов вполне соответствует друг другу. Более того, они встречаются вместе почти в каждом местонахождении окаменелостей.

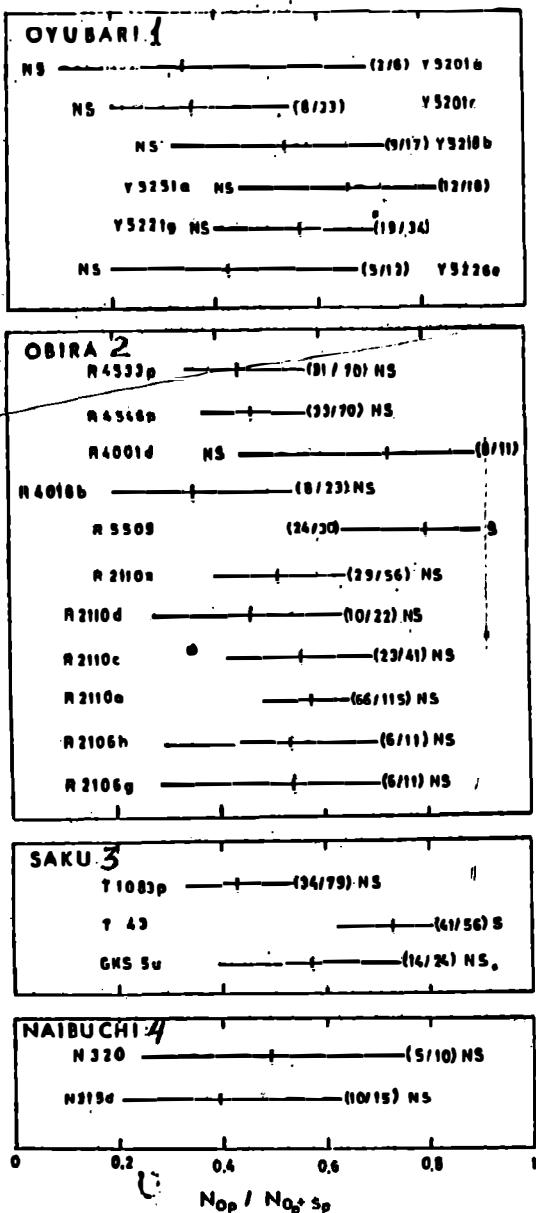
Для того, чтобы количественно определить характер распространения этих двух видов, я изучил числовое отношение *O. puerulus* к *S. planus*. Результат суммирован на фиг. 3. Критерий хи - квадрат для численного отношения в каждом местонахождении указывает, что все образцы, кроме T43 и R505, не показывают значительного различия в количестве экземпляров с достоверностью 95%. Это свидетельствует о том, что оба вида находятся в отношении I - I почти в каждой линзе.

Однако отношение числа взрослых раковин к их общему количеству отличается для каждого из этих двух видов. В случае с *O. puerulus*

в каждом образце это отношение превышает 50%, тогда как в большей части образцов *S. planus* это отношение составляет менее 20%.

Х. Маковски (Makowski, 1962) указывал, что характер сохранности и численное отношение экземпляров аммоноидей, вероятно, в значительной степени зависит от их абсолютного размера.

Что касается двух рассматриваемых видов, то размер раковины взрослых экземпляров *S. planus* значительно больше размера раковины *O. puerulus*. Соответственно, разница отношения количества взрослых экземпляров между двумя видами, вероятно, может быть следствием различия размеров раковины.



Фиг. 3. Числовое отношение количества экземпляров *O. puerulus* к количеству *O. puerulus* плюс *S. planus* в паре симпатрических образцов. Среднее значение (поперечная линия) и его 95% достоверный интервал (горизонтальная линия) показаны для каждого образца. Первоначальное отношение показано в круглых скобках. Буквами указаны результаты, полученные на основе критерия λ И - квадрат. S :значительные с 95% достоверностью, NS незначительные с 95% достоверностью:

I - Оюбари, 2 - Обира, 3 - Саку, 4 -

Быков.

Два описываемых вида образуют подавляющее большинство мегафоссилий из низов среднего турона на изученной территории. Однако в интервале от верхов среднего турона до верхнего турона они встречаются не столь часто, как в низах среднего турона. Другие *Scaphites*, такие как *S.yokooyamai*, *S.yonekurai* и *S.aff. subdeltacatus* в сравнении с рассматриваемыми видами представлены беднее (Tanabe, 1977).

У взрослых экземпляров жилая камера обычно сохраняется в хорошем состоянии, также как и фрагмокон. В случае с *O.rueticulus* пары длинных латеральных лопастей у взрослых экземпляров также сохраняются очень часто. Например, коэффициент их сохранности для R 2II0 а составляет 73%, для R 2II0 с - 79% и для R 2II0x L 100%. Если мы примем во внимание разрушение в течение препарирования, то этот коэффициент должен быть близок к 100% почти для всех образцов.

В противоположность этому, у юных раковин рассматриваемых видов жилая камера часто вторично деформирована или повреждена, как и у других нормально завитых аммонитов.

Для изучения популяционной палеонтологии совершенно необходимо решить, являются ли исследуемые образцы автохтонными или аллохтонными, т.к. автохтонный образец является необходимым условием распознания ископаемой популяции, которая будет отражать существоующую естественную популяцию (Mayr, 1970).

В сравнении с такими бентосными животными, как двустворчатые моллюски, гастроподы и брахиоподы, нектонные и планктонные животные, вероятно, склонны терять их первоначальные популяционные свойства в качестве ископаемого сообщества по причине разнообразия мест их распространения и подвижности при жизни. В случае с аммонитами, по крайней мере часть из них, возможно, вела нектон-

ный или планктонный образ жизни (Heptonstall, 1970; Raup, 1973).

Основным фактором в посмертном переносе раковин аммоноидей может быть некропланктонный дрейф. Что касается некропланктонного дрейфа раковин аммоноидей, то мы должны принимать во внимание возможность таких косвенных данных, как подсчет плавучести, эксперименты, связанные с плаванием, на основе использования точных моделей, и характер распространения раковин.

Данные о посмертном дрейфе раковин нынешивущих *Nautilus* дают нам достоверные сведения об этом процессе. Хамада (Hamada, 1964, 1965) и Торияма и др. (Toriyama et al., 1965) рассматривают посмертный дрейф и степень разрушенности раковины *N. pompilius* (Linné) с точки зрения палеофлюминологии. Согласно этим исследованиям посмертные раковины распределяются на площади, которая окружает место естественного распространения животных, а иногда они переносятся на большие расстояния, переносясь океанскими течениями. Более того, Хамада (Hamada, 1965) упоминал, что степень разрушенности и частота прикрепления эпифауны соотносима с расстоянием и временем дрейфа.

Исходя из упомянутых выше данных о характере распространения можно думать, что посмертный дрейф взрослых раковин описываемых двух видов был на самом деле незначительным.

Более того, юные раковины этих двух видов всегда сопутствуют взрослым раковинам, соответственно большое расстояние дрейфа или переноса юных раковин предполагаться не может.

Я считаю, следовательно, что настоящий материал является фактически автохтонным и удовлетворяет этому необходимому условию концепции ископаемой популяции.

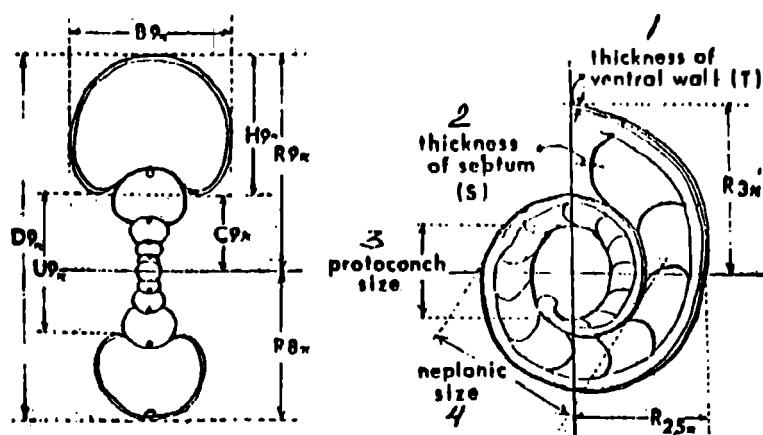
Биометрический анализ

В течение онтогенетического развития два рассматриваемых вида меняют морфологию их раковины от нормального до неправильного завивания, хотя оба способа завивания их раковин отражают планиспиральный рост.

для биометрического анализа каждого экземпляра я готовил полированный медианный дорсо-вентральный срез, параллельный основанию жилой камеры.

На медианном срезе замерялись: размеры протоконха и первичного пережима, диаметр фрагмокона в эрослой раковины, длина радиуса (R) и длина спирали фрагмокона, длина вентральной стенки фрагмокона и жилой камеры, количество септ, толщина вентральной стенки (T) и толщина септ (s). Среди этих характеристик R, T и s замерялись с интервалом 0,5

длина радиуса, диаметр раковины (D), диаметр умбиликуса (U) и половина его длины (c), ширина (B) и высота (H) завитка, диаметр сифона (Sa), толщина стенки сифона (Tw) и толщина вентральной стенки измерялись вдоль поперечного сечения с интервалом π . Основные характеристики морфологии, ориентация, измерения и параметры диаграмматически показаны на фиг. 4.



$$S = \frac{Bn}{Hn} \quad W.R. = \left(\frac{Rn}{Rn+1} \right)^2 \quad D.G. = \frac{Cn}{Rn}$$

Фиг. 4. Основные характеристики морфологии, ориентировка, замеры и параметры в медианном и поперечном сечениях *O. ruerculus* и *S. planus*: 1 - толщина вентральной стенки, 2 - толщина септа, 3 - размер протоконха, 4 - размер личинки

Каждая характеристика замерялась с точностью до 1 мкм с помощью микрометра (компания Ниппонкогаку), прикрепленного к бинокулярному микроскопу (компания Олимпус) с увеличением в 40 и 100 раз. Результаты измерений проверялись еще раз с использованием ксенонового проектора (компания Ниппонкогаку) с точностью до 1 мкм с цифровой печатью. Я использовал также микроскоп WILD для зарисовок укрупненных очертаний (увеличение $\times 25, 50$) медианного сечения и сутуры. Контур этого сечения и сутуры трассировался с помощью курвиметра с точностью до 0,5 см.

Измеренная величина каждой характеристики является средним двух измерений. Для того, чтобы оценить приблизительную плавучесть взрослой раковины, я использовал автоматические весы, точность которых около 1 мг. Метод измерения объема упоминался в моем предыдущем исследовании (Tapanee, 1975).

Для биометрического описания использовались следующие сокращения.

N : количество экземпляров в образце, $O.B.$: наблюдаемый диапазон, \bar{X} : арифметическое значение, V : коэффициент изменчивости, S : стандартное отклонение, $6\bar{X}$: стандартная ошибка в значении, P : уровень вероятности, v : степени свободы, $\bar{X} \pm t_{0.05} 6\bar{X}$: интервал 95% уверенности в точности значения, α : отношение роста, $6\bar{\alpha}$: стандартная ошибка значения отношения роста, β : начальный индекс роста, r : коэффициент корреляции, $C.D.$: коэффициент различия.

A. Индивидуальный относительный рост.

Рост длины радиуса. Рост оборотов раковины головоногих, как уже указывалось (Moseley, 1838; Thompson, 1917; Huxley, 1932) можно выразить следующим уравнением:

$$R = e^{\theta c t g \omega},$$

где R есть длина радиуса раковины, θ - общий угол вращения и ω - угол спирали (угол между касательной к кривой и длины радиуса кривой).

Ряд авторов (Waddington, 1927; Haarländer, 1952; Obata, 1959, 1960) представляли себе, что рост длины радиуса раковин многих аммоноидей может быть выражен упомянутым выше выражением с высокой степенью корреляции.

Таблица I. Исследованные t -тесты (справа вверху) и коэффициент различия (слева) пары образцов *O. puerulus* и *S. planus* от *Otoscapites puerulus* (Jimbo):

I - 2я стадия роста, 2 - 3я стадия роста, 3 - 4я стадия роста, 4 - метод Aspin-Welch, подчеркнуто $P < 0,01$, подчеркнуто пунктиром: $0,05 > P > 0,01$.

Otoscapites puerulus (Jimbo)

1 2nd growth-phase (2-3.5 π)

	R 2110a	R 2110c	R 2110x	R 5505	R 4001d
R 2110a		-0.41	-0.10	1.61	-1.31
R 2110c	0.071		0.31*4	1.37*4	-0.71
R 2110x	0.061	0.068		1.40*4	-1.52
R 5505	0.277	0.313	0.330		-1.07
R 4001d	0.282	0.179	0.317	0.518	

2 3rd growth-phase (4-5.5 π)

	R 2110a	R 2110c	R 2110x	R 5505	R 4001d
R 2110a		1.91	-0.66*4	1.25	-1.02
R 2110c	0.368		2.05	-0.30	-2.32
R 2110x	0.224	0.564		1.47*4	-0.60*4
R 5505	0.224	0.070	0.347		-1.49
R 4001d	0.237	0.578	0.163	0.400	

3 4th growth-phase (5.5 π -)

	R 2110a	R 2110c	R 2110x	R 5505	R 4001d
R 2110a		0.26	-0.20	-1.58	-3.48
R 2110c	0.049		-0.47	-1.80	-3.65
R 2110x	0.031	0.091		-1.73	-3.92
R 5505	0.370	0.407	0.391		-1.51
R 4001d	0.712	0.891	0.840	0.418	

Seriphites planata (YABE)

1 2nd growth-phase (2-3.5 π)

	R 2110a	R 2110c	R 2110x	R 4018b	R 4022d
R 2110a		1.03	-1.20	2.00	-0.30
R 2110c	0.223		-1.75	0.41	-0.40
R 2110x	0.200	0.360		2.27	0.13
R 4018b	0.424	0.113	0.658		-0.93
R 4022d					

2 3rd growth-phase (4-6.5 π)

	R 2110a	R 2110c	R 2110x	R 4018b	R 4022d
R 2110a		0.81	-1.41	3.01	-1.42
R 2110c	0.153		-1.70	1.82	-1.30
R 2110x	0.243	0.307		3.07	-0.85
R 4018b	0.784	0.530	0.101		-3.04
R 4022d	-	-	-	-	-

3 4th growth-phase (5.5 π--)

	R 2110a	R 2110c	R 2110x	R 4018b	R 4022d
R 2110a		-0.66	-1.25	-6.61	-2.58
R 2110c	0.131		-0.44	-2.88	-2.25
R 2110x	0.223	0.091		-2.58	-2.15
R 4018b	0.963	0.790	0.698		-1.52
R 4022d	-	-	-	-	-

мы можем выразить рост длины радиуса раковины к общему углу вращения используя достаточно точный метод. Это уравнение получается путем преобразования уравнения, упомянутого выше

$$R = (\log c) \cdot \theta^{\alpha},$$

где $\log c$ является начальным индексом роста (β).

Я уже показывал, что рост длины радиуса *O.riegerius* демонстрирует существование четырех фаз роста, а именно: первая (0 - $1,5\pi$) вторая ($2-3,5\pi$), третья ($4-5,5\pi$) и четвертая ($5,5\pi-$) фазы в течение онтогенетического развития (Танабе, 1975). Тот же самый характер роста длины радиуса наблюдается и *S.planus*

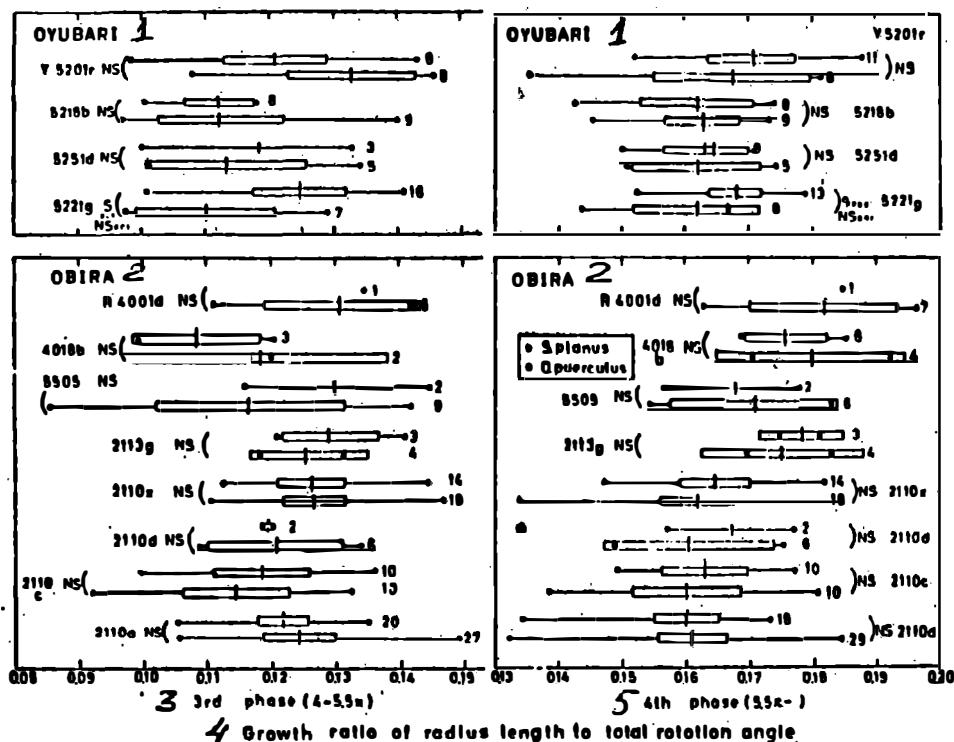
Особенности роста этих двух видов указывают на существование отчетливых перерывов в росте между первой и второй фазами, а также между второй и третьей фазами у каждого экземпляра. Эти перерывы могут происходить от ларвального сужения, имеющего место приблизительно в стадии $1,3\pi$.

Для того, чтобы количественно определить онтогенетическое изменение отношения роста, я выполнял t -тесты фаза за фазой для пары образцов из района Обира после окончания измерительных работ по методике критерия ~~χ^2~~ -квадрат и F -тестов. Результаты приведены в табл. I. Что касается второй фазы, отношения роста этих двух видов в ~~общем~~ остаются постоянными во времени. В противоположность второй фазе отношения роста третьей и четвертой фаз этих двух видов постепенно растут во времени.

Майр и др. (Mayr et al., 1953) предложили целесообразный метод сравнения двух местных популяций, используя коэффициент разности $\bar{x}_1 - \bar{x}_2 / S_1 + S_2$, $\bar{x}_1 > x_2$). По мнению этих авторов, надлежащий предел значительного различия на подвидовом уровне выражается уравнением $C.D. = 1,28$ (две местные популяции не перекрываются на 90 %). Используя этот метод, я исследовал С.Д. фаза за

фазой в каждом образце этих двух видов. Результаты, которые приведены в табл. I, указывают, что выше подвидового уровня не наблюдается значительного различия для какой-либо пары образцов.

Изменения отношения роста на третьей и четвертой фазах этих двух видов приведены на фиг. 5. Как видно на этом рисунке, отношения роста в каждой фазе для этих двух видов очень схожи и t -тесты показывают, что не существует значительного различия между парами образцов из одних и тех же мест с достоверностью 95% или 99%.



Фиг. 5. Исторические изменения ^{нр} отношения роста длины радиуса к общему углу завивки в третьей и четвертой фазах роста *O. ruericulus* и *S. planus* в разрезах районов Обира и Юбари. Значение для образца (поперечная линия) и его интервал 95% достоверности (белые прямоугольники) и наблюдаемый диапазон (горизонтальная линия) показаны для каждого образца. Число рядом с каждой горизонтальной линией указывает размер образца. Результаты t -теста меж-

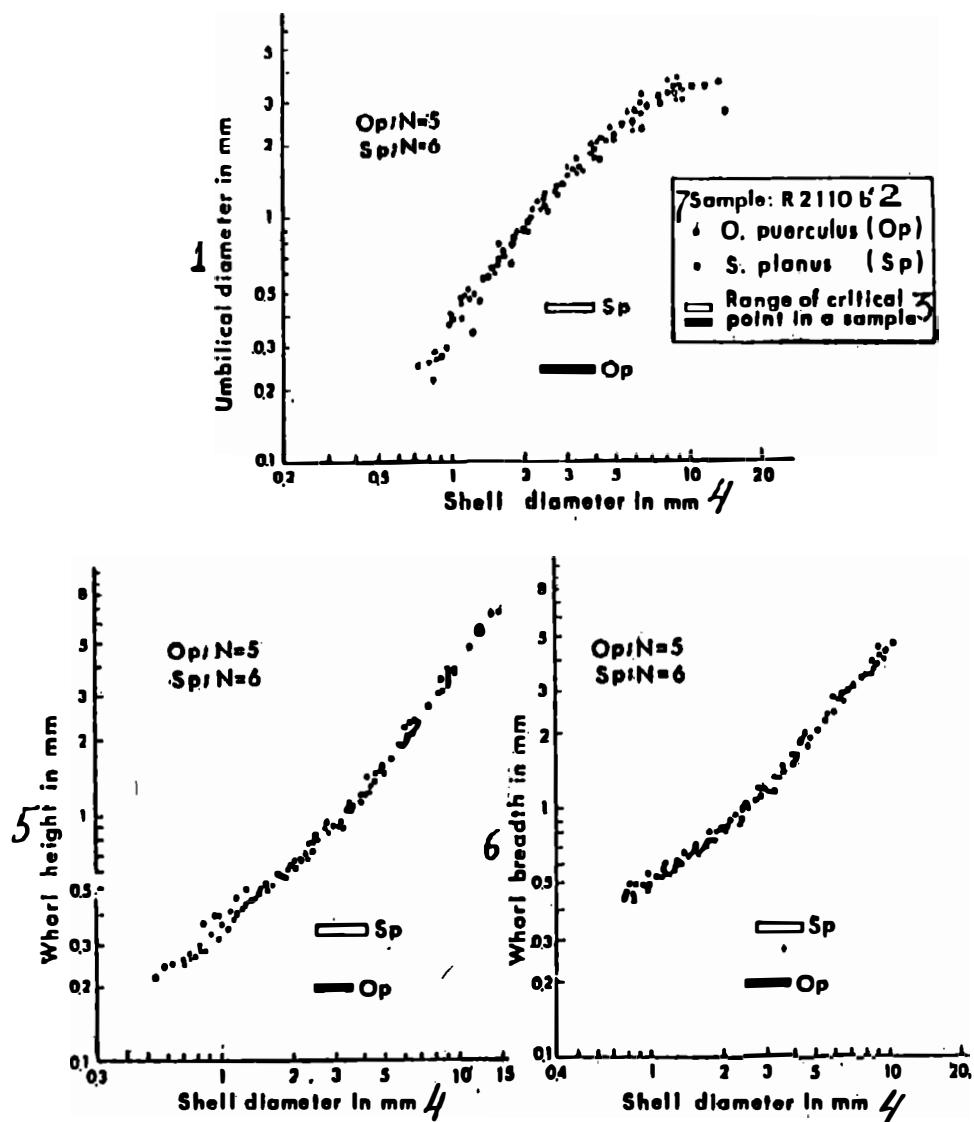
ду парами образцов этих двух видов из одного и того же местонахождения также показаны на рисунке. $S_{0,05}$ значительное с 95% достоверностью, $NS_{0,01}$: не значительное с 99% достоверностью, NS : незначительное с 95 и 99% достоверностью:

1 - Оюбари, 2 - Обира, 3 - фаза, 4 - отношение роста длины радиуса к общему углу завивания, 5-фаза

Следовательно, можно сделать заключение, что два изучаемых вида имеют одну и ту же эволюционную тенденцию для роста длины радиуса.

Рост высоты и ширины витков и диаметр умбриликуса. Рост высоты и ширины витков и диаметра умбриликуса выражает основные особенности морфологии раковин аммоидей. Я рассматриваю здесь рост этих характеристик в отношении диаметра раковины. Я уже показывал, что около стадии 6π в росте каждой из этих характеристик у *O.rueticulus* существует отчетливый переломный момент (Танабе, 1975, текст. фиг. 8). Похожий четкий переломный момент также наблюдается около стадии 6π и у *S.planus*

Взяв как пример образец №110 ь', можно видеть на фиг. 6 особенности роста этих характеристик. На фиг. 6 достаточно ясно видно, особенности роста каждой характеристики очень похожи у обоих видов, и диапазоны переломных моментов перекрывают друг друга. Исключение составляет диаметр умбриликуса *S.planus*, который резко уменьшается от стадии 9π (см. табл. 3). Таким образом, изменение отношения роста каждой характеристики является сходным у двух видов. Между значениями для двух образцов из одних и тех же местонахождений не существует значительных различий с достоверностью 95% или 99%.



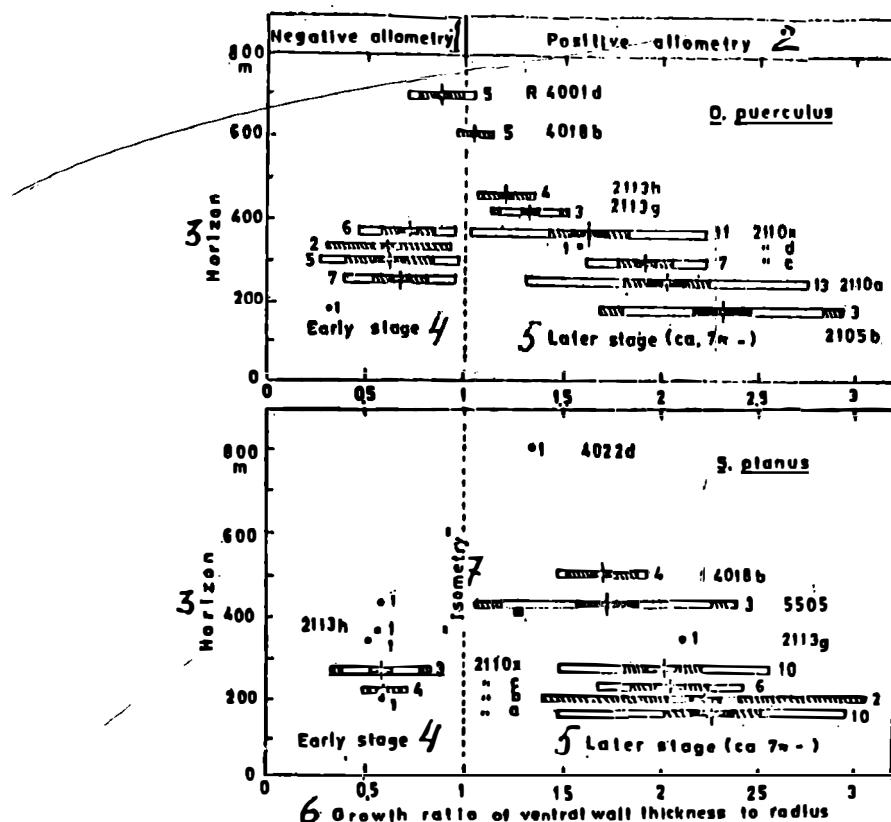
Фиг. 6. Особенности роста высоты и ширины витков и диаметра умбиликуса относительно диаметра раковины *O. puerulus* и *S. planus* из одного и того же местонахождения (образец R 2110 б'):

1 - диаметр умбиликуса в мм, 2 - образец R 2110 б', 3 - диапазон переломного момента в образце, 4 - диаметр раковины в мм, 5 - высота витка в мм, 6 - ширина витка в мм; 7-образец

Рост толщины вентральной стенки. Первоначально ки в двойных логарифмических координатах, куда помещал каждое измеренное значение для каждого образца. Результаты показывают, что особенности роста этих двух видов очень похожи, и более того, для образцов из низов среднего турона может наблюдаться отчетливый пе-

реломный момент. Этот переломный момент роста каждого экземпляра из этой части наблюдается вблизи стадии 7π . Однако, особенности роста образцов из отложений от верхов среднего до верхнего турона указывает на монофазную аллометрию.

Таким образом, я пытался исследовать отношение роста толщины вентральной стенки к длине радиуса, используя метод уменьшенной главной оси (Kermack, Haldane, 1950). Исторические изменения отношения роста обоих видов в разрезе районов Обира выражены на фиг. 7.



Фиг. 7. Историческое изменение отношения роста толщины вентральной стенки к длине радиуса *O. puerulus* и *S. planus* в разрезе района Обира. Поперечные линии, косо заштрихованные прямоугольники, черные прямоугольники и белые прямоугольники значения образцов, их интервал 95% достоверности, стандартную ошибку значения отношения роста и два стандартных отклонения соответственно для каждого образца. Число рядом с каждым прямоугольником указывает на размер образца: I - негативная аллометрия, 2 - позитивная аллометрия,

3 - горизонт, 4 - ранняя стадия, 5 - более поздняя стадия, 6 - отношение роста толщины вентральной стенки к радиусу, 7 - изометрия.

Отношение роста в более поздней стадии (са. 7π) образцов из низов среднего турона (*O.ruerculus*: R2II0 а-ж; *S.planus* R2II0a-R5505) указывает позитивную аллометрию и напротив негативную аллометрию в ранней стадии (-са. 7π). Отношение роста в более поздней стадии *O.ruerculus* уменьшается со временем быстрее, чем это отношение у *S.planus* и в образцах из верхов среднего турона. Это указывает на монофазную аллометрию (изометрию или легкую негативную аллометрию).

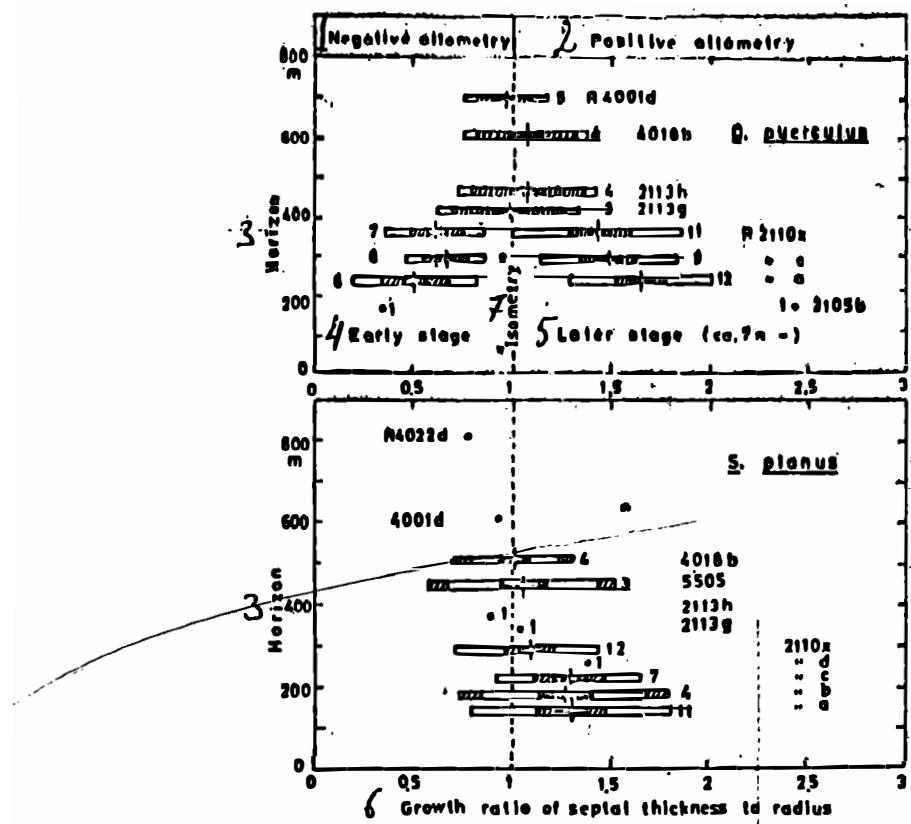
В случае с *S.planus* особенности роста в ранней стадии неясны из-за отсутствия данных. Значение отношения роста в более поздней стадии (са. $7\pi^-$) постепенно уменьшается со временем приблизительно от 2,3 до 1,5.

Толщина вентральной стенки у этих двух видов продолжала увеличиваться вплоть до сужения апертуры, где наблюдается ее максимальная толщина.

Рост толщины септ. Я изучал отношение роста толщины септ к длине радиуса двух описываемых видов после замера их толщины с интервалом $0,5\pi$ от центра завивания. В этом случае каждая измеряемая септа расположена около конца каждого интервала (см. фиг. 4). Каждая измеренная величина наносилась на диаграмму в двойных логарифмических координатах для каждого образца. Явные переломные моменты можно наблюдать для каждого экземпляра *O.ruerculus* из нижних стратиграфических уровней (нижний турон - верхи среднего турона). Положение переломного момента отвечает приблизительно стадии 7π каждого экземпляра. И наоборот, характер роста *S.planus* указывает на монофазную аллометрию.

Я рассматриваю отношение роста или наклон уменьшенной главной

оси для каждого образца этих двух видов. Хроноклины в отношении роста для образцов в разрезах района Обира показаны на фиг. 8. Историческая тенденция для роста этой характеристики весьма напоминает тенденцию роста толщины вентральной стенки.



Фиг. 8. Исторические изменения в отношении роста толщины септ к длине радиуса *O.puerulus* *S.planus* в разрезе района Обира. Объяснения к этому рисунку идентичны объяснением к фиг. 7: 1 - негативная аллометрия, 2 - позитивная аллометрия, 3 - горизонт, 4 - ранняя стадия, 5 - более поздняя стадия, 6 - отношение роста толщины септ к радиусу, 7 - изометрия.

В случае *O.puerulus* отношение роста в более поздней стадии (с. 7π⁻) постепенно уменьшается со временем от явно позитивной аллометрии ($\alpha=1,7$) до изометрии. Отношение роста в ранней стадии (с. 7π) сохраняет негативную аллометрию.

С другой стороны, отношение роста *S.planus* тоже постепенно уменьшается со временем от легкой позитивной аллометрии к изометрии или

легкой негативной аллометрии.

Рост сифонной трубы. Под микроскопом сифонная трубка двух настоящих видов округлая в поперечном сечении. Она состоит только из темноокрашенных конхиолиновых мембран, что совпадает с наблюдением над несколькими аммонитами (Mutvei, 1967; Erben, Reid, 1971).

Я исследовал в определенных образцах рост диаметра и толщины стенок сифонной трубы в отношении к длине радиуса. Наклоны уменьшенной главной оси показывают, что рост диаметра сифона у этих двух видов не прямо аллометрический (например, *S. planus*: R_{2II0e'}, N = 4, $\alpha \pm t_{0,05} \beta \lambda = 0,88I \pm 0,135$, O.R. = 0,760–0,977, S = 0,10 ; *O. puerulus*: R_{2II0b'}, N = 3, $\alpha \pm t_{0,05} \beta \lambda = 0,83I \pm 0,244$, O.R. = 0,720–0,907, S = 0,10), а рост толщины стенки является негативно аллометрическим (например, *S. planus*: R_{2II0e'}, N = 1, $\alpha = 0,788$; *O. puerulus*: R_{2II0e'}, N = 1, $\alpha = 0,724$). Характер роста этих двух видов почти совпадает с характером роста нормально завитых аммонитов, изученных Вестерманом (Westermann, 1971).

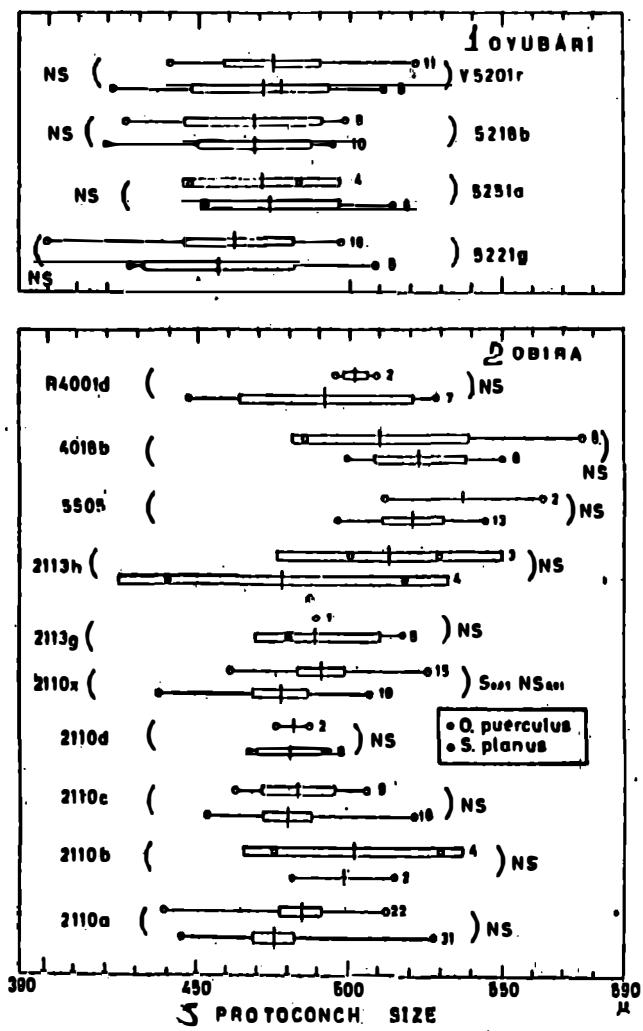
На поздних стадиях развития этих двух видов, также как и у некоторых других мезозойских аммонитов, часто наблюдается отсутствие сифонной стенки. Причиной этого может быть негативный аллометрический рост и диагенетическое уменьшение толщины стенки, как указывал Мутвей (Mutvei, 1967, 1975).

Б. Случайные изменения.

По данным Эрбена и др. (Erben et al., 1969), изучивших ранние стадии роста 34 видов аммонитов хорошей сохранности, формирование протоконха заканчивается в эмбриональной и ларвальной стадиях, а первичный пережим – в постларвальной стадии. Поэтому размер этих двух характеристик может расцениваться как объект случайных изменений на определенной стадии роста. Я также рассматривал изменения

нескольких характеристик у взрослых раковин этих двух видов.

Размер протоконха. Максимальные размеры протоконха изучались в медианном срезе каждого экземпляра. Размеры варьируют от 405 мкм до 581 мкм у *O.puerculus* и от 399 мкм до 576 мкм у *S.planus*. В каждом образце коэффициент изменчивости относительно мал ($V \leq 7,24$). Стратиграфические изменения размера протоконха двух описываемых видов в разрезах районов Обира и Юбари сведены на фиг. 9. Как видно на этом рисунке, размер протоконха этих двух видов никогда не показывает сколь-нибудь значительного различия между парой образцов из одних и тех же местонахождений с достоверностью 95% или 99%.



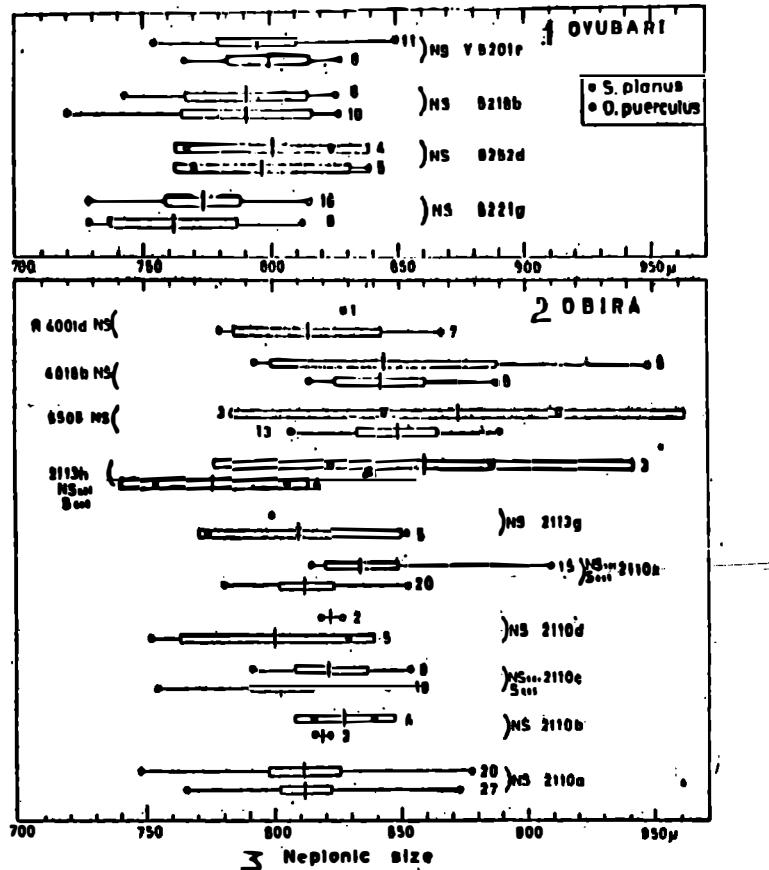
ФИГ. 9. Исторические изменения размера протоконха *O.puerculus* и *S.planus* в разрезах районов Обира и Юбари. Значение для образцов

(шестеричная линия) и их интервал 95% достоверности (белые прямоугольники) и наблюдаемый диапазон (горизонтальная линия) показаны для каждого образца. Число рядом с каждой горизонтальной линией указывает размер образца. На этом рисунке также показаны результаты t -тестов между двумя значениями этих двух видов из одних и тех же местонахождений: $S_{0,05}$ — значительное с достоверностью 95%, $NS_{0,01}$: незначительное с достоверностью 99%, NS. незначительное с достоверностью 95 и 99%: 1-Юбари, 2-Обира, 3-размер протоконха

Следовательно, можно заключить, что два указанных вида сходным образом демонстрируют одну и ту же историческую флюктуацию этой характеристики.

Размер личинки. Личиночный размер также изучался в медианном срезе каждого экземпляра. Этот размер колеблется в пределах от 714 мкм до 891 мкм у *O. puerulus* и от 730 мкм до 949 мкм у *S. planus*. Изменчивость в каждом образце относительно мала ($V<7$), как и размера протоконха. Как показано на фиг. I θ , в отношении размера личинки эти два вида показывают сходную флюктуацию, как в случае размера протоконха.

Размер фрагмокона взрослой раковины. Изменчивость размера фрагмокона этих двух видов сведена в табл. 2. Эта изменчивость у *S. planus* варьирует в пределах от 11,7 мм до 24,5 мм и значительно превышает изменчивость у *O. puerulus* (6,9 мм — 14,8 мм). Размер фрагмокона увеличивается филетически, насколько это касается двух видов в районах Обира и Юбара.



Фиг. 10. Исторические изменения размера личинки *O. puerulus* и *S. planus* в разрезах районов Обира и Оубари. Объяснение этого рисунка идентично объяснению к фиг. 9: 1 - Оубари, 2 - Обира, 3 - размер личинки.

Сpirальная длина фрагмокона взрослых раковин. Спиральная длина фрагмокона выражается как общий угол оборота от центра завивки до основания жилой камеры. Изменчивость у *O. puerulus* в пределах от $7,83\pi$ до $9,69\pi$ ($\bar{X}=8,18-9,23\pi$), а у *S. planus* - от $8,61\pi$ до $10,50\pi$ ($\bar{X}=9,08-10,03\pi$). Другими словами, эта длина у *S. planus* больше, чем у *O. puerulus*.

Изменчивость длины фрагмокона в каждом образце этих двух видов обычно невелика ($v < 6$) и независима от времени.

Таблица 2. Размер фрагмокона (в микронах) взрослых раковин
в образцах *O.ruerculus* и *S.planus*

<i>Otoceraspites ruerculus</i> (JIMBO)						<i>Scaphites planus</i> (УАЛЕ)					
samples	N	X ± t _{0.95} X	V	s	O.R.	N	X ± t _{0.95} X	V	s	O.R.	
N 317d	3	7302 ± 776	4.28	312	6944- 7617						
N 315d	2	9072 ± 6671	8.18	742	8547- 0607						
R 2106b	1	8642									
R 2106h	3	8566 ± 1477	6.04	695	8077- 0228						
R 2106q	1	9420									
R 2110n	31	9377 ± 186	5.41	507	8363-10396	7	15606 ± 1518	10.46	1641	12080-17475	
R 2110b	3	8599 ± 2220	10.39	893	8025- 9628						
R 2110c	14	9397 ± 462	8.52	800	8108-10747	3	16008 ± 1530	8.87	020	15635-16700	
R 2110d	6	9185 ± 673	6.76	641	8073-10650	1	14380				
R 2110f	2	8974 ± 5216	6.74	581	8563- 9778						
R 2110x	19	9655 ± 336	7.22	697	8730-10948	1	16950				
R 2113g	4	10248 ± 464	2.85	292	9874-10588						
R 2113h	4	10814 ± 958	5.57	602	10147-11591						
R 5505	4	12147 ± 1155	5.98	726	11120-12800	3	23196 ± 2095	5.20	1205	22100-24487	
R 4018b	5	11761 ± 1038	7.11	837	10817-12882						
R 4001d	4	13625 ± 2083	0.61	1300	12172-14832	1	25450				
R 4022d	1	14342									
Y 5226e	1	8654				1	11445				
Y 5221g	8	8735 ± 387	5.30	463	7865- 0295	12	14487 ± 821	8.92	1292	11686-16189	
Y 5209a						3	15608 ± 1250	2.14	335	15222-15803	
Y 5218b	7	8539 ± 498	6.31	539	7893- 9315	1	12213				
Y 5201r	6	9423 ± 625	6.32	596	8556- 9985	10	16303 ± 517	4.67	762	15668-17719	
Y 5201a	1	11537				2	16240 ± 5778	3.89	632	15793-16687	

Сpirальная длина жилой камеры взрослых раковин. Воссозданная спиральная длина жилой камеры получена следующим методом.

Во-первых, я считал длину жилой камеры как половину общего длины вентральной и дорсальной стенок жилой камеры. Затем, ^{отношение} роста спиральной длины фрагмокона к общему углу оборота выражалось аллометрическим уравнением для каждого взрослого экземпляра. Допуская, что рост спиральной длины фрагмокона продолжается до жилой камеры, я определял длину жилой камеры из аллометрического уравнения.

Воссозданная спиральная длина жилой камеры двух видов показана на табл. 3. Эта длина у *S.ruerculus* постепенно сокращается приблизительно от $1,5\pi$ до $1,2\pi$ со временем в обратной пропорции к увеличению размера фрагмокона. В противоположность этому, рассматриваемая длина у *S.planus* кажется почти неизменной (с. $1,3\pi$) во

времени с нижнего до низов среднего турона в районе Оббари.

Таблица 3. Воссозданная спиральная длина (π) жилой камеры у взрослых экземпляров *O.puerulus* из района Обира и *S.planus* из района Юбари:

	samples	N	$X \pm t_{0.05} \cdot s$	V	s	O.R.
<i>O.puerulus</i>	R 2106h	1	1.63			
	R 2110a	12	1.37 ± 0.07	7.71	0.11	1.24 - 1.58
	R 2110c	8	1.31 ± 0.07	0.07	0.08	1.24 - 1.44
	R 2110d	2	1.33 ± 1.28	10.76	0.14	1.23 - 1.43
	R 2110f	1	1.20			
	R 2110x	12	1.29 ± 0.05	5.52	0.07	1.21 - 1.45
	R 2113g	3	1.23 ± 0.04	1.14	0.01	1.21 - 1.24
	R 2113h	2	1.21 ± 0.01	0.12	0.001	1.211 - 1.213
	R 4018b	2	1.18 ± 0.32	3.07	0.04	1.16 - 1.20
<i>S.planus</i>	Y 5209a	2	1.38 ± 2.72	21.90	0.30	1.17 - 1.60
	Y 5221g	7	1.53 ± 0.22	15.78	0.24	1.30 - 1.91
	Y 5218b	1	1.41			
	Y 5201r	7	1.25 ± 0.11	0.20	0.12	1.11 - 1.43
	Y 5201a	2	1.29 ± 0.18	1.59	0.02	1.27 - 1.30

1-образцы

Диаметр умбриликаса взрослой раковины. Отношение диаметра умбриликаса к фрагмокону изучалось для каждой взрослой раковины этих двух видов. Это отношение колеблется в пределах от 0,29 до 0,46 у *O.puerulus* и от 0,05 до 0,33 у *S.planus*. Коэффициент изменчивости в каждом образце *S.planus* крайне большой ($V = 13-16$) по сравнению с таким же коэффициентом у *O.puerulus* ($V = 2-9$). Танабе (Танабе , 1975, текст-фиг. 15) указывал, что у *O.puerulus* это отношение постепенно меняется от умеренно эволютивных до умеренно инволютивных в разрезах района Обира.

Количество септ взрослых раковин. Количество септ варьирует от 40 до 57 у *O.puerulus* и от 51 до 64 у *S.planus*. Этот диапазон изменчивости у обоих видов постоянен безотносительно ко времени, а коэффициент изменчивости относительно мал в каждом из образцов этих двух видов.

С. Кратный дискриминантный анализ.

В предшествующих главах я исследовал онтогенез и изменчивость нескольких признаков двух видов с помощью унивариатного и бивариатного

анализов. Результаты онтогенетической аллометрии указывают, что морфология раковины на ранней и средней стадиях этих двух видов схожа. Значительные различия в размере и пропорциях между взрослыми раковинами этих двух видов, однако, существуют.

Некоторые авторы (Raup, Michelson, 1965; Raup, 1966, 1967) выражали морфологическое разнообразие раковин моллюсков, используя 4 простых параметра, а именно трансляцию, скорость расширения витков, длину генерационной кривой и отношение формы этой кривой. Поскольку трансляция равняется нулю у планиспиральных аммоноидей, основные особенности морфологии двух настоящих видов могут быть выражены оставшимися тремя параметрами (см. фиг. 4). Здесь я далее анализирую онтогенетическое изменение формы раковины этих двух видов, используя эти три параметра.

Основной компонентный анализ. Целью основного компонентного анализа является объективное суммирование массы наблюдений (Seal, 1964). Сначала подсчитывались главные векторы и вариантно-ковариантный матрикс трех параметров: отношение ширины витка к высоте витка, скорости расширения витка и расстояние генерационной кривой от оси в стадиях 5π , 7π , 8π и 9π у обоих видов и в стадии 10π у *S. planus* из образца R2II0 б'.

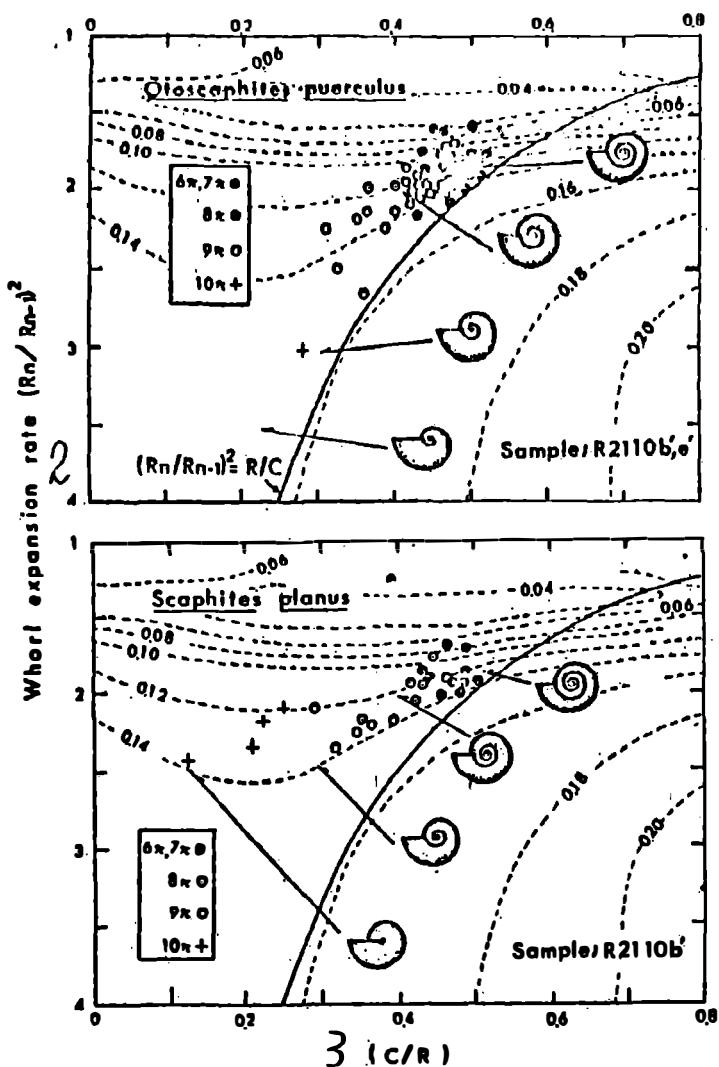
Эйжен-значение (the eigenvalues - λ_i) и ортогональный трансформационный матрикс (A) основных компонентов для этих двух видов сведены в табл. 4. Средний вектор для основных компонентов на каждой стадии у этих двух видов также показан на табл. 4. Результаты этого анализа могут означать, что эти параметры были сконцентрированы в средний вектор и три эйжен-значения. Первые два компонента объясняют около 95–99% общей изменчивости. На стадиях роста 5 и 7 коэффициенты первого и второго эйжен-векторов и первые два средних вектора напоминают друг друга у этих двух видов. С другой стороны, первые два средних вектора на стадии 9 у *S. planus* больше, чем эти

же вектора у *O. puerulus*. Причина может объясняться различием скорости расширения витков, как указано на фигуре II.

Таблица 4. Эйжен-векторы, ортогональный трансформационный матрикс средние векторы основных компонентов *O. puerulus* и *S. planus*. Три параметра: отношение ширины витка к его высоте, скорость расширения витка и расстояние генерационной кривой от оси были использованы для этого анализа. Образец № 2110 в'. Размер образца: *S. planus*, 5π , $N=11$; 7π , $N=10$; 8π , $N=11$; 9π , $N=9$; $N=6$. *O. puerulus* 5π , $N=11$; 7π , $N=11$; 8π , $N=11$; 9π , $N=9$.

Ли:эйжен-вектор (PV): процент общей изменчивости. А: ортогональный трансформационный матрикс. A_M : средние векторы основных компонентов. I - стадия роста, 2 - стадия

I-stage	<i>Scaphites planus</i> (YABE)				<i>Otoceraspites puerulus</i> (JIMBO)			
	λ_i	(PV)	A	$A\mu$	λ_i	(PV)	A	$A\mu$
2 age	$\lambda_1=0.00409$ (77.78%)	$0.2333 \quad -0.9655 \quad 0.1164$	-1.421		$\lambda_1=0.01187$ (81.86%)	$0.3760 \quad -0.9238 \quad 0.0721$	-1.096	
	$\lambda_2=0.00123$ (21.89%)	$0.9720 \quad 0.2321 \quad -0.0378$	1.660		$\lambda_2=0.00215$ (14.83%)	$0.8450 \quad 0.3736 \quad 0.3825$	1.924	
	$\lambda_3=0.00030$ (5.33%)	$0.0041 \quad 0.1299 \quad 0.9960$	0.748		$\lambda_3=0.00048$ (3.31%)	$0.3816 \quad 0.0833 \quad -0.9207$	0.206	
2 age	$\lambda_1=0.01773$ (95.99%)	$0.1278 \quad -0.9756 \quad 0.1784$	-1.669		$\lambda_1=0.01151$ (81.92%)	$0.0218 \quad -0.9846 \quad 0.1732$	-1.737	
	$\lambda_2=0.00061$ (3.30%)	$0.9730 \quad 0.1581 \quad 0.1679$	1.643		$\lambda_2=0.00230$ (16.37%)	$0.9904 \quad 0.0450 \quad 0.1308$	1.415	
	$\lambda_3=0.00013$ (0.71%)	$0.1939 \quad -0.1518 \quad -0.9692$	-0.472		$\lambda_3=0.00024$ (1.71%)	$0.1366 \quad -0.1687 \quad -0.9761$	-0.600	
2 age	$\lambda_1=0.01244$ (85.09%)	$0.1968 \quad -0.9761 \quad 0.0926$	-1.561		$\lambda_1=0.00829$ (82.32%)	$0.2225 \quad -0.8673 \quad 0.2221$	-1.285	
	$\lambda_2=0.00166$ (11.35%)	$0.9715 \quad 0.2069 \quad 0.1160$	1.671		$\lambda_2=0.00155$ (15.39%)	$0.9577 \quad 0.1871 \quad -0.2185$	1.475	
	$\lambda_3=0.00052$ (3.56%)	$0.1278 \quad -0.0684 \quad -0.9933$	-0.397		$\lambda_3=0.00023$ (2.29%)	$0.1575 \quad 0.2928 \quad 0.3430$	1.176	
2 age	$\lambda_1=0.02394$ (91.65%)	$0.4097 \quad -0.8072 \quad 0.1330$	-1.194		$\lambda_1=0.02252$ (91.55%)	$0.1236 \quad -0.9177 \quad 0.2105$	-1.721	
	$\lambda_2=0.00163$ (6.24%)	$0.6519 \quad 0.4482 \quad 0.7120$	2.010		$\lambda_2=0.00126$ (5.12%)	$0.7190 \quad -0.0619 \quad -0.6923$	0.434	
	$\lambda_3=0.00055$ (2.11%)	$0.7613 \quad 0.2431 \quad -0.8694$	-1.148		$\lambda_3=0.00082$ (3.33%)	$0.6867 \quad 0.2491 \quad 0.6829$	1.603	
2 age	$\lambda_1=0.07787$ (95.56%)	$0.3834 \quad -0.8198 \quad 0.1169$	-1.492					
	$\lambda_2=0.00293$ (3.60%)	$0.9351 \quad 0.3346 \quad -0.7540$	1.568					
	$\lambda_3=0.00069$ (0.84%)	$0.4969 \quad 0.3502 \quad 0.6387$	1.457					



Фиг. II. Онтогенетические изменения морфологии раковины и постоянство положения при плавании у *O.puerulus* и *S.planus*, выраженные простыми параметрами: скорость расширения витков и расстояние генерационной кривой от оси. Модель шкалы и индекс стабильности заимствованы из Raup (1967) и Raup, Chamberlain (1967): 1 - расстояние генерационной кривой от оси, 2 - скорость расширения витков, 3 - образец.

Анализ D^2 . Я исследовал различия средних значений трех упомянутых выше параметров обоих видов стадия за стадией с помощью статистического метода D^2 Махalanобиса (Mahalanobis et al., 1949). Дискриминантная функция и значение D^2 (генерализованное расстояние) легко подсчитываются из различных средних векторов и объединенных ковариантных матриц с помощью основного конденсационного метода (Rao, 1952).

$$D_p^2 = \sum_i \sum_j W^{ij} / (\bar{X}_{i1} - \bar{X}_{i2})(\bar{X}_{j1} - \bar{X}_{j2}),$$

где p - количество ~~меняющихся~~ величин. W_{ij} - величина обратная объединенному ковариантному матриксу ($ij = 1, 2 \dots p$). Требуемый критерий проверки дается как

$$F \equiv \frac{N_1 N_2 (N_1 + N_2 - p - 1) D_p^2}{p(N_1 + N_2)(N_1 + N_2 - 2)}$$

с вариантым отношением p и $(N_1 + N_2 - 1 - p)$ степенями свободы. Значение D_p и дискриминантная функция (DF) на каждой стадии следующая

5 π stage: $D^2 = 1.41$, $F = 2.37 < 3.16 = F_{0.05(1-3,11)}$, $P > 0.05$,
 $DF = -1.86x_1 - 69.68x_2 - 16.52x_3$.

7 π stage: $D^2 = 2.73$, $3.20 = F_{0.05(1-3,11)} < F = 4.26 < 5.19 = F_{0.01(1-3,11)}$,
 $0.05 > P > 0.01$, $DF = 19.20x_1 - 110.15x_2 - 11.04x_3$.

8 π stage: $D^2 = 0.09$, $F = 0.15 < 3.16 = F_{0.05(1-3,11)}$, $P > 0.05$,
 $DF = -2.81x_1 - 0.43x_2 - 8.32x_3$.

9 π stage: $D^2 = 2.64$, $3.34 = F_{0.05(1-3,11)} < F = 3.45 < 5.56 = F_{0.01(1-3,11)}$,
 $0.05 > P > 0.01$, $DF = 41.75x_1 - 5.62x_2 + 9.80x_3$.

Adult stage (*O. runcinatus*, 9 π : *S. planus*, 10 π): $D^2 = 52.13$,
 $F = 53.95 > 6.22 = F_{0.01(1-3,11)}$, $P < 0.01$,
 $DF = 125.49x_1 - 203.85x_2 - 66.37x_3$.

1 - стадия, 2 - взрослая стадия.

В каждой из 5, 7, 8 и 9 π - стадиях роста различие средних значений между двумя видами незначительно, с 95 или 99% достоверности. Напротив, значение D_p у взрослой стадии очень велико по сравнению с такими же значениями от юной до средней стадии. Различие между двумя видами является значительным с достоверностью 99%.

Следовательно, результаты D_p -анализа могут указывать, что различие в форме двух настоящих видов не проявляется вплоть до взрослой стадии.

Развитие сутуры

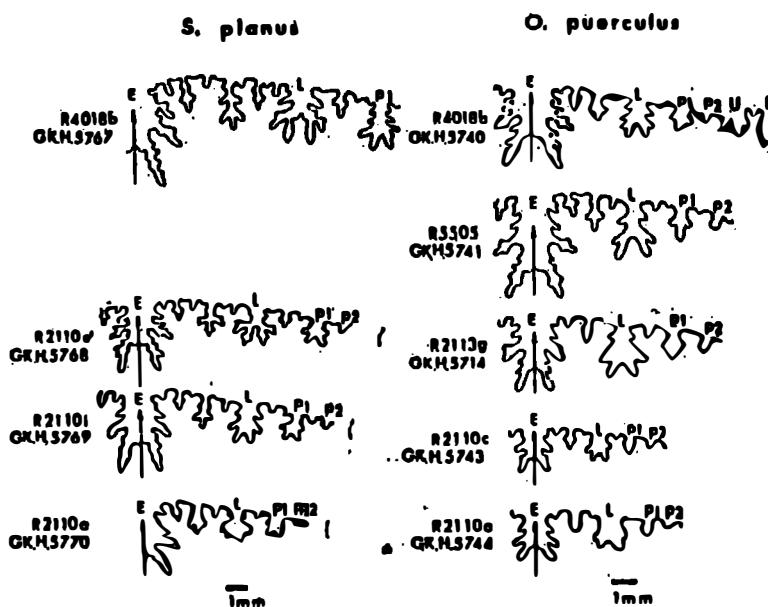
Давно было установлено, что сутуры аммоноидей являются одними из наиболее важных таксономических признаков из-за их стабильности и регулярности (Schindewolf, 1960; Kullmann, Wiedmann, 1970). Среди многих меловых аммоноидей Scaphitidae является хорошим примером, поскольку их сутуры отчетливо эволюционировали (Cobban, 1951; Wiedmann 1965, 1969).

Согласно данным Виедмана (1965), эволюция сутуры скафитид выражает-

ся удлинением сёдел первичной сутуры, E,L,U,J.

Таким образом, я предложил новый элемент – ложные лопасти (символ p) для нескольких рассечений седла LU, которые произошли от гребней седла основной формы – *Eosaphites*.

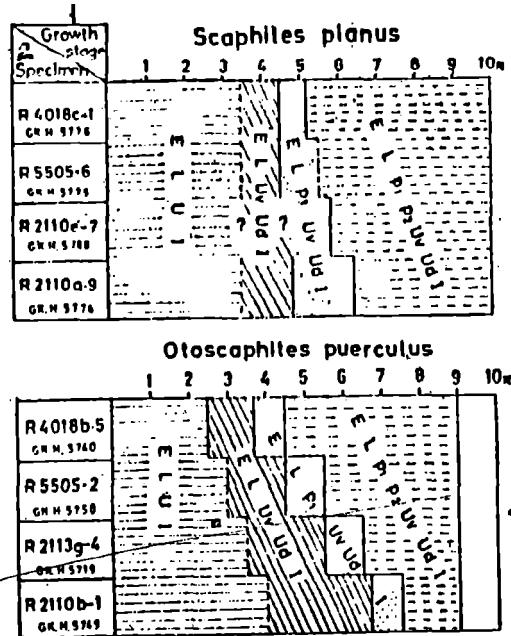
Сходное увеличение расчлененности и глубины рассечения наблюдается в ряде поколений этих двух видов. Эволюционные особенности взрослых сутур в разрезе района Обира показаны на Фиг. I2. В каждом случае взрослая сутура обоих видов выражается формулой $E p_1 p_2 U v U d$. Хотя у *S.planus* расчленен на четыре лопасти, а у *O.puerulus* p_1 расчленен на три лопасти, каждый элемент этих двух видов постепенно усложняется во времени.



Фиг. I2. Тенденции эволюции взрослых сутур *O.puerulus* и *S.planus* в разрезе района Обира

Таким образом, я наблюдал онтогенетическое развитие сутуры у двух видов. Тенденции этого развития в разрезах Обира обобщены на фиг. I3. У обоих видов p_1 и p_2 появляются постепенно и довольно рано во времени, но скорость эволюции *O.puerulus* более быстрая, чем у *S.planus*. Вплоть до стадии 8 π форма каждого элемента в основном схожа у обоих видов. Несколько мне пока известно, изменчивость сутуры на

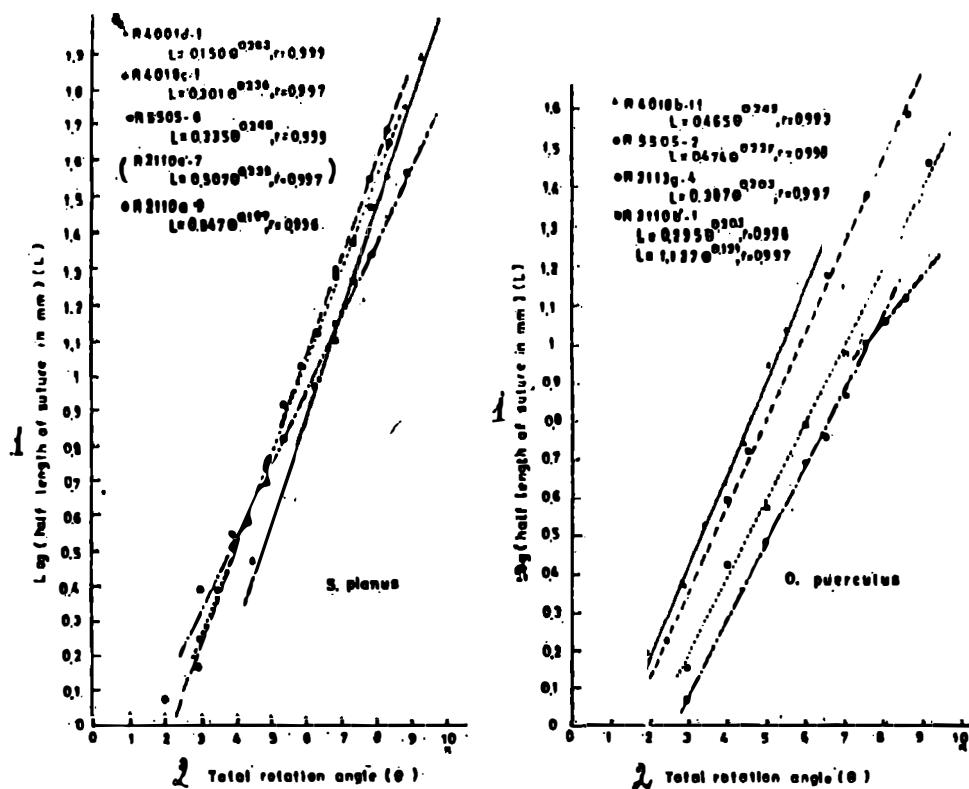
любой стадии в каждом образце обычно незначительна.



Фиг.13. Тенденции эволюции онтогенетического развития сутура у *O. puerulus* и *S. planus* в разрезе района Обира: I - стадии роста, 2 образец.

Затем я исследовал рост половинной длины сутуры обоих видов в отношении к общему углу оборота с помощью метода наименьшего квадрата. Результаты отражены на Фиг.14. Это отношение роста у *O.puerulus* увеличивается со временем в соответствии с увеличением индекса начального роста. С другой стороны, это отношение у *S.planus* увеличивается со временем по мере уменьшения индекса начального роста. Интересно отметить, что у обоих видов наблюдается близкое отношение между сложностью сутуры и ростом толщины септ и вентральной стенки. Сложность их сутур увеличивается во времени по мере уменьшения отношения роста толщины раковин. Более того, на стадии 7 у экземпляра R2110b' - I (G.K.N. 5749) *O.puerulus* (см. фиг.14) может наблюдаться отчетливый переломный момент в росте сутуры. начиная с этой стадии, отношение роста резко уменьшается от 0,203 до 0,121. В образцах из того же самого горизонта, что и R2110b' эта стадия почти соответствует диапазону переломного момента экземпляров, где рост толщины вентральной стени -

ки и стенок септ меняется от негативной до позитивной аллометрии (см. фиг. 7-8).



Фиг. 14. Особенности роста половинной длины сутуры к общему углу поворота в выбранных экземплярах *O. puerulus* и *S. planus* из района Обира: [1 - \log (половинная длина сутуры в мм); 2 - угол общего поворота].

Как указывал А. Зейлахер (Seilacher, 1975), эволюция сутур аммонитов в некоторых линиях уменьшила до минимума неукрепленные участки стенки фрагмокона, давая возможность утоняться внешней стенке. Упомянутая выше особенность роста сутур у двух изучаемых здесь видов, возможно, подтверждает интерпретацию А. Зейлахера.

Функциональная эволюция

A. Эволюция плавучести.

Ряд авторов (Denton, Gilpin-Brown, 1961a, 1966, 1971, 1973; Denton et al., 1967; Collins, Minton, 1967) определяли механизм контроля плавучести у таких нынешивущих камерных головоногих, как

Nautilus, *Sepia* и *Spirula*. По данным этих исследователей, указанные животные могут контролировать об'ем газового пространства в камерах путем изменения количества жидкости, проходящей через сифон, стеник которого проницаемы для жидкостей. Дентон и Джилпин-Браун (Denton, Gilpin-Brown, 1973) сделали заключение, что роль стенки сифона в контроле плавучести камерных головоногих оставалась одной и той же у огромного разнообразия форм через большую часть исторического развития этой группы.

Полагая, что упомянутая выше функция камерной раковины и стеник сифона может иметь место и у аммоидей, я обсуждаю здесь эволюцию плавучести двух изучаемых видов.

Размер фрагмокона взрослых раковин этих двух видов постепенно увеличивается во времени по мере увеличения отношения роста длины радиуса к углу общего поворота в четвертой фазе роста от $5,5\pi$. Однако количество септ и спиральная длина фрагмокона не меняется во времени. Эти факты свидетельствуют о том, что об'ем камер взрослых раковин постепенно возрастал во времени.

Отношение роста толщины септ и вентральной стенки к длине радиуса в более поздней стадии (са. $7,5\pi$) постепенно уменьшается во времени от позитивной аллометрии к изометрии или небольшой негативной аллометрии. Поэтому относительный вес материала раковины к ее об'ему у обоих видов уменьшается во времени. Указанная выше филетическая тенденция предполагает, что плавучесть обоих видов постепенно увеличивается во времени.

В порядке количественного определения этой тенденции я подсчитал приблизительную плавучесть нескольких взрослых раковин этих двух видов. Плотность пустой раковины аммоидей выражается следующим образом

$$\frac{pw \cdot V_a}{pw \cdot (V_t - V_b)},$$

где v_t является общим об'емом воды, вытесненной раковиной и животным, v_b - об'ем животного, предположительно эквивалентный об'ему жилой камеры, v_s - об'ем материала раковины, ρ_w - плотность морской воды ($= 1,03$) и ρ_s - плотность материала раковины, предположительно равную 2,62 (Reyment, 1958, 1973).

Нейтрально пловучая раковина аммоидей дается следующим выражением

$$\frac{\rho_s \cdot v_s}{\rho_w \cdot (v_t - v_b) - (v_p \cdot \rho_w) \cdot F_s} = \rho_w \quad (I)$$

где v_p - об'ем камер, а F_s - предел пловучести, необходимый для того, чтобы затопить пустую раковину. F_s может быть выделен из уравнения (I).

$$F_s = [\rho_w^2 \cdot (v_t - v_b) - \rho_s \cdot v_s] / v_p \cdot \rho_w^2$$

Используя эту формулу, я вычислил F_s для нескольких взрослых раковин *O. puerulus* (Tanabe, 1975, табл. 5).

Однако, если мы обсуждаем пловучесть живых аммоидей, мы должны принимать во внимание вес септ, стенки сифона и мягких частей. В моей предшествующей работе я пренебрег весом этих характеристик.

По данным Дентона и Джилпин-Брауна (Denton, Gilpin-Brown, 1973) почти все ткани современных головоногих немного плотнее морской воды (например, у *Nautilus macromphalus* 1,067). Это значит, что мягкая часть головоногих является одним из важных компонентов, способствующих затоплению. Труман (Truman, 1941) взвесил несколько септ и стенку сифона таких юрских аммонитов, как *Promicroceras marstonense*, *Dactylioceras commune* и *Ludwigia baylei*. В этих аммонитах пропорции веса септ и сифонной стенки составляют соответственно 3-6% и 1% от общего веса раковины. Я измерил вес и об'ем определенных частей раковины у нескольких экземпляров *Nautilus pompilius* из района вблизи острова Минданао, Филиппины. Результаты показывают, что вес сифонной стенки составляет только

0,1-0,2% общего веса раковины. Вес септ по отношению к общему весу раковины составляет 15-19%. Последнее значение несколько превышает оценку Трумана, полученную при изучении юрских аммонитов.

Для того, чтобы определить пропорцию веса септ к общему весу раковины двух изучаемых видов, я сравнил отношение роста толщины септ к толщине вентральной стенки у этих видов и у *N. rompilius*. Отношение роста у двух видов указывает на легкую негативную аллометрию до изометрии в выбранных образцах (например, у *O. puerulus* экз. R2110a, N=5, $\bar{\alpha} = 0,975$, $V = 12,7$, $S = 0,124$; экз. R4018 в., N=3, $\bar{\alpha} = 1,016$, $V = 15,9$; $S = 0,161$; *S. planus* экз. Y522I g, N=4, $\bar{\alpha} = 0,841$, $V = 11,8$, $S = 0,099$). С другой стороны, рост у *N. rompilius* является слегка позитивно аллометрическим (образец из Минданао, N=3, $\bar{\alpha} = 1,123$; $V = 3,84$, $S = 0,043$).

N. rompilius имеет простые вогнутые септы в противоположность сложным желобчатым септам аммонитов. Однако, Вестерманн (Westermann, 1975) указывал, что септы у верхнемеловых *Pachydiscus* к периферии уменьшаются в толщине почти с такой же скоростью, с какой растет морфологическая сложность септы.

Этот факт значит, что если мы примем во внимание избыток веса по причине сложности септ, то пропорция веса септ к общему весу раковины у двух рассматриваемых видов может быть меньше подобного значения у *N. rompilius*.

Таким образом, я подсчитал уточненную плотность нескольких взрослых экземпляров этих двух видов, допуская, что плотность мягких тканей равна 1,067, и пропорции объема септ составляют 5% и 15% от общего объема раковины соответственно. Пересмотренная плотность живых аммоидей выражается следующим образом:

$$\frac{pw \cdot V_a - V_b \cdot (1,067 - pw)}{pw \cdot (wt - W_b)}$$

Ранее я определял об'ем раковинного материала у *O. puerulus*, способствующего поддержанию конической формы раковины с округлым поперечным сечением (Talave, 1975, стр. 126). В этой работе я пренебрег тем обстоятельством, что толщина стенки раковины растет по экспоненте в отношении к длине витка, соответственно, плотность раковины некоторых экземпляров слишком велика по сравнению с плотностью морской воды. Для изучения об'ема стенки раковины очень важно иметь в виду, что толщина стенки раковины резко увеличивается от негативной аллометрии до сильной позитивной аллометрии, начиная приблизительно от стадии 7,5π в экземплярах этих двух видов из низов среднего турона (см. фиг. 7). Упомянутые выше сведения могут указывать на то, что простая коническая модель не может быть принятой для этих двух видов при оценке об'ема стенки раковины.

Поэтому я снова рассчитал об'ем некоторых взрослых экземпляров этих двух видов, рассматривая каждый экземпляр как комбинацию конуса и полуконуса, разделенных на стадии 7,5π. Результаты подсчета пловучести для этих двух видов приведены на таблице 5.

Таблица 5. Приблизительный подсчет плотности нескольких взрослых раковин *O. puerulus* и *S. planus*. V_c об'ем камер с пренебрежением к об'ему септ. V_b об'ем жилой камеры, предпочтительно эквивалентный об'ему мягкой части. V_{sw} об'ем стенки раковины. (5%) и V_s (15%) являются об'емом септ., составляющих предположительно 5% и 15% от общего об'ема раковины соответственно. D (5%) и D (15%) являются плотностями раковин при условиях V_s (5%) и V_s (15%) соответственно. F_s значит пропорцию веса, необходимого для затопления каждой живой раковины.

Species	Specimen	V_c	V_b	V_{sw}	$V_s(5\%)$	$V_s(15\%)$	$D(5\%)$	$D(15\%)$	F_s
<i>O. puerulus</i>	R 2110b'-1	0.18 c.c.	0.41 c.c.	0.001 c.c.	0.001 c.c.	0.014 c.c.	0.885 (0.209)	0.982 (0.073)	
	-2	0.18	0.46	0.078	0.001	0.014	0.871 (0.226)	0.970 (0.089)	
	-3	0.19	0.48	0.091	0.005	0.017	0.877 (0.123)	1.055 (—)	
	-4	0.16	0.51	0.090	0.005	0.016	1.010 (—)	1.153 (—)	
	-5	0.14	0.45	0.080	0.001	0.014	1.045 (—)	1.160 (—)	
	-6	0.22	0.51	0.103	0.006	0.018	0.907 (0.178)	1.010 (0.032)	
<i>S. planus</i>	R 4018b-1	0.39	0.74	0.111	0.006	0.020	0.647 (0.486)	0.718 (0.410)	
	-2	0.42	0.76	0.126	0.007	0.022	0.670 (0.463)	0.740 (0.378)	
<i>S. planus</i>	Y 5221g-1	0.20	0.90	0.105	0.006	0.019	1.032 (—)	1.140 (—)	
	-2	0.34	1.16	0.162	0.008	0.027	0.911 (0.170)	1.009 (0.031)	

I - виды, 2 - экземпляры.

У экземпляров рассматриваемых видов из нижних горизонтов (к 2110^в и к 5221г) плотности их раковин почти равна или чуть больше, чем плотность морской воды в "непотопляемом" состоянии. Наоборот, два экземпляра *O. rueticulus* из верхнего горизонта (к 4018^в) имеют более низкую плотность, чем морская вода.

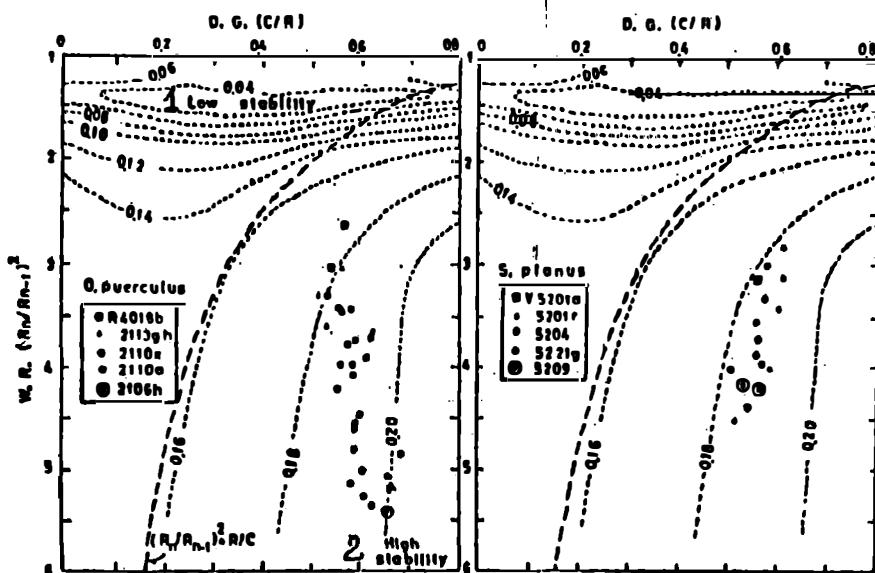
Результаты подсчета пловучести могут дать доказательство того, что два рассматриваемых вида постепенно эволюционировали в направлении избытка пловучести.

В. Эволюция устойчивости.

Реконструкция устойчивости раковин аммоидей имеет большое значение для определения их прижизненного положения и способности к плаванию.

Некоторые авторы (Raup, 1967; Raup, Chamberlain, 1967) дали метод определения центра тяжести и пловучести и графически проиллюстрировали устойчивость многих раковин аммоидей, используя два простых параметра: скорость расширения витка и расстояние генерационной кривой от оси. Они рассматривали каждую раковину аммоидей как имеющую круглое поперечное сечение и постоянную толщину раковины. В соответствии с их методом индекс устойчивости выражается расстоянием между центром тяжести и центром пловучести, разделенным ^и диаметром раковины. Применяя этот метод к двум изучаемым видам, я исследовал индекс устойчивости каждой раковины. Онтогенетические изменения этих двух видов показаны на фиг. II. В течение стадии нормального завивания устойчивость обоих видов почти постоянна (0,12-0,14). Напротив, устойчивость обоих видов резко изменяется почти от стадии I0^и к взрослой стадии с изменением морфологии раковины от нормально до ненормально завитой (см. фиг. I5). Индекс устойчивости взрослых экземпляров *O. rueticulus* разреза

постепенно уменьшается во времени приблизительно от 0,20 до 0,17. В случае *S. planus* индекс постоянен (0,18-0,19) в разрезе района Оубари.



Фиг. I5. Исторические изменения морфологии и устойчивости в положении плавания взрослых раковин *O. puerulus* и *S. planus* в разрезах районов Обира и Оубари: 1 - низкая устойчивость, 2 - высокая устойчивость.

С. Эволюция образа жизни.

В этой главе я обсуждаю эволюцию образа жизни *O. puerulus* и *S. planus*, основываясь на таких косвенных данных, как результаты морфологического анализа, подсчет пловучести и характер захоронения.

Значительно большие плотности раковин взрослых экземпляров этих двух видов из низов среднего турона в "незатопляемом" состоянии, по-видимому, указывают, что их камерные раковины возможно не были столь эффективными для контроля пловучести. В случае с *Nautillus macromphalus* плотности раковины без жидкости составляют от 0,90 до 0,91, т.е. чуть меньше, чем плотность морской воды, а живые раковины сохраняют нейтральную пловучесть с затопляемостью около 10% (Denton, Giplin-Brown, 1966).

Исходя из скученного характера захоронения и хорошей сохранности

апертур, а также сравнивая плотности раковин двух изучаемых видов *O. macromphalus*, образ жизни взрослой стадии этих двух видов из низов среднего турона. *Онцелус*, вероятно, в основном бентосным, даже если они могли медленно плавать. С другой стороны две взрослых раковины *O. puerulus* из верхнего горизонта (R4018b) приближаются к нейтральной пловучести с потопляемостью 39–40%. Если мы примем во внимание ошибку, происходящую из-за применения модели гипотетической раковины, то эти два экземпляра имели плотности меньшие, чем плотность морской воды. Возможно, *O. puerulus* менял свой образ жизни во взрослой стадии от бентосного к планктонному или нектонному во времени по мере увеличения пловучести. Низкая плотность, сходная с плотностью *O. puerulus* из образца R4018b, известна в нескольких нормально завитых аммонитах (Nepton-stall, 1970; Raup, 1973; Reumont, 1973; Mutvei and Reumont, 1973).

В отношении *S. planus* из верхних стратиграфических уровней я не подсчитывал пловучесть раковин. Изменение характера роста толщины септ и вентральной стенки к длине радиуса показывает во времени ту же самую тенденцию, что и *O. puerulus*. Соответственно можно принять, что образ жизни во взрослой стадии *S. planus* из верхней части турона был планктонным или нектонным, как у *O. puerulus*. Однако, высокая устойчивость взрослых раковин обоих видов на протяжении турона может означать, что они не могли плавать так быстро, как многие нормально завитые аммоидеи. При всем этом, способность к передвижению была ограничена главным образом вертикальным направлением (планктонный образ жизни) для взрослых экземпляров этих двух видов из верхней части турона.

В течение стадии нормального завивания этих двух видов рост толщины септ и вентральной стенки к длине радиуса указывает на изометрию и легкую негативную аллометрию. Более того, в экземплярах из верхних горизонтов около стадии 7,5 π существует отчетливый

переломный момент в росте этих двух характеристик. К сожалению, мне не удалось наблюдать полностью сохранившихся жилых камер в юных раковинах этих двух видов. Но некоторые юные раковины имеют жилые камеры длиннее, чем 2π . Если мы допустим, что длина жилой камеры юных раковин равнялась 2π , то стадия $7,5\pi$ может отвечать основанию жилой камеры в стадии, где рост витка меняется от нормального к ненормальному завиванию. Было известно, что между многими измерениями завитых раковин аммоидей существует изометрическое или слегка негативное аллометрическое взаимоотношение (Obata, 1959; Neumont, Sanderberg, 1963; Westermann, 1971). Упомянутые выше характеристики особенностей роста толщины септ и вентральной стенки могут предполагать, что образ жизни этих двух видов в стадии нормального завивания на протяжении всего турона был нектонным. Скученное захоронение также может означать, что эти два вида были плодовитыми по сравнению с другими аммонитами из верхнего мела Хоккайдо и Южного Сахалина. Более того, распространение этих двух видов ограничено фациями алевритистых аргиллитов в изученных районах. Возможно, место их распространения было ограничено внутри относительно узкого пространства.

В. Прочность сифонной стенки и диапазон глубин.

Здесь я кратко обсуждаю прочность сифонной стенки и диапазон глубин обитания этих двух видов.

Некоторые исследователи (Denton, Gilpin-Brown, 1961а, б, 1966, 1971, 1973) выяснили, что общее давление газа в камерах *Nautillus*, *Sepia* и *Spirula* всегда меньше, чем атмосферное давление (например у *N. macromphalus* — са. 0,91 атм) независимо от глубины, на которой обитает каждое животное. Это значит, что всякая раковина должна быть достаточно прочной, чтобы выдержать гидростатическое давление, эквивалентное наибольшей глубине, на которой может обитать животное. Ряд авторов (Denton, Gilpin-Brown, 1966,

1971; Raup , Takahashi , 1966; Collins , Ninton , 1967) экспериментально показали, что сифонная стенка у *Nautilus* и *Spirula* является наиболее слабой частью внутри раковины. Denton и Gilpin-Brown (1966) также разработали метод подсчета прочности сифонной стенки *Nautilus*. По их данным предел гидростатического давления (p), при котором возможен прорыв стенки, выражается следующей формулой

$$p = K \cdot \frac{T_w}{R_s},$$

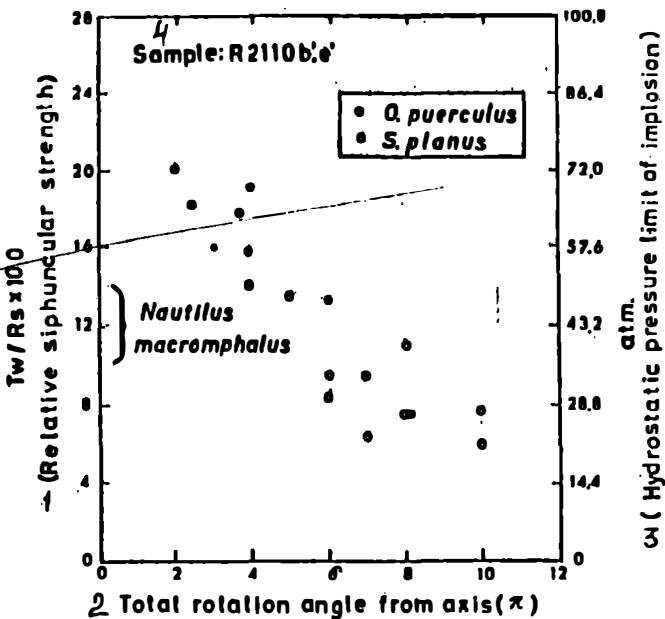
где K является пределом прочности на разрыв сифонной стенки, T_w является ее толщиной и R_s является радиусом сифонной трубы. Они определяют предел прочности на разрыв в 35–37 кг/см² для сифонной стени *N. macromphalus*.

Westermann (1971) оценивал прочность сифона нескольких мезозойских аммонитов, используя параметр $T_w/R_s \times 100$ (его относительная прочность сифона). Он определил эту прочность у *Lytoceratina* и *Phylloceratina* от 10 до 19, что превышает прочность сифона Аммонитина (3–6,5).

Мы должны оценивать прочность сифона аммоидей лишь после соответствующего учета диагенетического изменения толщины стенки сифона. Основываясь на данных о *Nautilus pompilius*, Mutvei (1975) предполагал, что диагенетическое уменьшение толщины стенки жесткой трубы аммоидей достигало 50% или более. Поэтому я подсчитывал относительную прочность сифона у двух изучаемых видов на изначальной толщине стенки, найденной путем удвоения наблюдаемой толщины. Результаты сведены на фиг. I6.

Низкое значение в поздней стадии может означать, что диапазоны глубин взрослых особей этих двух видов были меньше, чем у *Nautilus macromphalus* (0-са. 600 м, Denton , Gilpin-Brown , 1973). Если допустить, что предел прочности на растяжение стенки сифона у обоих видов был эквивалентен этому же пределу у *N. macromphalus* , то бати-

метрический предел разрыва сифона во взрослом стадии оценивается приблизительно в 200 м, максимум до 300 м.

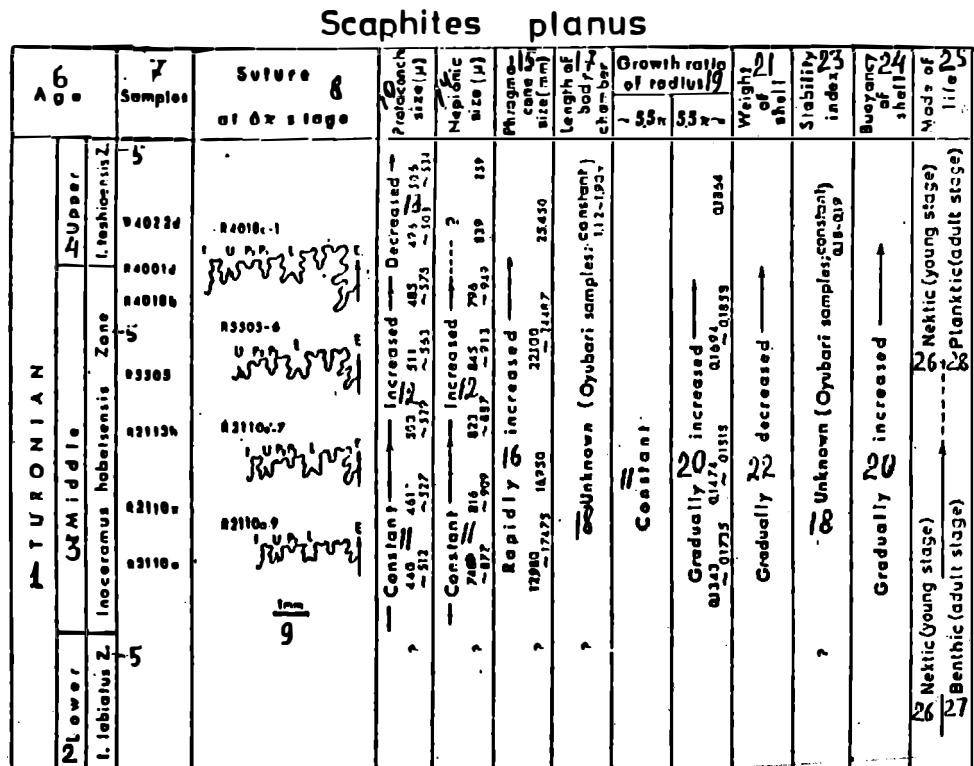


Фиг. I6. Онтогенетические изменения относительной прочности сифона и предел гидростатического давления, при котором происходит его разрыв у *O.puerulus* и *S.planus*. T_w – толщина стенки сифона, R_s – радиус сифонной трубки. Предел гидростатического давления оценивается исходя из того, что предел прочности стенок трубы сифона у этих двух видов эквивалентен этому пределу прочности у *Nautilus macromph* (36 кг/см²), Denton, Gilpin-Brown, 1966): 1 – относительная прочность сифона, 2 – угол общего поворота от оси (π), 3 – предел гидростатического давления, при котором происходит разрыв (в атмосферах), 4 – образец.

Функциональная эволюция двух изучаемых видов суммирована на рис. I7 и I8 соответственно.

Otoscapites puerulus

Фиг. I7. Функциональная эволюция *Otoscapites puerulus* (Jimbo) в разрезах турона района Обира: [I - турон, 2 - нижний, 3 - средний, 4 - верхний, 5 - зона, 6 - возраст, 7 - образец, 8 - сутура на стадии 6π, 9 - 1 миллиметр, 10 - размер протоконха (в мкм), 11 - постоянный, 12 - увеличивался, 13 - уменьшался, 14 - размер личинки (в мкм), 15 - размер фрагмокона (в мм), 16 - быстро увеличивался, 17 - длина жилой камеры, 18 - постепенно укорачивалась, 19 - отношение роста радиуса, 20 - постепенно увеличивалась, 21 - вес раковины, 22 - постепенно уменьшался, 23 - индекс устойчивости, 24 - низкий, 25 - высокий, 26 -ловучесть раковины, 27 - образ жизни, 28 - нектонный (юная стадия), 29 - бентосная (взрослая стадия), 30 - планктонная (взрослая стадия).]



Фиг. 18. Функциональная эволюция *Scaphites planus* (Yabe) в разрезе турона района Обира: 1 - турон, 2 - нижний, 3 - средний, 4 - верхний, 5 - зона, 6 - возраст, 7 - образцы, 8 - сутура на стадии 6 π , 9 - 1 миллиметр, 10 - размер протоконха (в II - постоянный, 12 - увеличивался, 13 - уменьшался, 14 - различинки (в мкм), 15 - размер фрагмокона (в мм), 16 - быстро увеличивался, 17 - длина жилой камеры, 18 - неизвестна (у из Оюбари - постоянна), 19 - отношения роста радиуса, 20 - постепенно увеличивалась, 21 - вес раковины, 22 - постепенно 23 - индекс устойчивости, 24 - пловучесть раковины, 25 - образ жизни, 26 - нектонный (юная стадия), 27 - бентосный (взрослая стадия), 28 - планктонный (взрослая стадия)

Таксономические положения

Здесь я обсуждаю таксономические взаимоотношения между *O. puerulus* и *S. planus* и проблему полового диморфизма.

Как уже упоминалось в предшествующих главах, географическое и

стратиграфическое положение этих двух видов вполне идентично. Особенности роста длины радиуса, высоты и ширины витков, толщина умбиликуса, септ и вентральной стенки также очень схожи вплоть до

Более того, особенности эволюции нескольких характеристик раковины и сутур весьма похожи у обоих видов. Сходство характера сутур может указывать, что эти два вида таксономически относились друг с другом.

Между взрослыми раковинами этих двух видов существует и несколько различий, таких как размер раковины, форма апертуры, скорость закручивания, спиральная длина фрагмокона, количество септ и сложность взрослых сутур.

Makowski (1962), Callomon (1963), Westermann (1964), Nouša (1965), Cobban (1969) сообщали о многочисленных примерах диморфизма у взрослых аммонитов. По их мнению диморфизм выражается главным образом в различиях размера и формы, и малая форма рассматривается в качестве самца, а большая – как самка. Пара латеральных лопастей или вентральный рост у малой формы наблюдаются часто. Palfrahan (1969) указывал, что латеральные лопасти, существующие у малых форм, возможно, были органами, имеющими отношение к половой деятельности. К настоящему времени какое-либо функциональное или таксономическое значение лопастей еще не было выяснено. И сейчас остается под вопросом возможность рассматривать лопасти в качестве диагностического признака самцов.

О половом диморфизме у Scaphitidae было представлено две идеи. Makowski (1962), Nouša (1965) и Cobban (1969) указывали, что половой диморфизм выражается различиями размеров между крупными и малыми формами и существование ^мумбиликального раздува у крупной формы.

Между тем, Wiedmann (1965) предположил возможность полового диморфизма между крупными формами с простыми апертурами (его *S. scaphites* (в.в.) и лопастными мелкими формами (его *S. (Otoscaphites)*

S.(*Hyposcaphites*) и S.(*Pteroscaphites*)).

Я не мог найти какой-либо прерывистой изменчивости у *S.planus* зависящей от различий размеров и существования умбрикального раздува. Стадия развития умбрикальных раздувов у *S.planus* изменяется от экземпляра к экземпляру.

Следовательно, упомянутые выше сходства между двумя изучаемыми видами дают возможность предполагать половой диморфизм. Однако, в этом исследовании я не могу решить, являются ли эти сходства между этими двумя видами результатом полового диморфизма или эволюционной конвергенции из-за полифилетического происхождения. Для того, чтобы решить, какая из альтернативных интерпретаций, указанных выше, верна, необходимы более полные данные о значении лопастей, а также исследования диморфизма у современных головоногих.

Надсемейство *Scaphitaceae* Meek, 1876

Семейство *Scaphitidae* Meek, 1876

Род *Otoscaphites* Wright, 1953

Типовой вид *Ammonites bladenensis* Schlüter, 1871

Otoscaphites puerulus (Jimbo)

Табл.62, фиг. I-9; Табл.64, фиг. I-5

- 1894. *Scaphites puerulus* Jimbo, Palaeont. Abh. Neue Folge, Bd. 2, Heft 3, p. 37, pl. 5, fig. 4.
- ? 1902. *Scaphites incrassatus* ANDERSON, Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. III, vol. 2, no. 1. p. 113, pl. 3, figs. 74-77.
- 1910. *Yezoites puerulus* (JIMBO) : YABE, Beitr. Paläont. Geol. Oester.-Ungarns u. des Orients, vol. 23, p. 170-171, pl. 15, figs. 20-22.
- 1910. *Yezoites puerulus* (JIMBO) var. *leptiochensis* YABE, op. cit., p. 171-172, pl. 15, figs. 23-27.
- 1953. *Otoscaphites puerulus* (YABE) : WRIGHT, Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. 6, p. 475.
- ? 1958. *Scaphites incrassatus* ANDERSON, Geol. Soc. Amer., Special Papers, no. 16, p. 251, pl. 27, figs. 1, 1 a-c.
- 1963. *Otoscaphites puerulus* (JIMBO) : MATSUMOTO, Palaeont. Soc. Japan, 24th Anniv. Vol., p. 44, pl. 6, fig. 4.
- non 1965. *Scaphites puerulus* JIMBO: VERECHAGIN et al., A Field Atlas of the Cretaceous Fauna from Northeast Soviet Socialist Republics, p. 42, pl. 33, fig. 4.
- non 1965. *Scaphites* (*Otoscaphites*?) *puerulus* JIMBO: WIEDMANN, Palaeontology, vol. 8, pt. 3, p. 433-434, text-fig. 9; pl. 50, figs. 1-2.
- 1975. *Otoscaphites puerulus* (JIMBO) : TANABE, Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S., no. 99, pp. 109-132, pls. 10-11.

Типичный экземпляр. Matsumoto (1963) характеризовал показанный Jimbo (1894) экземпляр из Панкемо-юбари Ривер района Оюбари как лектотип. Этот образец хранится в университете Токийского университета с регистрационным номером GT I-T20 (=MM 7520).

Замечания. *Scaphites inermis* Anderson (1902, 1958) из верхнего мела Орегона весьма напоминает настоящий вид своим краевым очертанием и орнаментацией поверхности. Yabe (1910) и Matsumoto (1959 в) считали *S. inermis* идентичным с *O. puerulus*. Описания Андерсона, однако слишком недостаточны для точного сравнения орегонского вида с настоящим видом.

В течение долгого времени считалось, что изучаемый вид распространяется вплоть до коньяка (Yabe, 1910; Matsumoto, 1943). Позже Wright (1953) и Tanabe (1975) указывали, что "puerulus" из японского коньяка гораздо сильнее орнаментирован, чем туронский вид. Недавно Tanabe (1977) показал, что коньякский *Otoscaphites* из северного района Тихого океана включает *O. klamathensis* (Anderson) и *O. matsumotoi* Tanabe.

S. puerulus Jimbo (Верещагин и др., 1965) с северо-восточного берега Сибири, возможно является синонимом *O. matsumotoi*.

~~s. (O.?) puerulus~~ Jimbo (Wiedmann, 1965) из верхнего турона Часта Кантри, Калифорния может относиться к *O. bladenensis* Schlüter, судя по степени развития взрослой сутуры.

Yabe (1910) var *teshioensis* может быть включен в крупные формы настоящего вида.

Географическое распространение. Настоящий вид в изобилии встречается в различных районах Хоккайдо и Южного Сахалина.

Род *Scaphites* Parkinson, 1811

Типовой вид. *Scaphites equalis* J. Sowerby, 1811.

Scaphites planus (Jabe)

Табл. 63, фиг. I-8; табл. 64, фиг. 6-9

- ? 1902. *Scaphites condoni* ANDERSON, Proc. Calif. Acad. Sci., Ser. III, III, vol. 2, p. 111, pl. 2, figs. 58-63.
1910. *Yezoites planus* YABE, Beitr. Paläont. Geol. Oester.-Ungarns u. des Orients, vol. 23, p. 167-180, pl. 16, figs. 11-18.
1910. *Yezoites planus* var. *gigas* YABE, op. cit., pl. 16, fig. 10.
- non 1920. *Scaphites planus* ROMAN and MAZERAN, Mus. Hist. Nat. Lyon Archives, vol. 12, Mem. 2, p. 13, pl. 4, figs. 16-17.
- ? 1958. *Scaphites condoni* ANDERSON, Geol. Soc. Amer., Special Papers, no. 16, p. 249, pl. 24, figs. 6a-e.
1966. *Scaphites planus* YABE: VENEGASIN et al., A Field Atlas of the Cretaceous Fauna from Northeast Soviet Socialist Republic, p. 41-42, pl. 33, figs. 3a; b.

Замечание. Как указывал Matsumoto (1959) настоящий вид весьма напоминает *S.condoni* Anderson (1902, 1958) из верхнего мела Орегона поверхностным орнаментом и раздутостью взрослой раковины. Но взрослая сутура *S.condoni* проще, чем сутура *S.planus*. В настоящее время я не могу решить, является ли это небольшое различие между этими двумя видами только витривидовой изменчивостью или нет?

Заключение

Otoscaphites puerulus (Jimbo) и *Scaphites planus* (Yabe) являются доминирующими аммонитами в фациях алевритистых аргиллитов турона Хоккайдо и Южного Сахалина. В этом исследовании я рассматривал функциональную эволюцию этих двух видов на основе биометрического и гидростатического изучения многочисленных образцов из района Быкова Южного Сахалина и районов Саку, Обира и Оюбари Хоккайдо. В результате этого исследования получены следующие результаты.

I. Результаты анализа относительного роста указывают, что оба вида постепенно эволюционировали в направлении избытка пловучести.

Исходя из таких косвенных данных, как результаты приближенного подсчета плотности раковины и анализ относительного роста и характера распределения, можно сделать вывод о том, что *O.puerulus*, вероятно, изменил во времени образ жизни во взрослой стадии

от бентосного к планктонному. Результаты подсчета пловучести также предполагают бентосный образ жизни *S. planus* во взрослой стадии от нижнего турона до низов среднего турона. В течение стадии нормального завивания эти два вида, возможно, сохраняли нектопланктонный образ жизни на протяжении всего турона из-за слегка негативного аллометрического или изометрического роста толщины раковины, также как и многие нормально завитые аммониты.

3. Высокая устойчивость взрослых особей этих двух видов может указывать, что они не могли плавать так быстро, как многие нормально завитые аммониты.

4. Оба вида имеют меньшую прочность сифона, чем *Nautilus macromphalus Sowerby*, соответственно их диапазон глубин был, по-видимому, меньше, чем у *N. macromphalus* (0-300 м, Denton, Gilpin-Brown, 1973).

5. У обоих видов наблюдается близкое взаимоотношение между увеличением сложности сутуры и уменьшением толщины септ и вентральной стенки. Это наблюдение может подтверждать интерпретацию А. Зейлахера (Seilacher, 1975) в отношении того, что эволюция сутуры у аммоидей уменьшила не поддерживаемые участки стенки фрагмокона до минимума, что делало возможным дальнейшее уменьшение толщины внешней стенки.

6. Идентичность географического и стратиграфического распространения, характер захоронения, эволюционные особенности нескольких характеристик и характер роста от ранней до средней стадии роста позволяют предположить, что эти два номинальных вида представляют половой диморфизм.

* *Yezoites planus var. gigas* (Yabe, 1910) может относиться к сильно ребристому типу настоящего вида.

Географическое распределение. Настоящий вид в изобилии встречается на Хоккайдо и Южном Сахалине. Он известен также близ Пенжинского залива на северо-востоке Сибири (Верещагин и пр., 1965).

Объяснение к таблице 62

Все фигуры имеют двухкратное увеличение

Фиг. I-9. *Otosaphites puerulus* (Jimbo). Для каждого взрослого экземпляра показаны два латеральных (а, с), фронтальный (ь) и вентральный (д) вид. Стрелки показывают основание жилой камеры.
 1 - ГК . Н.5752, образец R 2II0 e' 2 - ГК.Н 5753, образец R 2II0e' . 3 - ГК. Н. 5710, образец 2II0 a. 4 - ГК.Н. 5775, образец R 2II0b' . 5 - ГК.Н.5754, образец. Т I079 р. 6 - ГК.Н.5756 образец № 2248 р. 7 - ГК.Н.5712, образец R 2II0b 8 - ГК.Н.5715, образец R 2II0 c. 9 - ГК.Н.5719, образец R 2II3 g

Объяснение к таблице 63

Все изображения в натуральную величину

Фиг. I-8. *Scaphites planus* (Yabe). Для каждого взрослого экземпляра показаны два латеральных (а, с), фронтальный (ь) и вентральный (д) виды, кроме расположенных иначе. Стрелки указывают основание жилой камеры.

1 - ГК.Н. 5777, образец R 2II0b'. 2 - ГК.Н.5778, образец № 4511р, 3 - ГК.Н. 5779, образец № 5256 а, 4 - ГК.Н. 5780, образец № 2II2р. 5 - ГК.Н.5781, образец R 5505. 6 - латеральный (а) и фронтальный (ь) виды № 5782, образец R 2II0i. 7 - латеральный (а) и фронтальный (ь) виды ГК.Н.5783 (недоразвитая раковина), образец R4018b. 8 - латеральный вид (а) и медианный срез (ь) ГК.Н.5784; местонахождение: близ реки Тенчиносава в районе Обира (в речном гравии, коллекция К.Асано (Университет в Тохоку)).

Объяснение к таблице 64

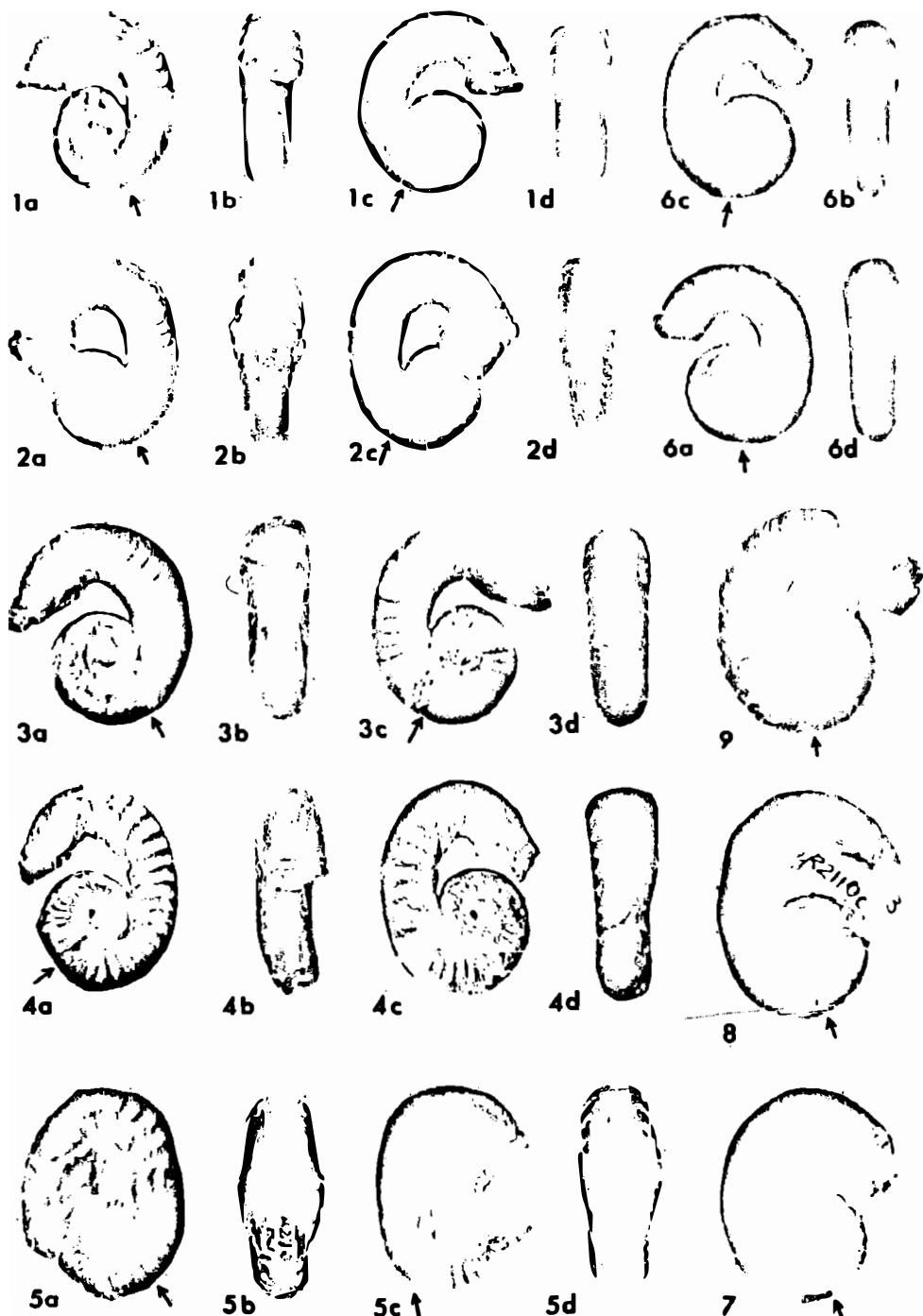
Все изображения даны с увеличением в 6 раз.

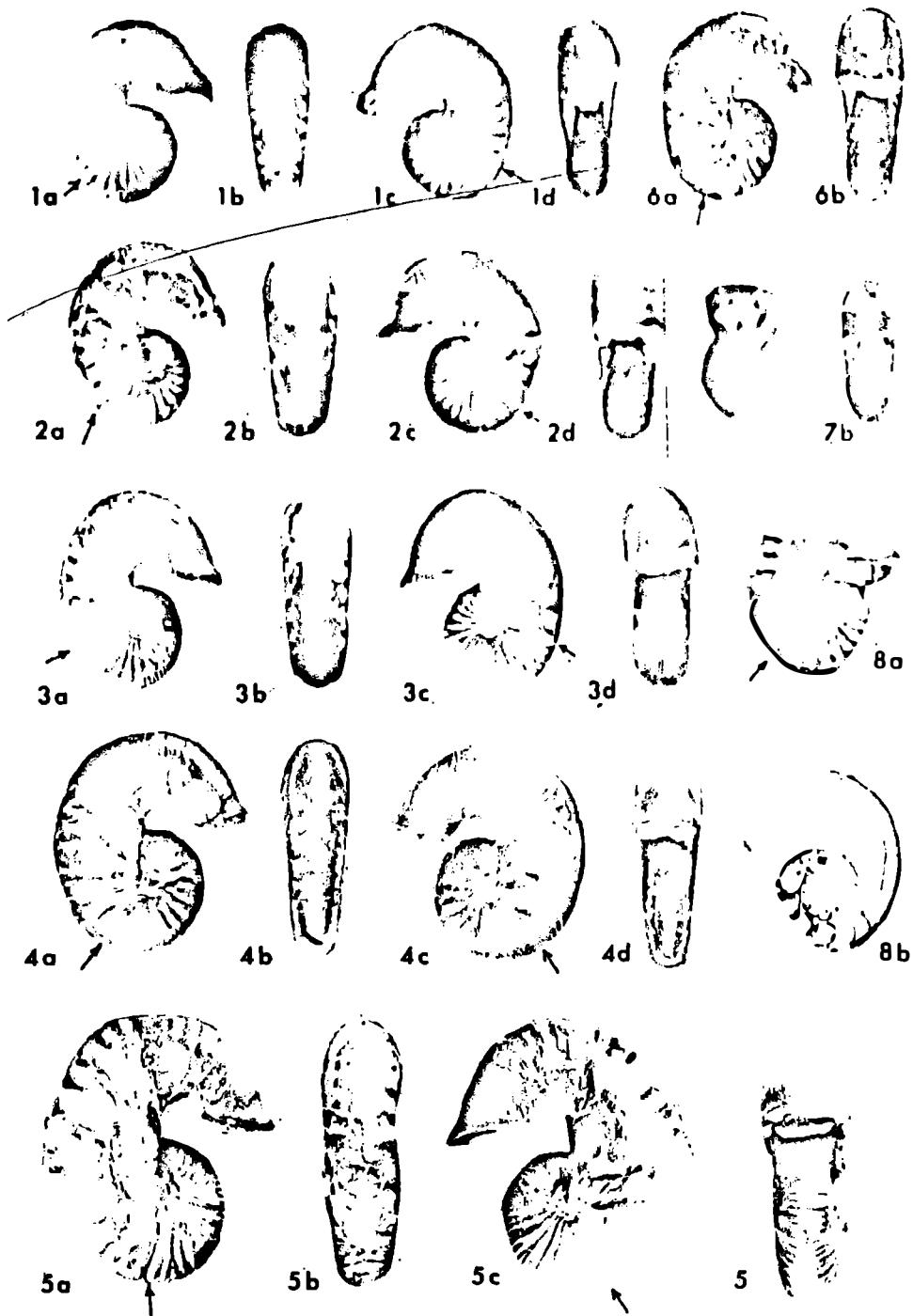
Илг. I-5. *Otocaphites puerulus* (Jimbo), I-5 - взрослые раковины. 1 - ГК.Н.5732, образец R 2II0b' 2 - ГК.Н.5757, образец R 2II0c' 3 - ГК.Н.5732, образец R 2II0b' 4 - ГК.Н. 5731, образец R 2II0e' 5 - ГК.Н. 5758, образец R 2II0e'

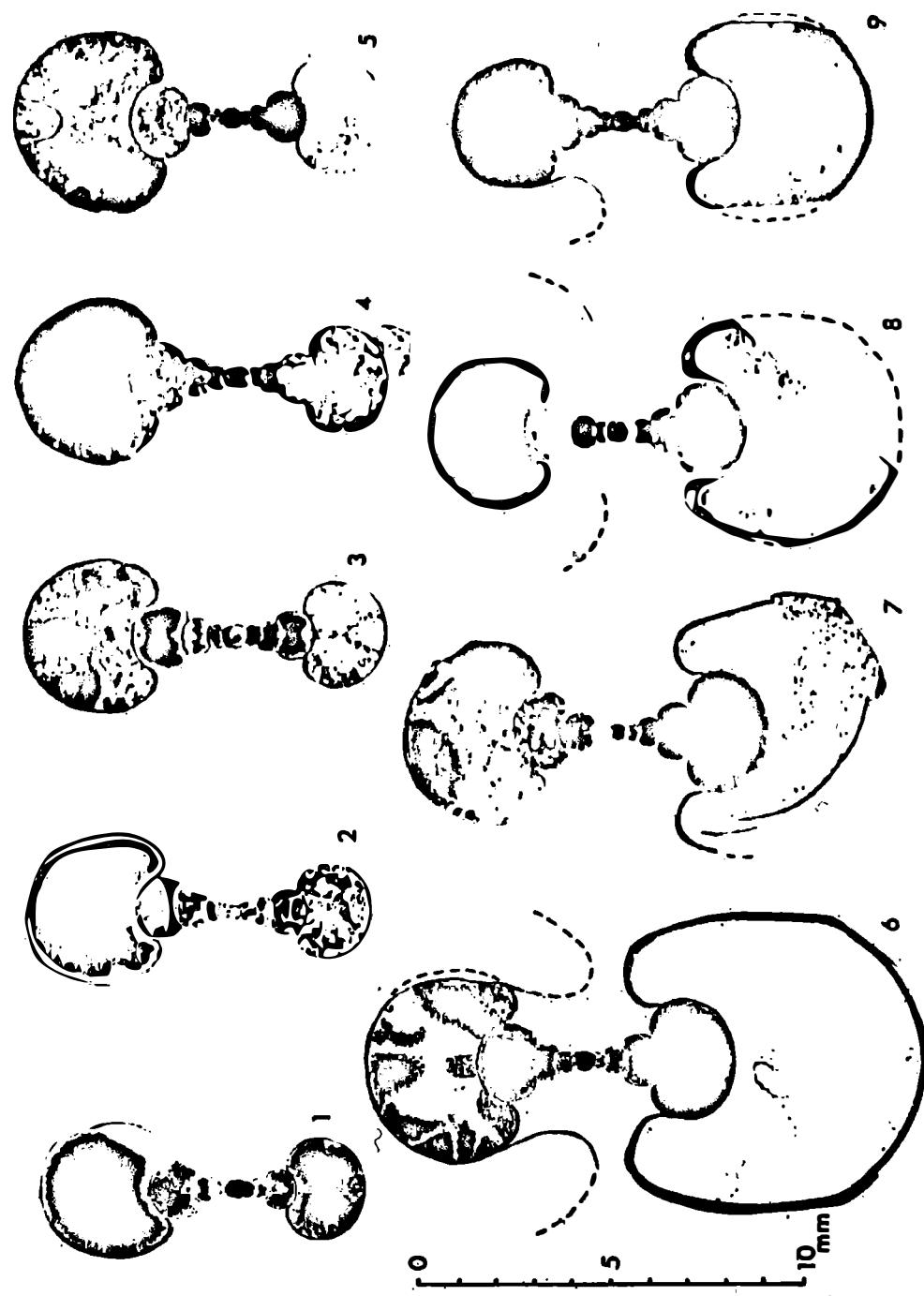
Илг. 6-9. *Scaphites planus* (Yabe). 6 - взрослая раковина. 7-9 - недоразвитые раковины. 6 - ГК.Н.5785, образец R 2II0b' 7 - ГК.Н. 5786, образец R 2II0b' 8 - ГК.Н. 5787, образец R 2II0b' 9 - ГК.Н. 5788, образец R 2II0e'.

Литература

Верещагин В.Н., Кинасов В.П., Паракечев Н.В. и Терехова Г.П. (1965): Полевой атлас меловой фауны северо-востока СССР. 66 стр., 74 табл.

K. TANABE: Functional Evolution of *Otoscaphites* and *Scaphites*

K. TANABE: Functional Evolution of *Otoscapites* and *Scaphites*

K. TANABE: Functional Evolution of *Otoscaphites* and *Scaphites*

Литература
References Cited

- ANDERSON, F. M. (1902): Cretaceous deposits of the Pacific Coast. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, [3], 2, (1), 1-154, pls. 1-12.
- (1958): Upper Cretaceous of Pacific Coast. *Geol. Soc. Amer., Special Papers*, (16), 330 p., 84 pls.
- BIDDER, A. M. (1962): Use of tentacles, swimming and buoyancy control in the Pearly *Nautilus*. *Nature*, 196, (4863), 451-454.
- CALLMAN, J. H. (1963): Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. *Leicester Lit. Phil. Soc. Trans.*, 57, 21-56.
- COBBAN, W. A. (1961): Scaphitoid cephalopods of the Colorado Group. *U.S. Geol. Surv. Prof. Paper*, 239, 42 p., 21 pls.
- (1969): The Late Cretaceous ammonites *Scaphites leei* REESIDE and *Scaphites hippocrepis* (DEKAY) in the Western Interior of the United States. *Ibid.*, 619, 27 p., 6 pls.
- COLLINS, D. H. and MINTON, F. (1967): Siphuncular tube of *Nautilus*. *Nature*, 216, (5118), 916-917.
- DENTON, E. F. and GILPIN-BROWN, J. B. (1961a): The buoyancy of the cuttlefish *Sepia officinalis* (L.). *Jour. Mar. Biol. Assoc.*, U.K., 41, 319-342.
- and — (1961): The distribution of gas and liquid within the cuttlebone. *Ibid.*, 41, 365-381.
- and — (1966): On the buoyancy of the Pearly *Nautilus*. *Ibid.*, 46, 723-759.
- and — (1971): Further observation on the buoyancy of *Spirula*. *Ibid.*, 51, 363-373.
- and — (1973): Floation mechanisms in modern and fossil cephalopods. In RUSSEL, F. S. and YONGE, M. eds., *Advances in Marine Biology*, 11, 197-268, Academic Press, London.
- , — and HOWARTH, J. V. (1967): On the buoyancy of *Spirula spirula*. *Jour. Mar. Biol. Ass.*, U.K., 47, 181-191.
- ERBEN, H. K., FLAJS, G. and SIEHL, A. (1960): Die Frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochliater Cephalopoden. *Palaontographica*, [A], 132, 1-54, pls. 1-15.
- and REID, E. H. (1971): Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. *Biomineralization*, 3, 22-31.
- HAARLÄNDER, W. (1952): Die Spirale der Ammonoidea. *Geol. Blätter für Nordost Bayern*, U.S.W., 2, (1), 1-15, pl. 1.
- HAMADA, T. (1964): Notes on the drifted *Nautilus* in Thailand. Contributions to the Geology and Palaontology of Southeast Asia, 21. *Sci. Papers Coll. Gen. Educ., Univ. Tokyo*, 14, (2), 255-278, pls. 1-5.
- (1965): Post-mortem drift of *Nautilus* (in Japanese). *Venus (Jour. Malacol. Soc. Japan)*, 24, (3), 181-198, pl. 20.
- HAVEN, N. (1972): The ecology and behavior of *Nautilus pompilius* in the Philippines. *Veliger*, 15, (2), 75-80.
- HEPTONSTALL, W. B. (1970): Buoyancy-control in ammonoids. *Lethaia*, 3, (4), 317-328.
- HIRANO, H., TANAKA, K. and MATSUMOTO, T. (1977): Mid-Cretaceous stratigraphy of the Oyubari area, central Hokkaido In Mid-Cretaceous Events, *Hokkaido Sympo-*

- nium, 1976. Palaeont. Soc. Japan., Special Papers, (21), 1-10.
- HOUSA, V.** (1965): Sexual dimorphism and the system of Jurassic and Cretaceous Ammonoidea (Preliminary note). *Gazeta Muzea Narodniho (Prague)*, 184, (1), 33-36.
- HUXLEY, J. S.** (1932): *Problems of Relative Growth*. 276 p., Dini Press, New York.
- JIMBO, K.** (1894): Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Kerleformation von Hokkaido. *Palaeont. Abb., Neue Folge*, 2, (3), 47 p., 8 pls.
- KERMACK, K. A. and HALDANE, J. B. S.** (1950): Organic correlation and allometry. *Biometrika*, 37, 30-41.
- KULLMANN, J. and WIEDMANN, J.** (1970): Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. *Univ. Kansas Palaeont. Contr.*, (47), 32 p.
- MATALONIIS, J. C., MAJUMDAR, D. N. and RAO, C. R.** (1949): Anthropometric survey of the United Provinces, 1941: a statistical study. *Sankhyā*, 9, 80-324.
- MAKOWSKI, H.** (1962): Problem of sexual dimorphism in ammonites. *Palaeontologia Polonica*, (12), 92 p., 20 pls.
- MATSUNOTO, T.** (1942): Fundamentals in the Cretaceous stratigraphy of Japan. Pt. 1. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Imp. Univ.*, [D], 1, (3), 133-380, pls. 6-20.
- (1943): Fundamentals in the Cretaceous stratigraphy of Japan. Pts. 2-3. *Ibid.*, 2, (1), 97-237.
- (1959a): Zonation of the Upper Cretaceous in Japan. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ.*, [D], Geol., 9, (2), 55-93, pls. 1-2.
- (1959b): Upper Cretaceous ammonites of California. Pt. 2. *Ibid.*, Special vol. 1, 172 p., 41 pls.
- (1963): A survey of the fossils from Japan illustrated in classical monograph (Primarily a nomenclatorial revision). Pt. 10. *Palaeont. Soc. Japan*, 25th Anniversary, vol. 41-48, pls. 60-68.
- (1967): Cretaceous Period in Historical Geology. Pt. 2 (in Japanese). 408-477, Asakura-shoten, Tokyo.
- and OKADA, H. (1973): Saku formation of the Yezo geosyncline (in Japanese with English abstract). *Sci. Rep., Dept., Geol. Kyushu Univ.*, 11, (2), 275-309.
- , MURAMOTO, T. and INOMA, A. (1972): Two small desmoceratid ammonites from Hokkaido (Studies of the Cretaceous ammonites from Hokkaido and Saghalien). 24. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. N.S.*, (87), 377-394, pl. 47.
- , OKADA, H., HIRANO, H. and TANABE, K. (1977): Mid-Cretaceous biostratigraphic succession in Hokkaido in REYMENT, R. A. ed., *IGCP Project, Mid-Cretaceous Events, Report. 1st Intern. Conf. Ann. Muséum d'Hist. Nat. Nice*, 30-1~30-11.
- MAYR, E.** (1970): *Populations, Species and Evolution*. 453 p., Harvard Univ. Press, Cambridge.
- , LINSLEY, E. G. and USINGER, R. L. (1953): *Methods and Principles of Systematic Zoology*. 336 p., McGraw-Hill, New York.
- MOSELEY, H.** (1838): On the geometrical forms of turbinated and discoid shells. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* in 1838; 351-370.
- MUTVEL, H.** (1967): On the microscope shell structure in some Jurassic ammonoids. *Nauco. Jb. Geol. Paläont.*, 129, 157-160.
- (1975): The mode of life in ammonoids. *Palaont. Z.*, 49, (3), 196-202.
- and REYMENT, R. A. (1973): Buoyancy control and siphuncular function in ammonoids. *Palaontologe*, 16, (3), 623-630.
- OBATA, I.** (1960): Croissance relative sur quelques Espèces des Desmoceratidae. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ.*, [D], Geol., 9, (1), 33-45, pls. 3-5.
- (1960): Spirale de quelques ammonites. *Ibid.*, 9, (1), 151-163, pl. 15.
- PALFRAMAN, D. F. B.** (1969): Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (PRATT) In WESTERMANN, G. E. G.