

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 114

Г. К. КАБАНОВ

СКЕЛЕТ БЕЛЕМНИТИД

МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1967

ПРЕДИСЛОВИЕ

Белемноидеи представляют огромный интерес для геологов, являясь прекрасными руководящими формами, характерными для отложений определенного возраста, и для биологов, так как они принадлежат к одной из наиболее высокоорганизованных групп морских беспозвоночных, достаточно обильно представленной в современных морях, но отличаются от живых форм очень своеобразным скелетом. Вполне естественно, что белемноидеям посвящен не один десяток работ, содержащих описание скелета, высказывания об образе жизни, эволюции и т. д. Однако многие вопросы остались не вполне ясными до настоящего времени, что зависит от все еще недостаточной полноты наших знаний об этой группе животных.

На некоторые из проблемных вопросов пытается ответить автор предлагаемой читателю работы «Скелет белемнитид» Г. К. Кабанов.

Перегруженность монографии Г. К. Кабанова второстепенными, хотя и интересными, деталями заставляет остановиться в этом предисловии на наиболее, с нашей точки зрения, важных задачах изучения белемноидей, решению которых способствует рассматриваемая работа.

Одной из проблем, очень интересной для познания общих закономерностей эволюции животного мира, является практическая невозможность сопоставления темпов эволюции в некоторых крупных, даже родственных группах. В качестве примера часто указывают наутилоидей, аммоноидей и белемноидей. Если таксоны наружнораковинных головоногих устанавливаются по целой раковине, то у белемноидей для этой цели используется ростр. Как известно, в скелете наружнораковинных нет элемента, гомологичного ростру. В связи с этим мною в 1956 г. и Г. Я. Крымгольцем в 1958 г. был поднят вопрос о желательности детального изучения фрагмоконов разных групп белемноидей. Фрагмоконы гомологичны раковине наружнораковинных, и выяснение таксономического значения фрагмоконов белемноидей позволило бы подойти к вопросу о сопоставлении разных таксонов наружно- и внутреннераковинных головоногих. Детальных работ в этом направлении не проводилось. Г. К. Кабанов изучил значительное количество фрагмоконов разных белемноидей и убедительно показал их специфичность для разных подсемейств. Нам кажется, что это первый, но, безусловно, важный шаг по сопоставлению таксонов наутилоидей и белемноидей. Необходимо развивать подобные работы далее, вводя во всех возможных случаях описание фрагмоконов в характеристику таксонов белемноидей.

Не менее интересна проблема путей эволюции как внутреннераковинных в целом, так и отдельных ветвей этой группы. Достаточно ясно, что основным в эволюции группы была возраставшая активность организмов (хотя, конечно, на более поздних этапах эволюции возникали ветви внутреннераковинных моллюсков с пониженной активностью, экологиче-

ски они в какой-то степени замещали, вероятно, вымерших наружнораковинных с прямой раковиной).

Общепринятым считается, что превращение раковины из наружной во внутреннюю делало животное более подвижным, однако над механизмом этого явления мы задумываемся мало. Нам кажется, что наиболее важным моментом было полное облегчение раковины мятлей, так как это резко изменяло способность животного к передвижению. Из данных бионики известно, что живые организмы с мягкими покровами тела обладают рядом преимуществ при движении в водной среде по сравнению с твердыми предметами такой же формы. Объясняется это способностью мягких покровов гасить завихрения, возникающие вокруг движущегося тела, уменьшать трение за счет выделяющейся слизи и т. д. В этом было основное преимущество первых внутреннераковинных по сравнению с наружнораковинными. Позже возник роstr, игравший роль противовеса, и плавники. Последние при возросшей скорости движения были, безусловно, полезным приспособлением, так как играли роль элеронов. Необходимо отметить, что роstr как таковой не являлся «необходимой» особенностью древних внутреннераковинных; в некоторых группах (белемнотеутиды) он почти не развивался. Не исключено даже, что основным стволом внутреннераковинных был именно тот, к которому принадлежали животные, практически лишенные роstra, а группы, включавшие животных с роstrom, оказались боковой ветвью. К такой мысли приводит предполагаемое родство современных кальмаров с белемнотеутидами. К этому вопросу еще придется вернуться в конце настоящего предисловия.

У значительного большинства известных вымерших внутреннераковинных роstr был хорошо развит. Всестороннее изучение роstra важно потому, что в большинстве случаев он оказывается единственным остатком от животного; только по нему можно строить догадки о форме, размерах, образе жизни данной особи. Несмотря на кажущуюся прекрасную изученность роstrов, они таят еще много неизвестного. В настоящее время не вполне ясен даже вопрос о структуре и составе этой части скелета при жизни животного. Большинство авторов считает, что роstr при жизни был твердый и карбонатный по составу. Г. К. Кабанов предполагает, что роstr был эластичным и его обызвествление наступало после смерти животного.

Вопрос этот, сколь это ни странно, может иметь не только теоретическое, но и практическое значение. Приняв точку зрения Г. К. Кабанова на строение роstra, мы должны считать, что он при жизни состоял из органических (хитиноподобных) чехликов и органических межчехликов. Состав последних неизвестен. После смерти животного на месте межчехликов происходит кристаллизация карбонатов из воды. Возникает вопрос о возможности посмертного изменения формы роstrов, хотя бы и достаточно определенной для каждого вида, или об отсутствии такого изменения. Решение этого вопроса важно при определении роstrов из удаленных районов и нескольких разных условий захоронения. Если предположить, что чехлики почти налегали один на другой, а межчехлики совершенно отсутствовали (Г. К. Кабанов сам ничего о межчехликах не говорит), то кристаллизация вещества между чехликами будет неизбежно вести к изменению объема роstra. В этом случае ростры в том виде, в каком мы их находим, будут очень мало говорить об их первичной форме.

Теория Г. К. Кабанова об эластичном ростре, какой бы она ни казалась на первый взгляд невероятной, имеет под собой некоторую теоретическую основу. В юре существовала группа хитинотеутид — белемноидей с хитиновым роstrom, в составе которого в настоящее время, кажется, никто не сомневается. В конце этой книги Г. К. Кабановым описан современный кальмар *Moroteuthis*, имеющий хитиновый роstr, напоминающий

ростр белемнитид. Наличие элементов, обогащенных органическим веществом (по терминологии Г. К. Кабанова — чехликов) в рострах белемнойдией юры и мела никто не отрицает. Таким образом, возможность существования хитиновых ростров у разных белемнойдией вполне вероятно.

Г. К. Кабанов пытается доказать эластичность роста у *Belonnitida* путем анализа многочисленных и разнообразных прижизненных повреждений этой части скелета. Подобранный им материал очень интересен и красноречив, но, как нам кажется, не снимает всех вопросов полностью. Из фактов прижизненных повреждений совсем не ясно, что ростр был совершенно эластичным у всех групп и всех особей. Во-первых, он мог по эластичности соответствовать панцирям некоторых ракообразных и при нормальной жизнедеятельности животного не изгибаться, а при резких нажимах давать прогибы. В этом случае ростр был в достаточной степени обызвествлен прижизненно. Во-вторых, не исключено, что у представителей разных родов и видов степень прижизненного обызвествления ростра могла быть разной. В-третьих, вполне вероятно, что несколько различной могла быть степень обызвествления ростров отдельных особей, что было связано с отклонениями в их физиологии. Возможно, что именно на этих-то экземплярах и сохраняются повреждения, дающие представление об эластичном ростре.

В связи со всем сказанным интересно отметить, что даже «противники эластичности» ростра допускают возможность разнокачественности разных участков ростра у одной и той же особи. Так, Д. П. Найдин (1965) предполагает, что передние части ростров актинокамаксов, гоннотейтисов и белемнеллокамаксов отличались по составу от остальной части ростра и поэтому не сохраняются в ископаемом состоянии.

Проблема эластичности и гибкости (что допускает Г. К. Кабанов) или негибкости ростра имеет довольно значительный интерес и для палеобионики, если можно так назвать этот раздел науки. Все изумительные приспособления организмов, которые рассматриваются современной бионикой, возникли в процессе очень длительной эволюции. Подавляющее большинство современных морских организмов — из тех, которые являются хорошими пловцами, — имеет не только мягкие покровы, но и гибкое тело, а головоногие лишены также твердого внутреннего скелета (сепия, у которой есть такой скелет, плавает не так быстро, как кальмар). Интересно выяснить состав и строение ростра белемнойдией, его относительную величину у разных их групп и установить образ жизни животных в связи с длиной ростра по отношению к длине тела.

Вопрос о пропорциях тела разных групп белемнойдией еще не совсем выяснен. Вполне вероятно, что у наиболее древних представителей фрагмокон и ростр (вместе) были относительно длиннее (к общей длине тела), чем у более молодых форм. При возникновении белемнойдией от бактринойдией произошла редукция жилой камеры; от нее сохранился только проостракум. Жилая камера бактринойдией вряд ли была длиннее фрагмокона (в некоторых группах наутилоидией это бывает), а если так, то первые белемнойдией обладали относительно коротким телом. В процессе эволюции шло возрастание передней части тела и «смещение» фрагмокона с ростром к задней части тела. Выяснение этого вопроса важно для реконструкции отдельных видов белемнойдией. Безусловно, форма ростра не вполне соответствует внешней форме заднего конца тела, так как толщина мантии могла быть несколько различной в разных участках тела, но все же форма ростра в какой-то степени должна была соответствовать форме тела и говорить об образе жизни ее обладателя.

Очень интересен раздел работы Г. К. Кабанова о современных головоногих, вернее о *Moroteuthis robusta*. Ростр моротеутиса оказался сходным по строению с ростром белемнитов, но эластичным и хитиновым. Наличие этого образования у кальмара ставит перед исследователями

проблему о родственных связях ископаемых и современных головоногих. Существует точка зрения, что теутиды возникали от белемнотеутид; последние ростра почти не имели. В таком случае ростр моротеутиса следует рассматривать как новообразование, как некоторое повторное возникновение ростра у внутреннераковинных. Если путем тщательного изучения различных современных кальмаров на самых ранних стадиях развития будет доказано, что у некоторых ростр имеется, у других отсутствует, то ростр моротеутиса следует рассматривать в качестве сохранившейся от предков особенности. В этом случае придется пересмотреть вопрос о предках теутид или допустить, что под именем теутид мы имеем две группы разного происхождения, которые следует выделить в самостоятельные таксоны.

С исследованиями моротеутиса связано еще два вопроса, на которых Г. К. Кабанов останавливается в его работе. В банке с ростром моротеутиса был проостракум, предположительно относящийся к этому же животному. Интереснейшей особенностью этого проостракума является его двуслойность. Неизвестно прижизненное строение проостракума, но если оно не изменилось в результате пребывания в фиксаторе, это очень интересный факт. Можно предположить, что проостракум мог в какой-то степени использоваться в качестве поплавка, подобно кости сепии, и тем компенсировать отсутствие фрагмокона у моротеутиса. Достаточно хорошо известно, что у некоторых головоногих существует очень сложная система из газа и жидкости в полостях скелета (камеры наutilusа, камеры сепии), помогающая животному плавать на разной глубине.

Достаточно неожиданным оказалось наличие остатков проостракума на передней части ростра моротеутиса. Обычно принято считать, что проостракум — продолжение конотеки, и связь этого образования с ростром заставляет думать о необходимости самого тщательного переизучения скелета и его морфогенеза у внутреннераковинных моллюсков в целом.

Безусловно, в предлагаемой читателю работе ее автор не мог решить всех вопросов; решение некоторых из них весьма дискуссионно, но труд Г. К. Кабанова представляет интерес как для специалистов по современным головоногим, так и для специалистов по ископаемым, ибо он ставит перед ними ряд практически и теоретически очень интересных проблем.

*Доктор биологических наук
В. Шиманский*

ВВЕДЕНИЕ

Сведения о морфологии внутреннераковинных головоногих моллюсков содержатся во многих работах, публиковавшихся с начала прошлого века. Во многих статьях и монографиях разбирались экологические вопросы применительно к рецентным формам животных или предположения о палеоэкологии их ископаемых предков. Однако большинство из этих работ характеризует ограниченные в систематическом понимании группы эндокохий или являются самыми общими схематическими рассуждениями. Многие стороны суждений о сходстве и различии морфологии и экологии ныне живущих дибранхиат с предполагаемыми морфологией и экологией их ископаемых предков не совсем ясны и требуют более тщательного изучения.

Все эти вопросы обусловили выбор настоящей темы, так как непосредственное изучение фактического материала показало, что, несмотря на многочисленность находок скелетов белемнитид, наши представления об этих животных являются далеко не исчерпывающими. Было бы преждевременно утверждать, что поднятые вопросы уже решены в этой книге, однако дополнительные исследования отдельных положений именно в заданных направлениях могут предоставить обширный материал для уточнения эволюционного развития внутреннераковинных головоногих.

Наличие среди современных эндокохий кальмаров с хитиновым эластичным ростром заставило ознакомиться с рецентными формами этой группы животных, со строением их тела, а главное — со строением скелета. Морфологическое сходство ростра рецентных кальмаров с ростром белемнитид показало необходимость гистологического изучения первого и минералогического — второго.

Основным материалом послужили сборы белемнитид сотрудниками кафедры палеонтологии Геологического факультета МГУ при моем участии в Крыму и на Северном Кавказе. Мною проводились сборы также в Московской и Ульяновской областях и в Закаспии (Мангышлак и Туаркыр) в 1952—1963 гг. Использовались коллекции белемнитид, собранные сотрудниками МГУ В. В. Друщицем, Е. И. Кузьмичевой, Б. Т. Яниным, И. А. Михайловой, Т. Н. Смирновой, Л. А. Ключковой, В. Б. Олениным, Ю. К. Бурлиным, П. Н. Курпиным, М. Г. Ломизе. Дополнительный материал из Крыма и с Кавказа получен от сотрудников крымских геологических организаций В. Н. Александровой, Н. Т. Лысенко, В. Ф. Попова и от сотрудников Всесоюзного научно-исследовательского института природного газа А. А. Шаля и М. П. Кудрявцева. В качестве сравнительного материала использовалась прекрасная коллекция позднеюрских и меловых белемнитид р. Волги в районе Ульяновска, принадлежащая К. А. Кабанову. Я имел возможность познакомиться с коллекцией меловых белемнитид из Болгарии, принадлежащей М. П. Вергиловой, и с монографическими коллекциями московских и ленинградских геологических организаций. Для сравнения с современными формами был использован

материал, предоставленный в мое распоряжение сотрудниками Института океанологии АН СССР С. К. Клузовым, А. И. Савиловым, Т. С. Расом и Ю. Г. Кабановой. Использовались сборы кальмаров, полученные от О. Ю. Орлова (Тихий океан) и О. А. Поповой (Атлантический океан).

Выполнена работа под руководством В. Н. Шиманского.

В работе учтены указания и замечания В. В. Меннера, С. К. Клумова, Д. П. Найдина. Ряд ценных замечаний получены от Г. Я. Крымгольца, В. В. Друщица и В. П. Макридина¹. Раздел по современным эндокохлиям выполнялся под наблюдением Н. Н. Кондакова. Минералогические исследования проводились под руководством О. Н. Жерденко.

Фототаблицы изготовлялись в лаборатории Палеонтологического института АН СССР А. В. Скиндером и Н. П. Финогеновым.

Считаю приятным долгом принести мою глубокую признательность всем лицам, содействовавшим написанию работы.

¹ Когда настоящая работа была сдана в набор, мною была получена книга Елецкого (Y. A. Yeletzky, Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea.— The University of Kansas Paleontological Contributions, Mollusca. Article 7. November, 1966). Автор упоминаемой работы особое внимание обращает на строение фрагмокона и проостракума. Он предлагает внутреннераковинных головоногих делить на пять отрядов: Aulacocerida, Phragmoteuthida, Teuthida, Sepiida и Belemnitida. Его рассуждения во многих пунктах заслуживают серьезного внимания, однако в этой работе они уже не смогли найти своего отражения.

Глава I

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ БЕЛЕМНИТИД

Скелетные остатки ископаемых дибранхиат (*Dibranchiata*), относимые к представителям отряда *Belemnitida*, наиболее широко распространены в мезозойских осадочных образованиях. Они представляют собой также наиболее многочисленную в количественном отношении группу ископаемых эндокохлий (*Endocochlia*). Издавна известно, что рostrы белемнитид образовались в теле живых организмов. Однако ранее многие исследователи относили их к разным группам животных. Таким образом, если сведения о рострах белемнитид встречаются еще за 3—4 века до нашей эры, то истинное систематическое их положение было определено не более 150 лет тому назад.

В 1678 г. англичанин Листер¹ впервые ввел родовое название *Belemnites*. Несколько позже, а именно в 1724 г., Эрхард по наличию фрагмента отождествил «белемнитов» с животными, близкими к спирале и наутилусу. Долгое время «белемниты» описывались под общим собирательным родовым названием *Belemnites*. К началу XIX в. существовало уже большое количество разнообразных описаний, в которых высказывались мнения о сходстве «белемнитов» с сепией. Бленвиль (*Blainville*, 1827) перечислил более 80 предыдущих авторов, придерживавшихся такой точки зрения.

Преобладали, однако, высказывания о родстве «белемнитов» с наутилусами, так как строение фрагмента внешне напоминало раковину «ортоцерасов».

В 1830 г. Фольтц высказал предположение о принадлежности «белемнитов» к десятиногим головоногим моллюскам. Позже он уже более уверенно говорил: «Белемниты определенно так близко относятся к *Decaseren* (*Blv.*), что их можно спутать. Плавали они, как наутилусы и гастроподобные головоногие» (*Voltz*, 1835).

Уже с тех лет известны три элемента опорных образований «белемнитов»: фрагмон, роstr и проостракум. Букланд в 1829 г. еще неуверенно и Агассиц в 1835 г. уже более определенно говорили о наличии продолжения спинной части роstra, т. е. той части его, которая ныне именуется проостракумом. Долго неясно было и соотношение конотеки с прочими опорными образованиями «белемнитов»: Агассиц в 1835 г. охарактеризовал ее как альвеолярное удлинение. В течение многих лет вызывало споры сопоставление проостракума «белемнитов» с гладиусом кальмаров.

¹ Работы Листера (1678), Эрхарда (1724), Фольтца (1830, 1835), Букланда (1829) и Агассица (1835) на сегодняшний день стали библиографической редкостью, и потому я излагаю их взгляды на систематическое положение белемнитид по работе Нэфа (*Naeff*, 1922, стр. 194—195).

Лишь Нэф (1922) установил гомологичность этих образований. Одновременно он пришел к выводу о том, что проостракум является продолжением спишной стороны не ростра, а конотеки, окружающей фрагмокон. Эта точка зрения господствует в палеонтологической литературе и по наши дни.

По аналогии с современными двужаберными было объяснено и присутствие на руках белемнитид крючков. Впервые они были описаны Квенштедтом (Quenstedt, 1858), который дал им название *Onychites*.

Особо благодатным материалом для представлений об общем облике тела белемнитид оказались их остатки из юрских местонахождений Зольгофена в Центральной Европе и Лайм Реджис в Англии. Там благодаря чрезвычайно благоприятным условиям захоронения юрских окаменелостей в тонких аспидных сланцах были найдены ростры вместе с отпечатками тела животного.

Еще с первой половины XIX в. была замечена четкая стратиграфическая приуроченность «белемнитов», поэтому им наряду с другими ископаемыми остатками придавали значение руководящих ископаемых. «Белемниты» в большинстве случаев описывались вместе с другими группами животных. Вероятно, большое стратиграфическое значение белемнитид явилось причиной преимущественно иконографического направления в их изучении. Правда, в ряде работ имелись высказывания биологического характера, но они не всегда верны и, как правило, тонут в массе чисто геологического материала.

Первые сведения о строении мягкого тела белемнитид можно найти в работах Букланда. Этот автор разбирал строение не только скелета, но и всего тела животного. По наличию чернильного мешка он обосновал принадлежность «белемнитов» к двужаберным моллюскам. Однако это утверждение долго встречало возражения со стороны многих естествоиспытателей. Так, еще Квенштедт (1849) упорно оспаривал наличие у «белемнитов» чернильного мешка, а вследствие этого и отнесение их к дибранхиатам.

В то же время следует отметить, что первые опыты реконструкции тела ископаемых эндокохлий носили чисто умозрительный характер. Об облике их тела судили лишь по аналогии с рецентными головоногими. В реконструкции Букланда плавники животного занимали боковое положение, руки составляли четыре пары головных выростов; имелись воронка и чернильный мешок.

Несколькими годами позже белемнитиды реконструировались (рис. 1, 2) в работах французского естествоиспытателя Орбиньи.

Его ранняя реконструкция заслуживает большего внимания, так как в ней (см. рис. 1) плавники занимают боковое положение и приближены к спишной стороне заднего конца тела (Orbigny, 1840—1842).

Позже Орбиньи изменил свою точку зрения. Он изобразил плавники в среднем участке мантии и поместил их строго в боковой плоскости тела. Судя по тексту, Орбиньи строил свои реконструкции на основании сравнения белемнитид с сепидами и не учитывал большего их сходства с теутидами, т. е. с современными кальмарами. По предположению Абеля (Abel, 1916, стр. 200), на изменение точки зрения Орбиньи повлияла работа Дюваль-Жува (Duval-Jouve, 1841), который высказал мнение, что если бы плавники белемнитид располагались терминально, то трудно было бы объяснить столь частую поломку ростров, встречающуюся в действительности.

Позже англичанин Оуэн (Owen, 1843, — цит. по Abel, 1916) иначе изобразил реконструкцию тела животного (рис. 3). По его мнению, ростр составлял примерно половину длины туловища. Оуэн считал количество рук равным 8, причем они примерно одинаковой длины и вооружены крючьями. Более правдоподобно в его представлении мнение о сравни-

тельно мощном мантийном покрове, окутывающем ростр. В то же время с изображаемой им пропорцией ростра и туловища вряд ли можно согласиться. В те годы уже господствовала точка зрения о прижизненном сбывствлении ростров белемнитид. При таких соотношениях ростра и прочего тела животного, в понимании Оуена, ростр придавал бы животному в толще воды вертикальное положение. Последнее подтверждается тем, что удельный вес мягких тканей рецентных дибранхиат почти равен удельному весу морской воды (с превышением не более чем на

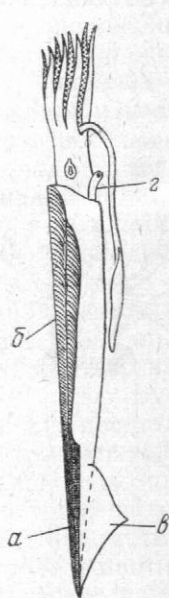


Рис. 1. Реконструкция мягкого тела белемнитид, вид сбоку

a — ростр, *б* — проостракум; *в* — плавник; *г* — воронка (по Orbigny, 1840—1842, из Abel, 1916, Fig. 86).

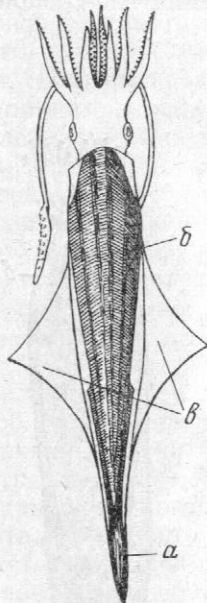


Рис. 2. Реконструкция мягкого тела белемнитид, вид со спинной стороны

a — ростр; *б* — проостракум; *в* — плавники (по Orbigny, 1842, из Abel, 1916, Fig. 87).

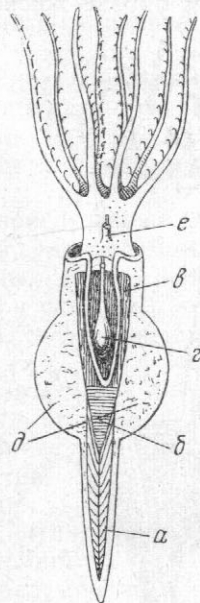


Рис. 3. Реконструкция мягкого тела белемнитид, продольный разрез тела в боковой плоскости

a — ростр; *б* — фрагмокон; *в* — проостракум; *г* — чернильный мешок; *д* — плавники; *е* — воронка (по Owen, 1843, из Abel, 1916, Fig. 88)

3%); мы не имеем оснований предполагать иной состав мягкого тела ископаемых дибранхиат. При помещении наполненного газом фрагмокона в середине тела такого животного ростр непременно явился бы грузилом и удерживал бы тело в вертикальном положении. Такое положение вряд ли способствовало бы особой подвижности и маневренности животного. В этом случае не оправдано вооружение рук крючьями, так как у рецентных форм крючьями вооружены наиболее подвижные дибранхиаты.

Еще менее правдоподобна реконструкция тела белемнитид (рис. 4), приводимая Квенштедтом (Quenstedt, 1849). По представлениям этого автора, ростр составлял примерно треть длины тела животного. Вторая треть внутренней полости тела (считая от заднего конца) была занята фрагмоконом. Положение проостракума в этой реконструкции остается неясным. Как следует из текста, переднюю треть полости тела занимали внутренние органы. Совершенно неправдоподобным в этой реконструкции представляется сочленение туловища и головы животного. Туловище впереди заканчивается раструбом, из которого, как из ширококонической воронки, выдается сравнительно маленькая голова. Руки в количестве 10

чрезвычайно тонки и коротки. Совершенно не оправдано помещение обоих глаз животного на одной стороне головы, так как у современных форм глаза всегда помещаются один против другого на боковых ее сторонах.

Представления Квенштедта об облике тела белемнитид и их экологии отставали от представлений его предшественников. Как упоминалось выше, этот автор еще упорно оспаривал наличие у белемнитид чернильного мешка. Нельзя не согласиться с его предположением о свободноплавающем образе жизни белемнитид. Однако именно он явился автором

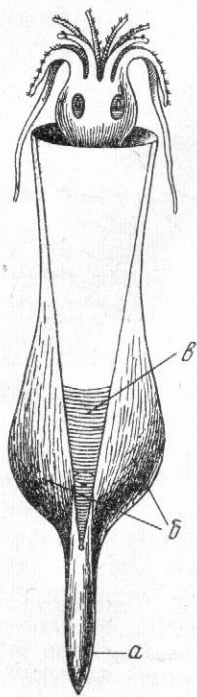


Рис. 4. Реконструкция мягкого тела белемнитид, продольный разрез тела в боковой плоскости

a — ростр; *б* — плавники; *в* — фрагмокон; (по Quenstedt, 1849, tabl. XXIII, Fig. 16)

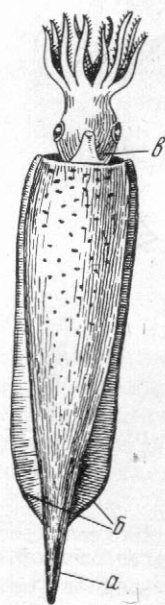


Рис. 5. Реконструкция мягкого тела белемнитид, вид с брюшной стороны

a — ростр; *б* — плавниковая кайма; *в* — воронка (по Huxley, 1864, из Zittel, 1881—1885, Fig. 686a)

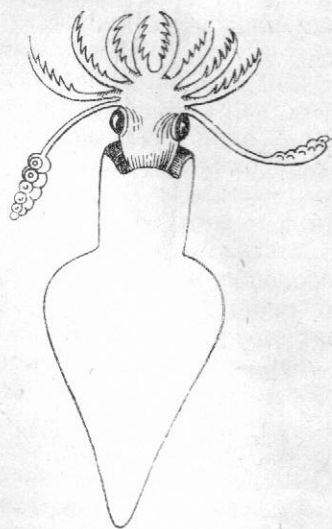


Рис. 6. Реконструкция мягкого тела белемнитид, вид со спинной стороны (по Phillips, 1865, из Abel, 1916, Fig. 90).

неверного мнения о том, что ростр, якобы торчащий наружу из мантии, мог служить животному оружием против врага. Фрагмокон, по его мнению, выполнял две функции: он поддерживал животное в горизонтальном положении, уравновешивая тяжесть известкового ростра, и смягчал удары ростра о твердые предметы, предохраняя нежные внутренние органы, расположенные впереди фрагмокона.

Пятнадцатью годами позже реконструкция тела белемнитид была опубликована англичанином Хаксли (Huxley, 1864—цит. по Zittel, 1881—1885) (рис. 5). Этот ученый считал тело белемнитид веретенообразным с узкой плавниковой каймой, протягивающейся вдоль всего тела и несколько расширяющейся в задней трети туловища. Десять рук равной длины были снабжены крючьями. Ростр целиком торчал из мантии наружу. Вооружение рук крючьями и в этом случае не оправдано, так как животное с плавниковой каймой могло обладать лишь ограниченной подвижностью и должно было обитать только в придонных слоях воды.

Годом позже была опубликована реконструкция животного, принадлежащая Филлипсу (Phillips, 1865,— цит. по Abel, 1916). По его мнению, количество рук равнялось 10 (рис. 6), из которых одна пара преобразовывалась в щупальцы. Руки вооружены крупными крючьями, которых было сравнительно мало, в то время как на щупальцах имелись лишь чрезвычайно крупные присоски. С подобным мнением нельзя согласиться, так как на примере современных дибранхиат известно, что если животное обладает крючьями, то на щупальцах они присутствуют непременно и именно на щупальцах они достигают наибольшего размера. Плавники, по мнению этого исследователя, помещались на заднем конце тела: об их положении в боковой плоскости животного по слишком схематичному изображению судить трудно.

Позже Эйхвальд (Eichwald, 1868) высказал мнение о функции ростра как яйцеклада. Он ошибочно принимал мелкие следы на рострах, являющиеся отверстиями, просверленными камнеточцами, за следы прикрепления молодежи к телу материнской особи. Впоследствии такое мнение больше никем не высказывалось.

В 70-х годах прошлого столетия русский естествоиспытатель Синцов (1870, 1872), наблюдая большую изменчивость ростров белемнитид, в ряде работ пытался объяснить наличие более длинных и более коротких ростров половым диморфизмом. В данном случае он следовал за некоторыми высказываниями Орбини. Впоследствии это предположение было справедливо отвергнуто.

В 80-х годах изучением белемнитид Русской платформы занимался Никитин. Его представления об экологии белемнитид, по мнению Синцова (1890), совершенно ошибочны. Он считал наличие или отсутствие вентральной борозды на ростре, степень ее развития, а также общую форму ростра зависящими от прижизненного стирания твердого ростра о подводные предметы. Он считал, что ростр белемнитид выдавался из мягкого тела животного. За «стирание» Никитин принимал посмертные диагнетические разрушения поверхности ростров белемнитид.

В связи с выяснением особенностей экологии белемнитид особый интерес представляет проводившаяся в 1902 г. дискуссия об организации и образе жизни ископаемых головоногих (Jaekel, 1902). В дискуссии особенно отчетливо проявились противоречия во мнениях разных ученых. Узловым вопросом дискуссии явилось выяснение функции массивного известкового ростра белемнитид. Организатор дискуссии Иекель придерживался мнения о том, что белемнитиды лишь в юном возрасте вели плавающий образ жизни: наличие тяжелого известкового ростра должно было заставить их опускаться на дно. Он считал возможным предположить, что белемнитиды своим ростром, как якорем, закреплялись в глинистом грунте водоема и вели неподвижный образ жизни. Его оппоненты считали белемнитид активно передвигающимися животными nektona. Так, по мнению Менцеля, если бы белемнитиды закреплялись ростром в грунте, то захоронение ростров происходило бы преимущественно вертикально по отношению к слоям напластования. Кроме того, закапываться животное могло бы только однажды, так как иначе трудно объяснить нарастание ростра в толщину и тем более отпечатки на нем мягких тканей мантии. В то же время отдельные исследователи считали, что известковый ростр непременно ориентировал бы животное в водной толще в вертикальном положении.

Вальтер (Walter, 1908,— цит. по Abel, 1916) считал белемнитид свободно плавающими животными, которые обитали в открытом море.

Реконструкция Полинга (Pohling, 1909) грешит, с моей точки зрения, излишне увеличенной длиной ростра (рис. 7) и чрезмерным укорочением проостракума. Однако на этой реконструкции ростр показан окутанным мощным мантийным покровом. Плавники расположены на заднем

конце тела и приближены к спинной стороне, что вполне соответствует положению их у современных форм.

Наиболее соответствующим действительности является соотношение скелетных частей белемнитид (рис. 8) в реконструкции Штримера (Stromer, 1909), в которой тело изображено в спинно-брюшном сечении. Можно лишь предположить, что ростр при жизни животного был окутан более массивным слоем мантийного покрова. Расположение же в этой

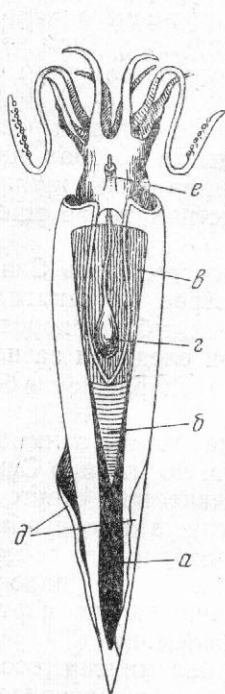


Рис. 7. Реконструкция мягкого тела белемнитид, продольный разрез тела в боковой плоскости

a — ростр; *б* — фрагмокон; *z* — проостракум; *z* — чернильный мешок; *д* — плавники; *е* — воронка (по Pohling, 1909, Fig. 28)

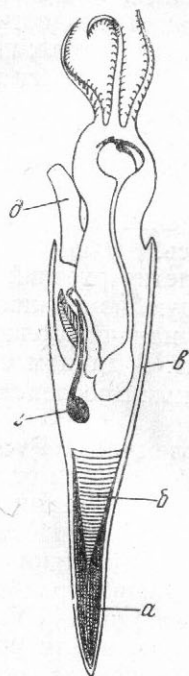


Рис. 8. Реконструкция мягкого тела белемнитид, продольный разрез в спинно-брюшной плоскости

a — ростр; *б* — фрагмокон; *z* — проостракум; *z* — чернильный мешок; *д* — воронка (по Stromer, 1909, Fig. 321 A)

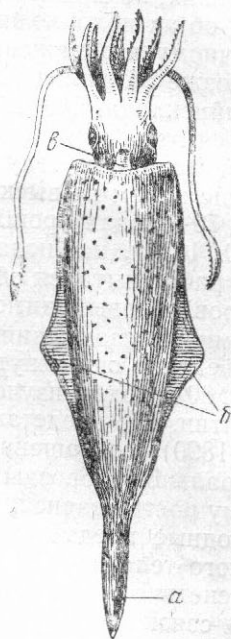


Рис. 9. Реконструкция тела белемнитид, вид с брюшной стороны

a — ростр; *б* — плавники; *a* — воронка (по Fraas, 1910, из Abel, 1916, Fig. 93)

реконструкции прочих органов более правдоподобно, чем это выглядит у предыдущих естествоиспытателей. В его реконструкции неправдоподобной является лишь изогнутость ростра в спинную сторону. Смещение острия ростра в спинную сторону особенно резко выражается у дувалии, однако и у них при этом не наблюдается эксцентриситета апикальной линии. Из всех же прочих белемнитид эксцентриситет апикальной линии ростра выражается в отклонении ее преимущественно в брюшную сторону.

В 1910 г. в печати появилась реконструкция тела белемнитид (рис. 9), принадлежащая Фраасу (Fraas, 1910, — цит. по Abel, 1916) и имеющая совершенно очевидную преемственность от реконструкции Хаксли. Отличием является лишь центральное положение наиболее расширенной части плавниковой каймы и наличие двух щупалец. Фраас, по утверждению Абеля (Abel, 1916), был сторонником мнения о прижизненной вертикаль-

ной ориентировке тела белемнитид. При наличии известкового ростра такая ориентировка, по мнению Фрааса, была единственно возможной.

Декке (Deecke, 1913) считал поперечное сечение тела белемнитид почти округлым. В связи с этим он предполагал, что животные были весьма подвижными и веретеновидность тела могла приводить к его вращательному движению в воде, а это снижало бы маневренность животного. Поэтому автор считал возможным предположить наличие у белемнитид кроме парных латеральных плавников и одного непарного срединного плавника. Местом его прикрепления Декке считал брюшную сторону животного — по наличию на многих рострах брюшной борозды. Одновременное существование у *Dicoelites* брюшной и спинной борозд он объяснял наличием как брюшного, так и спинного срединных плавников, расположенных в одной плоскости. Несколько позднее Абель раскритиковал эту точку зрения, и в последующих работах она больше не повторялась.

Позже Пиа (Julius Pia, 1914, — цит. по Abel, 1916) снова высказался за придонный и даже ползающий образ жизни белемнитид. Он считал, что тяжелый известковый ростр функционально должен был служить для ликвидации подъемного импульса фрагмокона. Справедливо его предположение о том, что возможность плавания для белемнитид с их известковым ростром может быть решена только с точки зрения механики.

В 20-х годах текущего столетия в Германии был опубликован труд Абеля (Abel, 1916) о дибранхиатах. Эта работа явилась сводкой всех предшествующих сведений о палеоэкологии белемнитид и была дополнена собственными наблюдениями автора. Работа насыщена сведениями по экологии современных и ископаемых дибранхиат и потому представляет собой ценный вклад в познание палеоэкологии древних внутренне-раковинных головоногих моллюсков. Абель оригинально решил многие вопросы, по-новому освещая функциональное значение некоторых опорных элементов тела белемнитид. Хотя некоторые из его выводов и вызывают сомнение, все же общее значение работы, на сегодняшний день единственной в своем роде, чрезвычайно велико.

Первая часть работы посвящена анализу способов передвижения современных дибранхиат на основе различия в строении их тела. Различия в способах передвижения связаны со сведениями об образе жизни современных дибранхиат, о местах их обитания, способах питания, врагах современных головоногих моллюсков. Во второй части автор на основании этологического анализа современных дибранхиат пришел к выводу об образе жизни их ископаемых предков. Он проанализировал форму ростральных образований вымерших декапод и сделал выводы о различиях в экологии последних. На основании формы ростра и предполагаемой палеоэкологии автор перешел к реконструкции тела некоторых видов белемнитид.

Необходимо отметить, что в вопросах систематики белемнитид Абель придерживался полифилитической концепции. Признавая белемнитид единой систематической группой, он считал, что белемнитиды делятся на две совершенно различные исходные формы, которые весьма определенно отличаются друг от друга по своим эмбриональным рограммам (Abel, 1916, стр. 123). Руководствуясь этим, Абель расчленил всех белемнитид по облику эмбрионального рограма на две крупные группы — *Conigostriidae* и *Clavirostriidae*. В результате такой систематизации в каждую из новых групп были включены рограмы, имеющие совершенно различное внешнее строение. В дальнейшем система Абеля была раскритикована и отвергнута, но, несомненно, она оказала большое влияние на многие его выводы и о палеоэкологии белемнитид.

Совершенно естественно, что Абель, как и все его предшественники, считал рограмы с момента его возникновения известковым образованием.

Он сравнивал форму ростров с формой тела рецентных дибранхиат. пытался объяснить функциональное значение ростральных образований вымерших декапод, объяснял способы их передвижения, описывал места их обитания, способы питания и, наконец, повреждения ростров. На основании своих наблюдений и анализа литературных данных Абель пришел к выводу, что ростры выполняли три основные функции: копание грунта, разрезание воды при плавании, придание равновесия животному в воде.

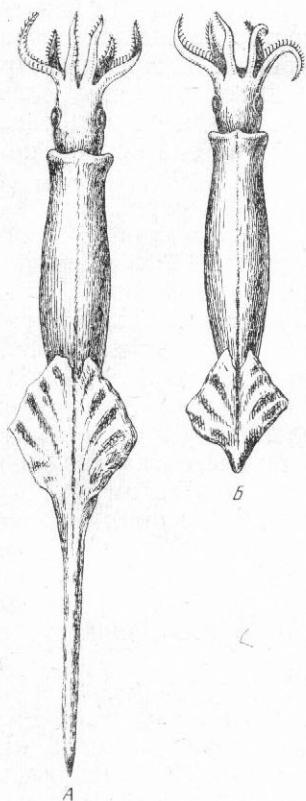


Рис. 10. Реконструкция тела *Cuspit euthis acuarius* Schlotheim, вид со спинной стороны

А — взрослое животное; Б — молодая особь. У взрослого животного тело удлинено за счет вновь образованного эпиростра (по Abel, 1916, Fig. 96)

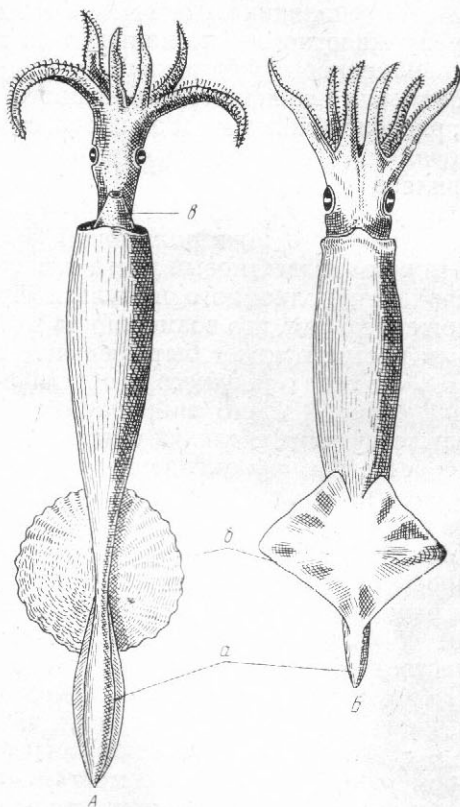


Рис. 11. Реконструкция мягкого тела белемнитид

А — *Belemnites semihastatus* — вид с брюшной стороны; Б — *Belemnites spinatus* — вид со спинной стороны, а — ростр; б — плавники; в — воронка (по Abel, 1916, Fig. 97 и 98)

На основании сравнения скелетов ископаемых форм с формой тела современных декапод Абель заключил, что разные белемнитиды вели различный образ жизни, как-то: нектобентосный, пектонный и планктонный. Он предполагал, что образ жизни белемнитид прежде всего отражается во внешней форме тела и в форме и расположении плавников. По реконструкции Абеля *Cuspit euthis acuarius* Schlotheim (рис. 10) можно сделать вывод о возрастном изменении облика тела животного. У этого вида взрослое животное отличалось от юного лишь наличием «копья», названного позже Мюллер-Штоллом (Muller-Stoll, 1936) эпиростром. Соотношение прочих внешних элементов тела, по мнению этого исследователя, у моллюска в онтогенезе не менялось и у взрослого животного, даже плавники оставались на том же уровне, что и у юной особи. *Belemnites semihastatus* Quenstedt Абель считал планктонной фор-

мой (рис. 11, А) и предполагал для них ту же форму тела, какую имеют планктонные представители современных кальмаров. Это, естественно, подчеркивается положением и контуром плавниковой каймы, расположенной по средней линии боковых сторон тела животного. Наконец, *B. spinatus* Quenstedt, по мнению Абеля, являлся nektonным обитателем мезозойских морей (рис. 11, Б). На реконструкции плавники этого животного помещены в задней части тела и приближены к спинной стороне. Именно такое расположение плавников характерно для подавляющего большинства современных кальмаров. Абель считал, что все разнообразие ископаемых декапод отнюдь не ограничивается только этими тремя типами, хотя в своих реконструкциях тела белемнитид он руководствовался формой тела лишь кальмаров, т. е. теутид. При рассуждениях же о способах передвижения белемнитид, о способе их питания и о врагах этих животных он принимал во внимание также сепии и даже октопод, не учитывая особенностей их формы тела.

Абель считал возможным предположить смену образа жизни в течение онтогенеза отдельных видов белемнитид от нектобентосного в юности до nektonного в зрелой стадии (при тонких, изящных рострах), переход от планктонного к нектобентосному образу жизни (при массивных рострах) и, наконец, сохранение в течение онтогенеза планктонного образа жизни (при чрезвычайно удлинённых рострах). В этих рассуждениях он отошел от сопоставления белемнитид с современными кальмарами, у которых личинки ведут планктонный образ жизни; взрослые же животные ведут nektonный образ жизни или как исключение планктонный, но никак не бентосный. На суждение Абеля об опускании белемнитид в зрелом возрасте на дно опять-таки оказало влияние мнение о прижизненной массивности их тяжелого известкового ростра. Для подтверждения бентосного образа жизни упоминаются случаи «прижизненного стирания» ростров белемнитид при копании в морских осадках. К этому мнению Абель пришел самостоятельно, так как, судя по перечню литературных источников, использованных им, он не был знаком с работами Никитина.

Абель тщательно пересмотрел прежние гипотезы об образе жизни белемнитид, решительно отвергая прикрепленный (заякоренный) образ жизни. Он критиковал мнение Декке о наличии у белемнитид вертикально поставленных плавников. Этот исследователь справедливо протестовал против гомологизации рострума сепий с ростром белемнитид. В работе весьма логично доказано, что рострум сепий является отнюдь не рудиментарным образованием, а элементом скелета, находящимся в стадии становления. Абель, не находя соответствующих примеров среди современных головоногих моллюсков, решительно выступил против мнения о функции роста как грузила для вертикального плавания белемнитид в толще воды.

Особого внимания требует рассмотрение Абедем подъемной силы фрагмокона и цитирование им расчетов инженера Хафферла. Последний, приняв во внимание соотношение объема ростра и фрагмокона *Belemnites elongatus* Phillips, известное из работы Квенштедта (Quenstedt, 1849, табл. XXVI, фиг. 3), и рассчитав вес ростра и подъемную силу фрагмокона, пришел к выводу, что «для „плавания“ необходима была высота фрагмокона в 88,6 мм.

Фрагмокон, однако, фактически имеет высоту 142 мм. Поэтому животное при условии, что фрагмокон был полностью наполнен газом, имело подъемный импульс округленно в 45 г при весе ростра 22 г. Поэтому оно должно было, безусловно, плавать на поверхности воды». (Абель, 1916; стр. 167).

Дальнейшие рассуждения Хафферла идут по пути выяснения возможностей белемнитид обитать не только на поверхности океана. Он предпо-

лагал, что белемнитиды были в состоянии регулировать свой удельный вес с помощью наполнения воздушных камер фрагмокона газом или водой.

Настоящий вопрос остается открытым и на сегодняшний день. Мне однако, представляется, что при подобных расчетах нельзя не учитывать веса остаточного тела животного. Хотя удельный вес тела головоногий моллюсков и незначительно превышает удельный вес воды, но все же они, по данным Зуева (1963), обладают отрицательной плавучестью.

Весьма оригинальны выводы Абеля по сопоставлению ростральных образований разных классов и типов животных, что проводилось им для выяснения функции ростра белемнитид. Однако у рассматриваемых им животных (ракообразные, рыбы, рептилии, птицы и млекопитающие) ростральные образования, как правило, имеют те же самые структурные особенности, что и прочие элементы их тела. Образования же, подобного кальциту ростру белемнитид, больше нет как в теле самого животного, так и вообще во всем животном мире. Иначе говоря, ростральные образования ракообразных структурно не отличаются от всего панциря животного, либо рыло акулы состоит из тех же тканей, что и весь скелет этого животного и т. д. В то же время в теле белемнитид их ростр являлся единственным массивнокристаллическим образованием. В том понимании, какое придается ростру белемнитид в современной палеонтологии, это одно из самых уникальных морфологических образований и вряд ли ему можно приписывать какую-либо «стандартную» функцию при сравнении с рострами других животных.

При сравнении формы тела современных дибранхиат с белемнитидами Абель не затрагивал вопросов строения опорных элементов сравниваемых животных. В ряде случаев он, сравнивая форму заднего конца тела современного кальмара с ростром белемнитид, не учитывал того, что ростр сверху был покрыт мускульным слоем мантии, а следовательно внешняя форма заднего конца тела отличалась от формы ростра.

Выводы о нектобентосном образе жизни белемнитид с крупными рострами, например рода *Acroteuthis*, целиком противоречат приведенному Абедем же выводу Хафферла о преобладании подъемной силы фрагмокона над весом ростра. Как известно, именно крупные ростры типа *Acroteuthis*, *Pachyteuthis*, *Cylindroteuthis* и т. д. обладали наиболее крупными фрагмоконами, глубоко вдававшимися в ростр.

Кроме того, известно, что современные дибранхиаты предпочитают лишь незагрязненную, прозрачную воду. Они весьма чувствительны ко всяким взвесям в воде и вовсе не заплывают в загрязненные портовые бухты. Именно эта сторона их экологии вряд ли позволит допустить копание ростром в грунте белемнитид, т. е. обитание в слоях воды, наименее снабженных кислородом и в то же время загрязненных взвесью ила, поднимаемой копанием в нем. Все исследователи утверждают, что основной пищей декапод являются рыбы, головоногие моллюски и ракообразные. Трудно допустить, что белемнитиды, обладая руками, снабженными крючочками, стали бы копать морской ил лишь в поисках добычи. Функция копания с целью изыскания пищи могла бы быть выражена у бентосных рецентных *Octopoda* (кстати, лишенных крючочков), но даже среди них она не наблюдается.

Наконец, функция копания ростром в грунте и терминальное положение плавников, на котором впервые и совершенно справедливо настаивал именно Абель, взаимно исключают друг друга.

Перечисленные несоответствия отдельных выводов Абеля со сведениями об экологии современных дибранхиат в общем несколько не снижают громадного значения его исследования. Его выдающийся труд, сконцентрировавший все имеющиеся сведения об экологии белемнитид, явился толчком для новых исследований этой интересной группы животных.

Вскоре после работы Абеля его соотечественник Нэф опубликовал монографию, посвященную систематике ископаемых *Dibranchiata* (Naef, 1922).

В этой работе впервые был дан четкий диагноз подотряда *Teuthoidea* и к нему были отнесены все современные кальмары и почти все отпечатки мягкого тела ископаемых декапод (ранее многие из них относились к остаткам белемнитид). Основанием для такого разделения Нэф считал наличие кальцитового ростра у белемнитид и отсутствие такового у теутид.

Основной целью работы Нэфа была выработка новой классификационной схемы, и поэтому вопросы экологии в его работе занимали подчиненное положение. Он был не согласен с суждением о бентосном образе жизни белемнитид, в чем руководствовался своими многолетними наблюдениями за современными головоногими Средиземного моря. Относя теутид и белемнитид к разным таксонам, он принимал для последних образ жизни, полностью соответствующий образу жизни теутид. Ростру Нэф придавал только две функции — защиты фрагмокона и компенсации подъемной силы фрагмокона при горизонтальном передвижении животного в толще воды. Он считал белемнитид обитателями лишь поверхностных вод океана.

Безусловно интересна работа Кристенсена (Christensen, 1925), в которой подробно описаны фрагмоконы.

Особенностью работы Кристенсена является применение им для обозначения элементов раковины оригинальной терминологии. Последнее в значительной степени затрудняет чтение работы, так как принятые им наименования часто не соответствуют морфологической терминологии, употребляемой ныне для раковин прочих головоногих моллюсков. В одном случае Кристенсен описывал совершенно определенные морфологические элементы, в другом — лишь отдельные детали элемента, причем придавал им значение самостоятельных морфологических образований.

В 30-х годах вышла из печати оригинальная работа Мюллер-Штолла (Muller-Stoll, 1936). Ее автор выделил новое семейство *Chitinoteuthidae* с прижизненно эластичным ростром хитинового состава. В это семейство Мюллер-Штолл включил отдельных представителей рода *Xiphoteuthis* и *Belemnites clavatus*. Именно по последнему Абель двадцатью годами ранее строил свои выводы о палеоэкологии белемнитид, принимая для них прижизненно известковый состав ростров. Ныне как отечественные, так и зарубежные палеонтологи полностью согласились с выводом Мюллер-Штолла о хитиновом составе ростров *Chitinoteuthidae*. Хитиновый же, а не кальцитовый состав ростра, а следовательно, и значительно более легкий его вес, безусловно, должны были сказаться и на экологии животных.

К сожалению, Мюллер-Штолл в своей работе почти не касался вопроса экологии животных.

Большое внимание в работе Мюллер-Штолла уделяется строению фрагмокона, причем этот автор в своих выводах, как он сам указывал (1936, стр. 174), использовал также данные Кристенсена.

Исследуя конотекку, автор пришел к выводу о ее трехслойности и назвал эти слои снаружи внутрь: *Stratum callosum*, *Stratum album* и *Stratum profundum*. Далее он пытался сопоставить эти слои со слоями раковин двустворчатых моллюсков; он постепенно переходил от аналогии разных морфологических элементов скелета двустворок и белемнитид к высказываниям об их гомологии. В конечном итоге, придавая каждому морфологическому элементу бинарное латинизированное название, этот исследователь рассматривал его как нечто самостоятельное.

В результате своих исследований Мюллер-Штолл пришел к выводу о гомологии следующих элементов раковины бивальвий и фрагмокона белемнитид:

Бивальвии	Белемнитиды
Периостракум	Раковинный мешок
Остракум	Stratum callosum
Светлый прослой	Stratum album
Внешний гипостракум	Stratum profundum
Внутренний гипостракум	Фрагмокон

По мнению этого автора, Stratum callosum, Stratum album и Stratum profundum являются тремя (снаружи — внутрь) слоями Velamen triplex (конотеки), одевающей фрагмокон и отделяющей его от собственно ростра.

Придерживаясь его точки зрения и отделив от фрагмокона конотеку, мы получим нечто, состоящее из отдельных изолированных Saeptum cellae (септ фрагмоконов), соединенных только сифоном. Весьма трудно согласовать такую точку зрения на фрагмокон с фактами находок целых, изолированных от ростров фрагмоконов.

Рассматривая предлагаемую Мюллер-Штоллом последовательность возникновения элементов фрагмокона, можно прийти к выводу, что протоконах белемнитид (Bursa primordialis, по Мюллер-Штоллу) является не составной частью фрагмокона, а построен внешним слоем конотеки. По мнению автора рассматриваемой работы, фрагмокон начинает формироваться только с момента отделения протоконах септой от первой воздушной камеры, что подтверждается появлением на этой стадии сифона. Выводы Мюллер-Штолла сделаны на основании предварительного изучения фрагмокона, что отмечено им самим.

Исследование оригинальных пришлифовок фрагмокона с отдельными участками конотеки показали, что конотекой лучше считать только два внешних слоя. Внутренний слой, названный Мюллер-Штоллом Stratum profundum, значительно теснее связан с септами и как бы образует с ними неразрывное целое (см. главу III этой книги).

Не особенно убедительно в рассматриваемой работе сопоставление наружного скелета с внутренним у животных, принадлежащих к разным классам. В первом случае он выполняет большее число функций, чем во втором, где является в основном лишь опорным образованием.

В 1951 г. Камышева-Елпатьевская упоминала о функции ростра белемнитид как органа нападения.

В работе Таснади-Кубачка (Tasnadi-Kubacska, 1962) мы снова встречаем предположение о придонном образе жизни белемнитид и о том, что они своим ростром копались в иле или ощупью разыскивали добычу в зарослях водорослей. Этот автор считает, что у определенных видов белемнитид ростр выдавался наружу из-под мантийного покрова.

Совершенно иное представление о морфологии ростра было высказано в 1959 г. К. А. Кабановым. Его исследование построено на предположении, что при жизни животного ростр был не твердым и хрупким, а эластичным. Такой вывод следует из рассмотрения ростров, имеющих прижизненные патологические отклонения в строении (см. также главу IV этой книги).

К. Кабанов считает, что ростр белемнитид при жизни состоял из эластичных, слегка обызвествленных оболочек, которые откладывались мантией, окутывавшей ростр. Между такими оболочками заключались тонкие прослой органического вещества. После гибели животного и разложения мягких тканей между оболочками ростра отлагался карбонатный материал. Отложение кальцита было достаточно быстрым, и ростр обызве-

ствился еще до погребения его под донными осадками. Кабанов совершенно правильно критикует точку зрения о функции роста как органа нападения. Ростр представлял собой внутренний скелет, и для нанесения существенного удара врагу при нападении он должен был прежде всего рассечь окутывавшую его мантию. Основной и единственной функцией роста белемнитид являлась функция опорного органа, поддерживавшего ткани заднего конца тела. К ростру, как и к проостракуму, должны были крепиться мышцы задней части тела. Предположение этого автора о прижизненной эластичности роста, а следовательно, о весьма умеренном его утяжелении, исключает основной спорный вопрос — противостественное утяжеление заднего конца тела грузным известковым ростром. Вывод К. Кабанова целиком отвечает принимаемому большинством палеонтологов мнению об активной подвижности животных, относящихся к отряду *Belemnitida*.

Глава II

ИЗМЕНЕНИЯ СКЕЛЕТНЫХ ЧАСТЕЙ В ПРОЦЕССЕ ФОССИЛИЗАЦИИ

Коллекция, послужившая основой для написания настоящей работы, представлена рострами и фрагментами. Общее количество ростров превышает 13 000. Они принадлежат 4 подсемействам, 15 родам и 59 видам. Собрана коллекция в Подмосковье, на Среднем Поволжье (Ульяновская область), в Крыму, на Кавказе и в Закаспии (Мангышлак и Туаркыр) (табл. 1).

Сохранность скелетных остатков *Belemnitida* в большой степени зависит от диагенетических преобразований пород, в которых они захоронены. На их остатках иногда наблюдаются образования, обязанные своим происхождением либо жизнедеятельности других организмов, либо химическим процессам. В результате этого может происходить частичная или реже полная перекристаллизация карбонатного вещества, сопровождающаяся приобретением морфологических особенностей, не свойственных некогда жившим организмам.

Как правило, ростры, захороненные в песчаниках и рыхлых известняках, хотя и обогащены железистыми соединениями, но прозрачны. В плотных известняках Северного Кавказа и Грузии ростры в значительной степени подверглись доломитизации, а в ряде случаев и окремнению, в результате чего потеряли свою прозрачность, хотя и имеют светлую окраску. Из ростров, встреченных в глинистых толщах, лишь весьма редкие экземпляры выполнены прозрачным кальцитом (табл. XVI, фиг. 3). Ростры из слабокарбонатных пород (глины, песчаники и более крупнообломочные породы) окрашены в темный цвет, и только отдельные прослои между их чехликами¹ заполнены прозрачными карбонатами. Наличие железистых соединений в чехликах подтверждает прижизненное присутствие в них органики.

Ожелезнение чаще наблюдается в приальвеолярных частях ростра и между внешними чехликами. Редкие экземпляры ожелезнены и в центральной части; в коллекции имеется экземпляр ростра с центральным стержнем, выполненным кристаллическим марказитом. Нередки ожелезнения самой поверхности ростра покрыта ржаво-бурой корочкой.

На отдельных примерах посмертных разрушений ростров следует остановиться подробнее, так как некоторые палеонтологи принимают их за прижизненные повреждения. Последнее в свою очередь ведет к неверной оценке экологии *Belemnitida*.

¹ Чехликами называются постепенно разрастающиеся оболочки ростра, соответствующие разным стадиям роста этого образования; подробнее см. в главе IV этой книги.

Состав изученных белемнитид

Видовой состав и геологический возраст	Местонахождение	Число ростров
<i>Cylindroteuthis absolutus</i> Fischer (J ₃ v ¹)	Поволжье	70
<i>C. magnifica</i> Orbigny (J ₃ v ¹)	»	300
<i>C. volgensis</i> Orbigny (J ₃ v ²)	Подмосковье	200
<i>Pachyteuthis russiensis</i> Orbigny (J ₈ v ²)	Поволжье, Подмосковье	800
<i>P. mosquensis</i> Pavlow (J ₃ v ²)	То же	100
<i>P. lateralis</i> Phillips (J ₃ v ²)	Поволжье	Несколько экз.
<i>Azoteuthis pseudopanderi</i> Sinzow (Cr ₁ v)	»	То же
<i>Dryteuthis jaskowi</i> Lahusen (Cr ₁ h—b)	»	100
<i>D. brunsvicensis</i> Strombeck (Cr ₁ b)	»	50
<i>D. lahuseni</i> Pavlow (Cr ₁ b)	»	50
<i>D. sp.</i> (Cr ₁ b)	»	Несколько экз.
<i>Aula coteuthis absolutiformis</i> Sinzow (Cr ₁ h)	»	50
<i>A. sp.</i> (Cr ₁ h)	»	Несколько экз.
<i>Hibolites subfusiformis</i> Raspail (Cr ₁ h—b)	Крым	То же
<i>Neohibolites uhligi</i> Schwetsoff (Cr ₁ b ² —ap ¹)	Крым, Северный Кавказ	100
<i>N. beskidensis</i> Uhlig (Cr ₁ b ² —ap ¹)	То же	50
<i>N. minareticus</i> Krimholz (Cr ₁ ap ¹)	Крым	10
<i>N. renngarteni</i> Krimholz (Cr ₁ ap ¹)	Северный Кавказ	20
<i>N. moderatus</i> Schwetsoff (Cr ₁ ap)	Крым	Несколько экз.
<i>N. elegans</i> Schwetsoff (Cr ₁ ap)	Крым, Северный Кавказ	40
<i>N. semicanaliculatus</i> Blainville (Cr ₁ ap ²)	То же	1000
<i>Neohibolitoides inflexus</i> Stolley (Cr ₁ ap ¹)	»	70
<i>N. ewaldi</i> Strombeck (Cr ₁ ap ¹)	Крым	200
<i>N. clava</i> Stolley (Cr ₁ ap ¹)	»	2000
<i>N. aptiensis</i> Kilian (Cr ₁ ap ²)	»	150
<i>N. wollemanni</i> Stolley (Cr ₁ ap ²)	Северный Кавказ	80
<i>N. minor</i> Stolley (Cr ₁ al ¹)	Крым	250
<i>N. minimus</i> Lister (Cr ₁ al ²)	Крым, Северный Кавказ	2000
<i>N. pinguis</i> Stolley (Cr ₁ al ²)	То же	400
<i>N. attenuatus</i> Sowerby (Cr ₁ al ²)	Северный Кавказ	100
<i>N. spiniformis</i> Krimholz (Cr ₁ al ²)	То же	10
<i>N. stylioides</i> Renngarten (Cr ₁ al ²⁻³)	»	2000
<i>N. subtilis</i> Krimholz (Cr ₁ al ²⁻³)	Крым, Северный Кавказ	100
<i>N. ultimus</i> Orbigny (Cr ₁ al ³ —Cr ₂ cm ¹)	То же	800
<i>N. sp.</i> (Cr ₁ ap—al ¹)	Мангышлак, Туаркы	200
<i>Parahibolites pseudodualia</i> Sinzow (Cr ₁ al ³)	Крым, Северный Кавказ	100
<i>P. sp.</i> (Cr ₁ al ³)	То же	700
<i>Corobelus conicus</i> Blainville (Cr ₁ v)	Крым	50
<i>C. exinctorius</i> Raspail (Cr ₁ v ¹⁻²)	»	30
<i>C. orbignyianus</i> Duval (Cr ₁ v—h)	»	Несколько экз.
<i>C. sp.</i> (Cr ₁ v)	»	То же
<i>Dualia lata</i> Blainville (Cr ₁ v)	»	150
<i>D. constricta</i> Uhlig (Cr ₂ v)	»	Несколько экз.
<i>D. tinervia</i> Raspail (Cr ₁ h)	»	То же
<i>D. polygonalis</i> Blainville (Cr ₁ v—h)	»	20
<i>D. dilatata</i> Blainville (Cr ₁ h)	Крым, Северный Кавказ	30
<i>D. grasiana</i> Duval-Jouve (Cr ₁ b ² —ap ¹)	Крым	80
<i>Pseudobelus bipartitus</i> Blainville (Cr ₁ v)	»	20
<i>P. gisiltschaensis</i> Alizade (Cr ₁ v)	»	100
<i>Actinocamax primus</i> Arkhangelsky (Cr ₂ cm)	Поволжье	Несколько экз.
<i>A. verus</i> var. <i>fragilis</i> Arkhangelsky (Cr ₂ st)	»	20

Видовой состав и геологический возраст	Местонахождение	Число ростров
<i>A. propinquus</i> Moberg (Cr ₂ st)	Поволжье	Несколько экз.
<i>A. intermedius</i> Arkhangelsky (Cr ₂ t)	»	То же
<i>Belemnitella praecursor</i> Stolley (Cr ₂ st)	»	»
<i>B. ulianovskensis</i> K. Kabanow (Cr ₂ mst)	»	»
<i>B. cylindrica</i> K. Kabanow (Cr ₂ mst)	»	»
<i>B. langei</i> Schatsky (Cr ₂ cp ²)	Крым, Поволжье	80
<i>B. mucronata</i> Schlotheim (Cr ₂ cp)	То же	Несколько экз.
<i>B. americana</i> Arkhangelsky (Cr ₂ mst)	Поволжье	То же
<i>Belemnella lanceolata</i> Schlotheim (Cr ₂ mst)	»	80

Первым и наиболее частым типом повреждения является окатывание и выветривание. Окатывание происходит с одновременным частичным растворением поверхности ростра. Чаще всего разрушаются передний или задний конец либо оба конца ростра. Как правило, окатывание и выветривание ростров сопровождается перекристаллизацией и отщеплением верхних слоев. Иногда ростры заключены в породу, значительно превосходящую их по плотности. Если в этом случае ростр выдается какой-либо частью наружу, то выветриванию подвергается именно эта обнаженная часть. Вследствие такого разрушения образуются характерные для ростров стачивания, на которых четко выражается их внутренняя структура (см. табл. I, фиг. 8; табл. III, фиг. 5).

Для верхнеюрских белемнитид Русской платформы нередки случаи разрушения преимущественно брюшной стороны ростра. Особенно это характерно для представителей родов *Cylindroteuthis* Bayle и *Pachyteuthis* Bayle. При таких разрушениях происходит отслаивание внешних чехликов и промежутков между ними со значительным углублением брюшной борозды и притуплением заднего конца. Именно такие нарушения дали повод Квенштедту, Никитину и даже Абелю судить о прижизненных стираниях ростров. Еще в конце прошлого века Синцов (1890) убедительно обосновал невозможность прижизненного стирания ростров, ссылаясь на внутреннее положение скелета белемнитид. Именно такие посмертные разрушения ростров привели к предположению о том, что ростры торчали наружу из тела животного и что животные копались ростром в морском грунте. Хотя эти выводы критиковались многими естествоиспытателями, однако они и доньше используются отдельными авторами для объяснения «патологических изменений» ростров белемнитид (Tasnadi-Kubacska, 1962).

Вторым типом разрушений являются следы выщелачивания карбонатов на спинной стороне ростров позднеюрских белемнитид Подмосковья. Первоначально на спинной стороне строго в плоскости симметрии ростра появляется ряд углублений, расположенных «цепочкой». Далее эта цепочка расширяется и ее отдельные углубления сливаются в глубокую канавку. При дальнейшем разрушении и окатывании выщелоченный участок легче разрушается и на ростре образуется глубокая трещина, напояющая шрам (табл. IV, фиг. 1). Эти трещины некоторыми исследователями принимаются за прижизненные царапины, нанесенные животному зубами хищников (Густомесов, 1961).

Необходимо чрезвычайно осторожно подходить к оценке симметричных разрушений ростров, а особенно разрушений, лежащих в плоскости симметрии. Симметрия в морфологии, безусловно, сопровождается симметрией и в структуре. Последнее не может не наложить отпечатка на структуры разрушения. Естественно, что химические фак-

торы выветривания ростров могут вызвать и симметричные видоизменения в нем.

Третьим типом посмертных изменений роста следует считать перекристаллизацию внешней поверхности и псевдоморфозы. Иногда это происходит без нарушений внешней структуры роста. Чаще однако вся внешняя поверхность подвергается изъязвлению под воздействием химических агентов. В большинстве случаев эти разрушения происходят в тех пластах осадочных пород, где встречаются рассеянный пирит или марказит.

На поверхности некоторых ростров из позднеюрских и раннемеловых глин Ульяновского правобережья р. Волги в результате разложения сульфидов (пирит и марказит) происходит образование кристаллов гипса (табл. II, фиг. 6). Эти правильно ограненные кристаллы образовались частично за счет разрушения внешних слоев роста и как бы выросли в него. В результате окатывания такого роста водой менее стойкие кристаллы гипса легче разрушались и вся поверхность роста приобрела глубоко изъязвленный вид. Причудливо бугристая поверхность подобных ростров (табл. II, фиг. 7) обычно как бы отполирована, так как огипсование не влечет за собой изменения состава карбонатов, примыкающих к кристаллам гипса.

В коллекции К. Кабанова имеются два роста юрских белемнитид Поволжья, подвергшихся частичной фосфоритизации, и два роста, карбонаты которых почти нацело замещены гипсом. В первом случае ростры имеют чрезвычайно плотное массивное строение, во втором — структура роста совершенно утеряна и он сохранил только свою внешнюю форму.

На поверхности ростров, захороненных в карбонатных породах (мергели, песчий мел), иногда наблюдаются сложные узоры своеобразных концентрических фигур. Они образуют тонкий изящный рисунок (табл. II, фиг. 4). Карбонатное вещество на этих участках замещено кремнистыми минералами — опалом, халцедоном, кварцем. На поверхности призм карбонатов, слагающих ростр, возникают центры кристаллизации кремнезема. От этого центра опал или халцедон образуют сферолиты с радиально-лучистыми мелкочешуйчатыми скоплениями. Метасоматическое замещение кальцитовых призм халцедоном приводит к тому, что они теряют ограненность и сливаются в халцедоновые столбики неправильного сечения, наследующие ориентировку призм. Процесс окремнения происходил во время диагенетических преобразований породы. Концентрические фигуры говорят о стадийности замещения кремнистым материалом. Центры кристаллизации кремнезема разновозрастны, так как концентрические фигуры отличаются одна от другой числом окружностей. Подобное явление свойственно замещению карбонатов не только в рострах белемнитид, но и в остатках других животных. Подробно такое окремнение описано на створках позднемеловых устриц (Белокрыс, 1959).

К посмертным изменениям ростров, бесспорно, относится также образование псевдоальвеолы и альвеолярного излома.

Особое внимание нужно обратить на нарушения в строении ростров, вызванные пластическими посмертными деформациями.

К таким повреждениям относится не являющийся редкостью неполные переломы роста. На одной его стороне (табл. II, фиг. 9а, б) наблюдается трещина, заполненная породой, аналогичной окружающей. На противоположной вогнутой стороне трещины разрыва полностью отсутствуют. В этом случае можно предположить приложение силы, действующей перпендикулярно оси роста. В отдельных случаях на вогнутой стороне частично переломанного роста наблюдается смятие, заметное по более светлому кальциту (К. Кабанов, 1959, стр. 31, табл. I, фиг. 2).

Не менее интересными являются ростры, пластично сдвинутые в одной плоскости, напоминающие тубик, из которого выдавливали содержимое (табл. III, фиг. 4а, б). Особенно часты случаи сдвигания альвеолярной части ростров (табл. II, фиг. 8а, б). Многочисленные ростры из рода *Neohibolitoides* Ak. Alizade сдвинуты в одной плоскости (табл. II, фиг. 10а, б) не только в альвеолярной части, но и по всему постальвеолярному участку. Часты случаи, когда постальвеолярная часть имеет округлое очертание, но ее внешний слой зашипнут по всей длине ростра в виде тонкой продольной складочки. На поперечном срезе таких ростров видно совершенно плавное изгибание чехликов и промежутков между ними слоев. Плоскость сдвигания ростров из рода *Neohibolitoides* Ak. Alizade, встреченных *in situ* на Северном Кавказе, ориентирована строго параллельно плоскости напластования глинистых толщ.

Столь пластичное изгибание чехликов ростра без трещин разрыва могло происходить лишь в том случае, если чехлики были достаточно эластичны. Очевидно, ростр еще до заполнения кальцитом промежутков между чехликами подвергся сильному сдвиганию и в таком состоянии окаменел. Иначе говоря, сдвигание произошло уже после смерти животного, но еще до или во время самых первых проявлений фоссилизации. Отсутствие трещиноватости в рострах при подобных повреждениях дает серьезные основания сомневаться в их интенсивном прижизненном обызвествлении.

Особое место занимают повреждения ростров, являющиеся результатом воздействия других организмов. Еще в 1849 г. Квенштедт отмечал, что нередко ростры служили местом обитания других морских животных. По отношению к этим поселяющимся на рострах животным Квенштедт ошибочно применял термин «паразитирующие» (Abel, 1916, стр. 110). Возникновение его ошибки связано с его же мнением о том, что ростры выдавались наружу из мантии животного.

Чаще всего на рострах встречаются следы точащих организмов, ходы которых проникают на различную глубину внутрь ростра (табл. III, фиг. 1, 2). В одних случаях это узкие одиночные ходы, взаимно пересекающиеся внутри ростра и направленные внутрь более или менее закономерно под одним углом к его внешней поверхности. Иногда ходы точащих организмов достигают диаметра до 1,5 мм. В других случаях ходы столь многочисленны, что практически заполняют почти всю внутреннюю часть ростра (табл. III, фиг. 3а, б). Очертание входного отверстия округлое, либо слегка удлиненное. Края отверстия ровные, острые. Это указывает на то, что ростр был проточен в то время, когда он был уже достаточно минерализованным и твердым. Анализ отмытой породы из ходов таких точащих организмов в рострах *Belemnella lanceolata* показал тот же родовой состав микрофауны, что и в окружающей породе. Настоящий пример показывает, что проникновение ила в проточенные ходы ростра погибшего животного происходило не только до уплотнения донного осадка, но даже еще до соответствующего его «загустения» (табл. IV, фиг. 2а, б).

Какие организмы протачивали в рострах эти ходы, пока еще не совсем ясно. Из литературы известно мнение Фогта, приписывавшего мелкие одиночные ходы в рострах *Belemnella* Nowak жизнедеятельности мшанок (Фогт, 1962, стр. 60). Крупные проточенные ходы в рострах юрских отложений Польши Пугачевская (Pugaczewska, 1961) отнесла к следам деятельности аннелид.

Бесспорно то, что, если ростр — часть внутреннего скелета животного, то следы сверления его являются посмертными.

На поверхности ростров часто встречаются также остатки прикрепленных бентонозных животных. К ним можно отнести инкрустирующих фораминифер (табл. IV, фиг. 3а), известковые трубочки червей

Serpula (табл. III, фиг. 7) и *Spirorbis* (табл. III, фиг. 9б). Ростры позднемеловых белемнитид очень часто заселены колониями мшанок родов *Stomatopora* Bronn, *Hippochoa* Lamx. и *Berincea* Lamx. (табл. IV, фиг. 3б, 4; табл. III, фиг. 9в); реже на них поселяются более крупные животные, как то: одиночные устрицы (табл. III, фиг. 8а, б), кораллы (табл. III, фиг. 9а) и брахиоподы (табл. V, фиг. 1).

Заселение ростров бентосными животными объясняется тем, что они чаще захоронялись в мелкозернистых осадках. В иле, из которого возникли эти осадки, ростры, возможно, являлись единственным твердым субстратом. Характерно то, что одиночные бентосные животные прикреплялись к любой стороне ростра, но скопления их приурочены только к одной из них, вероятно, той, которая выдавалась над поверхностью ила. Это указывает на то, что в момент прикрепления сидячего организма к рострам последние могли лежать на дне в любом положении, а не были как-либо определенно ориентированы. Кроме того, прикрепление к рострам животных наблюдается почти исключительно в тонкозернистых осадках, что указывает на спокойную гидростатическую обстановку. В осадках, более отсортированных, например в песчаных породах, поселения животных на рострах чрезвычайно редки.

В рострах позднемеловых белемнитид наблюдаются симметричные бокаловидные рассверливания дна альвеолы (табл. V, фиг. 12а, б). Это показывает, что если, прилежащие к альвеоле, были сильнее обогащены органикой.

Фрагмоконы сохраняются как изолированно от ростров, так и совместно с ними. Как правило, у изолированных экземпляров отсутствуют протоконх и юные камеры. Всего в коллекции имеется около 200 фрагмоконов, около половины которых было расшлифовано. По систематическому положению эти находки относятся к белемнитидам из подсемейства *Duvaliinae* Pavlow и *Belemnopsinae* Naef.

При захоронениях фрагмокона внутри ростров их воздушные камеры в большинстве случаев заполнены кальцитом. У юрских белемнитид Подмосковья воздушные камеры иногда не заполнены карбонатами кальция и при раскалывании ростров разрушаются.

Конотека на фрагмоконах сохраняется чрезвычайно редко. От нее иногда остаются отдельные небольшие участки на поверхности изолированных фрагмоконов.

Следует отметить ошибочность мнения о том, что в рострах из рода *Neohiboliticoides* Ak. Alizade, имеющих короткую альвеолярную часть, никогда не встречаются фрагмоконы. Мною установлено, что во многих рострах неогиболитоидов со сдавленной в одной плоскости альвеолярной частью сохраняются протоконх и несколько начальных камер.

В коллекции имеется фрагмокон с частично сохранившейся конотеккой (табл. XVI, фиг. 4а — в), который, возможно, относится и к безростровым представителям белемнитид. На спинной стороне фрагмокона сохранились параболярное поле и ассимпюты. Хорошо выраженная струйчатость параболярного поля позволяет сомневаться в том, что данный фрагмокон находился в альвеоле ростра. Кроме того, фрагмокон найден внутри конкреции. Никаких остатков ростра в конкреции найдено не было, и фрагмокон захоронен в ней вместе с многочисленными аммонитами. Чрезвычайно редкие находки фрагмоконов с конотеккой не позволяют в настоящее время делать вывод об их систематической принадлежности.

В случае нахождения фрагмокона изолированно от ростра его конотека, как правило, утрачивается и фрагмокон имеет вид конуса, четко разграниченного перегородочными линиями на отдельные сегменты (табл. I, фиг. 2). Перегородочная линия почти прямая и лишь на сифональной стороне имеет весьма пологую лопасть.

В том случае, когда фрагмокон утрачивается, альвеола заполняется породой, окружающей ростр, и образует внутренний слепок этой полости. При дальнейшем диагенетическом разрушении ростра слепок также часто встречается изолированно. Такие псевдофрагмоконы часто путают с истинными фрагмоконами из-за того, что они несут на себе не только следы внутренней поверхности альвеолы (как то: след конотеки, внутренний след от альвеолярной борозды или зияющей щели), но и отпечатки конечных участков чехликов разрушенной альвеолярной части ростра.

При разрушении ростра его чехлики, примыкавшие ранее к конотеке, отпечатываются на псевдофрагмоконе в виде струек нарастания. На брюшной стороне они образуют четко выраженную лопасть (табл. II, фиг. 5а), на боковых сторонах по одному, более пологому седлу (табл. II, фиг. 5б) и, наконец, на спинной стороне значительно более пологую, чем на брюшной стороне, лопасть. Часто эти следы ошибочно принимают за перегородочную линию. Принципиально отличие их от последней в том, что отдельные слои разрушившейся альвеолярной части ростра черепитчато налегают в направлении от передней части к началу псевдофрагмокона. Сочленение же отдельных камер истинного фрагмокона (при утере конотеки и оболочки фрагмокона) характеризуется наложением переднего края юных камер на более поздние, т. е. это происходит в направлении от протокона к переднему краю. Остатки чехликов хорошо отражают структуру внутренней полости альвеолы. На псевдофрагмоконах роств, обладающих брюшной щелью, они образуют на той же стороне псевдофрагмокона четкий продольный киль (табл. II, фиг. 2а, б).

Чередко, когда доступ породы в альвеслу ростра был затруднен, ее полость заполнялась кальцитом, сложенным крупными зернистыми кристаллами (табл. I, фиг. 7). На поверхности такого псевдофрагмокона нередко остаются отпечатки скульптуры фрагмокона, отразившиеся на внутренних стенках альвеолы (табл. II, фиг. 3).

На расколах подобные псевдофрагмоконы легко отличаются от истинных фрагмоконов по отсутствию поперечных септ и всяких следов сифона.

В редких случаях внутренние полости воздушных камер фрагмокона остаются пустыми. При расколе ростра с таким фрагмоконом его септы и сифон разрушаются из-за большей хрупкости этих элементов по сравнению с самим ростром. Сохраняются септы и сифон в пустых камерах в том случае, когда они ожелезнены и такие остатки воссоздают реальную картину прижизненного строения фрагмокона (табл. I, фиг. 9).

В осадочных породах ростры, как правило, залегают параллельно плоскостям напластования. Совершенно отсутствует ориентировка роств перпендикулярно плоскости напластования породы. Отсутствие роств в грубообломочных породах можно объяснить обитанием белемнитид в открытых морях или тем, что грубообломочные породы, перемываемые прибоем, раздавливали ростры. В отдельных редких случаях в конгломератах встречаются окатанные фрагменты роств, находки которых лишь подтверждают образование этих осадков в условиях перемыва пород.

Особый интерес представляют массовые скопления роств белемнитид в отдельных местонахождениях. Подобные захоронения отмечаются многими исследователями в юрских отложениях Центральной Европы. Такие скопления роств в работах Квенштедта получили образное название «полей битв» белемнитов. Это название, очевидно, порождено неправдоподобными мнениями о функции ростра как органа нападения. Причины возникновения массовых скоплений белемнитид интересовали многих исследователей. Их пытались объяснить даже колониальной жизнью этих животных на дне водоема. Последнее объяснение столь же

мало правдоподобно, как и «поля битв», так как белемнитиды были подвижными нектонными животными.

Массовые скопления ростров не являются большой редкостью (рис. 12). Они характерны для белемнитид разной систематической принадлежности и приурочены к породам разного литологического состава и геологического возраста. Наиболее характерными скоплениями, встречаемыми мною, можно назвать местонахождения: а) верхнеюрских родов *Cylindroteuthis* Bayle и *Pachyteuthis* Bayle в Подмоскowie (Лопатьевские рудники близ г. Воскресенска); б) нижнемелового рода *Neohibolitoides* Ak. Alizade в среднем течении р. Малый Зеленчук

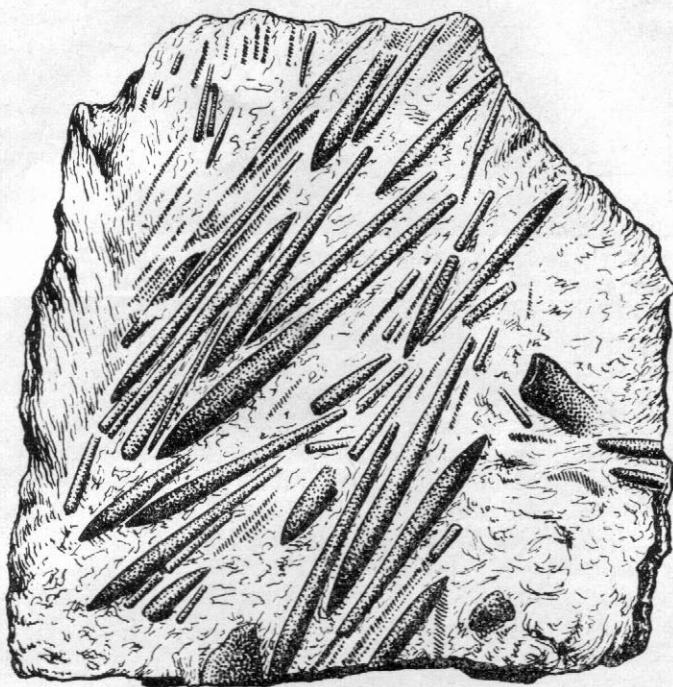


Рис. 12. Плитка со скоплением ростров *Belemnites clavatus* из лейаса Швабии; «поля битв» белемнитов (по Abel, 1916, Fig. 75a)

на Северном Кавказе; в) нижнемелового рода *Oxyteuthis* Stolley в «белемнитовой толще» Ульяновского Поволжья; г) верхнемеловых *Belemnella lanceolata* в Сенгилеевском районе Ульяновской области (рис. 13, 14).

В отдельных случаях ростры при массовых скоплениях имеют определенную ориентировку, что подтверждает продолжительность нахождения на поверхности морского осадка и пересортировку их подводными течениями.

Из литературы известны попытки выяснить по скоплениям ростров динамику водной среды при осадконакоплении. В отложениях верхнего аалена Северо-Восточного Кавказа проводились массовые замеры ориентировки ростров рода *Homaloteuthis* Stolley. Азимут преимущественной ориентировки ростров (считалось, что альвеолярная часть ростра ориентирована по течению) совпадал с азимутом ориентировки отдельных частиц окружающих пород (Булач, 1951).

Весьма важно отметить, что среди таких скоплений весьма часты находки раковин устриц, что дает возможность судить о приуроченности

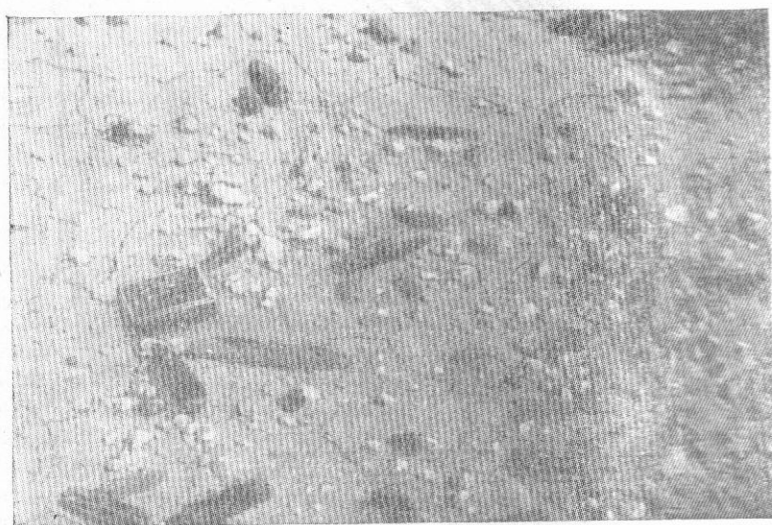
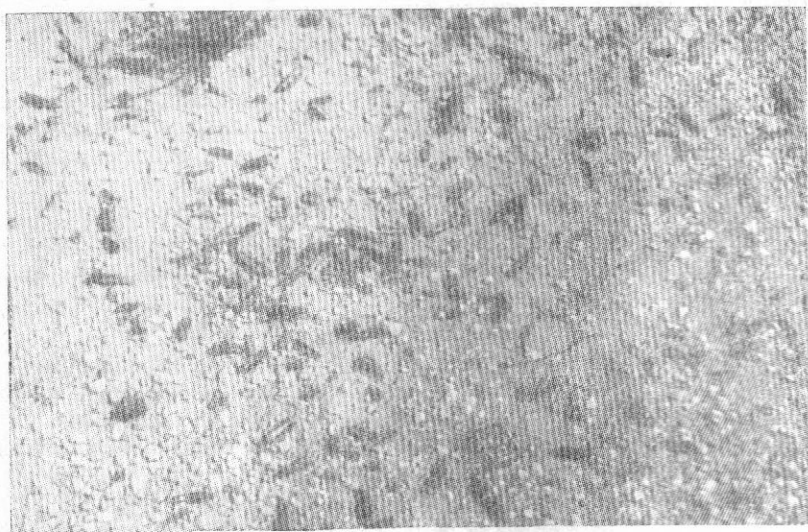


Рис. 13, 14. Скопление ростров *Belemnella lanceolata* Schlotheim из маастрихтского песчаного мела; Ульяновская область (фото Г. К. Кабанова)

ростров к небольшим глубинам моря. Кроме того, весьма существенным является то, что в местах массовых захоронений никогда не встречается как большого систематического разнообразия белемнитид, так и заметного возрастного различия погребенных ростров. Последние факты согласуются с мнением о том, что белемнитиды, подобно современным кальмарам, собирались стаями. Среди современных кальмаров также отмечаются скопления в стаи, с одной стороны, животных, относящихся к одному виду, и с другой — почти одновозрастных индивидов.

Объяснить причину массовых захоронений белемнитид довольно сложно, так как эти захоронения, как правило, приурочены к весьма ограниченной территории. Для объяснения данного явления следует обратиться к некоторым экологическим особенностям современных эндокхий. Известно, что многие кальмары перед перестом собираются большими стаями и выбирают для него достаточно прогретаемые, т. е.

отнодь не глубокие участки водоемов с незагрязненной водой, откладывают свои яйца и вскоре после этого погибают. Так, достоверно установлено, что после нереста самцы и самки кальмара *Loligo opalescens* гибнут. Имеются сведения о том, что встречаются очень крупные скопления гниющих отнерестившихся кальмаров. Вполне возможно, что и ископаемые внутреннераковинные обладали подобными же особенностями.

Небезынтересными являются также сведения, упоминающиеся у Акимушкина (1963а, стр. 107—108). «Семидесятые годы прошлого столетия были роковыми для спрутов. По-видимому, среди этих животных свирепствовала какая-то эпидемия». В эти годы, как сообщает этот автор, в Северной Атлантике было найдено большое количество издохших или полуживых гигантских кальмаров. Подобные явления, очевидно, возможны и в далекие геологические эпохи.

Представляют интерес скопления остатков белемнитид в желудках ископаемых морских позвоночных.

В слоях верхнего лейаса Центральной Европы в желудке акулы *Huobodus hauffianus* найдено около 250 ростров *Belemnites tripartitus*. Браун (Brown, 1900), описавший эту находку, предположил, что акула погибла из-за своего обжорства, так как не сумела переварить большого числа животных. Впоследствии Абель критиковал эту точку зрения, так как акулы обладают способностью извергать непереваренные твердые предметы.

В других случаях в желудках ихтиозавров и плезиозавров находили лишь одни крючочки от дибранхиат. Никаких остатков ростров вместе с ними найдено не было. Абель описывал случай (Abel, 1916, стр. 206), когда в желудке *Ichthyosaurus quadriscissus* из верхнего лейаса Голландии были найдены многочисленные крючочки дибранхиат и остатки чернильных мешков.

С территории нашей страны подобные находки описаны из позднерурских отложений Саратовской области. Журавлев (1941, 1943) изучил остатки белемнитид из желудка плезиозавра. По его сведениям, в области желудка были найдены «...в очень большом количестве черные, реже коричневые крючочки от рук головоногих (Decapoda)» (1943, стр. 300). Местами крючочки образуют скопления, «слабо сцементированные и состоящие сплошь из массы перемешанных крючочков» (там же). Остатков ростров в желудках не обнаружено. Надо подчеркнуть, что в той же работе отмечено обилие в тех же слоях ростров *Cylindroteuthis absolutus* и *C. magnifica*. Существенны выводы Журавлева о том, что по общему фаунистическому комплексу отложения относятся к осадкам открытого моря.

Имеется краткое сообщение о находке обильных остатков белемнитид в отпечатке желудка ихтиозавра, найденного в аптских глинах Юго-Восточного Кавказа (Ализаде, 1961).

Глава III

ФРАГМОКОН

Основной, наиболее филогенетически древней частью скелета белемнитид является фрагмокон (рис. 15). Вполне естественно, что в онтогенезе белемнитид фрагмокон возникал также раньше других частей скелета. Необходимо оговориться, что многие специалисты по белемнитидам включают в понимание фрагмокона его наружный слой, выделяя его в самостоятельный элемент — конотеку. Сохраняя за частью гомологичной стенке раковины (или внешним ее слоем, о чем будет сказано ниже) термин «конотека», я присоединяюсь к мнению о том, что ее следует рассматривать вместе с фрагмоконом и считать одним из его элементов.

Терминология элементов фрагмокона в предыдущих работах, как уже сказано, имеет мало общего с терминологией, принятой при описании раковин прочих головоногих. Бинарные латинизированные наименования Мюллер-Штолла подчеркивают скорее различия, чем сходство в строении фрагмокона с раковинами наутилоидей и аммоноидей. Я попытаюсь использовать термины, употребляемые при описании раковин специалистами по наутилоидеям, что облегчит сравнение фрагмокона белемнитид с раковинами наутилоидей, аммоноидей и спидулоидей.

Фрагмокон чаще имеет форму прямого конуса; лишь у представителей некоторых групп он слабо изогнут в брюшную сторону. Поперечное сечение фрагмокона округлое, либо эллипсовидное. При эллипсовидном сечении больший диаметр расположен в спинно-брюшной плоскости. Вершина фрагмокона имеет форму полусферической камеры, именуемой «эмбриональной» камерой, или протоконхом. Фрагмокон разделен на ряд воздушных камер посредством последовательно возрастающих по диаметру септ. Септы изогнуты назад в виде часового стекла. Воздушные камеры соединяются друг с другом пронизывающим их сифоном. Сифональное отверстие хорошо видно на септах распавшегося фрагмокона в виде округлого или слегка овального отверстия. Больший диаметр овального отверстия сифона ориентирован в спинно-брюшной плоскости (табл. I, фиг. 1 б — ж; табл. II, фиг. 1 а — в). По положению сифона во фрагмоконе обычно определяется его брюшная сторона; соответственно определяется и брюшная сторона ростра. Лишь у одного подсемейства *Divaliinae* Pavlow сифон приближен к спинной стороне. В месте прохождения сифона сквозь септы последние образуют отогнутую назад воронку, называемую перегородочной трубкой, или сифонной дудкой. Перегородочные трубки соседних септ не соприкасаются между собой и между ними помещаются дополнительные соединительные кольца, служащие для предохранения от разрыва эластичной оболочки самого сифона.

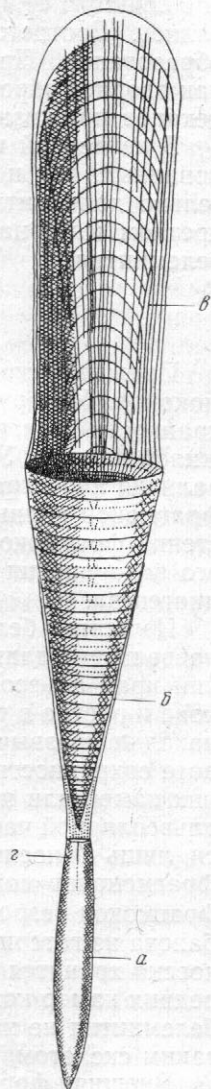
Рис. 15. Реконструкция полного скелета *Hibolites semisulcatus* (Münster)

а — ростр; б — фрагмокон; в — проостракум; г — брюшная борозда
(по Naef, 1922; Fig. 90)

Как уже сказано, стенка фрагмокона обычно выделяется под особым именем конотеки. Внешняя сторона ее испещрена струйками нарастания, которые, взаимно пересекаясь или протягиваясь параллельно одна другой, образуют довольно сложный рисунок. Спинная сторона является общей для конотеки и ее переднего продолжения — проостракума. Эта средняя пластинка обычно покрыта струйками, выгнутыми по направлению вперед. Спинная сторона конотеки ограничена от боковых ее сторон более или менее четкими линиями, именуемыми ассимптотами. Внешняя сторона конотеки на брюшной стороне имеет струйчатость, перпендикулярную струйчатости спинной стороны. Струйки брюшной стороны конотеки протягиваются параллельно септам фрагмокона. На боковых сторонах струйки начинаются в виде продолжения брюшных, а затем они резко изгибаются по направлению вперед. Таким образом, струйчатость боковых сторон является как бы переходной от брюшной к спинной сторонам.

Проостракум белемнитид (см. рис. 15) представляет собой ложковидно выгнутую удлиненную пластинку, протягивающуюся вдоль тела животного и скрытую спинным покровом мантии. В поперечном сечении он имеет вид полулунной дуги. Проостракум состоит из трех сочлененных продольных пластин: более широкой средней и двух узких боковых. Передний край проостракума расширен и имеет полукруглый контур; по направлению назад он постепенно сужается и на уровне передней части фрагмокона соединяется с задними частями скелета. Принято считать, что проостракум соединен с конотекой и они переходят один в другую, так как тонкоструйчатая скульптура на их спинной стороне совпадает. Отсутствие фактического материала не позволяет ни соглашаться, ни опровергать этого мнения, хотя, как будет сказано ниже, проостракум рецентных кальмаров переходит непосредственно в ростр. Струйчатость на спинной стороне проостракума имеет сравнительно простой рисунок. Средняя его пластинка, именуемая параболярным полем, покрыта симметрично изгибающимися в передней части струйками. На более узких боковых пластинках — гиперболярных полях — струйки начинаются сбоку. Они направлены перпендикулярно основной оси проостракума, но затем круто изгибаются вперед и следуют параллельно ей. Далее они переходят в струйки параболярного поля, пересекая довольно четкую границу между этими пластинками.

Перемещение раковины внутрь тела у *Endocochlia*, вероятно, было связано со значительным увеличением подвижности животного. В этом случае можно предположить, что эволюция шла по пути упрощения раковины и даже частичной ее редукции. Именно так и можно объяснить наличие проостракума белемнитид. Фрагмокон соответствует камерной части раковины *Ectocochlia*, но последние обладали еще жилой камерой, т. е. той частью, в которой помещалось мягкое тело моллюска. Проостракум является рудиментарной частью жилой камеры, представляя со-



бой спинную ее часть; боковые же и брюшная стенки целиком редуцировались. Соответственно должна была измениться и функция этого образования. Проостракум белемнитид служил, вероятно, животному как опорное образование. Принято считать, что проостракум ископаемых декапод прижизненно был обызвестлен.

В изученной коллекции имелось около 200 фрагмоконов, как изолированных, так и вместе с рострами. Это дало мне возможность значительно дополнить обычные описания фрагмоконов и показать на конкретном материале сходство и различия в строении нескольких родов белемнитид.

Внешнее строение фрагмокона

Прежде всего необходимо остановиться на вопросе о размерах фрагмоконов. У наружнораковинных головоногих моллюсков о полной сохранности всех воздушных камер раковины можно судить по наличию жилой камеры. У белемнитид еще не найдено никаких критериев, кроме наличия проостракума, дающего возможность предполагать, что данный фрагмокон полный и у него сохранились все передние камеры. Внешняя стенка фрагмокона чрезвычайно тонка и легко разрушается во время его захоронения в донном осадке или при процессах фоссилизации и диагенеза.

Известны белемнитиды, у которых длина фрагмокона значительно превосходит длину всего ростра и фрагмокон выдается далеко за передний край альвеолы. Как часто встречается такое соотношение фрагмокона и ростра в разных таксонах белемнитид, мы не знаем, ибо подобные находки чрезвычайно редки. В настоящее время можно судить о полноте сохранности фрагмокона, исходя из максимального размера передних камер или на основании того, что септы доходят до переднего края альвеолярной части ростра. В обоих случаях эта полнота может оказаться лишь относительной. Для характеристики максимальных размеров фрагмоконов можно сослаться на работу Павлова (1965), где он описал фрагмокон безрострового *Belemnites colossicus* Isak. В коллекции К. Кабанова из готеривских отложений правобережья р. Волги в районе Уляповска хранятся обломки таких фрагмоконов, максимальный диаметр передних камер которых достигает 150 мм. Никаких остатков ростров этих белемнитид не найдено, и об истинных размерах животных, обладавших таким скелетом, мы судить не можем.

Внешняя форма фрагмокона у белемнитид, принадлежащих к разным группам, отличается слабо. В основном это прямой конус, но у некоторых родов *Cylindroteuthis* Bayle, *Pachyteuthis* Bayle он имеет слабую эндогастрическую изогнутость со слегка вогнутой брюшной стороной (табл. I, фиг. 3). Поперечное сечение фрагмоконов в подавляющем большинстве случаев имеет округлую форму, хотя в некоторых случаях наблюдается незначительная боковая сдавленность. Так, у промеренного мною фрагмокона *Oxyteuthis* sp. (табл. I, фиг. 1а—ж) спинно-брюшной диаметр на всем его протяжении превышает боковой диаметр на 1,3 мм. Следует также отметить, что форма поперечного сечения фрагмокона — более стабильный признак, чем форма ростра, которому он принадлежит. Так, при интенсивной боковой сдавленности ростров белемнитид из рода *Duvalia* Bayle их фрагмокон имеет округлую форму (табл. I, фиг. 6), в то время как у представителей из рода *Conobelus* Stolley (того же подсемейства!) он имеет такое же округлое очертание при интенсивной спинно-брюшной сдавленности ростра (табл. I, фиг. 5). То же можно сказать и о фрагмоконах рода *Neohibolites* Stolley. Поперечное сечение их ростров на уровне протоконха в основном округлое, а в альвеолярной части сдавлено с боков.

Иногда при описании фрагмокона указывается его угол, т. е. угол, составленный его боковыми сторонами, причем этому признаку придается большое значение. К настоящему времени имеется слишком мало сведений об угле фрагмоконов разных белемнитид, и большей частью исследователей за угол фрагмокона принимается внутренний угол альвеолы. Из-за отсутствия подобных данных по разным таксонам белемнитид (для многих видов, принадлежащих родам *Parahibolites* Stolley, *Neohibolitoides* Ak. Alizade, мы вовсе не имеем сведений о строении фрагмокона) судить о важности этого признака трудно. Во многих случаях можно привести лишь относительный размер этого угла; трудно определить угол у эндогастрически изогнутых фрагмоконов. При боковой сдавленности фрагмокона следует приводить два угла в спинно-брюшной и боковой плоскостях. В рассмотренных фрагмоконах *Hibolites* sp. диаметр первых камер возрастает быстрее последующих, из-за чего начальная часть фрагмокона, по сравнению со взрослой, имеет несколько больший угол; у представителей из рода *Duvalia* Bayle наблюдается обратная картина, т. е. юная часть фрагмокона имеет меньший угол, нежели его передняя часть. Все изложенное говорит о том, что закономерности изменений углов достаточно не изучены и пока их вряд ли можно считать особо важным таксономическим признаком для надвидовых систематических групп белемнитид. Вероятно, такой признак может иметь лишь видовое значение, однако для этого необходимы дополнительные исследования.

Конотека сохраняется весьма редко. В том случае, когда она сохраняется, на ней наблюдается едва заметная поперечная штриховка или морщинистость. На противоположной сифону стороне фрагмокона некоторых меловых белемнитид конотека образует симметрично расположенный киль (табл. I, фиг. 9). Часто след этого киля отражается в структуре ростра в виде линии или в виде глубокой канавки (роды *Belemnitella* d'Orb. и *Belemnella* Nowak) на внутренней стороне его альвеолы.

Я не разделяю точку зрения Мюллер-Штолла о трехслойности конотеки и считаю, что собственно конотека состоит из двух слоев (табл. X, фиг. 5). Третий внутренний слой (*Stratum profundum*, по Мюллер-Штоллу) я считаю более тесно связанным с септальным комплексом, чем с двумя внешними слоями. Выше говорилось о том, что фрагмоконы часто встречаются изолированно от ростров и соответственно в подавляющем большинстве случаев в рострах фрагмоконы отсутствуют. В исключительно редких случаях внутри альвеолы сохраняется конотека. В коллекции имеется только два таких образца из нижнего мела Поволжья. Из всего сказанного приходится сделать вывод о том, что соединение конотеки с подстилающим слоем и с ростром было не очень прочным. Вероятно, это связано с несколько различным и разновременным происхождением, а также с различной прижизненной структурой перечисленных частей. Связь фрагмокона с ростром была слабой, так как фрагмоконы в рострах встречаются относительно редко.

Протоконх, или, как его часто называют, эмбриональная камера, расположен в вершине фрагмокона. Как правило, он имеет полусферическую форму, но иногда вытянут в направлении оси фрагмокона и приобретает овальный контур. Округлая форма протоконха подчеркивается пережимом, который отчленяет его от воздушных камер фрагмокона. Сохраняется протоконх лишь внутри ростра: у изолированных фрагмоконов он, как правило, отсутствует. Это объясняется тем, что диаметр протоконха больше диаметра первых воздушных камер, и когда фрагмокон «выскакивает» из альвеолы, то протоконх остается на своем месте, если слои альвеолярной части ростра не нарушены. Возможно, что именно это обстоятельство позволило Мюллер-Штоллу не считать его частью фрагмокона.

Внутреннее строение фрагмокона

Изучение внутреннего строения фрагмокона проводилось только по пришлифовкам под микроскопом в отраженном свете при увеличении до 600 раз.

Как неоднократно уже упоминалось, фрагмокон разделен поперечными септами на воздушные камеры. Длина камер несколько различна на разных стадиях существования животного. После первой за протоконхом камеры наблюдается значительное уменьшение длины, причем вторая воздушная камера почти вдвое короче первой. Несколько последующих камер имеют примерно одинаковую длину, а затем на уровне 13—16-й камер происходит заметный скачок с увеличением их длины. С 15—17-й камеры идет приблизительно равномерное наращивание их длины, и лишь отдельные камеры отклоняются по своей длине в ту или иную сторону, что можно объяснить изменениями в росте животного.

Наиболее отличается от всех камер эмбриональная камера фрагмокона, или протоконх.

Форма внутренней полости протоконха (рис. 16—18) варьирует от почти округлой (рис. 17, *г*) до овально вытянутой (рис. 17, *б*). Абсолютные размеры протоконха незначительны и колеблются в следующих пределах: высота от 0,3 до 0,45 мм и диаметр наиболее вздутой части от 0,35 до 0,53 мм.

Протоконх, как правило, в спинно-брюшной плоскости слегка отклоняется от продольной оси фрагмокона (угол инволюции по Мюллер-Штоллу) в ту сторону, на которой ростр снабжен бороздой (спинную у представителей из подсемейства *Duvalliinae* Pavlow и брюшную у прочих белемнитид). Это отклонение не имеет связи с положением сифона. Если считать, что отклонение протоконха от осевой линии фрагмокона вызвано брюшным положением сифона, то у *Duvalliinae* оно происходит в сторону, противоположную отклонению сифона (рис. 18, *б* и рис. 18, *г*). Отклонение протоконха скорее вызвано спинным или брюшным положением альвеолярной борозды ростра и находится в коррелятивной связи именно с ним.

Протоконх отделен от последующих камер первой септой, отличающейся от остальных септ отсутствием отверстия для сифона. Септы, ограничивающие воздушную камеру спереди и сзади, изогнуты в виде часового стеклышка в сторону начальной камеры фрагмокона. Макроскопически септы имеют вид белых перламутровых выгнутых перегородок (табл. II, фиг. 1а—б) с типичным перламутровым блеском. В тех случаях, когда воздушные камеры не заполнены породой или карбонатом кальция, хорошо заметно, что эти перегородки распадаются на два слоя.

Согласно литературным данным, количество слоев, из которых состоят септы, колеблется. Еще Гранджан (*Grandjean*, 1910) подчеркивал, что септа спереди и сзади имеет покровный слой из фосфата кальция. Кристенсен утверждал наличие четырех слоев септы. Наконец, Мюллер-Штолл, используя данные Кристенсена, пришел к выводу, что септа состоит из семи или восьми слоев. По моим наблюдениям, такого большого количества слоев септы выделить нельзя. Иногда видно, что септа двуслойна (табл. X, фиг. 1а) или в крайнем случае трехслойна, хотя во многих случаях хорошо видно, что септа совершенно однородна и никакой дифференциации на слои не имеет (табл. X, фиг. 5; табл. XI, фиг. 1). Такая разница в строении септ может быть объяснена разной степенью диагенетической перекристаллизации материала, слагающего их.

Как указывалось выше, септы выгнуты в сторону апикальной части фрагмокона. Это изгибание септ неодинаково и происходит не по

Рис. 16. Схематический разрез протоконха с начальной частью фрагмокона *Hibolites* Montfort ($\times 35-40$); валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су

А — 2578/100; Б — 2578/98; В — 2578/96; Г — 2578/97

n — протоконх; *си* — сифон; *с.ф.* — стенка фрагмокона; *к* — конотекка; 1, 2, 3... — воздушные камеры фрагмокона

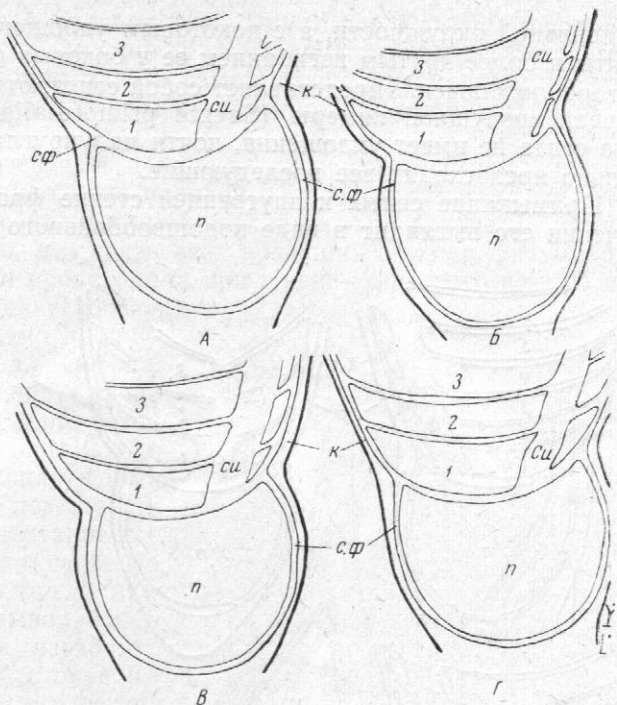
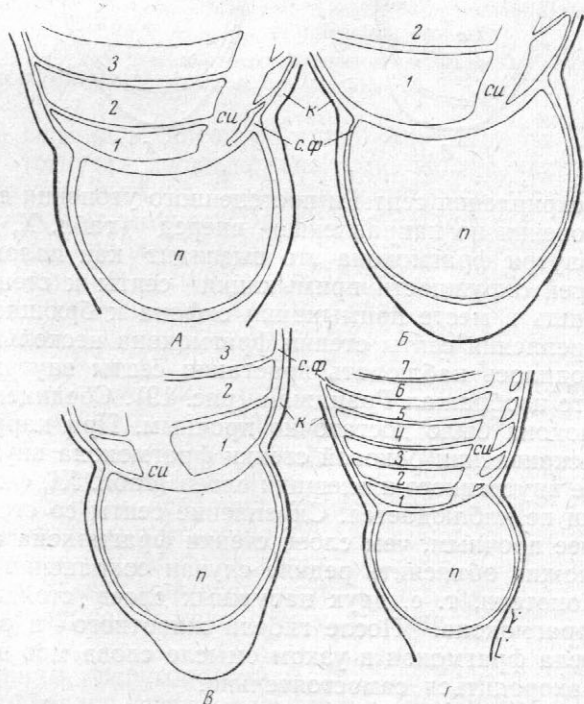


Рис. 17. Схематический разрез протоконха с начальной частью фрагмокона ($\times 35-40$)

А — *Hibolites* sp. № 2578/129; валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су; Б — *H.* sp. № 2578/128; валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина; В — *Neohibolites* cf. *elegans* Schwetsoff № 2578,612 аптский ярус; Крым, р. Кача; Г — *Aulacoteuthis absolutiformis* Sinzov № 2579/105; готеривский ярус; Ульяновская область, р. Волга *n* — протоконх; *си* — сифон; *с.ф.* — стенка фрагмокона; *к* — конотекка; 1, 2, 3... — воздушные камеры фрагмокона



правильной окружности, а с некоторым уплощением центральной части септы и более крутым изгибанием ее у боковых стенок фрагмокона. Некоторое исключение представляет собой септа, отделяющая протоконх от первой воздушной камеры (Saepa primordialis, по Мюллер-Штоллу). Эта септа не имеет уплощения, почти полукруглая и по толщине значительно превосходит все последующие.

Примыкание септы к внутренней стенке фрагмокона в продольном сечении его выглядит в виде подошвообразного уплощения, некоторого

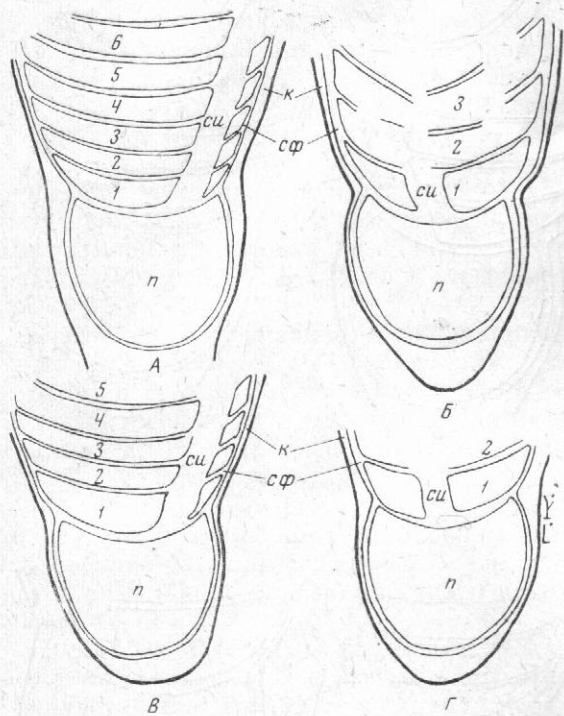


Рис. 18. Схематический разрез протоконха с начальной частью фрагмокона ($\times 35-40$)

А — *Neohibolites semicanaliculatus* Blainville № 2578/386, аптский ярус; Крым, р. Кучук-Карасу; Б — *Pseudobelus bipartitus* Blainville; валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина (по Кабанову, 1963, рис. 1); В — *Conobelus eximiorius* Raspaill № 2578/215; валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су; Г — *Divallia lata* Blainville № 2578/83; валанжинский ярус; Крым, Феодосия; н — протоконх; си — сифон; сф — стенка фрагмокона; к — конотекта; 1, 2, 3... — воздушные камеры фрагмокона

искривления септы и постепенного утонения ее вплоть до полного исчезновения по направлению вперед (табл. X, фиг. 5; табл. XI, фиг. 1). Внутри фрагмокона это выглядит как пологий бортик, тянущийся по всей окружности примыкания септы к стенке и выполаживающийся лишь в месте примыкания сифона к брюшной стороне. В месте прикрепления септы стенки фрагмокона несколько утоняются. Мне не приходилось наблюдать врастания септы внутрь стенки фрагмокона, как это изображал Гранджан (рис. 19). Соединение септы со стенкой фрагмокона было достаточно прочным. При нарушении целостности септы, искривлении боковой стенки фрагмокона внутрь камеры и расщеплении ее внутреннего и внешних слоев (табл. XI, фиг. 2) отрыва септы от стенки не наблюдается. Скрепление септы со стенкой фрагмокона было более прочным, чем слоев стенки фрагмокона между собой. Именно этим можно объяснить редкие случаи сохранения в альвеолах ростра одной конотекты, т. е. двух наружных слоев стенки фрагмокона, а не всего фрагмокона. После гибели животного и разложения мягких частей тела фрагмокон в узком смысле слова мог выскользнуть из конотекты и захорониться самостоятельно.

Все воздушные камеры пронизаны сифоном. Сифон расположен эксцентрично и, как правило, примыкает к одной стороне фрагмокона. Брюшной стороной принято считать ту, к которой приближен сифон. С этой стороны на поверхности ростра проходит брюшная борозда.

Лишь у представителей подсемейства *Duvaliinae* Pavlow сифон находится на стороне, противоположной альвеолярной борозде, сопровождаемой спайкой. Сифон, примыкая к самой стенке фрагмокона, прослеживается с внешней стороны его в виде пунктирной линии (табл. I, фиг. 1а).

Зачастую отдельные участки полости сифона ожелезнены, передняя же часть его иногда заполнена породой. Первое доказывает то, что сифон обладал большим количеством мягких тканей; второе подтверждает точку зрения о том, что связь всех воздушных камер фрагмокона с внутренними органами происходила при жизни животного именно через сифон. После разложения мягкого тела ил мог свободно проникнуть в открытый канал сифона.

В месте прохождения сифона сквозь септу на нем образуются пережимы (*Sulcus saeptalis*, по Мюллер-Штоллу). Общая форма сифона напоминает перешнурованный канатик, и очертание его в продольном разрезе похоже на контур витой веревки (но не нитки бус, как это указывал Мюллер-Штолл), так как изгибание внутренней и внешней сторон из-за косога пересечения его септой не совпадает по своему уровню (рис. 20). В промежутках между септами сифон образует вздутия (*Genicum siphonale*, по Мюллер-Штоллу) и его внутренняя стенка выгнута в сторону воздушных камер более интенсивно, чем внешняя наружу.

В месте прохождения сифона в септе (*Foramen siphonale*, по Мюллер-Штоллу) образуется отогнутая назад трубка, или, как ее часто называют, дудка. Я считаю оба термина синонимами, но вследствие специфики этого образования у фрагмоконов *Duvaliinae* Pavlow (см. ниже) и для унификации его названия для белемнитид отдаю предпочтение первому и впредь буду употреблять только его. Перегородочная трубка образована несколько оттянутыми назад краями септы.

Строению перегородочной трубки уже уделялось много внимания в прежних работах. Еще Гранджан (1910) пытался показать характерное сочленение септ с сифоном (рис. 21, 22). Однако его построения ограничились объяснением строения трубки как особого выроста септ, образующего сплошной канал для прохождения в нем сифона (рис. 23). По его мнению, трубки соседних септ входили одна в другую. Позднее Кристенсен до некоторой степени исправил ошибку Гранджана (рис. 24), говоря о том, что желательнее «особую форму дудки употреблять как характерный момент для обозначения границ септы» (Christensen, 1925, стр. 141). Однако из объяснений этого автора еще трудно понять, что подразумевается под трубкой и каково ее сочленение с оболочкой сифона.

По моим представлениям, перегородочная трубка функционально служила лишь для прохождения сквозь нее сифона, снабжавшего камеры газом. Отогнутые края или молоточковидные утолщения септы, т. е. сама трубка, безусловно, служили для сохранения эластичной стенки самого сифона. В противном случае при резких поворотах животно-

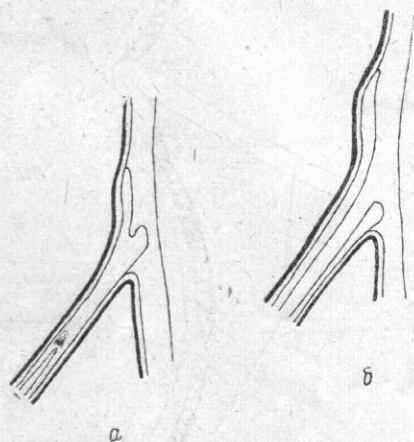


Рис. 19. Причленение септы *Hibolites hastatus* Montfort к стенке фрагмокона на его брюшной стороне

а — 12-я септа; б — 20-я септа (х 60) (по Grandjean, 1910 fig. 19)

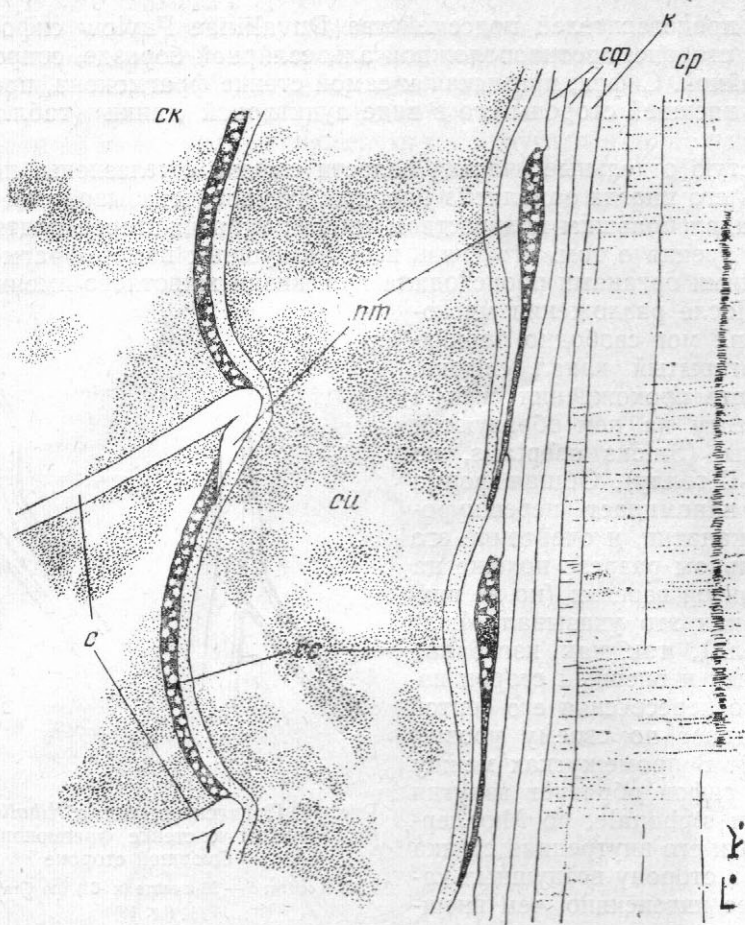


Рис. 20. Схематический разрез участка сифона *Hibolites* sp. № 2578/96 (×150); валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су

си — сифон; ср — слой ростра; сф — стенка фрагмокона; к — конотэка; сс — стенка сифона; ск — соединительное кольцо; с — септа; пт — перегородочная трубка

го стенка сифона могла бы разорваться при соприкосновении с острым краем септы.

Кристенсен вполне справедливо говорил о постепенной эволюции трубки в онтогенезе животного (рис. 25); от наиболее просто устроенной в начале жизни животного она соответственно усложняется на более взрослых стадиях. Происходит это усложнение в первую очередь за счет ее механического упрочения.

Внешняя пристенная часть перегородочной трубки значительно отличается от внутренней. Так как сифон приближен к стенке фрагмокона, то небольшой его участок в месте соприкосновения со стенкой фрагмокона будет иметь особое строение, что и отражается на форме трубки. Внутренняя стенка перегородочной трубки в продольном разрезе имеет форму вязального крючка, направленного назад. Она протягивается максимально на $\frac{1}{3}$ длины воздушной камеры (табл. X, фиг. 2; рис. 20, 26, а). Продолжением отогнутой части трубки является прилегающая к ней соединительное кольцо (рис. 20), которое доходит до следующей трубки. Соединительное кольцо, вероятно, представляло собой по-

лукальцинированное образование, состоявшее из спикул, рыхло соединенных одна с другой. В разрезе оно имеет вид зернистого слоя, отличающегося по своей структуре от оболочки собственно сифона, зачастую ожелезненной. Возможно, именно его Гранджан принимал за продолжение перегородочной трубки. Оно могло выполнять две основные функции: во-первых, опорного элемента для сохранения эластичной стенки сифона и, во-вторых, как область для связи сифона с воздушными камерами фрагмокона. Сквозь зазоры между спикулами соединительного кольца газ мог проникать из сифона в воздушные камеры фрагмокона. На пристенной стороне трубка построена иначе. Здесь она

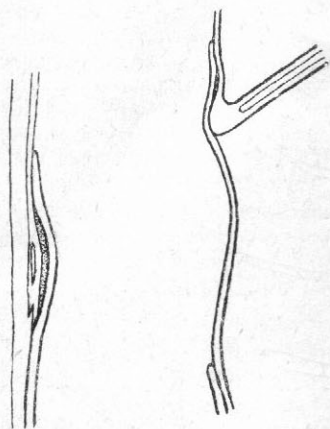


Рис. 21. Строение перегородочной трубки *Hibolites hastatus* Montfort (по Grandjean, 1910, fig. 14)

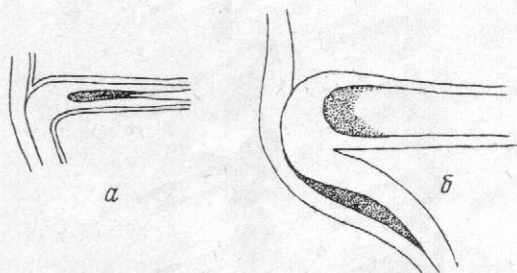


Рис. 22. Строение перегородочных трубок *Hibolites hastatus* Montfort
а — 12-септы; б — 25-й септы (по Grandjean, 1910, fig. 20)

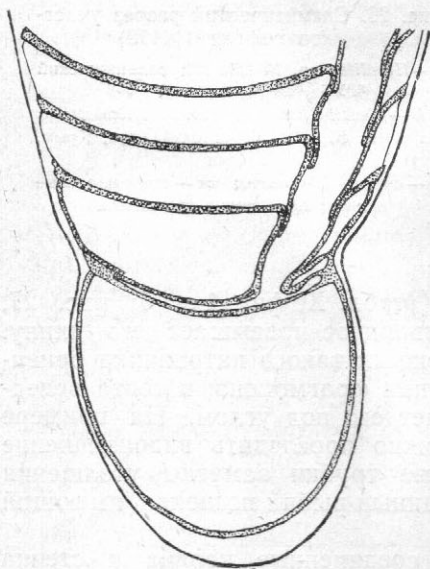


Рис. 23. Строение протоконха и начальной части фрагмокона *Hibolites pistilliformis* Blainville (по Grandjean, 1910, fig. 17)

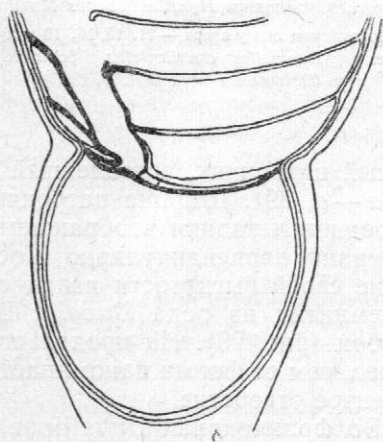


Рис. 24. Строение протоконха и начальной части фрагмокона *Hibolites hastatus* Montfort (по Christensen, 1925, tabl. V, fig. 22)

протягивается вдоль стенки, прижимая к самой стенке фрагмокона частично редуцированный участок соединительного кольца. Длина трубки на этой стороне равна длине камеры или несколько превышает ее. Благодаря пристенному положению перегородочной трубки она на внутренней стороне является циртохоанитовой, на пристенной — голохоанитовой.

Перегородочная трубка представителей из подсемейства *Duvaliinae* Pavlow имеет весьма характерное строение. По форме она напоминает

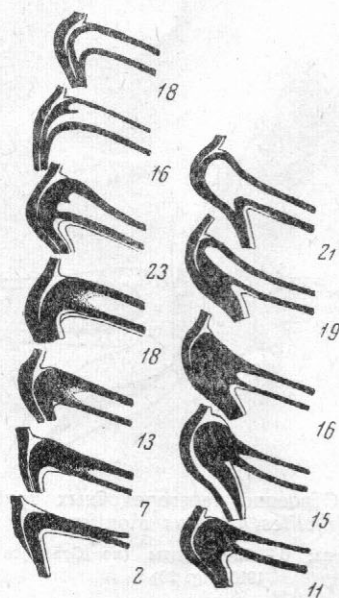


Рис. 25. Онтогенетическое развитие брюшной стороны перегородочной трубки

Левый ряд снизу вверх — 2, 7, 13, 18 и 23-я септы одного экземпляра и 16-я и 18-я септы другого экземпляра *Hibolites hastatus* Montfort
Правый ряд снизу вверх — 11, 15, 16, 19 и 21-я септы *Belemnites canaliculatus* Schlotheim (по Christensen, 1925, tabl. V, fig. 15)

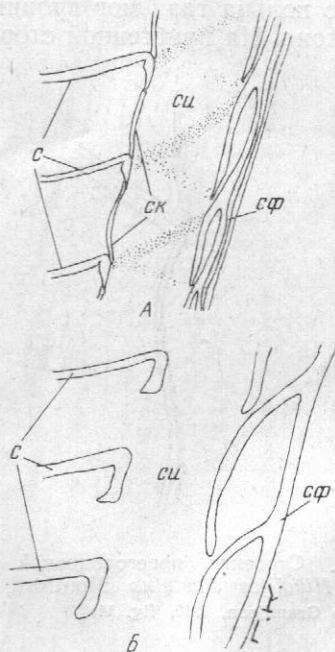


Рис. 26. Схематический разрез участков сифона (×110)

А — *Hibolites* sp. № 2578/122; валажинский ярус; Крым, р. Сары-Су;

Б — *Neohibolites* cf. *semicanaliculatus* Blainville № 2578/3E6; аптский ярус; Крым, р. Кача

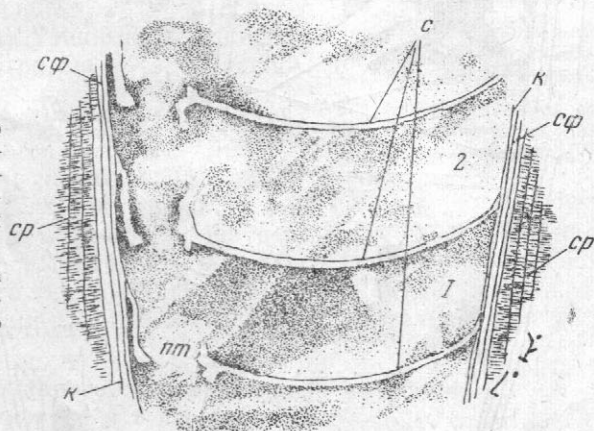
си — сифон; с — септы; ск — соединительные кольца; сф — стенка фрагмокона

полюй патрончик, вставленный в септу (табл. X, фиг. 1 а, б; рис. 27, 28, а — в, 29). Ширина патрончика почти вдвое превышает его длину. Передняя и задняя воображаемые плоскости такого патрончика ориентированы перпендикулярно к осевой линии фрагмокона, и септа вследствие своей выгнутости назад охватывает его под углом. На примере белемнитид из рода *Duvalia* Bayle можно проследить видоизменение трубок (рис. 29). На продольном разрезе трубки заметны утолщения краев, чем ее форма напоминает разрезанный рыбий позвонок, имеющий в центре отверстие.

Во фрагмоконах *Duvaliinae* Pavlow соединенные кольца и стенка самого сифона не наблюдались, и о положении сифона остается судить только по расположению перегородочных трубок.

Почти во всех справочниках и учебных изданиях сказано, что сифон фрагмокона белемнитид начинается в протоконхе. Очевидно, это — ре-

зультат отсутствия специальных исследований и неточных наблюдений некоторых прежних авторов. Такого мнения придерживался даже Нэф (Naef, 1922, стр. 14, рис. 2; стр. 167, рис. 62). Однако еще Гранджан в 1910 г. отграничил протоконх от воздушных камер сплошной перегородкой (Grandjean, 1910, фиг. 20), к которой спереди прикрепляется сифон (см. рис. 23). Кристенсен в 1925 г. повторил такое же изображение (см. рис. 24). Но в описательной части он говорил об ошибочности мнения Гранджана. На другом же рисунке (рис. 30) он отступил перед существующим мнением и изобразил внутри протоконха первичные септы,



Фиг. 27. Строение среднего участка фрагмокона *Pseudobelus bipartitus* Blainville; валаунжский ярус; Крым, р. Сары-Су. Снизу вверх — 15, 16 и 17-я септы

ср — слои роста; сф — стенка фрагмокона; к — конотекта; с — септы; пт — перегородочные трубки (по Кабанову 1963, рис. 2, а)

имеющие, по его утверждению, конхиолиновый состав. На моем материале не удалось отыскать упоминаемый элемент, и я считаю, что при всей тщательности наблюдений Кристенсена он в этом случае пришел к ошибочному выводу. Объясняется его ошибка тем, что шлиф был сделан не строго в спишно-брюшной плоскости, а под некоторым углом к ней. Этим же объясняется и то, что на упомянутом рисунке Кристенсен не смог показать места прикрепления сифона к первой септе.

Во всех рассмотренных мною фрагмоконах сифон прикрепляется только к первой септе и ни в коем случае не пронизывает ее. В отдельных случаях внутри протоконха можно проследить некоторое изменение внутренней массы кальцита в виде уплотненного канатика, состоящего из волокнистых образований. Возможно, это образование является раскристаллизованным просифоном. Оно подходит к задней стенке первой септы напротив места, где к ее передней стенке прикрепляется сифон. Ни о каком отождествлении этого образования с сифоном говорить не приходится.

Существенной особенностью в строении сифона является некоторое удаление его начальной части от стенки фрагмокона.

Таблица 2

Ширина сифона *Hibolites* sp. (А) и расстояние его от боковой стенки фрагмокона (Б.) в мм

№ образца	Воздушная камера											
	1		2		3		4		5		6	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
97	0,096	0,064	0,096	0,048	0,112	0,048	0,112	0,032	0,128	0,032	0,144	0,016
96	0,096	0,048	0,096	0,032	0,112	0,032	0,112	0,032	0,112	0,032	0,112	0,016
107	0,08	0,112	0,08	0,096	0,096	0,096	0,096	0,08	0,112	0,032	0,128	0,016

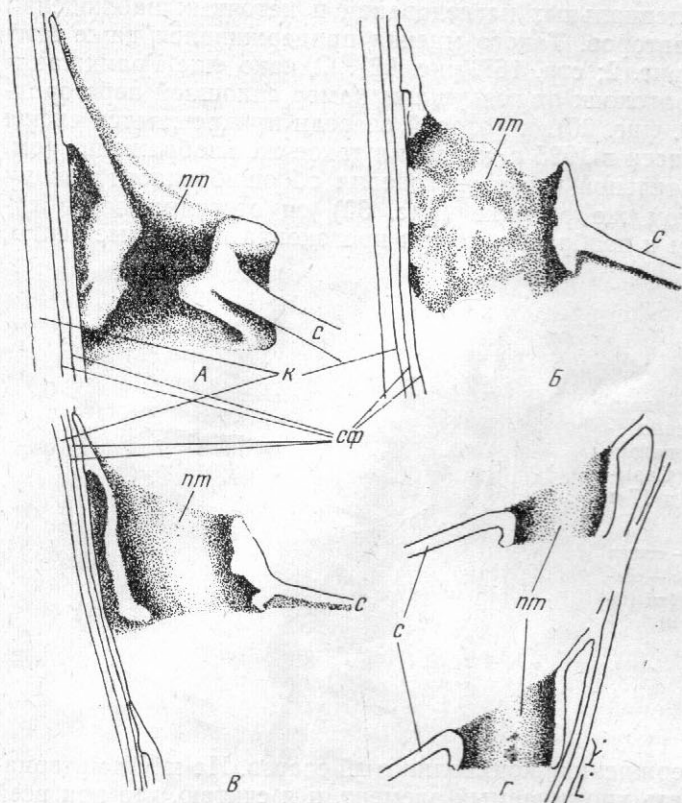
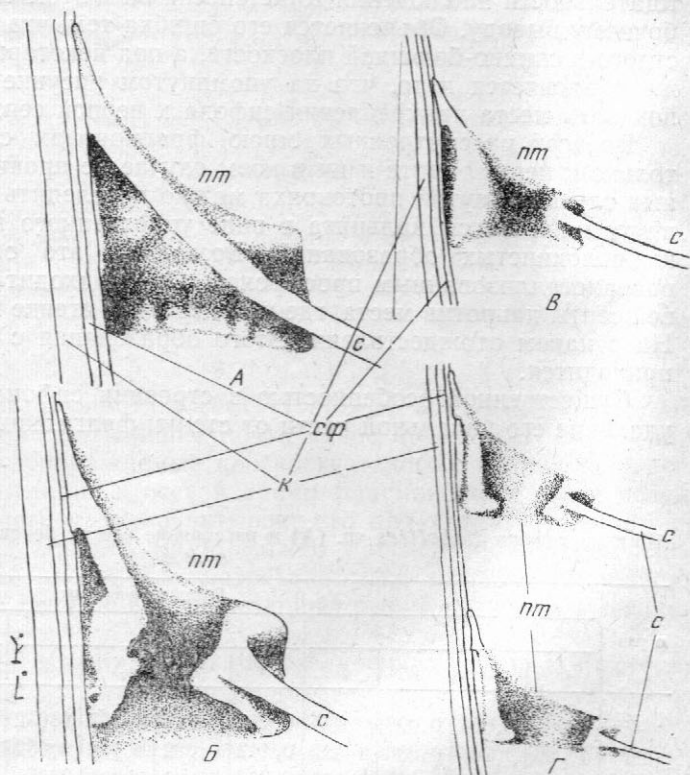


Рис. 28. Схематический разрез перегородочных трубок, $\times 45$

А — *Divalia lata* Blainville, 2578/95; валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су; Б — *Conobelus eximiorius* Raspail № 2578/215; валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су; В — *Pseudobelus bipartitus* В1; валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина (по Кабанову, 1963, рис. 2, б); Г — *Neoholites* cf. *elegans* Schwetsoff № 2578/642; аптекий ярус; Крым, р. Кача
 nm — перегородочная трубка; сф — стенка фрагмокона; к — конотекта; с — септа

Рис. 29. Строение перегородочных трубок *Divalia lata* Blainville № 2578/95; валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су

А — общий вид перегородочной трубки 23-й септы; Б — та же перегородочная трубка, расшифрованная в спиннобрюшной плоскости; В — перегородочная трубка 14-й септы; Г — перегородочные трубки 8-й и 9-й септ;
 nm — перегородочная трубка; с — септа; сф — стенка фрагмокона; к — конотекта



У представителей из подсемейства *Belemnopinae* Naef сифон начинается в виде подошвовидного расширения (*Planata siphonalis*, по Мюллер-Штоллу) на некотором удалении от стенки фрагмокона (см. рис. 16—17) и лишь в шестой либо в седьмой камере он подходит вплотную, к стенке фрагмокона и далее вперед следует на всем протяжении на равном расстоянии от нее.

В абсолютных цифрах это выражается следующим образом в табл. 2.

Отличается положение сифона у *Duvaliinae* Pavlow. Прикрепляется он почти точно в центре первой септы. В первой воздушной камере сифон наклонен в ту сторону ростра, на которой расположена борозда. Далее на протяжении пяти камер он отклоняется от спинно-брюшной плоскости и положение его остается неясным. Лишь с пятой или шестой камеры он располагается вдоль стенки фрагмокона на стороне, противоположной альвеолярной борозде. В первых четырех-пяти камерах септы, как правило, беспорядочно разорваны или искривлены. Создается впечатление, что у представителей этого подсемейства начальные септы при жизни животного были эластичными и могли свободно растягиваться.

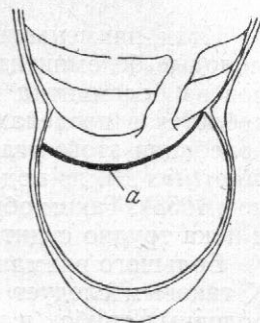


Рис. 30. Начальная часть фрагмокона *Dactyloteuthis irregularis* Schlotheim

a — первичная септальная мембрана (по Christensen, 1925, Tabl V, Fig. 23)

Некоторые замечания о систематическом значении фрагмокона и о его функции

При подведении итогов знаний о фрагмоконах белемнитид следует еще раз подчеркнуть, что они значительно уступают сведениям о рострах. Это объясняется тем, что фрагмоконы сохраняются реже ростров.

Нельзя не согласиться с выводом Крымгольца (1958) о том, что крупные систематические группы *Belemnitida* следует обосновывать по особенностям строения их фрагмоконов. Лишь в этом случае можно с достоверностью «уравнять» ранги таксонов белемнитид с таковыми прочих головоногих моллюсков, и в первую очередь прямых наутилоидей. В то же время при описаниях фрагмоконов до сих пор особое внимание обращалось только на их внешнюю форму. Основными признаками фрагмоконов считали величину вершинного угла и длину камер. Возможно, что внешние признаки и смогли бы играть роль в систематике *Belemnitida*, однако даже они известны лишь у ограниченного числа родов и видов.

Среди известных представителей *Belemnitida* наименьший угол фрагмокона (около 5—10°) имеют триасовые представители из семейства *Aulacoceratidae* Bernard. Их фрагмоконы отличаются весьма постепенным расширением вперед и большой длиной камер. Так, в изображении Флауэра (Flower, 1944) длина камер фрагмокона его нового рода *Ausseites* равна половине их диаметра. Септы отличаются от септ представителей из семейства *Belemnitidae* d'Orbigny значительно большей толщиной. Конотека всех родов из семейства *Aulacoceratidae*, по исследованиям Бюлова (Bulow, 1916, стр. 92), состоит по крайней мере из четырех слоев. По свидетельству этого автора, конотека рода *Atractites* Gumbel обладает совершенно гладкой поверхностью; на фрагмоконах родов *Dictyoconites* Mojsisovics и *Aulacoceras* Hauer имеются продольные ребрышки, которых у *Dictyoconites* примерно 60, а у *Aulacoceras* — около 40.

Интересным представляется сходство вершинного угла фрагмоконов из наиболее древнего семейства *Aulacoceratidae* Bernard (5—10°) и самого молодого — *Bayanoteuthidae* Naef (9—12°).

Итак, наименьший угол фрагмокона имели наиболее древние и самые молодые белемнитиды. По данным Крымгольца (1958), угол фрагмонов из белемнитид мезозойского семейства *Belemnitidae* d'Orbigny колеблется в пределах 16—27°. Однако известны примеры значительного колебания этого угла. Так, фрагмокон раннемелового вида *Pseudobelus bipartitus* Bl. из подсемейства *Duvaliinae* Pavlow имеет угол 11° (Кабанов, 1963). Таким образом, этот признак может значительно варьировать, и пока трудно судить о его таксономическом значении.

Большого внимания заслуживают внутренние признаки фрагмоконов. К таковым следует отнести длину камер, их диаметр, строение перегородочных трубок и положение сифона.

Если по цифровым выражениям длины и диаметра каждой камеры фрагмокона построить графики, то резко бросается в глаза разница в конфигурации кривых. В качестве предварительного опыта такого изображения я привожу два графика. Один из них (рис. 31) построен с применением следующих данных: по оси абсцисс откладывался порядковый номер камеры фрагмокона, исключая протоконх, по оси ординат — отношение диаметра этой камеры к ее длине. На графике совершенно отчетливо различаются два пучка кривых, принадлежащих представителям двух подсемейств — *Duvaliinae* Pavlow и *Belemnopsinae* Naef. Различие в строении фрагмоконов этих подсемейств более выразительно в графике (рис. 32), где по оси абсцисс откладывался порядковый номер камеры, а по оси ординат — ее длина. Кривые, отражающие измерения фрагмоконов одного вида или даже рода, между собой не совпадают; в то же время пучки кривых, принадлежащих разным подсемействам, резко обособлены. Из этого следует, что графические выражения измерений отражают не видовые и не родовые, а различия в строении фрагмоконов таксонов подсемейственной группы. Первоначальные диагнозы этих подсемейств белемнитид устанавливались по внешней форме ростров.

Из всего сказанного следует, что изучение фрагмоконов может играть существенную роль в диагностировании крупных таксонов белемнитид.

В заключение коротко остановлюсь на вопросе функционального значения фрагмоконов для животного.

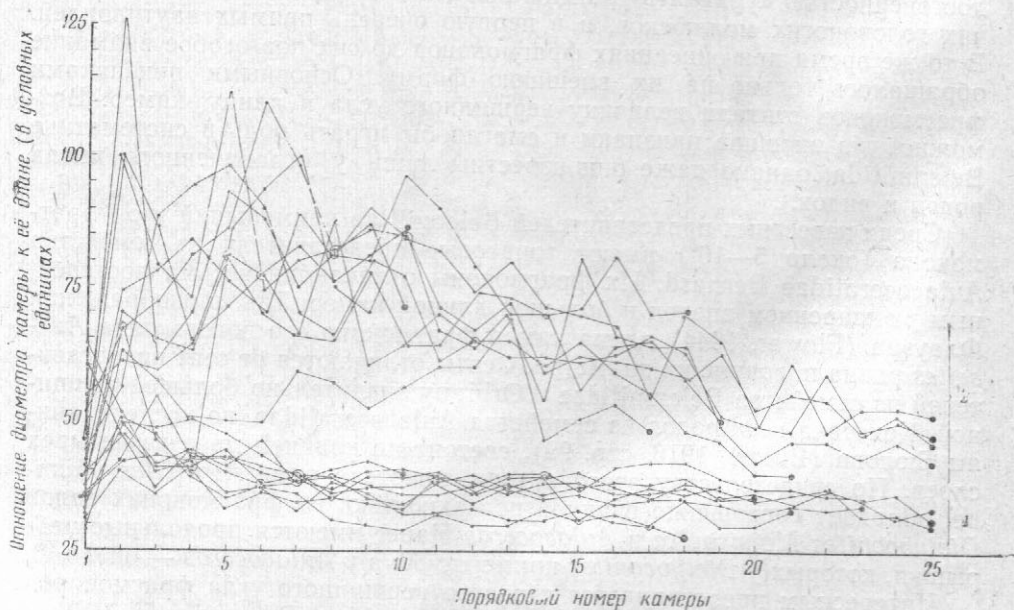


Рис. 31. Кривые зависимости длины воздушных камер от их диаметра
1 — подсемейство *Duvaliinae*; 2 — подсемейство *Belemnopsinae*

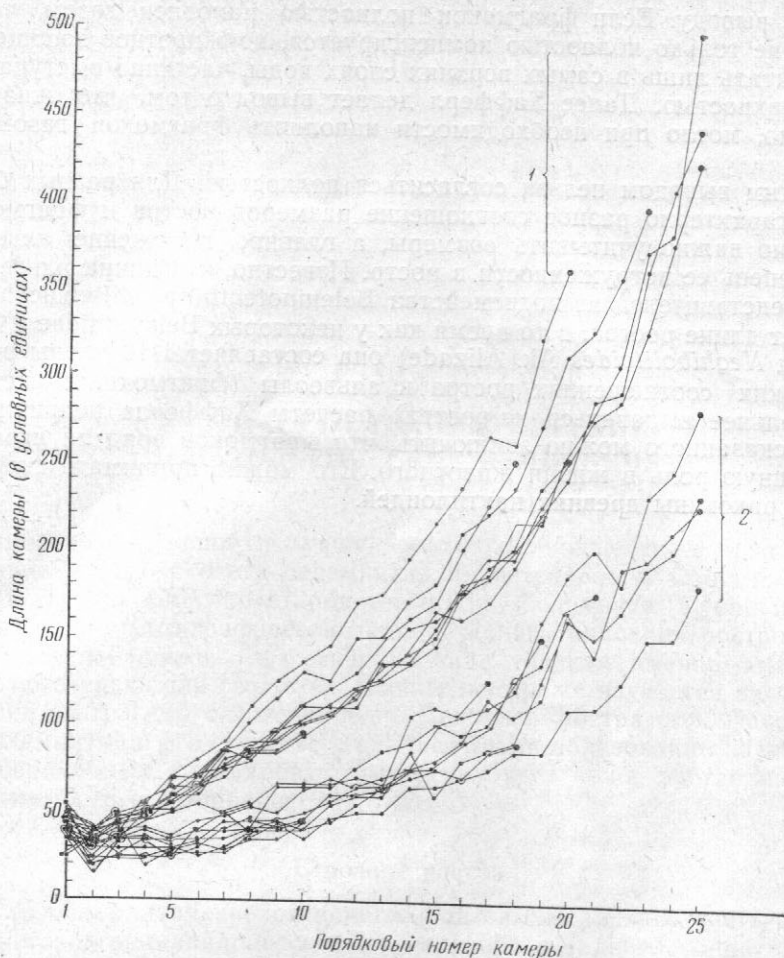


Рис. 32. Кривые изменения длины воздушных камер фрагмокона
1 — подсемейство Duvallinae; 2 — подсемейство Belemnites

Судя по обзору работ, посвященных изучению белемнитид, фрагмокону приписывались две функции — буфера для смягчения ударов о подводные предметы при плавании животного и балансира для горизонтального движения животного в воде.

Первую функцию всерьез принимать нельзя, и поэтому о ней стоит сказать весьма коротко. Фрагмокон не мог служить буфером для смягчения ударов, так как для этого он должен был быть не известковым, а иметь совершенно иное строение, которое позволило бы ему сжиматься и растягиваться.

Вторая функция широко принимается всеми исследователями. Фрагмокон с этой точки зрения служил как поплавков, уравнивающий тяжесть массивного известкового ростра. По этому поводу существует много всевозможных догадок, и все они сводятся к одному вопросу: равноценны ли вес известкового ростра и подъемная сила наполненного газом фрагмокона?

Этот вопрос оригинально разрешен расчетами инженера Хафферла, приведенными в труде Абеля (Abel, 1916, стр. 165—168). Хафферл, приняв во внимание соотношение объема ростра и фрагмокона *Belemnites elongata*, известного из работ Квенштедта, и рассчитав вес ростра и подъемную силу газа фрагмокона, пришел к неожиданному для палеон-

тологов выводу. Если фрагмокон полностью наполнен газом, то вес роstra не только полностью компенсируется, но животное вообще сможет обитать лишь в самых верхних слоях воды, частично выступая над ее поверхностью. Далее Хафферл делает вывод о том, что животное, очевидно, могло при необходимости наполнять фрагмокон газом или водой.

С этим выводом нельзя согласиться полностью. Для разных белемнитид характерно разное соотношение размеров роstra и фрагмокона. Особенно важно учитывать размеры, а главное, положение альвеолы, т. е. степень ее погруженности в роstr. Известно, что длина альвеолы у всех представителей из подсемейства *Belemnoteuthinae* Zittel неамного уступает длине роstra, в то время как у некоторых *Belemnitidae* d'Orbigny (род *Neohibolitoides* Ak. Alizade) она составляет 1/10 длины роstra. При таких соотношениях роstra и альвеолы (фрагмокон может еще значительно выдаваться из роstra) расчеты Хафферла неприемлемы.

Из сказанного можно заключить, что фрагмокон вряд ли играл существенную роль в жизни животного. Его можно принимать скорее за реликт раковины древних наутилоидей.

Глава IV

РОСТР И ЕГО ТРАВМАТИЧЕСКИЕ И ПАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Наиболее массивной и лучше всего сохраняющейся в ископаемом состоянии частью скелета белемнитид является ростр. Собственно, эта часть обычно и фигурирует под термином «белемнит» в большинстве палеонтолого-стратиграфических работ. Однако описания ростров дают представление только о его внешнем виде, так как именно это важно в первую очередь для геологов. Значительно реже изучается внутреннее строение ростра, его онтогенез и пр. Важность ростра для классификации белемнитид и его сходство с аналогичными образованиями у некоторых современных кальмаров, о чем речь будет ниже, заставляют рассмотреть ростр всесторонне.

Строение ростра

Ростр белемнитид представляет собой самую заднюю часть скелета животного. Это цилиндрическое, заостренное с заднего конца образование.

Размеры ростров значительно варьируют. Условно можно принять следующие три группы по длине ростров: мелкие — до 30 мм, средние — от 30 до 60 мм и крупные — свыше 60 мм.

В ростре различают переднюю, или альвеолярную, часть, в которой помещается альвеола, и остальную — постальвеолярную часть. Заостренный конец ростра, противоположный альвеолярной части, называют острием, задним, или апикальным, концом.

На рисунках чаще всего изображают ростр задним концом вниз, а альвеолярным вверх и можно встретить их обозначения соответственно как нижний и верхний конец; такое наименование неверно, так как это противоречит прижизненному, горизонтальному положению животного при плавании в толще воды.

Брюшной, или вентральной, называется сторона, к которой обращена брюшная сторона фрагмонта; противоположную сторону называют спинной, или дорсальной. Кроме того, различают две боковые, или латеральные, стороны. Плоскость симметрии ростра называется спинно-брюшной, или дорсо-вентральной; перпендикулярную ей плоскость, проходящую через осевую линию ростра, именуют боковой, или латеральной.

При изучении ростров необходимо учитывать как их внешние, так и внутренние признаки.

Внешние признаки роста

Общая форма роста определяется соотношением его спинно-брюшного и бокового диаметров. Поперечное сечение бывает при этом круглым, овальным, реже угловатым или многоугольным (рис. 33, 13—27); иногда оно остается постоянным по всей длине роста или меняется в разных его участках. Часто ростры на большом их протяжении имеют правильную цилиндрическую форму (см. рис. 33, 6, 7), но в задней части начинают сужаться. Если заострение заднего конца начинается далеко от острия, то ростр приобретает коническую форму (см. рис. 33, 1—3). В промежуточных случаях говорят о субконической или субцилиндрической форме. Иной формой является веретеновидная (см. рис. 33, 11). Такая форма обуславливается расположением наиболее расширенной части ростра в его середине. При приближении наиболее расширенной части к заднему концу ростр приобретает булавовидную форму (см. рис. 33, 8). Ростры, задняя часть которых расширена в боковой плоскости, а сбоку выглядят цилиндрическими или слабоверетеновидными, имеют ланцето-

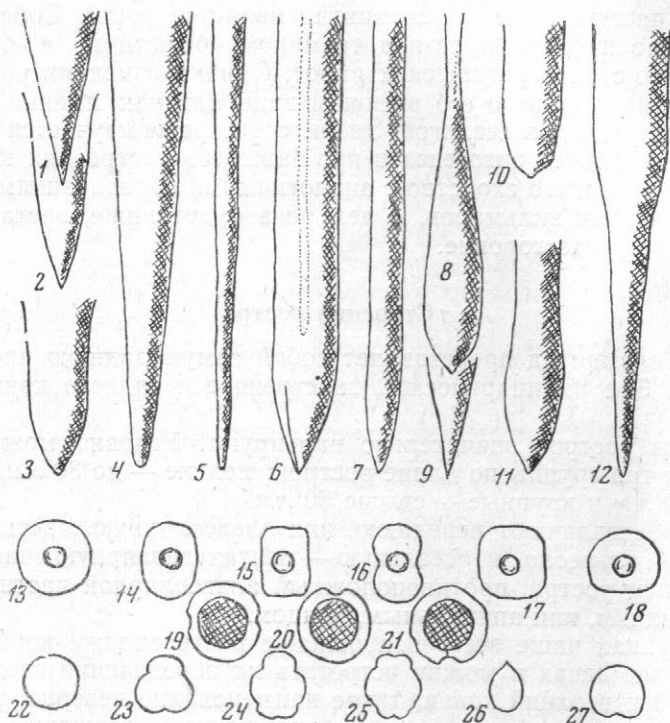


Рис. 33. Схематическое изображение формы ростров и их поперечного сечения
(по Naet, 1922, Fig. 69)

1—12 — вид ростра сбоку; 13—18 — поперечное сечение на уровне начала альвеолы; 19—21 — поперечное сечение альвеолярной части; 22—27 — поперечное сечение острия: 1 — *Coeloteuthis dens* Phillips; 2 — *Nannobelus engeli* Werner; 3 — *Brachybelus trevijormis* Voltz; 4 — *Salpingoteuthis iripartitus* sulcatus Quenstedt; 5 — *S. acuarlus gracilis* Quenstedt; 6 — *Passaloteuthis paxillosus* Schlotheim; 7 — *Cylindroteuthis porrectus* Phillips; 8 — *Hastites clavatus* Schlotheim; 9 — *Hibolites hastatus* Blainville; 10 — *Dactyloteuthis irregularis* Schlotheim; 11 — *Pleurobelus compressus* Stahl; 12 — *Megateuthis giganteus ventricosus* Quenstedt; 13 — *Nannobelus acutus* Miller; 14 — *Pleurobelus compressus* Stahl; 15 — *Rhabdobelus exilis* d'Orbigny; 16 — *Pseudobelus bipartitus* Blainville; 17 — *Brachybelus zietenii* Werner; 18 — *Gastrobelus ventroplanus* Voltz; 19 — *Cylindroteuthis nitidus* Phillips; 20 — *Conobelus conophorus* Opperl; 21 — *Belemnitella mucronata* Schlotheim; 22 — *Nannobelus acutus* Miller; 23 — *Salpingoteuthis tripartitus* sulcatus Quenstedt; 24 — *Megateuthis quinquesulcatus* Blainville; 25 — *M. giganteus crassus* Werner; 26 — *Acroteuthis apicicarinata* Stolley; 27 — *Cylindroteuthis puzosi* d'Orbigny

видную форму. Если ростр сильно вытянут и по всей длине постепенно утоняется от переднего к заднему концу, то говорят о его копьевидной форме (см. рис. 33, 4—5).

Отношение максимального диаметра ростра к его длине обуславливает его массивность. При весьма незначительном диаметре ростра по отношению к его длине говорят о тонких, или изящных, рострах; при диаметре, уступающем длине ростра в шесть или менее раз, говорят о массивных, или неуклюжих, рострах.

Форма и положение острия определяются сужением заднего конца и положением вершины ростра относительно продольной его оси. Острие может быть центральным, или эксцентричным, т. е. приближенным к брюшной или гораздо реже — к спинной стороне. Задний конец может быть заостренным (см. рис. 33, 9) или округлым (см. рис. 33, 10), т. е. более или менее притупленным. Иногда на притупленном заднем конце ростра расположен оттянутый и заостренный носик — мукро.

Некоторые исследователи отмечают у части белемнитид особое утонение заднего конца (см. рис. 33, 12), имеющее специфическое внутреннее строение: карбонаты, слагающие его, представляют собой зернистую массу, отличную от мелкокристаллических клиновидных призм прочего ростра. Такое утонение названо Мюллер-Штоллом (1936) эпиростром. Этому образованию придается самостоятельное морфологическое значение и даже приписываются определенные функции. Обзор работ, посвященных описанию ростров белемнитид, показал, что эпиростры присущи только ограниченному числу видов, встречающихся в юрских отложениях Центральной Европы. Это заставляет считать эпиростр не прижизненным морфологическим элементом скелета белемнитид вообще, но особой частной формой сохранности ростров, возникшей в результате каких-то специфических условий захоронения.

Продольные углубления на поверхности ростров носят название борозд.

Наиболее отчетливо выражена брюшная (или спинная у представителей из подсемейства *Duvalliinae* Pavlow) борозда, расположенная в плоскости симметрии ростра. Эта борозда протягивается вдоль всего ростра или ограничена приальвеолярной или постальвеолярной его частями. Исключение представляет род *Dicoelites* Voegt, ростры которого обладают одновременно брюшной и спинной приальвеолярными бороздами.

Борозды, расположенные в плоскости симметрии (особенно приальвеолярная), и борозды боковых сторон совершенно неравноценны по функциональному значению. Как указывал еще Крымголец (1948), брюшная борозда претерпела большие изменения в течение филогенетического развития отряда *Belemnitida*. У отдельных юрских форм она представляет собой плавное желобовидное углубление на брюшной стороне ростра без нарушения целостности его слоев (например, род *Cylindroteuthis* Bayle). У многих раннемеловых родов брюшная сторона альвеолярной части ростра как бы разрезана бороздой, причем противоположные стороны «разреза» плотно сомкнуты, образуя так называемую «спайку» (см. ниже). У позднемеловых видов борозда превратилась в зияющую брюшную щель с несомкнутыми краями.

Вдоль всего ростра протягиваются двойные боковые бороздки. У отдельных крупных систематических групп они смещены к спинной стороне и носят название спинно-боковых бороздок (рис. 34). В альвеолярной части ростра эти двойные бороздки часто расходятся с отклонением одной ветви к спинной, а другой — к брюшной сторонам. Наличие боковых или спинно-боковых бороздок — надежный систематический признак, в то время как отсутствие их не является таковым, ибо ростр может

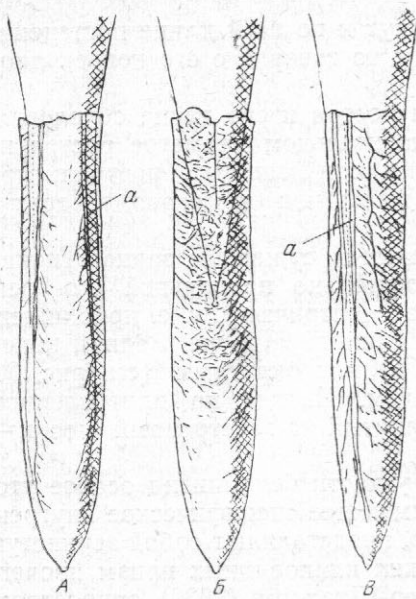


Рис. 34. Отпечатки мягких внутренних тканей на ростре *Belemnitella mucronata* Schlottheim

А — вид со спинной стороны; Б — вид с брюшной стороны; В — вид сбоку (слева); а — спинно-боковые бороздки (по Naef, 1922, Fig. 70)

быть окатан. У ряда систематических групп борозды на ростре вовсе отсутствуют.

У позднемеловых белемнителлид от спинно-боковых борозд в брюшную сторону отходит большое количество отпечатков мягких тканей. Широко распространено мнение, что это следы кровеносных сосудов (рис. 34). Я считаю этот вопрос пока окончательно не решенным по следующим соображениям.

Белемнителлиды относятся к двужаберным головоногим моллюскам; все современные представители этого подкласса обладают полузамкнутой кровеносной системой, представленной сложной сетью разветвляющихся сосудов и обособленных лакун, соединенных трубчатыми образованиями. Господствует мнение, что ростр белемнитид помещался в задней части тела животного. Все же жизненно важные органы животного (нервные узлы, пищеварительная система и органы размножения) помещались ближе к передней части. В то же время ни один из этих органов, кроме жабр, не со-

провождается столь дифференцированной сетью кровеносных сосудов, как это наблюдается на поверхности ростров позднемеловых белемнителлид. Встает вопрос, оправдано ли столь интенсивное кровоснабжение менее существенного в биологическом смысле органа животного. Скорее упоминаемые отпечатки являются следами прилегания мускулов животного к ростру. Действительно, подвижное животное с мускулистым телом, передвигающееся преимущественно задним концом вперед, должно было бы иметь в нем хорошо развитую мускулатуру, способную изгибать задний конец тела в нужном направлении. Кстати, ростры молодых особей белемнителлид не имеют на своей поверхности подобных отпечатков. Вероятно, их мускулатура была развита слабее и не могла оставить на ростре следов. По краям зияющей брюшной щели белемнителлид часто заметны вдавленности, которые являются продолжением следов мягких тканей на поверхности ростра. Возможно, через это зияние отдельные мускульные волокна входили внутрь щели и там прикреплялись. Таким образом, становится понятным и наличие упоминающейся в литературе щелевой пластинки¹, сохраняющейся весьма редко и характерной только для позднемеловых белемнителлид. Возможно, она является основанием мышечного пучка, проникавшего в зияющую щель ростра.

У представителей из рода *Cylindroteuthis* Bayle на острие ростра заметна продольная морщинистость, являющаяся таксономическим признаком этих белемнитид.

В передней части ростра имеется конусовидная полость — альвеола, в которой помещался фрагмокон. Глубина альвеолы значительно варьирует у разных таксонов белемнитид; она может погружаться в ростр на

¹ Щелевой пластинкой отдельные авторы (Найдин, 1965) называют кальцитовый слой, помещавшийся только в зияющей брюшной щели некоторых позднемеловых белемнителлид.

$\frac{4}{5}$ его длины или едва вдаваться в него. У меловых родов *Neohibolites* Ak. Alizade и *Goniotoothis* Bayle альвеолярный конец ростров разрушается, причем наиболее подвержены разрушению его внутренние части. В результате этого образуется псевдоальвеола, лишь приближенно сходная с формой альвеолы. Поверхность псевдоальвеолы покрыта как бы «струпьями» неравномерно разрушившихся внутренних слоев стенки альвеолы. Лишь у представителей рода *Goniotoothis* она имеет ровную, а часто как будто отшлифованную поверхность. В характеристике видов этого рода псевдоальвеоле придается таксономическое значение (рис. 35, Б, В). Ростры из рода *Actinocamax* Miller в передней части весьма оригинально разрушаются, в результате чего вместо альвеолы образуется конусовидный выступ переднего края ростра, названный альвеолярным изломом (рис. 35А). Альвеолярный излом особенно характерен именно для этого рода, а поэтому если у других белемнитид происходит подобное разрушение слоев их ростра, то говорят об актинокамаксидном переднем конце ростра.

В отдельных случаях вершина альвеолы может смещаться к брюшной стороне.

Внутренние признаки ростра

Из внутренних особенностей ростра наиболее важны апикальная линия, чехлики, спайка и «эмбриональный» ростр.

Воображаемая осевая линия, соединяющая вершины острия ростра и альвеолы, носит название апикальной линии. Она чаще всего занимает центральное положение; у отдельных родов она смещается к брюшной стороне и слабо изгибается. В последнем случае она представляет собой плавную изогнутую дугу, лежащую строго в спинно-брюшной плоскости. При эксцентриситете апикальной линии она как бы соединяет вершины всех молодых стадий ростра, хорошо видных на его продольном расколе.

Осевой, центральный, участок ростра, примыкающий к апикальной линии, носит название апикальной области.

При продольном, а особенно поперечном расколе ростра обращает на себя внимание стадийность формирования этого элемента скелета. Возрастающие конусовидные оболочки, как бы вставленные друг в друга и особенно хорошо видимые в продольной шлифовке ростра, называются чехликами. При поперечном расколе ростра они напоминают годовые кольца древесины. Внешняя форма чехликов по своим очертаниям соответствует форме ростров определенных возрастных стадий животного. Промежутки между чехликами выполнены радиально-лучистыми кристаллами карбоната кальция. Чехлики часто обогащены железистыми включениями, и карбонаты, слагающие их, отличаются при больших увеличениях (500—600 раз) тонкокристаллическим строением и отсутствием правильной ориентировки кристаллов. Ранее чехлики назывались линиями нарастания. Однако их микроразрушение не позволяет согласиться с мнением о том, что они представляют собой

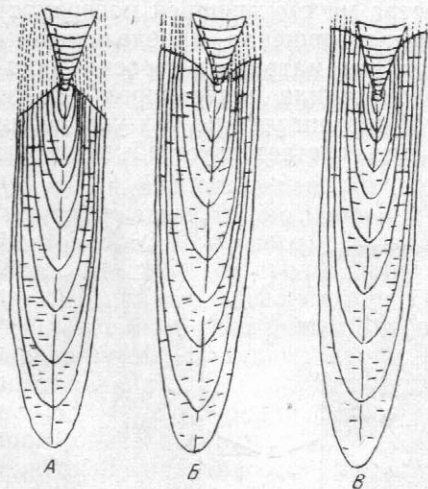


Рис. 35. Альвеолярный излом и псевдоальвеола позднемеловых белемнитид

А — *Actinocamax verus* Miller; Б — *Goniotoothis granulatus* Blainville; В — *G. quadratus* d'Orbigny (по Naef, 1922, Fig. 92)

лишь плоскость, отражающую периодическое нарастание материала ростра на его внешней поверхности. Поэтому вряд ли правильно называть совершенно определенные слои ростра «линиями нарастания». Если рассматривать строение ростра в объеме, а не в плоскости его продольного или поперечного сечения, то вернее их называть чехликами. Этот термин уже не раз употреблялся в отечественной литературе, и он больше соответствует объемному пониманию нарастания ростра. В процессе диагенеза чехлики часто раскристаллизовываются, в результате чего при поперечном расколе ростра полностью исчезают концентрические элементы его внутреннего строения.

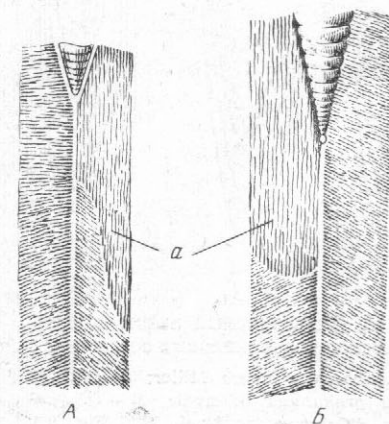


Рис. 36. Конфигурация задней границы спайки у представителей родов *Neohibolites* (А) и *Neohibolitoides* (Б); а—нижняя граница спайки (по Кабанову, 1960, рис. 142)

При расколе ростров позднеюрского и раннемелового возраста по спинно-брюшной плоскости в их передней части наблюдается особая специфическая плоскость, именуемая спайкой (рис. 36). Она представляет собой ровную площадку, расположенную между альвеолой и брюшной или спинной бороздами. Своеобразная поперечная штриховка спайки обуславливается особой кристаллизацией карбонатов. Задняя граница спайки у разных родов белемнитид имеет различную конфигурацию. Начинаясь от протоконха, она пересекается с внешней поверхностью ростра на разных уровнях. При классификации ростров контур задней границы спайки считается родовым признаком.

Осевой стержень ростра, примыкающий своей передней частью к протоконху фрагмокона, часто называют «эмбриональным» ростром. Препонимая исследователями он принимался за самостоятельный морфологический элемент скелета животного. В действительности, как ныне доказано, он представляет собой осевую часть ростра и имеет более плотное микрокристаллическое строение. В процессе диагенеза осевая часть претерпевает большие изменения, чем его внешние слои, что и приводит к образованию этого специфического стержня. Сам термин «эмбриональный ростр», вошедший в литературу, лишен биологического смысла, и так как многие (но не все!) авторы употребляют его в кавычках, то, вероятно, стоит от него вовсе отказаться.

Изменение ростров в процессе оптогенеза

Одним из важнейших методов, применяемых при изучении остатков ископаемых организмов, является онтогенетический. Изучение онтогенеза у аммоноидей и частично у наутилоидей позволило выяснить как филогению крупных групп, так в некоторых случаях и конкретные филогенезы в отдельных ветвях. Вполне понятно, что было бы крайне желательно применить онтогенетический метод и к изучению белемнитид. Наиболее ранние стадии развития этих животных изучены мало, но некоторые высказывания по данному вопросу в литературе имеются.

В своем индивидуальном развитии белемнитиды проходят ряд существенных, отличных друг от друга стадий. Основными из них следует считать эмбриональную, протекающую еще в яйце, постэмбриональную, занимающую весьма короткий промежуток времени, и, наконец, стадию

взрослого животного, ведущего нектонный или реже планктонный образ жизни.

В первой стадии, в яйце, формируется зародыш животного. В это время у белемнитид, вероятно, появляется, как и у всех головоногих моллюсков, начальная часть фрагмокона. Можно предположить возникновение еще в яйцевых оболочках миниатюрного проостракума. После выхода из яйцевой капсулы наступала сравнительно короткая постэмбриональная стадия — адаптации организма к внешней среде. В этот промежуток жизни животное впервые соприкасается с совершенно новой для него средой — водой. Организм молодого животного вынужден активно адаптироваться к условиям, столь отличным от среды яйцевой капсулы. Мюллер-Штолл (Muller-Stoll, 1936) предполагал сохранение для этой стадии остаточной части желтка. Именно в этот период жизни должны происходить физиологические превращения, дающие животному возможность переходить к иному способу питания.

Существует мнение, что у современных эндокохий из яйца вылупливается уже полностью сформированный организм, обладающий воронкой, венчиком рук с ловчим аппаратом в виде присосок, чернильным мешком и т. п. Поэтому считают, что для современных декапод термин «личинка» условный. Далее, однако, многие из приспособлений этого животного меняются; например, присоски многих кальмаров заменяются крючочками и т. д.

Мы не имеем никаких оснований утверждать, что молодь белемнитид имела особое, в корне отличное морфологическое строение по сравнению со взрослыми животными. Вероятно, их «личинки» обладали уже почти всеми элементами тела взрослого животного. Дальнейшее развитие этого уже почти сформированного организма в какой-то степени отражается в изменениях очертаний молодых стадий ростра.

Совершенно ясно, что, сумев изучить разные стадии одного и того же ростра, мы в какой-то степени могли бы судить о возрастных изменениях всего животного. Практически вопрос сводится к возможности послойного изучения каждого ростра. Поскольку мы лишены возможности «снимать» с ростра один слой за другим, приходится довольствоваться более грубыми методами.

Изучение ранних стадий ростра, как правило, проводится исключительно по продольным расколам или пришлифовкам ростров. Такой метод позволяет отмечать изменения контуров юных стадий ростров лишь в одной проекции, так как ростр раскалывается чаще всего в спиннобрюшной плоскости. Раскалывание ростра исключает возможность делать выводы о форме его юных стадий в перпендикулярной расколу плоскости. Последнее обстоятельство весьма затрудняет прослеживание последовательных изменений контуров юных ростров. Во многих случаях в продольном расколе ростра линии чехликов вовсе отсутствуют и кристаллы карбонатов сливаются от апикальной линии до внешней поверхности в единые монокристаллы. Безусловно, в этом случае было бы ошибочно считать, что ростр образовался как единое целое за короткий промежуток времени жизни животного. Протравливание пришлифовок кислотой выявляет неоднородность такого ростра, но четкую картину его первичного строения воссоздать не удается.

В систематике белемнитид одним из самых важных критериев является изменение формы поперечного сечения ростров в разных его участках. Судить об изменении формы поперечного сечения молодых стадий ростра можно лишь по поперечным пришлифовкам. Как показывают немногочисленные примеры, такие наблюдения могут существенно дополнить выводы о родственных связях белемнитид.

Предлагаемый способ изучения онтогенеза по серии поперечных шлифов также не всегда применим. Часть чехликов часто полностью

раскристаллизована. Неравномерные процессы перекристаллизации роста на разных его уровнях весьма затрудняют прослеживание последовательных изменений контуров юных ростров по всей их длине. Часто даже в соседних шлифах трудно сопоставить контуры поперечного сечения одной и той же стадии роста. В то же время они могут внести существенные коррективы в изучение онтогенеза определенных видов.

Серии поперечных шлифов изготовлялись из ростров, принадлежащих разным видам белемнитид. Интервалы между отдельными шлифами соблюдались в зависимости от сохранности ростров и их диаметра; при большем диаметре расстояние между шлифами уменьшалось. В среднем расстояние между соседними срезами не превышало 5—6 мм. Целиком был разрезан на шлифы 21 ростр, принадлежащий к следующим видам: *Cylindroteuthis magnifica* d'Orbigny (1 экз.), *Pachyteuthis russiensis* d'Orbigny (2 экз.), *P. lateralis* Phillips (1 экз.), *Neohibolites elegans* Schwetznoff (1 экз.), *N. renngarteni* Krimholz. (1 экз.), *Neohibolitoides clava* Stolley (1 экз.), *N. wollemanni* Stolley (1 экз.), *N. minimus* Lister (1 экз.), *N. pinguis* Stolley (2 экз.), *N. ultimus* d'Orbigny (1 экз.), *Conobelus exinctorius* Raspail (1 экз.), *Conobelus* sp. (1 экз.), *Duvalia lata* Blainville (4 экз.), *D. constricta* Uhlig (1 экз.), *D. dilatata* Blainville (1 экз.), *D. grasiana* Duval-Jouve (1 экз.), *Belemnella lanceolata* Schlothheim (1 экз.). Кроме того, из 47 ростров были изготовлены единичные шлифы. Изучение немногочисленных продольных сечений ростров производилось по пришлифовкам. Всего для исследований внутреннего строения ростров было использовано свыше 200 поперечных шлифов.

В основном от чехликов остаются лишь отдельные участки. Иногда можно наблюдать, что из 5—6 шлифов одного и того же роста чехлики сохранились только в одном, в то время как в соседних шлифах они полностью раскристаллизовались. Как правило, чехлики полнее всего сохраняются в середине постальвеолярной части роста. Это имеет прямую связь с тем, что в ростре быстрее всего видоизменяются при процессе диагенеза его задний конец и альвеолярная часть.

Результаты изучения ростров некоторых видов заслуживают более детального описания.

Серия поперечных шлифов роста *Neohibolitoides clava* показывает, что форма поперечного сечения молодых стадий роста по всей его длине округлая. На более поздних стадиях наблюдается незначительная спинно-брюшная сдавленность роста. Следовательно, для этого вида характерно постепенное увеличение интенсивности отложения вещества роста в боковых направлениях. Так как конфигурация поперечного сечения более поздних стадий роста отличается от юных весьма незначительно, то в продольном сечении этого заметить нельзя.

Поперечные шлифы роста *Duvalia lata*, напротив, показывают значительное изменение формы поперечного сечения разных стадий роста. Юные стадии имели в своей задней части почти округлое сечение, в то время как приальвеолярная часть их была значительно сдавлена с боков. При дальнейшем росте интенсивнее меняется форма сечения заднего конца. Она принимает форму овала, что говорит за преимущественное отложение материала роста в спинно-брюшной плоскости. При этом нарастание интенсивнее протекает на брюшной стороне, благодаря чему поперечное сечение приобретает яйцевидную форму. То же выражается и во внешней форме роста; ростры этого вида, как правило, имеют более пологое закругление брюшной стороны.

Серия шлифов роста *D. dilatata* показывает, что поперечное сечение на протяжении всего роста равномерно эллипсовидное. Соотношение бокового и спинно-брюшного диаметров у всех возрастных стадий выражается как 1:2,5.

Внешние контуры поперечного сечения роостра *Pachyteuthis russiensis* (табл. XIII, фиг. 2—10) на разных его уровнях показывают, что оно по длине роостра почти не изменяется. Однако в онтогенезе изменение формы поперечного сечения весьма существенно. Принято считать, что роостры этого вида слегка сдавлены в спинно-брюшном направлении с уплощением брюшной стороны. Боковые борозды придают поперечному сечению слабо трапецеидальное очертание. Судя по шлифам, эти признаки сохраняются только для внешнего контура; поперечное сечение юных стадий имеет совершенно иную форму. Так, одна из стадий роостра имеет интенсивную боковую сдавленность, причем эта сдавленность максимальной была в задней части роостра. В этом случае имеются чуть ли не диаметрально противоположные соотношения бокового и спинно-брюшного диаметров. Отсутствие в нашем распоряжении поперечных шлифов других видов этого рода не позволяет делать выводы о родственных связях.

При больших увеличениях поперечные срезы самых молодых стадий роостра имеют не округлое, а округло-фестончатое сечение (табл. XII, фиг. 1, 2). Определенной закономерности и даже симметрии в рисунке не наблюдается, за исключением одного среза роостра *Belemnella lanceolata*. В последнем случае контуры самых молодых чехликов роостра приобрели почти квадратное сечение. Подобная картина ранее не отмечалась, так как на продольных шлифах ее увидеть нельзя.

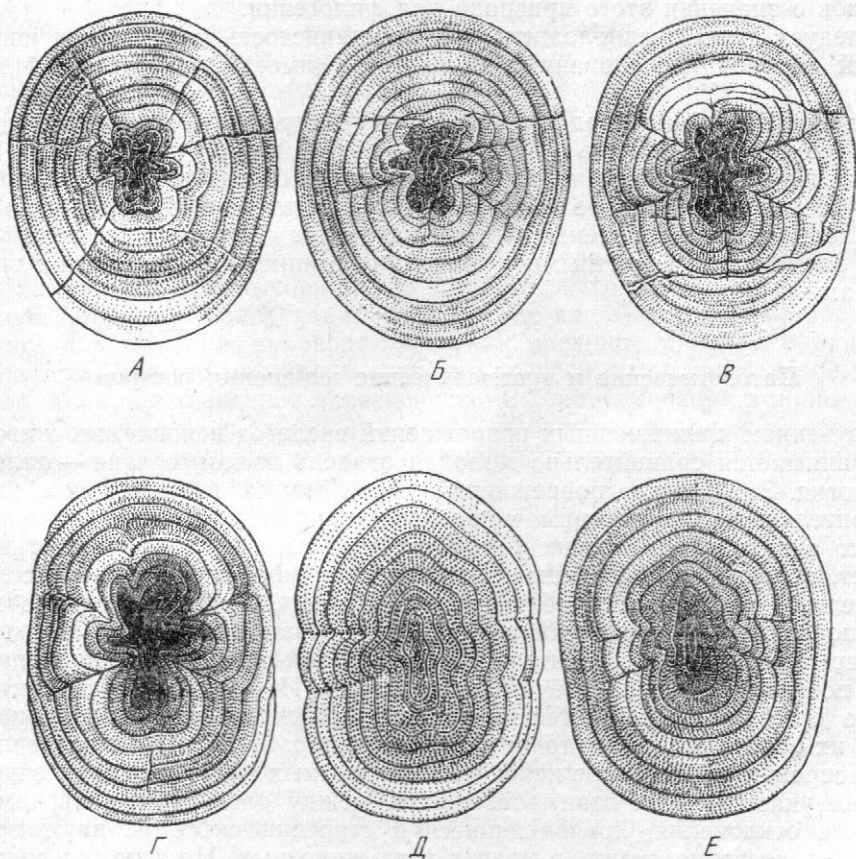


Рис. 37. Поперечные срезы роостров *Megateuthis giganteus* Schlotheim. Несимметричная (А—Г) и симметричная (Д, Е) морщинистость юных стадий роостров (по Pugaczewska, 1961, tabl. VIII, fig. 2—7)

Если предствить себе общий облик ростра такой стадии, то он будет иметь продольную складчатость. Округло-фестончатое сечение юных стадий можно наблюдать лишь в задней части ростра; вблизи альвеолы подобная картина не наблюдается. Из этого можно сделать вывод, что продольно-морщинистые стадии: а) располагаются в задней половине ростра, б) находятся вне области так называемого «эмбрионального» ростра.

По литературным данным, продольная морщинистость ростров наблюдается у представителей из семейства Aulacoceratidae Bernard. При исследовании среднеюрских белемнитид Польши Пугачевская (Pugaczewska, 1961) наблюдала продольную морщинистость юных ростров *Megateuthis giganteus* (рис. 37). Она отметила, что морщинистость юных стадий наблюдается в задней части ростров, складчатость несимметрична, неправильна, на многих сечениях могут появляться дополнительные вставочные складочки. Пугачевская не делает никаких заключений о происхождении складчатости, лишь ссылаясь на внешнее сходство ее со строением так называемого эпиростра, описанного Мюллер-Штоллом.

Морщинистость заднего конца ростров существует очень часто. Если у древних белемнитид она выражена на внешней поверхности и видна невооруженным глазом, то у более поздних форм ее изучение входит в область микроисследований. Недостаточное количество наблюдений, а главное — отсутствие в моей коллекции каменного материала из триасовых и раннеюрских отложений не позволяет делать обобщающих выводов о значении этого признака для филогении.

Следует лишь предположить, что морщинистость поверхности юных стадий ростров исследованных белемнитид имеет преемственный характер.

Внутри продольно-морщинистых частей ростра на моих шлифах удалось наблюдать полость (или продольный канал) или вовсе не заполненную карбонатами, или заполненную бесструктурным CaCO_3 . Окончательное объяснение этого явления пока дать трудно, но невольно возникает мысль о сравнении этого образования с другими бесструктурными элементами, известными у ростров белемнитид, в частности с эпирострами.

Патологические и травматические изменения ростров

Изучением прижизненных повреждений скелетов ископаемых животных занимается сравнительно молодая отрасль палеонтологии — палеопатология. Заживление повреждений часто может являться наиболее выразительным индикатором морфологических особенностей, экологических адаптаций и прочих биологических характеристик животных. Скелет, несущий прижизненные повреждения, может рассказать исследователю о такой приспособляемости животных, о которой трудно судить по нормально построенному скелету. Чрезвычайно важен каждый, с первого взгляда и незначительный штрих, как-либо поясняющий причину повреждения и способ его заживления. Из суммы таких фактов можно делать выводы о степени организации животных, о возможности смены их образа жизни и уточнять другие палеоэкологические особенности. Повреждения скелетов ископаемых животных могут в определенной степени указывать на взаимоотношения между организмами. Травматические отклонения, проявляющиеся в строении скелетов, дают возможность косвенно судить о врагах этих животных. Но в то же время надо учитывать, что не все отклонения обязательно должны быть вызваны механическими повреждениями: в отдельных случаях они могут явиться следствием нарушения функции ткани, строящей скелет.

Ненормальное строение скелетов, вызванное заболеваниями, ранее отмечалось лишь у позвоночных. Ныне накопилось много сведений о палеопатологии и беспозвоночных, выражающихся в отклонениях в построении скелетных элементов.

Из литературы достаточно хорошо известны находки искривленных и ненормально укороченных или утолщенных ростров белемнитид. Эти отклонения в структуре ростров еще в середине прошлого века правильно были поняты как патологические. Во многих зарубежных работах описаны отдельные из этих находок. Большинство исследователей ограничилось лишь простой констатацией находок поврежденных ростров. Необходимо подчеркнуть, что именно поврежденные ростры часто служили объектами, принимаемыми исследователями за самостоятельные «новые» виды.

Особый интерес представляет работа Дюваль-Жува (Duval-Jouve, 1841), в которой изображено свыше 30 ростров с прижизненными повреждениями, отразившимися в их строении.

В текущем столетии вопросам патологии ростров посвящены отдельные статьи и специальные разделы общих работ Абеля (Abel, 1916), Декке (Dacque, 1921), Колтыпина (1953), Халилова и Ализаде (1960), Густомесова (1961), Пугачевской (Pugaczewska, 1961) и Таснади-Кубачка (Tasnadi-Kubacska, 1962). Все перечисленные авторы приводят лишь небольшое количество новых изображений поврежденных ростров, строя выводы в основном по рисункам из работы Дюваль-Жува.

Качественно новым подходом к решению вопросов о строении ростров и их повреждении отличается работа К. Кабанова (1959). Он посвятил статью патологическим нарушениям ростров. В своих исследованиях он выдвинул новую гипотезу о прижизненном строении ростров, а именно: об их возможной прижизненной эластичности. Именно это предположение позволило объяснить такие нарушения в строении ростров, которые решали ряд спорных вопросов многих исследователей, считавших ростр кальцитовым с момента его возникновения. В работе описаны изогнутые ростры, а также прокусы ростров зубами хищников — врагов белемнитид. Подавляющее большинство патологических и травматических явлений на рострах действительно убеждает в том, что ростр не мог быть во время жизни животного таким, каким он дошел до нас. Автор работы рассматривает повреждения, руководствуясь как прежним мнением о прижизненном карбонатно-массивном строении ростров, так и своей новой гипотезой об их прижизненной эластичности. Его аргументация в пользу второго положения не только снимает многие спорные вопросы о патологии ростров белемнитид, но и в значительной степени помогает правильно понять образ жизни этих животных.

Халилов и Ализаде судят об аномальности строения ростров нижне-меловых отложений Азербайджана лишь по нарушениям радиальной лучистости арагонита. Эти рассуждения несколько схематичны и проигрывают из-за отсутствия наблюдений за отклонениями во внешнем строении ростров. Неудовлетворительное качество изображений описанных образцов не позволяет делать по ним дополнительных выводов.

Густомесов рассматривал повреждения ростров из позднеюрских отложений Русской платформы. Его примеры красноречиво подтверждают способность организма к заживанию тяжелых травматических ранений. Но этот автор пришел к ошибочному мнению о прижизненном характере повреждений, расположенных строго в плоскости симметрии спинной стороны. Такие повреждения являются результатом уже посмертных разрушений ростров.

Пугачевская изобразила ряд ростров из юрских отложений Польши, являющихся блестящим примером патологических проявлений в их строении. Автор, к сожалению, ограничился краткими описаниями этих

повреждений. Вступая в дискуссию с К. Кабановым, она не соглашается с приводимыми им примерами прогибания чехликов при прокусах ростров. Вызывает недоумение приводимое ею сопоставление этих повреждений с заведомо посмертными разрушениями ростров сверлящими организмами.

Прижизненная эластичность ростров белемнитид впервые была обнаружена Мюллер-Штолл, который, изучив искривленные ростры, пришел к иным выводам, чем его предшественники. Однако он распространил это явление только на одно семейство белемнитид. Автор установил, что исследованные им ростры при жизни животных были хитиновыми. Он часто наблюдал небольшие искривления продольной оси эпиростров, которые вряд ли могут быть приняты за посмертные изменения. Мюллер-Штолл (Muller-Stoll, 1936, стр. 182) объяснил эти искривления некоторой гибкостью материала ростра живого животного, причем искривления им объяснялись как результат ранения. В последующих рассуждениях этот автор неоднократно указывал на то, что ростры претерпевали деформацию перед или в начальные стадии диагенеза, и подчеркивал, что описанный факт весьма показателен для оценки преддиагенетической консистенции ростра. Хитиновый состав ростров Мюллер-Штолл определил по качественной химической реакции. Если обратиться к изображенному им поперечным шлифам, то нельзя заметить никакой разницы со шлифами прочих белемнитид. Выводы Мюллер-Штолла об иной прижизненной консистенции ростров и выводы К. Кабанова находятся в тесной связи. Как показали химические анализы (Кабанов, 1964), хитин входит в состав органической части ростров многих родов белемнитид и не является специфической особенностью для ростров представителей семейства Chitinofeuthidae.

Приведенные литературные данные о патологии ростров подтверждаются и коллекционным материалом, в котором имеются образцы, несущие на себе ярко выраженные следы повреждений. Аномальные явления выражаются на рострах в следующих формах: а) искривление, б) скручивание по оси, в) потеря заднего конца молодой стадии ростра с последующим обволакиванием ее более поздними слоями, г) продольные и поперечные царапины и шрамы на поверхности, д) прокусы поверхностных слоев, е) отклонения, вызванные, возможно, злокачественными заболеваниями мантии.

Частые нарушения строения альвеолярной части ростров позднемеловых белемнитид выражаются в частичном зарастании зияющей щели. Иногда эти повреждения как бы комбинируются вместе. В одних случаях повреждения влекут за собой моментальную гибель животного, в других — происходит постепенное залечивание. Иногда ростры несут на себе частично залеченные, но все же еще совершенно очевидные ранения. На отдельных рострах повреждение заметить очень трудно, так как оно почти полностью скрыто более поздними слоями нарастания материала ростра. Такие примеры говорят о достаточной регенерационной способности мантии животного, залечивающей повреждение.

Из повреждений особо обращает на себя внимание искривление ростров. Вызывается оно, как правило, разными причинами. Иногда искривления вызваны чисто механическими нарушениями целостности ростров, но в то же время отдельные искривления довольно сложно объяснить. Я поставил своей целью продемонстрировать на отдельных примерах и по мере возможности объяснить замеченные отклонения от нормы.

Искривление ростров чаще всего происходит в брюшную сторону, реже в боковом направлении (табл. IV, фиг. 5; табл. V, фиг. 23) и в чрезвычайно редких случаях в спинном (табл. VI, фиг. 4). Такие отклонения в строении ростров мало влияют на изменение жизнеспособности животного. Имеются примеры искривлений молодых ростров (табл. V,

фиг. 8). Причиной искривления в этом случае послужил укус или ранение об острый предмет. Повреждение не повлекло за собой изгибания заднего конца в сторону: последний позади места повреждения направлен параллельно оси роста. Можно предположить, что травма была достаточно тяжелой, приведшей к гибели животного, так как место повреждения почти не перекрыто последующими слоями роста.

Искривления ростров легче объяснить по их продольным расколам. Так, при расколе ростра *Belemnella lanceolata* с отчлененным задним концом (табл. V, фиг. 12а, б) видно, что осевая линия интенсивно изогнута в брюшном направлении. Снаружи ростр сильно окатан, изъязвлен ходами камнеточцев. Апикальная линия изогнута под углом 90° к продольной оси. Можно предположить, что самый задний конец ростра был откушен и это послужило причиной конвульсивного сокращения мускулов и изгибания заднего конца тела вместе с ростром. Скорее всего травма явилась причиной смерти животного, так как следы залечивания отсутствуют. В данном примере обращает на себя внимание плавный, но интенсивный изгиб осевой части ростра. Невозможно предположить, что бы ростр при жизни животного начал нарастать со столь заметным отклонением, а затем при захоронении его задний конец был утерян. Подобное искривление можно объяснить лишь прижизненным строением ростра из эластично-упругого материала.

Аналогичное искривление заднего конца видно и на другом образце ростра того же вида (табл. VI, фиг. 5а—б). Раннее животное так же, как и в предыдущем случае, сильно изогнуло задний конец тела с ростром, что отразилось в нарушении естественного направления его апикальной линии. После ранения животное продолжало еще некоторое время жить, так как с внешней стороны поврежденное место перекрыто вновь отложившимся материалом. Но жизнедеятельность животного была значительно нарушена, и оно вскоре погибло, так и не сумев полностью залечить повреждение. Изгибание сильно изменило общее строение заднего конца ростра, в результате чего в этой области были нарушены условия отложения кальцита. Промежутки между чехликами вовсе не заполнены кристаллами карбонатов кальция; осевая часть ростра, примыкающая непосредственно к месту ранения, беспорядочно заполнена аморфным CaCO_3 .

Еще более убеждает в прижизненной эластичности ростра экземпляр *Belemnella lanceolata*, изображенный на табл. VI, фиг. 1а—в. Ростр изогнут в середине постальвеолярной части в брюшную сторону. Далее задний конец снова направлен параллельно оси передней части ростра, однако он уже значительно смещен, в результате чего его общая форма приобрела коленчатый облик. На продольном расколе видно сильное искривление осевой области, причем одна из молодых стадий ростра разобщена. Скорее всего животное подверглось нападению врага, причем его ростр был раскушен, но не оторвался и остался внутри мантии заднего конца тела. В результате травмы последовало конвульсивное сокращение мускулов и откушенный участок изогнулся в брюшную сторону. Однако глубокий надкус мягких тканей не нарушил способности мантии к образованию материала ростра. Она начала активно наращивать оба конца в месте разрыва ростра (табл. VI, фиг. 1в (А; Б)). Задний конец осевой части ростра и передний конец его откушенного участка заживлены опухолевидными наростами, строение которых после их обызвествления значительно отличается от нормально построенных участков. Место разобщения заполнено аморфной массой кальцита. Весьма примечательно дальнейшее нарастание. Слои, обволакивающие отдельный задний участок ростра, расщепились между собой. Внешний слой (табл. VI, фиг. 1в (Б)) плавно изогнулся в направлении заднего конца ростра. Участок между расщепившимися слоями остался не

заполненным материалом ростра, и при последующей фоссилизации в нем отложился аморфный CaCO_3 . Плавный изгиб слоя не позволяет допустить его прижизненного обызвествления. Животное, не потеряв жизнеспособности, довольно успешно залечило столь тяжелую травму; задний конец ростра построен нормально. Настоящий пример показывает достаточную способность мантии животного к регенерации. Она не только залечила непосредственное повреждение, но в дальнейшем полностью восстановила физиологические функции по отложению материала ростра.

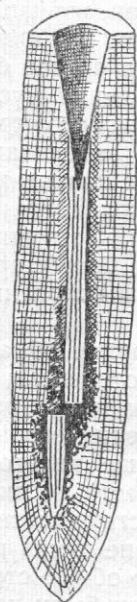


Рис. 38. Разобщенные участки юной стадии роста *Hibolites subfusiformis* Raspail. Задняя, отчлененная часть ростра сдвинута в сторону от продольной оси, но сохранила параллельную ей ориентировку. Поврежденный юный ростр скрыт под поздними слоями. Внутренний участок ростра, граничащий с повреждением, выполнен не радиальными кристаллами, а зернистым карбонатным материалом. (по Duval-Jouve, 1842, tabl. X).

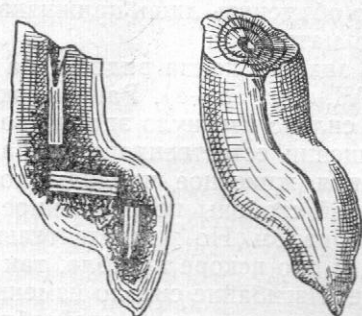


Рис. 39. Разобщенные участки юной стадии роста *Hibolites subfusiformis* Raspail расположены под прямым углом один к другому. Ростр остался искривленным, несмотря на обволакивание поврежденного участка более поздними слоями нарастания (по Duval-Jouve, 1842, tabl. X, fig. 17)

Разобщение раскушенного ростра можно наблюдать значительно реже, чем простое искривление. На табл. VIII, фиг. 5, также изображено отчленение заднего участка молодой стадии ростра. В этом ростре, как и в предыдущем случае, задний конец осевой части (А) и передний конец откушенного участка (Б) заживлены мозолевидными наростами. Такую же картину внутреннего строения можно предполагать и у другого ростра с коленчатовидным изгибом (табл. V, фиг. 4а, б).

Иное строение имеют ростры, плавно изогнутые по всей длине (табл. V, фиг. 9).

В качестве довода прогив прижизненной эластичности ростров белемнитид отдельные исследователи ссылаются на изображение «расколотых» ростров (рис. 38, 39) из работы Дюваль-Жува и трактуют эти повреждения, ссылаясь на выводы Абеля (Abel, 1916, стр. 211—218). Следует снова обратиться к этим изображениям и попытаться объяснить причину таких повреждений. Допустим, что «перелом» произошел так, как предполагал Абель. Животное, быстро передвигаясь в воде, наткнулось задним концом тела на твердый предмет. Для того, чтобы молодой ростр (внутренний!) «раскололся» в одном или даже в двух местах, удар должен быть достаточно сильным. Трудно представить физические возможности передвижения животного для получения столь сильного удара. Если даже отбросить эти сомнения, то остается непонятным, как могло не повредиться острие ростра. Переломы от бокового удара были бы возможны только в том случае, если животное попало между двумя твердыми предметами, значительно превосходящими по своей массе массу его тела. Этот вариант полностью исключает возможность сохранения мантии. В то же время из приведенных рисунков следует, что жи-

вотное после травмы было способно далее наращивать новые слои роста.

Скорее всего рисунок Дюваль-Жува несколько схематичен, и на нем не отражены отдельные детали сочленения разобщенных участков роста. Вероятно, ростр из коллекции Дюваль-Жува был при жизни животного раскусен хищником. Далее его залечивание происходило аналогично заживлению поврежденного роста, изображенного на табл. VI, фиг. 1, в.

В коллекции К. Кабанова имеется ростр с изогнутой альвеолярной частью (табл. VII, фиг. 2а—г). Искривление произошло на уровне начала зияющей брюшной щели в брюшную сторону, причем поперечное сечение роста в области искривления резко нарушено. В продольном расколе видно крутое изгибание осевой части. Обызвестленный ростр при жизни животного не смог бы столь плавно изогнуться без излома (см. также К. Кабанов, 1959, стр. 32, табл. I, фиг. 7).

Иногда в качестве возражения против эластичности материала роста при жизни животных приводят примеры плавного сдавливания без видимых трещин разлома раковин аммонитид, двустворок и других моллюсков. Отдельные исследователи допускают возможность аналогичного искривления и ростров, происходящего после захоронения под влиянием давления горных пород. Вряд ли этим можно объяснить искривление роста в юном возрасте (табл. VII, фиг. 6а—в). Во внешней форме роста, кроме незначительного уплощения брюшной стороны, нельзя заметить никаких отклонений. Спивно-брюшные борозды хорошо прослеживаются от самого заднего конца до передней части роста. В продольном расколе видны нарушения. Самая молодая стадия, четко ограниченная внутренним чехликом, построена нормально. В дальнейшем животное получило ранение в задней части брюшной стороны, повлиявшее на конвульсивное изгибание роста в брюшную сторону. Четко ограничивающий эту стадию чехлик подтверждает приостановку роста, происшедшую из-за ранения. Когда мантия зажила, она снова начала наращивать материал роста на внешней его поверхности, и скоро внешняя форма роста вновь приобрела облик, присущий этому виду. Подобная трансформация в строении разных возрастных стадий одного и того же роста подтверждает его способность к эластичным изгибаниям (сравни также К. Кабанов, 1959, стр. 38, рис. 1).

Полная утрата заднего конца молодой стадии роста может привести к изгибанию заднего конца оставшейся части (рис. 40), хотя это и не обязательно (рис. 41). В большинстве случаев при утере заднего конца роста наблюдается ненормальное опухолевидное утолщение (рис. 42) или просто ростр имеет ненормально укороченный вид; в обоих случаях определение его систематической принадлежности значительно затрудняется.

Один из ростров моей коллекции (табл. VIII, фиг. 7а, б) привлек к себе внимание ненормально укороченной и опухолевидной утолщенной областью острия. Кроме того, ростр обладает чрезмерным уплощением спинной стороны. На продольном расколе обнаруживается, что ростр на молодой стадии развития утерел задний конец. Можно допустить, что он был откусен вместе с мантией. При заживлении повреждения мантия откладывает вещество роста не совсем закономерно. В результате такого изменения обызвествление заднего конца отличалось от незатронутой части роста. В осевой области сзади места повреждения отложился кальцит, отличающийся иной формой кристаллов. Подобная кристаллизация карбонатов кальция в неживой природе наблюдается только в полых камерах.

Другой ростр получил более существенное повреждение заднего конца (табл. VIII, фиг. 4). Он был откусен на более поздней стадии разви-

тия. На продольном расколе видно, как внешние чехлики дальше места ранения загибаются внутрь в сторону апикальной линии. Вероятно, мантия «затягивала» поврежденный участок, однако не смогла полностью заживить повреждение. В самой вершине ростра образовался как бы дулообразный внутренний канал, протягивающийся от заднего конца внутрь, вплоть до поврежденного участка ростра. При обызвествлении кристаллы карбоната кальция потеряли радиальную направленность. Животное, вероятно, тяжело хворало и в конечном результате погибло.

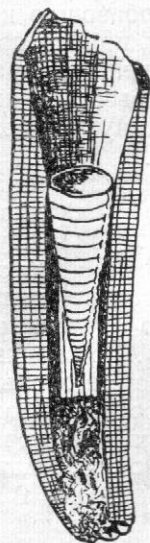


Рис. 40. Продольный раскол ростра *Hibolites subfusiformis* Raspaill. Задняя часть ростра была отчленена вместе с мантийным покровом заднего конца тела животного. Регенерировавшая мантия продолжала продуцировать материал ростра, но не смогла полностью залечить повреждение. Осевой участок позднее нарастающего ростра заполнен бесструктурной карбонатной массой

(по Duval-Jouve, 1842, tabl. X, fig. 13)

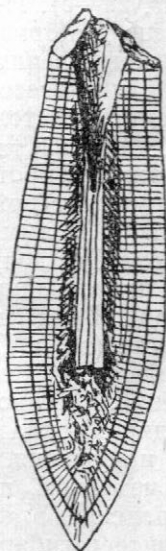


Рис. 41. Продольный раскол ростра *Hibolites subfusiformis* Raspaill. Задняя часть юной стадии ростра отсутствует. Регенерировавшая мантия залечила повреждение, отложив материал ростра и в его апикальной части

(по Duval-Jouve, 1842, tabl. X, fig. 20)

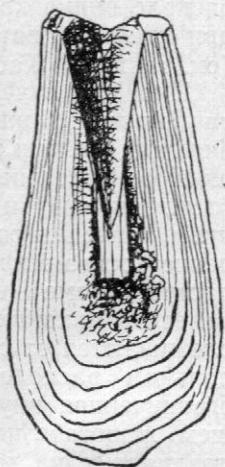


Рис. 42. Продольный раскол ростра *Divalia lata* Blainville. Задняя часть юной стадии ростра отсутствует. Повреждение залечено более поздними слоями нарастающего ростра

(по Duval-Jouve, 1842, tabl. VI, fig. 10)

Залечивание травмированного заднего конца может, таким образом, происходить с зарастанием раны (табл. V, фиг. 10), или он так и остается незаживленным (табл. VIII, фиг. 6). В первом случае задний конец имеет сморщенный вид. Чем ближе к альвеолярной части откушен юный ростр, тем труднее животному выжить, тем сильнее выражается это повреждение во внешней форме всего ростра. Когда животное спасается от противника ценой потери задней части тела с большей частью ростра, то последний до конца жизни выглядит уродливо (табл. IV, фиг. 8а—в). Внешние чехлики лишь начинают загибаться в сторону оси ростра, но заживить это ранение мантия уже не в состоянии. Травма заднего конца ростра вызвала совершенно аналогичные опухолевидные утолщения двух разновозрастных (в стратиграфическом понимании) ростров (табл. VII, фиг. 3, 4а, б). На продольном расколе одного из них видно, что внешние чехлики, изогнувшись внутрь, вплотную примкнули к центральной части ростра. Со стороны заднего конца у одного из ростров (табл. VII, фиг.

4б) в результате его откусывания хорошо видна защищенная складочка.

Большой интерес вызывает интенсивное изгибание роста в спинном направлении (табл. VI, фиг. 4). Изгибание произошло плавно, и лишь на внешней поверхности выгнутой стороны видны многочисленные трещины, заполненные более светлым кальцитом. Поверхность излома покрыта стекловидной карбонатной «нашлепкой». Вероятно, рост был раскушен хищником пополам; откушенная задняя часть его при конвульсивном сокращении мускулов была интенсивно изогнута и в таком положении захоронилась.

Чрезвычайно редко сохраняются ростры, травмированные в зрелом возрасте (табл. V, фиг. 6а—в). В коллекции имеется ростр актинокамакса с откушенным задним концом. Ранение для животного было смертельным. Обращает на себя внимание защищенная складочка на том месте, где ростр откушен (табл. V, фиг. 6а). По всей видимости, она является не результатом залечивания, а просто отражает механическое сплющивание роста. Данный пример — особенно яркое доказательство эластичности роста. При карбонатном выполнении его подобной складки образоваться не могло. Весьма примечательно, что передняя часть этого роста заполнена крупнозернистым кальцитом, а не радиально-лучистыми тонкими кристаллами, как это бывает у нормально построенных ростров. Вероятно, повреждение повлекло за собой изменение условий при фоссиллизации роста.

Особым видом нарушения строения ростров является винтообразное скручивание их по оси (табл. V, фиг. 7, 11). Смещение внешних элементов (брюшная и боковые бороздки) происходит на 30—40° по окружности. Целостность ростров при этом не нарушается; видовое определение их, как правило, не вызывает затруднений. Один из подобных ростров, принадлежащий особи из рода *Duvalia* Bayle, был целиком расшлифован, причем удалось проследить, что скручивание затронуло все слои роста вплоть до апикальной линии. Вероятно, такие нарушения строения вызывались ненормальной асимметрией мантии, откладывавшей материал роста.

В отдельных случаях прокусы роста хищниками не нарушали общей его формы. На ростре *Belemnella lanceolata* имеется глубокий прокус сбоку, в середине постальвеолярной части, нанесенный одиночным зубом (табл. VIII, фиг. 3а, б). Края отверстия, имеющие овальный контур, плавно воронкообразно вогнуты внутрь. В глубине отверстия видно, что краевые части чехликов слились между собой и между ними карбонат кальция не отложился. Отсутствие трещин вокруг отверстия говорит об эластичном прогибании чехликов при давлении на них. Эластичные чехлики впоследствии не выравнивались в месте прокуса. Возможно, они слились непосредственно при прокусе или в месте ранения в мягкой ткани, примыкающей к месту повреждения, образовалось утолщение, не позволившее чехликам занять первоначальное положение. Отверстие сверху не залечено. Возможно, у животного при борьбе с врагом были повреждены жизненно важные центры, что явилось причиной его гибели.

Другой ростр (табл. VII, фиг. 1) имеет на брюшной стороне следы скользящего укуса четырех зубов. Животное сумело вырваться от преследователя. Рывок ускользящего головоногого был направлен вперед его головной частью, так как наиболее глубокие части шрамов от укуса расположены в передней части. Повреждение не нарушило жизнедеятельности моллюска, так как след от укуса в значительной степени заживлен и перекрыт более поздними чехликами.

Имеются примеры и других ранений роста хищниками. На одном ростре след укуса направлен почти перпендикулярно его оси (табл. VIII,

фиг. 2). В другом случае скользящий укус выражен в виде продольной углубленной канавки, заполненной светлым кальцитом (табл. VII; фиг. 5). Такое заполнение карбонатами говорит о том, что под верхними чехликами в месте повреждения отложился не кристаллический, а аморфный CaCO_3 . Последнее опять-таки подтверждает посмертную карбонатизацию промежуток между чехликами.

Отдельные повреждения ростров не вызывают сомнения в том, что они являются прижизненными, однако их происхождение трудно объяснить. В палеонтологической литературе встречаются указания на то, что нередко повреждения ростров приводят к образованию двойной вершины. В коллекции имеется ростр, острие которого расщеплено на две макушки (табл. VI, фиг. 3). К. Кабанов (1959, стр. 39, табл. I, фиг. 4) предполагает возможность повреждения концевой части мантии, начавшей после травмы строить две вершины. Передняя часть ростра при этом вовсе не отклоняется в строении от нормальных ростров этого вида.

У нижнемелового ростра из Крыма поврежден сбоку задний конец (табл. IV, фиг. 6). Непосредственно над этим местом заметна «опухоль». Задний конец не поврежден и расположен в плоскости симметрии ростра.

Тяжелое заболевание наблюдалось у животного, систематическую принадлежность которого можно определить лишь до рода (табл. VI, фиг. 2а, б). Задний конец ростра ненормально вздут, из-за чего он приобрел каплевидную форму. На спинной стороне ростра имеется глубокий прокол, направленный косо сзади вперед. Дно прокола представляет полого изогнутый желобок. Сомнительно, чтобы прокол послужил причиной вздутия ростра; возможно, животное из-за ненормального утолщения ростра было мало подвижно и поэтому подверглось дополнительной механической травме. Брюшная бороздка этого раннемелового ростра имеет не спайку, характерную для белемнитид данного рода, а зияющую щель, подобно позднемеловым формам (сравни также К. Кабанов, 1959, стр. 32, табл. I, фиг. 6).

Если укорачивание ростра со вздутием на конце (табл. IV, фиг. 7а, б) легко объясняется утерей его заднего конца, то значительно сложнее объяснить поперечные пережимы. Макушечная часть молодого ростра рода *Neohibolitoides* Ak. Alizade как бы отшнурована от его передней части (табл. V, фиг. 5); сужение, имеющее вид желобка, тянется по всей окружности. Характерно, что альвеолярная часть ростра, короткая у белемнитид этого рода, в данном случае сохранилась целиком.

Довольно трудно считать механическим повреждение одного ростра *Belemnella lanceolata* (табл. IX, фиг. 1а, б). Ростр сильно укорочен, асимметричен, ненормально для вида уплощен в спинно-брюшной плоскости. Особенно беспорядочны отпечатки мягких тканей на боковых сторонах. Вся поверхность изборождена их глубокими следами, проходящими как поперек ростра (фиг. 1в), так и вдоль него (фиг. 1б); последнее направление отпечатков для ростров этого вида совершенно не типично. Брюшная щель расщеплена на два расходящихся канала. На продольном расколе ростра видно, что его осевая область сильно ожелезнена и не заполнена карбонатами. Промежутки между чехликами весьма узки, и радиальная лучистость кристаллов отсутствует. Такое отклонение в строении можно объяснить каким-либо заболеванием или травмой мантии.

В коллекции имеется другой сильно деформированный ростр *Belemnella lanceolata* (табл. VIII, фиг. 1а, б), хотя его видовое определение не вызывает сомнения. Особенно от нормы отклоняется строение зияющей щели, которая проходит наискось альвеолярной части ростра. Сквозное зияние ее нарушено, в самом основании щели имеется как бы постороннее включение. Около щели видны беспорядочные отпечатки, которые не доходят до спинно-боковых борозд. Против начала борозды

на боковой стороне имеется опухолевидное утолщение. Задний конец также обезображен рядом вздутый и углублений, тянущихся поперек ростра. Если животное и подвергалось нападению, то, вероятно, у него была повреждена только мантия. Скорее же всего в данном случае имелось какое-либо злокачественное заболевание мантии или всего заднего конца тела животного.

В связи с последним примером необходимо отметить, что среди позднемеловых форм рода *Belemnella* Nowak часто наблюдаются нарушения строения альвеолярной брюшной щели (табл. IX, фиг. 1—8). Щель может изгибаться или расщепляться (фиг. 3а, 4, 6); нередко она зарастает (фиг. 2). В отдельных случаях это ведет к образованию на ее месте неправильной вдавленности (фиг. 7 и 8). Иногда отсутствие щели не вызывает никаких болезненных отклонений (фиг. 5). Во всех случаях нарушение строения брюшной зияющей щели не влечет за собой болезненных проявлений на остальной поверхности ростров. Из этого можно сделать вывод, что брюшная щель не является столь уж важным элементом в физиологических отправлениях животного.

Отдельные нарушения внутреннего строения вовсе не проявляются во внешней форме ростра. На некоторых поперечных шлифах, случайно пересеченных поврежденные участки ростров, можно проследить нарушения, никак не выраженные с его внешней стороны. В одном случае это плавное изгибание внутренних чехликов. Никакого объяснения этим нарушениям дать нельзя, так как шлиф пересек ростр лишь в одной плоскости. Значительно больший интерес представляет собой искривление внутренних чехликов, вызванное зерном глауконита (табл. XII, фиг. 4). С внешней стороны зерна чехлики изогнулись с переломом, с внутренней — в сторону осевой линии, их изгибание произошло совершенно плавно, без излома. Трудно предположить, что в этом случае имелось обволакивание песчинки, попавшей внутрь тела животного, как это бывает с образованием жемчужных напльвов на внутренней стороне раковин у двустворок, так как наружные чехлики должны были бы изогнуться, но не ломаться. Вогнутость внутренних чехликов говорит об их эластичности. Создается впечатление, что песчинка попала каким-то образом внутрь сформированного, но эластичного ростра.

В связи с рассмотренными примерами травматических проявлений на рострах белемнитид встает вопрос, почему при общей массе нормально построенных ростров редко встречаются поврежденные экземпляры.

По неопубликованным данным К. Кабанова, один поврежденный ростр встречается примерно на 450 экземпляров, по Густомесову (1961) — на 30 экземпляров. Выше уже упоминалось, что Густомесов ошибочно принимает значительное количество посмертных разрушений за прижизненные. Однако нельзя не согласиться с этим исследователем в том, что многие повреждения остаются незамеченными. Обращают на себя внимание, как правило, искривленные ростры, в то время как царапины и прокусы на их поверхности не учитываются (замечаются)¹.

В настоящее время многие вопросы захоронения *Belemnitida* остаются неясными. В частности, необходимо обращать внимание на физико-химическую обстановку в затвердевающем осадке. Как скоро могли обызвестляться эластичные чехлики ростров и сколько времени выкристаллизовывались карбонаты в промежутках между ними? Почему преимущественным выполнением ростров является карбонатное? Эти вопросы требуют дополнительных исследований.

¹ По неопубликованным данным К. А. Кабанова, имеется взаимосвязь поврежденных ростров с поселениями на них прикрепляющихся организмов. В частности, мшанки гораздо чаще прикрепляются к рострам позднемеловых белемнитид, имеющим прижизненные повреждения.

Можно предположить, что рост состоял из упруго-эластичных хитиновых чехликов, вдетых один в другой. Это образование представляло собой гибкий внутренний стержень заднего конца тела животного. После гибели моллюска труп постепенно опускался на дно. В это время мягкие ткани разлагались или чаще уничтожались другими морскими животными. Опускание всего трупа животного на дно происходило чрезвычайно редко, так как иначе отпечатки мягкого тела белемнитид встречались бы значительно чаще. К моменту погребения ростров последние уже имели достаточную прочность и не подвергались деформации. Это подтверждается и тем, что на рострах часто встречаются прикрепляющиеся к ним беспозвоночные животные, а также многочисленные следы сверления. В отдельных случаях при быстром осадконакоплении ростры еще не успевали интенсивно обызвествиться, и тогда под весом тонных осадков происходило сплющивание всего ростра (табл. II, фиг. 10а, б; табл. III, 8а, б) или отдельных частей (табл. II, фиг. 8а, б).

Почему же поврежденные ростры встречаются сравнительно редко? Необходимо учитывать, что далеко не во всех случаях гибели животного от нападения хищников повреждался именно задний конец их тела, содержащий ростр. Вероятно, при гибели белемнитид со смертельным повреждением передней части тела захоронение ростра происходило так же, как и при естественной смерти животного. При повреждении задней части тела могли значительно пострадать плавники, что, безусловно, снизило бы маневренность животного и привело к его быстрой гибели. В поврежденных рострах могли нарушаться чисто физические условия кристаллизации карбонатов; возможно, что большое количество поврежденных ростров до нас не дошло.

Многие исследователи справедливо отмечали, что повреждения с разобщением ростра на отдельные участки чаще наблюдаются у юных животных. Это скорее всего можно объяснить, во-первых, тем, что молодь вообще чаще подвергается нападению хищников, и, во-вторых, тем, что для молодого организма характерна значительно большая способность к регенерации. На поверхности юных ростров почти вовсе не встречается прокусов; хищник просто раскусывал их на части. Если мантия не была перекушена целиком, а только частично, то элементы ростра не утрачивались, а зарастивались последующими чехликами, продуцируемыми регенерировавшей мантией. В более зрелом возрасте, а соответственно и при более крупных размерах ростров на них от заостренных зубов хищников оставались шрамы или прокусы. Только в самых редких случаях происходило полное отчленение заднего конца ростра.

В дискуссиях, происходивших при обсуждении отклонений в строении ростров белемнитид, мне приходилось встречаться с возражением против формулировки «конвульсивное изгибание заднего конца тела».

Как правило, на поврежденных рострах следы мускулов образуют более глубокие вдавленности, чем на нормальных; эти следы часто вовсе не соответствуют положению таковых на неповрежденном скелете. «Усиление» следов мускулов на поверхности ростра позволяет предполагать интенсивное мускульное напряжение заднего конца тела при повреждении как его внешних, так и внутренних частей. Подавляющее большинство искривленных ростров изогнуто в брюшную сторону. Это, вероятно, вызвано произвольным сокращением мускулов при болевых ощущениях. Для современных кальмаров во время их плавания наиболее характерным является изгибание заднего конца тела именно в брюшную сторону. Приведенные примеры прижизненных повреждений ростров далеко не охватывают все разнообразие патологических изменений в строении скелета животного. Однако и это достаточно красноречиво говорит о том, что при жизни белемнитид их ростр вряд ли мог иметь массивное кристаллическое строение.

Глава V

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И МИНЕРАЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СКЕЛЕТА ДИБРАНХИАТ

Прежде чем переходить к рассмотрению химического состава и минералогического строения скелетов ископаемых форм, остановимся на вопросе химического элементарного состава тела современных головоногих моллюсков. Последний достаточно подробно разобран в многочисленных специальных работах, и поэтому освещение этой стороны вопроса нами проводится исключительно по литературным данным и прежде всего на основании выборок из работ Виноградова (1935, 1937, 1944).

В теле любого морского животного встречаются те же элементы, которые входят в состав морской воды. Однако далеко не все элементы могут потребляться и ассимилироваться животными непосредственно из морской воды.

Как известно, органическое вещество, необходимое для поддержания жизни животных, создается в море в основном фитопланктоном, т. е. такими растительными организмами, как диатомовые, перидиневые и другие водоросли. Фитопланктонные организмы потребляют из воды неорганические соединения и превращают их в процессе фотосинтеза в сложные органические вещества. Готовые органические вещества, созданные в процессе фотосинтеза, и служат «строительным материалом» для формирования организмов животных, получающих эти вещества с пищей в виде живых организмов, взвешенного органического вещества или детрита. Таким путем химические элементы морской воды входят в состав тканей морских животных.

Основные компоненты солевого остатка морской воды следующие (в % солевого остатка): Cl — 55,29, Br — 0,19, CO₄ — 7,69, CO₃ — 0,21, K — 1,00, Na — 30,59, Ca — 1,20 и Mg — 3,72. Кроме них, в морской воде обнаружено около 50 других химических элементов. Животные извлекают из воды элементы не в равном количестве, проявляя при этом заметную избирательную способность по отношению к разным элементам.

Ранее считалось, что в состав животных организмов входило ограниченное число химических элементов, как-то: H, C, N, O, P, S, K, Ca, Fe и ряд других. Принято было считать их «биогенными элементами». Представление о постоянстве живой ткани привело к тому, что в течение длительного времени вовсе не проводилось исследований не только количественного, но даже и качественного химического состава тела животных. Однако более поздние исследования показали, что в состав животных входит значительно большее количество химических элементов. Так, уже в 1935 г. Виноградов (1935а, стр. 6) писал: «До настоящего времени было обнаружено в различных организмах более 60 химических элемен-

тов, и мы уже сейчас можем догадываться о нахождении, вероятно, еще двадцати других». По количественному распределению в организмах эти элементы распадаются на макроэлементы, встречаемые в количестве 10^1 — $10^{-2}\%$, и микроэлементы — от 10^{-3} до $10^{-5}\%$. Замечено, что количество макроэлементов колеблется весьма незначительно, в то время как количество микроэлементов может существенно изменяться. Присутствие именно микроэлементов подчеркивает специфическую особенность разных животных. Избирательная способность ряда животных к извлечению определенных химических элементов позволяет даже ставить вопрос, не является ли химический элементарный состав определенных таксонов животных настолько же постоянным, как и их морфологические признаки. Иначе — не является ли химический состав тела животных их таксономическим признаком? Этот вопрос в настоящее время еще остается открытым из-за малого количества исследованных объектов (в основном из-за ограниченности исследований в разных группах животного мира). Однако именно этот вопрос может в достаточной степени полно осветить проблемы геохимических условий формирования биогенных осадочных толщ и пролить свет на палеогеографические условия образования тех или других осадков.

Для зоологов и палеонтологов весьма существенно высказывание Виноградова (1944, стр. 198) о том, что «гомологичные ткани и органы, как правило, имеют у Invertebrata близкий химический элементарный состав. Обратное, аналогичные по функциям ткани и органы значительно различаются по химическому составу». Исследование палеонтологических объектов значительно осложняется непостоянством и разнообразием диагенетических процессов в разных участках осадочных образований. Однако для определения систематической принадлежности ископаемых остатков при наличии диагенетически сходных условий формирования пород можно руководствоваться в определенной степени химическим составом и особенно их минеральным выполнением.

Я не буду останавливаться на химическом составе тел всех морских животных, а постараюсь лишь осветить изученность химического состава внутреннераковинных головоногих моллюсков.

Как известно, эти животные в подавляющем большинстве весьма подвижные, сильные, мускулистые хищники. Большую подвижность их гарантируют сильно развитые мускулы, придающие телу достаточную гибкость и упругость.

Скелетные элементы составляют незначительный процент от общего веса животного: основой являются мягкие ткани. Хищный образ жизни и наличие сильно развитой мускулатуры объясняют пониженное количество воды в тканях головоногих по сравнению с представителями других классов этого типа (наибольшее количество воды имеют двустворки и некоторые безраковинные гастроподы, иначе — наименее подвижные животные).

Особый интерес для палеонтологов представляют данные о содержании в теле животного кальция и магния, так как эти элементы являются основным «строительным материалом» для раковин животных. В мягких частях моллюсков кальций количественно преобладает над магнием (мышцы высших животных и рыб содержат, за немногим исключением, больше магния, чем кальция). Количество кальция в тканях животного значительно колеблется, количество магния более постоянно. Образование раковины и ее рост происходят за счет кальция, содержащегося в печени, а соответственно и в крови (куда он поступает из воды). В отдельных органах животных соотношение кальция и магния различно, и так как количество магния менее заметно меняется, то он может представлять наибольший интерес как типичный элемент того или иного таксона животных. Необходимо учитывать и возрастное из-

менение соотношений кальция и магния. Так, в яйцах *Loligo* по мере их развития количество кальция и магния в эмбрионе увеличивается, а в яйце уменьшается. На роль кальция и магния в построении раковины головоногих будет обращено внимание ниже.

Большой интерес представляет содержание в тканях головоногих металлов — Mn, Fe, Cu, Zn, V.

Органы всех головоногих значительно беднее марганцем, чем органы представителей других классов моллюсков (табл. 3).

Таблица 3

Количество марганца (в % на сухое вещество) в органах головоногих
(по Виноградову, 1937, стр. 110, 111, табл. 52)

Вид	Печень	Половые органы	Почки	Жабры	Мускулы
<i>Sepia officinalis</i>	0,00059	0,00074	0,00074	0,00180	—
То же	0,00072	0,00061	—	0,00119	0,00009
<i>Loligo vulgaris</i>	—	0,00041	—	—	—

Наибольшее количество железа у головоногих встречено в их органах с экскреторной деятельностью (почки, печень и т. д.); прочие ткани (мускулы, кровь) содержат значительно меньше железа, а по многим исследованиям оно едва обнаруживается (табл. 4).

Таблица 4

Количество железа (в % на сухое вещество) в органах головоногих
(по Виноградову 1937, стр. 124, табл. 59)

Вид	Целый организм	Мускул	Жабры	Половые органы	Почки	Печень
<i>Sepia officinalis</i>	0,0045	—	0,007	0,009	0,008	0,018
То же	—	0,001	0,005	0,009	—	0,013
<i>Loligo vulgaris</i>	0,0018	—	0,006	—	—	—

Совершенно особое положение в теле головоногих моллюсков занимает медь (табл. 5). Она содержится во всех тканях и органах, но количество ее в крови в 3—4 раза превышает таковое не только у прочих моллюсков, но и у всех беспозвоночных. Эти животные почти в прямом смысле слова — существа «голубой крови», что обусловлено большим количеством в ней меди. У головоногих медь связана с органическим веществом и является основной составной частью кровяного дыхательного пигмента всех животных класса. Этот дыхательный пигмент назван гемоцианином. Наличие гемоцианина свойственно также некоторым гастроподам и отдельным крупным таксонам членистоногих, однако у

Таблица 5

Количество меди в крови головоногих
(по Виноградову, 1937, стр. 137, табл. 68)

Вид	См в 100 см ³ крови, мг	См в золе крови, %
<i>Sepia officinalis</i>	—	0,17
То же	23,7	—
<i>Loligo</i> sp.	—	0,20
<i>Loligo pealei</i>	25,4	—

головоногих он преобладает. Гемоцианин членистоногих содержит 0,17% меди, а гемоцианин головоногих — 0,25%. В то же время известно, что кислородная емкость гемоцианина зависит от количества меди в пигменте. Это обеспечивает головоногим моллюскам значительно более интенсивный газовый обмен. Кроме того, гемоцианин крови у головоногих имеет наиболее совершенный механизм для адсорбции кислорода. Головоногие — в известной степени «медные» организмы: их обмен всецело зависит от наличия меди в пище. Вода современного моря содержит лишь 2·10⁻⁶%, и медь «занимает» в ней примерно только 25-е место среди других химических элементов.

Содержание значительного количества меди в крови головоногих обеспечивает также ее наличие и во всех прочих тканях и органах.

Вполне справедливо предполагать, что и ископаемые головоногие, в частности белемнитиды, достигшие своего расцвета в мезозое, также содержали в крови гемоцианин.

Наличие цинка установлено в телах головоногих и других моллюсков, но головоногие содержат его в незначительном количестве (табл. 6).

Таблица 6
Количество цинка (в % на живое и сухое вещество)
в головоногих
(по Виноградову, 1937, стр. 149, табл. 76)

Вид	Zn на живое вещество	Zn на сухое вещество
<i>Sepia officinalis</i> (целиком)	0,0013	0,0077
То же (18 яиц)	0,00636	0,00727
» (печень)	0,00696	0,01753
<i>Loligo pealei</i> (целиком)	0,00283	0,01172

Таким образом, цинк, железо и марганец в организме головоногих моллюсков занимают подчиненное положение, в то время как медь концентрируется в большом количестве. Из этого следует, что медь наиболее важна головоногим для нормального физиологического функционирования всего организма.

Из прочих металлов, находимых в тканях головоногих моллюсков, можно упомянуть следующие: Rb находили в незначительном количестве (следы) у *Loligo* и *Sepia*, Sr встречен в чернильном мешке и скорлупе яиц *Sepia*, находили следы Ag в печени *Sepia* и *Loligo*, Al был обнаружен в мускулах *Ommatostrephes*, V был обнаружен в эмбрионе *Sepia* лишь качественно.

Головоногие исключительно стеногалинные животные, следовательно, они имеют солевой состав крови и других жидкостей, отвечающий солевому составу морской воды. При этом установлено, что при изменении состава морской воды (концентрации ее солевого остатка) общее количество солей в жидкостях головоногих не изменяется и остается почти постоянным. Именно последнее обстоятельство объясняет губительное действие на головоногих моллюсков значительных колебаний солености воды.

В том случае, когда скелет головоногих лишен известковой части, в его состав входят в основном белки и полисахариды, как это наблюдается у многих кальмаров. Когда же скелет обогащен минеральными составляющими (*Sepia*, *Spirula*), он, как правило, является карбонатным с преобладанием CaCO₃. В скелетных элементах разных животных карбонаты могут быть представлены полиморфными разновидностями CaCO₃: кальцитом, арагонитом, фатеритом и аморфным CaCO₃.

Основные минералогические справочники (Лодочников, 1933; Бетехтин, 1950; Преображенский, Саркисян, 1954) говорят о том, что кальцит и арагонит являются температурными разновидностями одного и того же минерала. Арагонит более высокотемпературный, чем кальцит, и при определенной физико-химической обстановке возможен взаимный переход одной разновидности в другую. В условиях биосферы арагонит менее стоек и поэтому в большинстве ископаемых скелетных остатков он переходит в кальцит.

Условия образования арагонита и кальцита в организмах недостаточно ясны. По устному сообщению К. А. Воскресенского известно, что различные двустворки строят свои раковины из разных полиморфных разновидностей CaCO_3 : одни — кальцитовую, другие — арагонитовую. Проводились опыты по пересадке участков мантии от одного животного к другому. Пересаженный участок мантии приживлялся, и далее, по мере роста раковины в месте наживления «чужеродной» мантии в раковине отлагался другой минерал. Так, если к моллюску с кальцитовой раковиной приживлялся участок мантии от «арагонитового» моллюска, то против приживленного участка образовывалась полоса арагонитовой раковины, в то время как вся остальная раковина оставалась кальцитовой. В этом случае можно предполагать физиологическую избирательность мантии животного.

Из рентгеновских внутреннераковинных головногих известен состав раковин и других гомологичных образований у родов *Sepia*, *Spirula* и *Ommatostrephes*.

Как правило, раковины головоногих сильнее обогащены органическим веществом, чем раковины двустворок и гастропод.

Раковина каракатицы в основном построена из CaCO_3 . Кроме карбоната, в ее составе отмечается и фосфат кальция, а также следы железа и магния и незначительное количество серы.

Раковина спирул содержит также большое количество MgCO_3 , несмотря на то что она арагонитового состава.

Таким образом, минеральная часть скелета современных внутреннераковинных головоногих состоит из арагонита с колеблющимся количеством MgCO_3 .

Наибольший интерес представляет минеральный состав ростров белемнитид. Сведения о химическом и минеральном составе ростров белемнитид появились давно, но они, как правило, освещали сходство такого состава. Согласно издавна существующему мнению, ростр с начала формирования его внутри тела животного и до настоящего времени остается почти неизменным. Такое мнение прочно укоренилось как в общих палеонтологических руководствах, так и в специальных работах, посвященных изучению собственно белемнитид. Несмотря на сомнения отдельных исследователей в неизменности состава ростров за геологическое время, до последних лет не поднимался вопрос о степени таких изменений и о прижизненном их строении. Большинство специалистов считает справедливым мнение Циттеля о том, что в вертикальном сечении ростра наблюдаются отчетливые линии нарастания, напоминающие годовые кольца дерева и являющиеся кальцитовыми слоями, отлагавшимися в течение развития ростра (Zittel, 1881—1885, стр. 497). Из литературы известно о разногласиях даже относительно основного минералогического состава ростров. Разные исследователи по-разному подходили к его минералогической оценке: одни считали, что ростр состоял из кальцита, другие отдавали предпочтение арагониту. Вполне возможно, что правы те и другие, так как количественные соотношения кальцита и арагонита могут значительно меняться в зависимости от общих физико-химических условий. Сколько раз эти изменения происходили в течение всего геологического времени с

момента захоронения остатков животных, остается пока еще неясным. Определенные трудности в этом отношении представляет однотипный состав ростров, как правило, выполненных карбонатами. Преимущественно же карбонатное выполнение является основой для суждения о том, что ростр и во время жизни животного имел такой же состав.

Сведения об отличиях в минеральном составе ростров белемнитид начали появляться в печати лишь с начала XX в. Так, Гранджан (Grandjean, 1910) утверждал, что фрагмокон (но не прочие части скелета!) кроме карбонатов содержит и фосфаты кальция. Кристенсен (Christensen, 1925) уделил большое внимание формам минерального выполнения ростров белемнитид, рассмотрев так называемый «эмбриональный ростр». Интересны выводы, к которым пришел Мюллер-Штолл (1936) при изучении белемнитид юры Центральной Европы. На основании различия химического состава ростров он выделил новое семейство *Chitinoteuthidae*, у которого, по его исследованиям, ростр состоял из хитинового вещества. К сожалению, этот автор не проводил исследований по вещественному составу ростров из других местонахождений. Позже Мюллер (Muller, 1951) в отдельном разделе его работы, посвященной изучению верхнемеловых отложений о-ва Рюген, касался вопросов диагенетического преобразования ростров. По его исследованиям в рострах содержится значительное количество SiO_2 . Он пришел к выводу, что SiO_2 обязан своим присутствием большому прижизненному количеству органического вещества в ростре. Мюллер оценивал количественное содержание силикатов для альвеолярной части в 29,5% и для постальвеолярной — 21,9%. Проникновение кремниевых соединений, как считает Мюллер, происходило с внешней поверхности ростра по отдельным трещинам между кристаллами карбонатов и изнутри — от апикальной линии посредством прорастания халцедоновых нитей сквозь промежутки между кристаллами кальцита. Он считал этот процесс преддиагенетическим, так как внешняя поверхность пленки окремнения в отдельных случаях заселена мшанками, серпулами и т. д. Внешняя трещиноватость ростров, как предполагал Мюллер, произошла из-за давления на ростр осадка, но так как она не наблюдается в структуре окружающих пород, то, следовательно, не могла произойти во время последующих стадий диагенеза всей толщи в целом. Таким образом, по мнению Мюллера, окремнение происходило в самые ранние стадии преобразования донных осадков, во всяком случае, при сравнительно слабом давлении. О времени образования карбонатов в рострах белемнитид в этой работе ничего не говорится.

Недавно Гске (Göke, 1956) опубликовал статью о морфологии скелета белемнитид. В ней он выразил свое согласие с мнением Мюллер-Штолла о хитиновом составе ростров *Chitinoteuthidae* и распространил мнение Гранджана о содержании фосфатов кальция и на ростр.

К сожалению, сведения о различиях вещественного состава и минерального выполнения ростров белемнитид почти не оказали влияния на мнения последующих исследователей. Продолжает господствовать мнение о единообразии строения ростров белемнитид разных таксонов. Пожалуй, единственными исключениями являются ростры триасовых белемнитид и упомянутых выше *Chitinoteuthidae*, в специфике строения которых мало кто сомневается.

Прижизненный состав скелетов в процессе геологических эпох мог в значительной степени видоизменяться. Причиной тому являлись неоднократные изменения физико-химической обстановки среды. Последние в свою очередь влияли на изменение минералогического состава пород. Это подтверждается многочисленными примерами перекристаллизации скелетных остатков, которые достаточно ярко выявляются в приготовленных из них петрографических шлифах. В одном случае это изоморф-

ные замещения одних минералов другими, в другом — наличие минеральных новообразований и большое количество реликтовых структур прежних минералов.

По данным спектральных анализов, проведенных по моей просьбе в спектрально-химической лаборатории геологического факультета МГУ, в рострах белемнитид содержатся те же самые химические элементы, что и в мягких тканях современных дибранхиат (ср. табл. 7 с табл. 3—4). Исключением является полное отсутствие в рострах фосфора и серы. Фосфор качественно обнаруживается только во фрагментах.

Весьма интересно соотношение в рострах стронция и магния. Как известно, для кальцита характерен изоморфизм с магнием, в то время как для арагонита — со стронцием. В то же время существует мнение, что в арагонитовых скелетах животных может содержаться очень мало магния (<1,0%). В рострах при большом процентном содержании (1,0—10%) стронция значительно и количество магния. Совмещение этих элементов, вероятно, следует искать в диагенетических преобразованиях минерального выполнения ростров. Можно предположить, что первоначальная минерализация шла по пути преимущественного формирования арагонита, причем в скелете скопилось большое количество стронция. Далее при процессах диагенеза происходила постепенная перекристаллизация арагонита в кальцит с дальнейшей доломитизацией. Увеличение количества магния, однако, не сопровождалось выносом стронция. Альвеолярная часть ростров, как правило, является более твердой, чем постальвеолярная, что объясняется неоднородностью минералогического состава разных его участков. Весьма характерны указания Мюллера на то, что альвеолярные части позднемерловых белемнитид содержат большое количество SiO_2 . Безусловно, что ростр в разных его участках сложен неоднородными минеральными ассоциациями, что в свою очередь можно объяснить прижизненным различием в строении его разных частей.

При рассмотрении внутреннего строения роста бросается в глаза, что он почти вовсе лишен каких-либо структурных элементов. Бесструктурным это образование назвать нельзя, так как внешняя форма ростров разных таксонов белемнитид строго выдержана, в его продольных и поперечных расколах четко выражается симметрия. При всем этом единственными вещественными элементами являются чехлики. В карбонатных скелетах прочих беспозвоночных существуют поры, перемычки, септы и т. д.; в рострах подобные элементы отсутствуют, и из внутренних скелетов всех животных они являются совершенно уникальными образованиями. Если не учитывать объемного строения чехликов, а считать их, как это делают, просто линиями нарастания, то ростр превращается во «внутреннее ядро» животного, притом ядро чисто минеральное.

Однако ростры по их значению для целей стратиграфии не только не уступают скелетным остаткам других животных, но и превосходят многие из них.

Именно такая «бесструктурность» заставляет обращать внимание на формы минерального выполнения роста, которые хотя бы в приближенной форме смогут рассказать о его первичном строении.

Как показал петрографическое изучение поперечных шлифов ростров белемнитид, они состоят из радиально-лучистых кристаллов, ориентированных от апикальной линии к периферии. Во многих случаях в поперечном сечении наблюдаются концентрические окружности — чехлики (см. табл. XI, фиг. 3а). В шлифах они отчетливо прослеживаются в виде относительно широких слоев. Во многих случаях чехлики неожиданно обрываются или вовсе отсутствуют. Такие явления нельзя объяснить иначе, как перекристаллизацией материала ростра.

Сами чехлики, как правило, сложены микрокристаллическими зернами карбонатов, имеющими неправильное очертание. Они почти всегда

Вид	Си	Мо	Cr	Na
<i>Cylindroteuthis magnifica</i> d'Orbigny				0,1
<i>Pachyteuthis russiensis</i> d'Orbigny	0,0003—0,0006		0,006—0,001	0,1
<i>P. russiensis</i> d'Orbigny	0,0006—0,001			0,1
<i>P. lateralis</i> Phillips	0,0003—0,0006			0,1
<i>Neohibolites renngarteni</i> Krimholz	0,001 —0,003			0,1
<i>N. elegans</i> Schwetzoff	0,001 —0,003			0,1
<i>Neohibolitoides pinguis</i> Stolley	0,0003			
<i>N. pinguis</i> Stolley	0,001 —0,003	0,001—0,003		0,1
<i>N. clava</i> Stolley				
<i>Duvalia lata</i> Blainville				0,1
<i>D. lata</i> Blainville	0,0006—0,001			0,1
<i>D. dilatata</i> Blainville	0,0003			0,1
<i>Actinocamax verus</i> var. <i>fragilis</i> Arkhangelsky				0,1
<i>Belemnella lanceolata</i> Schlotheim	0,0006—0,001			0,1
<i>B. lanceolata</i> Schlotheim	0,0006—0,001		0,0006—0,001	0,1
<i>B. lanceolata</i> Schlotheim	0,0006—0,001		0,0006—0,001	0,1

более или менее обогащены железистыми включениями (опять-таки говорящими о наличии первичного органического материала!) и в проходящем свете интенсивно окрашены в бурый цвет. Промежутки между ними заполнены мелкими радиально-лучистыми кристаллами карбонатов кальция. Так как общее поперечное сечение роstra приближается к кругу, то естественно, что кристаллы между чехликами имеют клиновидный облик с направлением острия клина к центру. Часто в промежутки между соседними кристаллами, имеющими параллельные грани, вклиниваются дополнительные мелкие кристаллы. В скрещенных николях поляризационного микроскопа поперечный шлиф имеет четкий крест погасания с центром в апикальной линии. В зависимости от степени сохранности материала, слагающего роstr, крест имеет разный характер. При мелкокристаллическом строении хорошо видны грани отдельных кристаллов, гаснущих неравномерно (см. табл. XII, фиг. 6). Часто наблюдаются и скрытоволоконистые разности кристаллов, при которых погасание почти равномерное и крест становится более четким (см. табл. XII, фиг. 5).

Перекристаллизация карбонатов в роstrax белемнитид — явление широко распространенное. Естественно, что наиболее подвержены перекристаллизации внешние участки роstrов. В краевых зонах шлифов новообразования видны особенно хорошо. Их контуры особенно четки в участках, первично разграниченных уже раскристаллизованными чехликами (см. табл. XI, фиг. 5). При исчезновении чехликов кристаллы соседних слоев сливаются в единые удлиненные монокристаллы. В редких случаях такие монокристаллы, имея первичную радиально-лучистую ориентировку, протягиваются от центра до самой периферии. Часто при смещении апикальной линии к брюшной стороне роstra и соответственно отклонении линии чехлика от правильного круга вновь образованные при перекристаллизации кристаллы ориентированы к первичным кристаллам под значительным углом (см. табл. X, фиг. 3).

в рострах белемнитид
спектрального анализа),
в мг

Ba	Br	Ca	Al	Mg	Mn	Fe	Si
0,1—1,0	1,0—10	2,5	0,006—0,1	0,3—1,0		0,03—0,06	0,06—0,1
0,003—0,006	1,0—10	2,5	0,003—0,006	0,1—0,3	0,0006—0,001	0,06—0,1	0,06—0,1
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,003—0,006	0,3—1,0		0,03—0,06	0,1—0,6
0,003—0,006	1,0—10	2,5	0,1—0,3	0,3—1,0	0,01—0,1	0,6—1,0	0,1—0,6
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,03—0,06	0,3—1,0	0,01—0,1	0,3—0,06	0,06—0,1
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,1—0,3	1,0—5,0	0,1—1,0	0,06—0,1	0,06—0,1
0,006—0,01	1,0—10	2,5	0,3—1,0	0,3—1,0	0,1—1,0	0,6—1,0	0,6—1,0
0,006—0,01	1,0—10	2,5	1,0	1,0—5,0	0,1—1,0	1,0	1,0—5,0
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,3—0,06	0,1—0,3	0,003—0,006	0,006—0,01	0,1—0,6
0,006—0,01	1,0—10	2,5	0,1—0,3	1,0—5,0	0,0006—0,001	0,06—0,1	0,1—0,6
0,003—0,006	1,0—10	2,5	0,3—1,0	0,3—1,0	0,1—1,0	0,1—1,0	0,1—0,6
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,1—0,3	0,3—1,0	0,0006—0,001	0,1—0,3	0,6—1,0
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,1—0,3	0,3—1,0		0,03—0,06	0,1—0,6
0,006—0,001	1,0—10	2,5	0,1—0,3	1,0—5,0	0,0003	0,1—0,3	1,0—5,0
0,003—0,006	1,0—10	2,5	0,3—1,0	1,0—5,0	0,001—0,003	0,06—0,1	0,6—1,0
0,001—0,003	1,0—10	2,5	0,06—0,1	0,3—1,0	0,001—0,003	0,06—0,1	0,1—0,6

Отсутствие наблюдений по диагенетическим преобразованиям минералов ростра и по зависимости этих преобразований от геохимических процессов и от минералогического состава осадочных горных пород, в которых захоронены ростры, затрудняют выяснение их прижизненного состава. Ростры белемнитид даже стали объектами для определения палеотемпературы¹ тех бассейнов, в которых жили белемнитиды, вопреки положению, что непременным условием для таких исследований является отсутствие перекристаллизации исследуемого материала. При петрографическом же исследовании в поляризованном свете в каждом из просмотренных мною шлифов ростров белемнитид следы перекристаллизации заметны весьма отчетливо.

Редкие высказывания о минералогии ростров белемнитид, равно как и непосредственное изучение шлифов, освещают лишь конечный вещественный состав ростра с весьма малыми возможностями выяснения его прижизненной структуры. Именно поэтому громадный интерес пред-

¹ Определение палеотемпературы по ископаемым остаткам основано на определении соотношения изотопного кислорода карбонатов кальция O¹⁸ и O¹⁶. Однако по существующей методике этих исследований необходимо допустить, что а) изотопный состав кислорода карбонатов скелета соответствовал изотопному составу воды, в которой происходило его формирование; б) соленость, а отсюда и изотопный состав воды ископаемых морей были повсеместно одинаковыми; в) изотопный состав ископаемых морей был аналогичен таковому современных морей; г) материал ростра за геологическое время сохранил неизменность первоначального изотопного состава. Когда перечисленные условия не соответствуют истине, то, по данным авторов этой методики, сведения по палеотемпературе будут искажены. Я считаю, что сведения о палеотемпературе ископаемых бассейнов по рострам белемнитид позволяют в них еще серьезно сомневаться. Особенно трудно согласиться с определением изменений температуры одного и того же бассейна в течение жизни одного индивида животного по отдельным слоям его скелета. С большой натяжкой можно лишь предположить, что скелеты ископаемых животных, в том числе и ростры белемнитид (по суммарному изотопному анализу карбонатов), могут представлять собой материал для определения только относительной температуры еще не затвердевшего донного осадка водоема определенного геологического возраста и совершенно конкретного географического пункта.

ставляют исследования советских геохимиков Берлин и Хабакова (1961). Эти ученые разработали новую методику, позволяющую определять генетические типы осадочных пород карбонатного состава по их электрокинетическому потенциалу. Удалось выяснить, что электрокинетический потенциал органогенных и хемогенных карбонатов различен. Ими исследовались карбонаты как неорганического, так и органического происхождения. Первыми были сидерит, доломит, кальцит (в том числе и полученный искусственно в лабораторных условиях), арагонит и всевозможные мраморы; в числе вторых исследовались раковины и скелеты фораминифер, губок, двустворок, мшанок, брахиопод, водорослевые известняки и ростры белемнитид. Согласно выработанной методике, карбонаты кальция неорганического происхождения имеют положительный электрокинетический потенциал, карбонаты органического происхождения — отрицательный. В отличие от раковин и скелетов всех животных ростры белемнитид обнаружили положительный знак потенциала. Последнее означает, что в их состав входят карбонаты кальция хемогенного происхождения. Результаты опытов настолько противоречат существующему мнению о прижизненном обызвествлении ростров, что авторы статьи ограничились сдержанными высказываниями по этому вопросу. Они лишь подчеркнули, что ростры белемнитид являются в отличие от других исследованных органических образований внутренним скелетом. В то же время они совершенно справедливо считают, что положительный знак электрокинетического потенциала карбонатов ростров белемнитид нельзя объяснить лишь минералогическими особенностями их вещественного состава. С авторами статьи нельзя не согласиться в том, что этот вопрос требует дополнительного выяснения, однако и эти результаты достаточно убедительно говорят об отличиях происхождения карбонатов кальция ростров белемнитид от кальцитовых скелетов прочих животных.

Двумя годами раньше в отечественной литературе было высказано предположение о прижизненной эластичности ростров белемнитид (К. Кабанов, 1959). Вполне естествен вопрос: чем же была представлена их органическая часть?

Ответ подсказала аналогия с другими дибранхиатами. К этому времени был уже общепризнанным хитиновый состав ростров семейства *Chitinoteuthidae* Muller-Stoll. Хитин весьма широко распространен и в скелетах современных головоногих; хитиновая пленка покрывает раковину спирул, хитиновым является внешний слой раковины сепии, наконец, проостракум кальмаров полностью состоит из хитина. Была принята попытка найти хитин и в рострах белемнитид.

Повторение опытов Мюллер-Штолла, приведших его к выводу о хитиновом составе ростров нового семейства по методике Крафта (Kraft, 1926), дало положительный результат для всех ростров белемнитид Русской платформы и Юга СССР (Кабанов, 1964). Так удалось окончательно установить, что хитин — один из основных компонентов не только современных, но и ископаемых дибранхиат. Из ископаемых форм хитин обнаруживается по крайней мере у большинства родов белемнитид.

Глава VI

ЗНАЧЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ДИБРАНХИАТ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ БЕЛЕМНИТИД

Из-за неполноты геологической летописи большую трудность представляет выяснение морфологии мягких частей тела вымерших животных. В ископаемом состоянии от мягких частей сохраняются в лучшем случае весьма редкие отпечатки, имеющие часто лишь расплывчатые контуры.

Для реконструкции животного, жившего десятки или сотни миллионов лет назад, приходится прибегать к косвенным догадкам о строении того или иного элемента его тела.

Еще труднее сделать выводы об образе жизни вымерших животных. Последние могут быть более или менее достоверными только при условии правильной реконструкции всего тела животного, т. е. при более или менее полном знакомстве с его морфологией.

Для решения этих вопросов на помощь палеонтологам приходит метод актуализма. Он позволяет по сходству в строении скелетов ископаемого животного и какого-нибудь современного его потомка делать заключение и о строении его тела. Возможно это лишь в том случае, когда среди современных животных сохраняются какие-либо формы, родственные ископаемым. Если же исследуемая группа животных полностью вымерла, то задача значительно осложняется.

Именно так обстоит дело с решением вопросов о морфологии мягкого тела белемнитид. Выше мы уже познакомились со строением их скелетных элементов. Строение проостракума почти полностью совпадает со строением гладиуса современных кальмаров; фрагмокон напоминает раковину спирул. Исходя из этого отдаленного сходства, можно догадываться о функциональном значении указанных образований. Гораздо сложнее обстоит дело с выяснением функции кальцитового ростра. Эта часть скелета белемнитид в том виде, как мы встречаем ее в осадочных породах, полностью отсутствует у современных головоногих моллюсков. До последнего времени считалось, что у современных дибранхиат отсутствуют сходные с ростром образования. Этот факт значительно настораживал исследователей в применении метода актуализма по отношению к решению вопросов о морфологии и экологии белемнитид.

Вполне очевидно, что находки отпечатков тела белемнитид в зольнгофенских сланцах, описанные рядом исследователей второй половины прошлого века, позволяют смелее пользоваться методом актуализма в применении к их изучению.

Ниже я сделаю попытку сравнить строение как всего тела, так и особенно строение скелетных элементов белемнитид с морфологией тела современных эндокохий.

Все современные внутреннераковинные головоногие моллюски относятся к подклассу Endocochlia или Dibranchiata. Этот подкласс включает два отряда — десятиногих (Decapoda) и осьминогих (Octopoda). Нас интересуют только представители первого отряда, поскольку Octopoda в ископаемом состоянии почти вовсе не встречаются.

По классификационной схеме Тиля (Thiele, 1935), касающейся только современных форм подкласса¹ и считающейся ныне наиболее разработанной, отряд Decapoda включает в себя два подотряда современных животных — Myopsida и Oegopsida, выделенные еще Орбиньи. Основное различие этих подотрядов — строение глазной капсулы: у первых она замкнутая, у вторых открытая, с веком, в центре пронзенным широким отверстием. Приводить классификацию современных декапод в деталях я не буду, так как это не имеет никакого отношения к выяснению интересующих нас вопросов. Поэтому в дальнейшем я буду пользоваться широкоизвестными названиями сепий, спирул и кальмаров, не уточняя состава этих групп и их объема. Сепии и спирулы включаются в подотряд Myopsida, кальмары входят в тот и другой подотряд. Это собирательное название произошло из-за сходства строения скелета, в основной своей части построенного из органического вещества и обызвествленного весьма незначительно.

Скелет современных эндокохлий состоит из хрящей мезодермального происхождения и в различной степени редуцированной раковины эктодермального происхождения.

Основной и наиболее массивной частью хрящевого скелета является головная капсула, служащая для защиты «мозга» животного и прикрепления некоторых мускулов. Имеется хрящевой скелет, связанный с плавниками, есть также хрящевые элементы, служащие опорой для глаз, хрящи воронки. Эти части ископаемых животных исключительно редко могут попасть в руки палеонтолога. Безусловно, состав их будет весьма сильно изменен, чаще это будут всего лишь одни отпечатки. Значительно важнее в этом смысле будет эктодермальная часть внутреннего скелета.

Наиболее массивный известковый скелет имеют современные сепии. Раковина сепии (*os seria*) содержит более 95% карбонатов кальция. Ее внешний вид напоминает правильную симметричную эллипсовидную или ложковидную пластинку; выпуклая сторона является спинной. Снаружи она полностью скрыта под мантийным покровом животного. Известковая раковина состоит из ряда параллельных пластинок, скрепленных между собой поперечными опорными перегородками. Между толстыми пластинками, отождествляемыми с септами фрагмокона, помещаются тонкие дополнительные промежуточные септы. В поперечном сечении раковины пересечение толстых оснований и ажурных промежуточных септ с многочисленными поперечными перегородками создает картину сложной сетки. Наиболее массивна спинная сторона раковины. Она состоит из ряда параллельных плотно примыкающих один к другому слоев, которые Нэф (Naef, 1922) отождествил с гипостракумом и остракумом раковин моллюсков. Снаружи раковина одета хитиновым слоем, который Нэф считал периостракумом.

У большинства (но не у всех!) сепий в задней части имеется известковый шип, или ростр. Он расположен строго в плоскости симметрии животного и направлен своим острием назад. Мнение разных исследова-

¹ Классификационные схемы ископаемых и современных внутреннераковинных головоногих моллюсков весьма трудно сопоставимы, потому что классификация ископаемых форм построена по опорным элементам тела (известны лишь единичные находки мягкого тела); систематика современных форм основана на различиях в строении мягких частей животного (строение глазной капсулы и т. д.).

телей о строении шипа несколько различно. Одни считают его состоящим целиком из карбонатов и отождествляют с ростром *Belemnitida*. Другие утверждают, что шип состоит из чередующихся известковых и хитиновых пластин. Апелов (Appelhof, 1893) считал, что хитиновые пластины, покрывающие спинную сторону раковины, непосредственно продолжаютя в концентрические дудки шипа, вдетые одна в другую. Гомология шипа сепий с ростром белемнитид весьма сомнительна. Абель (Abel, 1916) считал это образование не рудиментарным, а, наоборот, ориментарным, т. е. находящимся в стадии становления. Основанием для такого утверждения служит то, что в юности животного шип целиком окутан мантией. По мере роста животного размеры шипа увеличиваются, и у взрослой особи он прорывает мантию, высываясь наружу.

Существует мнение, что раковина сепий является частично редуцированным фрагмоконом. Проостракум, по мнению Нэфа, у сепий полностью отсутствует.

Совершенно иное строение имеет раковина спирул, включаемых в один подотряд с сепией. Раковина спиральносвернутая, многокамерная, что ставит семейство *Spirulidae* (d'Orbigny, 1826; Owen, 1836) в совершенно особое положение; свертывание раковины эндогастрическое. Обороты почти соприкасаются между собой (табл. XVI, фиг. 1а, б). В отдельных случаях последний оборот несколько отстоит от спирали, в чем Нэф видел сходство спирул с полузвернутыми миоценовыми *Spirulirostra*. Последняя, однако, обладала заостренным образованием, отдаленно напоминающим задний конец ростра белемнитид. У спирулы ростр отсутствует.

Начинается раковина протоконхом, имеющим почти правильную шарообразную форму (рис. 43). Как правило, протоконх несколько смещен от плоскости симметрии раковины и как бы выдается в сторону. Уже во внешней форме раковины заметно разделение её на камеры, подчеркнутое поперечными пережимками. Особенно выделяется пережим, отделяющий протоконх.

Септы, разделяющие камеры, произнены сифоном. В первом приближении раковину спирул можно отождествить со свернутым в спираль фрагмоконом, однако в деталях они значительно отличаются. Сифон в отличие от *Belemnitida* начинается в протоконхе и имеет четкий просифон. Первой септы как таковой почти нет, и она полностью замещена первой перегородочной трубкой; начиная со второй септы, они имеют уже заметную вогнутость в сторону протоконха. В первых камерах сифон значительно отстоит от стенки раковины, в последних он протягивается вдоль нее. Длина перегородочных трубок превышает длину камеры, и они образуют почти непрерывную известковую трубку (рис. 44). Лишь небольшие зазоры между трубками соседних камер заполнены конхиолиновым слоем, сквозь который по предположению Нэфа (Naef, 1922, стр. 74) газ осмотическим путем поступал в камеру.

Обращает на себя внимание внешняя поверхность раковины. Она вся покрыта тонкоморщинистым слоем, придающим поверхности вид шагреновой кожи. Эта морщинистость довольно закономерна и имеет серии струек, направленных параллельно и перпендикулярно оборотам раковины. Морщинистая пленка при высыхании растрескивается и отстает от раковины (табл. XVI, фиг. 1в); ее строение весьма напоминает хитиновые образования у других моллюсков.

Рассматривая строение раковины спирул, Нэф считал ее целиком перламутровой. В то же время он отмечал, что она состоит из двух почти неразличимых слоев, отождествленных им с гипостракумом и остракумом раковин моллюсков. Верхний хитиноподобный слой назван Нэфом периостракумом. Этот автор подчеркивал отсутствие у спирул, как и у всех сепий, проостракума.

Переходя к рассмотрению скелета кальмаров, следует подчеркнуть, что его роль у этих животных значительно меняется. Их скелет полностью утратил защитную функцию и выполняет лишь роль опорного элемента. Скелет кальмаров чаще представляет собой тонкую хитиновую пластинку, именуемую гладиусом (по сходству с мечом-гладиусом римских воинов) (рис. 45). Гладиус соответствует проостракуму белемнитид, и поэтому я впредь буду его именовать вторым названием.

На свежееотпрепарированной поверхности проостракума, по устному сообщению Кондакова, имеются косо направленные штрихи, соответствующие местам прикрепления мускулов. Конфигурация этих штрихов

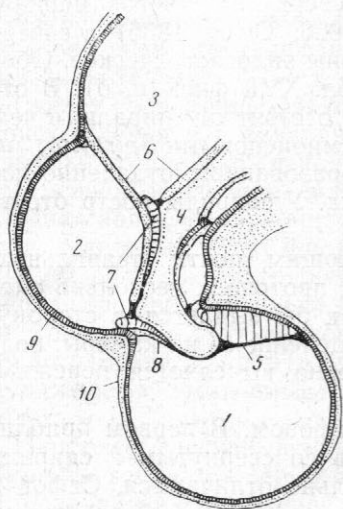


Рис. 43. Разрез раковины спирулы в спинно-брюшной плоскости

1 — протоконх; 2, 3 — воздушные камеры раковины; 4 — сифон; 5 — просифон; 6 — кальцитовые септы; 7 — конхиолиновое вещество; 8 — рудиментарная кальцитовая трубка первой септы; 9 — остракум и гипостракум; 10 — periostracum (по Naef, 1922, Fig. 27, a)

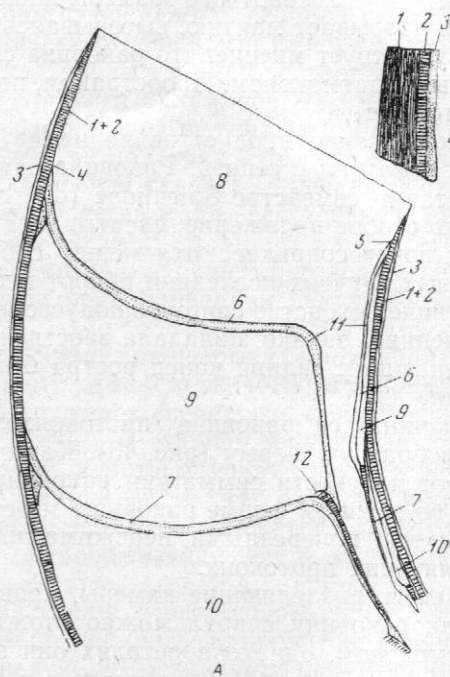


Рис. 44. Продольный разрез передней части спирулы

А — передняя часть раковины; 1 — periostracum; 2 — гипостракум; 3 — остракум; 4 и 5 — передняя граница сутурной линии; 6 — последняя септа; 7 — предпоследняя септа; 8 — жилая камера; 9 — последняя воздушная камера; 10 — предпоследняя воздушная камера; 11 — кальцитовые перегородочные трубки; 12 — конхиолиновые дудки; Б — увеличенный участок стенки раковины (по Naef, 1922, Fig. 28)

соответствует форме его переднего края. На заднем конце проостракума имеется полая воронка тоже хитинового состава. Острие воронки направлено назад. По данным Стенструпа (Steenstrup, 1881 — цит. по Naef, 1922, стр. 157), у некоторых кальмаров в этой воронке имеется ряд поперечных перегородок, соответствующих септам фрагмокона.

Из-за слабой изученности опорных элементов кальмаров ранее считали, что у них полностью отсутствуют образования, как-то напоминающие ростр *Belemnitida*. Такое мнение существовало до описания кальмаров рода *Moroteuthis*, проведенного в 1880 г. Верриллом (цит. по Акимову, 1963б).

По данным Кондакова, кальмары *Moroteuthis robusta* характеризуются особым образованием, представляющим собой «хрящевые стержни,

похожие на роострумы белемнитов, хорошо сохраняющиеся. Они имеют вид сильно вытянутых прозрачных конусов с непрозрачной розоватой сердцевинкой, узкой и исчезающей к дистальной части и занимающей всю длину стержня у места его прикрепления к верхней части *gladius*. Проксимальная часть стержня... имеет вид толстокрайней ложки со слабоконусовидным вдавлением посередине. Хрящ легко расщепляется на концентрические цилиндры» (Кондаков, 1941, стр. 224).

В моем распоряжении имелся единственный роостр этого животного, полученный из фондов Института океанологии АН СССР. Его проостракум, частично разрушенный, по ширине достигает 3,5 см. На поперечном срезе видно, что он состоит из двух слоев, соединенных своими краями вдоль всей длины. Внутри «мешок» проостракума полый. Соответствует ли это прижизненному его строению, судить трудно, так как остаток кальмара в течение продолжительного времени находился в спиртовой ванне. Можно утверждать лишь одно: проостракум этого кальмара в толщину состоит не из одной, а из двух хитиновых пластин, скрепленных своими краями. На поверхности проостракума (табл. XIV, фиг. 1е) четко выражены центральное широкое и два более узких боковых поля.

Проостракум в задней части переходит в полупрозрачный упругий роостр. Выяснить сочленение проостракума с роостром из-за посредственной сохранности не удалось, хотя можно предположить что, возможно, он крепился непосредственно к роостру, так как на передней части последнего имелись остатки, сходные с основанием проостракума.

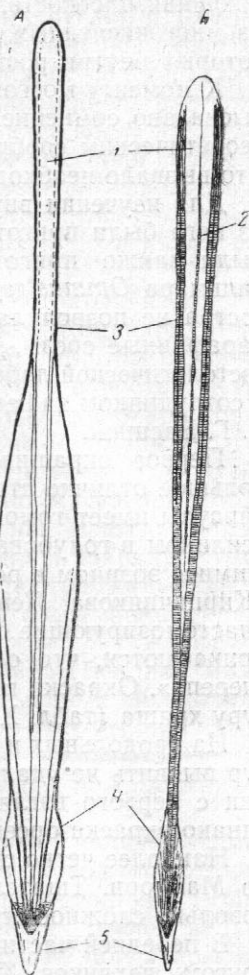
Роостр длиной 16 см (табл. XIV, фиг. 1а—д) имеет клиновидную форму; на всем протяжении он значительно сдавлен с боков. Спереди роостр симметричен, в боковой плоскости задний конец его приближен к брюшной стороне. Вдоль боковых сторон по всей длине протягиваются двойные боковые бороздки (морщины?); в задней части роостра на его брюшной и спинной сторонах имеются также четкие продольные бороздки (морщины?). На всей поверхности наблюдается мелкая морщинистость, состоящая из взаимно-перпендикулярных параллельных и продольных струг.

Внутренние слои передней части роостра имеют цвет слоновой кости, и лишь внешние, отслаивающиеся оболочки прозрачны; задняя часть янтарно-прозрачная. В этой части весьма характерна особая спинно-

Рис. 45. Строение гладиусов современных кальмаров

А — *Gonatus fabricii* (Lichtenstein) молодая особь ($\times 2,5$);
Б — *Sthenoteuthis bartrami* Les., молодая особь (уменьшено в 2 раза)

1 — стержень (рахис); 2 — медиальный киль стержня;
3 — маргинальные кили стержня; 4 — маргинальные оторочки;
5 — конус (по Naef, 1922, Fig. 59)



брюшина плоскость, отвечающая при повороте роста. Ростр состоит из многочисленных, вдетых один в другой конусов-чехликов, счертания которых внутри роста соответствуют очертанию его внешнего сечения.

К моменту моего исследования роста *Moroteuthis* в печати уже было высказано сомнение в возможности его хрящевого строения по чисто теоретическим соображениям (Шиманский, Журавлева, 1961, стр. 153). Это вызвало необходимость детального изучения роста.

Для изучения внутреннего строения и вещественного состава роста из него были приготовлены гистологические препараты. Для сравнения были также приготовлены гистологические срезы головной капсулы кальмара *Ommastrephes sagittatus*. Сравнительная рыхлость материала роста не позволила изготовить замороженные срезы. Изучались лишь парафинные срезы. Изготовление и окрашивание срезов проводилось в гистологической лаборатории Института морфологии животных АН СССР и сотрудником кафедры гистологии биолого-почвенного факультета МГУ Е. Г. Васиной.

Первое окрашивание срезов гематоксилином с эозином показало большое отличие строения хряща от материала роста. Хрящ головной капсулы имеет однородное основное вещество, окрашивающееся гематоксилином в голубовато-синий цвет, с хрящевыми клетками, окрашивающимися эозином в розовато-красный цвет. По литературным источникам (Кирпичникова, Левинсон, 1962) эти клетки имеют длинные нередко анастомозирующие отростки. В моих препаратах отростки клеток не соприкасаются, что объясняется воздействием фиксации на материал «череп». Окраска гематоксилином с эозином выявила клеточную структуру хряща (табл. XV, фиг. 1).

На продольных и поперечных срезах роста никаких клеточных структур выявить не удалось. Материал роста при микроскопическом изучении с первого взгляда имел сходную структуру с эластичной тканью, однако окраска орсеином дала отрицательный результат на эластин.

Наиболее четко строение роста выявляется при окрашивании срезов по Маллори. Тщательное изучение серий поперечных срезов показало довольно сложное строение роста.

В передней части ростр состоит из ряда плотно прилегающих один к другому чехликов. Строение чехликов напоминает тонкопластинчатое прилегание слоев хитина в панцире членистоногих. Периферические слои многократно изгибаются, причем изгибы внутренних чехликов повторяют изгибы наружных. Общая картина этой складчатости весьма напоминает строение эндокутикулы хитинового панциря членистоногих (Семенова, 1960). Внутренние чехлики имеют правильно овальные контуры (табл. XV, фиг. 2а, б).

Весьма характерно, что в скрещенных николях поляризационного микроскопа в парафинных срезах (неокрашенных) четко выявляются узелки, перпендикулярные чехликам. Серии узелков создают картину радиально ориентированных структур (табл. XV, фиг. 2б). Подобное строение, по литературным данным (Семенова, 1963), характеризует слои эндокутикулы высших ракообразных, содержащие карбонаты. Контрольная проверка воздействием на срез роста 10%-ной HCl показала наличие в них карбонатов (выделение пузырьков CO₂). Обызвествление характерно и для проостракума кальмара.

В задней трети роста чехлики, значительно более толстые, не соприкасаются один с другим и образуют на поперечном срезе характерную ячеистую структуру (табл. XV, фиг. 4а, б). Каждый чехлик сложен рядом плотно прилегающих слоев и весьма напоминает строение эндокутикулы членистоногих.

Чисто внешнее сходство материала роста с хитиновым панцирем членистоногих навело на мысль провести химическое определение хити-

на в росте по методу Кэмпбэла. Материал роста кипятился в течение 30—40 минут на глицериновой бане в пробирках с насыщенным раствором КОН. После кипячения препарат тщательно промывался дистиллированной водой. Затем в пробирки вводилось несколько капель раствора J+KJ в соотношении 1 : 1. Материал роста окрашивался после введения раствора в интенсивный фиолетовый цвет. В качестве контроля служили пробирки с клопом-черепашкой. Одинаковая интенсивная фиолетовая окраска материала роста и клопа-черепашки свидетельствует о глюкозаминном составе роста кальмара. Рост *Moroteuthis robusta* имеет, таким образом, хитиновый состав.

Исследования роста кальмара показали, что он состоит не из хряща, как это принималось другими авторами (Thiele, 1935; Кондаков, 1941; Акимушкин, 1963б), а из хитина. Весьма существенно при этом незначительное обызвествление отдельных промежуточных слоев роста. Карбонатизация его столь незначительна, что полностью снимается при обработке материала роста кислотой при окрашивании по Маллори. Поэтому обнаружить карбонаты в окрашенном срезе уже не удается. В то же время строение среза в скрещенных николях, равно как и выделение CO_2 при воздействии HCl, совершенно снимает утверждение Нэфа о полном отсутствии карбонатов в скелете современных кальмаров. Наряду с этим имеются сходные признаки внутреннего строения роста кальмара и ростов белемнитид, что свидетельствует о сходстве современных кальмаров с вымершими белемнитидами.

Таким образом, учитывая описание скелета ископаемых декапод, можно заключить, что строение тела ископаемых и современных эндокохлий легче всего сравнить по строению их скелетов. Как уже неоднократно упоминалось, скелет белемнитид состоял из трех основных частей: фрагмокона, проостракума и роста. Какие же сходные с ними элементы встречаются в скелетах современных эндокохлий?

Сепия. Как указывалось, шип сепии вряд ли может являться гомологом роста. Вполне вероятно, что строение известковой пластинки «кости сепии» может совпадать с обызвествлением проостракума *Proto-teuthoidea* Naef. Настоящий вопрос требует дальнейших исследований. Однако трудно предположить, чтобы в третичное время могла возникнуть столь многочисленная группа животных со сложно построенным скелетом. Интенсивность обызвествления не позволяет предполагать, что раковины сепий при фоссилизации разрушались и очень редко сохранялись в ископаемом состоянии.

Спирула. Раковина несколько сходна с фрагмоконом. Специфика строения, о чем сказано выше, говорит об особой специализации самого животного. Скорее всего можно предполагать влияние на нее вторичного возвращения этих животных к полупассивному образу жизни. Последнее соответственно вызвало «возврат» к построению раковин тетрабранхиат.

В связи с наличием хитиновых слоев на раковинах сепий и спирулы следует коротко отметить следующее. Нэф (Naef, 1922) отождествил этот слой раковины животных с периостракумом раковин двустворок. Однако мне такое отождествление кажется сомнительным. К тому же хитиновая основа тех и других образований может быть единой; инкрустирующий ее материал в этих случаях сходным быть не может. Настоящий вопрос требует дополнительных исследований по выяснению как структурных особенностей этого слоя, так и его химического состава.

Закономерная ориентировка поверхностной скульптуры этого слоя отдаленно напоминает конфигурацию сложного рисунка поверхности проостракума дибранхиат. Легче предположить наличие у *Sepiida* гомолога проостракума других внутреннераковинных головоногих, чем отождествлять этот слой с самим внешним органическим слоем раковины бивальвий. Кроме того, необходимо учитывать, что как сепии, так и

спирулы, бесспорно, являются более молодыми группами эндокохлий. Преемственность в образовании скелета от более древних *Belemnitida* вряд ли может вызвать особые сомнения.

Кальмары. Происхождение скелетного элемента проостракума-гладуса никогда не вызывало недоумений у исследователей. Эта часть скелета соответствует строению проостракума белемнитид. Труднее объяснить интенсивное обызвествление проостракума древних *Teuthoidea* и потерю его у современных представителей этого подотряда.

Интересным является сходство в строении ростров белемнитид с ростром кальмара *Moroteuthis robusta*, заключающееся в следующем:

а) внешняя форма ростра *Moroteuthis* чрезвычайно сходна с копьевидными рострами белемнитид;

б) симметричность ростра в боковой плоскости и приближение заднего его конца (в спинно-брюшной плоскости) к брюшной стороне;

в) симметричные брюшные бороздки на заднем конце ростра;

г) двойные боковые бороздки;

д) в задней части ростров в их внутренней структуре наблюдается плоскость симметрии (сравни табл. XIV, фиг. 1д и табл. XVI, фиг. 3);

е) расщепление ростра *Moroteuthis* на ряд вдетых один в другой конусов весьма напоминает отслаивание поверхностных слоев ростров *Belemnitida*;

ж) наличие концентрических чехликов ростра (табл. XV, фиг. 2 и табл. XI, фиг. 3а);

з) заполнение промежутков между чехликами радиально ориентированным материалом (табл. XV, фиг. 2б и табл. XI, фиг. 4);

и) наличие в составе белемнитид семейства *Chitinoteuthidae*, т. е. сходство хитинового состава ростров;

к) примеры пластичного изгибания ростров белемнитид без видимого нарушения целостности их слоев, подтверждающие возможность прижизненно эластичного состава материала, слагающего их;

л) продольная морщинистость как поверхностных, так и внутренних участков ростров.

Таким образом, единственным коренным отличием ростров белемнитид и ростров кальмара *Moroteuthis* является массивное обызвествление первых и очень слабое обызвествление вторых.

Возвращаясь к прерванной мысли, следует отметить, что, очевидно, интенсивное обызвествление проостракума древних теутид и слабое обызвествление проостракума-гладуса современных кальмаров аналогично различию выполнения карбонатами кальция ростров белемнитид и ростра *Moroteuthis*.

Резюмируя сказанное, можно предположить, что или наличие карбонатов кальция в рострах и проостракумах белемнитид и слабая карбонатизация скелетов современных кальмаров имеют прямую преемственность, или интенсивное обызвествление проостракума ископаемых теутид отражается в особенностях строения раковин сепиид.

При рассмотрении строения скелетов кальмаров обращает на себя внимание отсутствие у них фрагмоконов. Единственным остатком его является конусообразное окончание заднего конца проостракума. Кроме сообщения Стенструпа о септалных перегородках в хитиновом конусе кальмара *Gonatus fabricii*, больше никаких указаний на наличие фрагмоконов у кальмаров нет. Таким образом, наибольшее сходство скелет белемнитид имеет со скелетом современного вида *Moroteuthis robusta*.

Дальнейшее исследование опорных элементов современных головоногих должно решить задачу объединения естественных классификационных схем ископаемых и современных эндокохлий. Значительная часть таких исследований должна находиться в области выяснения химического состава скелетов и их микроструктурного выполнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Белемнитиды уже более ста лет используются для стратиграфии юрских и меловых отложений и, безусловно, являются одной из важнейших для стратиграфов групп вымерших животных. Именно в связи с этим они издавна привлекали внимание исследователей. Существует весьма большое количество монографий и статей, посвященных описанию этих своеобразных животных. Преимущественно это работы иконографические, хотя неоднократно делались попытки изучить онтогенез белемнитид, выяснить изменчивость признаков ростров, восстановить внешний облик живых животных и т. п. Однако во всех подобных попытках мнения ученых часто весьма существенно расходились.

Основное затруднение при изучении белемнитид — неполноценность их остатков. Справедливы высказывания некоторых палеонтологов о том, что до сих пор изучение белемнитид ограничивалось только изучением их ростров. Чаще всего в нашем распоряжении имеется только эта часть животного, а фрагмокон и проостракум бывают утеряны. Вполне понятно, что и самое детальное изучение одних лишь ростров могло казаться столь же мало полноценным, как изучение ринхолитов, кондонтов, разрозненных спикул губок и т. п.

Из-за этой неполноценности рождались различные спекулятивные теории о вертикальном прижизненном положении белемнитид, где ростр играл роль якоря для животного, о рытье ростром ила, т. е. об использовании его по типу роострума трилобитов, и т. п. Совершенно неясным оставался вопрос о темпах эволюции белемнитид и возможности сопоставления их с темпами эволюции наружнораковинных головоногих. Решение этого вопроса было невозможно без сопоставления таксонов белемнитид и наружнораковинных головоногих.

Некоторые исследователи говорили о необходимости изучения фрагмокона белемнитид, полагая, что эта часть скелета позволяет сопоставить последних с наружнораковинными, от которых фрагмокон унаследован белемнитидами. Эти высказывания обычно не находили отклика у исследователей белемнитид по двум причинам. Во-первых, остатки фрагмоконов в рострах не слишком часто сохраняются, во-вторых, существовало мнение, что фрагмокон по сути дела является рудиментом и по этой причине вряд ли пригоден для систематики и сопоставления групп. Мне удалось собрать значительное количество фрагмоконов, причем не отдельно от ростров, а вместе с ними. Это позволило точно определить систематическую принадлежность фрагмокона по роостру, а уже потом изучить его. Изучение фрагмоконов показало, что они могут иметь очень важное значение для проверки соответствия таксонов белемнитид таксонам наружнораковинных, и в первую очередь ортоцероидных наутилондеев. Изучение онтогенеза фрагмоконов показало значительное отличие этой части скелета у разных подсемейств (*Duvaliinae* Pavlow и

Belemnopsinae Naef). Данные отличия наблюдаются не в каком-либо одном признаке, а в целом комплексе особенностей (строение сифона, изменение его положения в онтогенезе, закономерность изменения высоты камер с ростом фрагмокона, строение перегородочных трубок). По тем же комплексам особенностей у ортоцероидных наугилоидей выделяются семейства. На основании имеющихся у меня данных можно высказать предположение, что, во-первых, фрагмокон весьма важен для уточнения семейственных групп белемнитид, во-вторых, таксоны семейственной группы белемнитид, видимо, соответствуют в их ранге таксонам ортоцероидных наугилоидей. Задачей будущего является более широкая проверка этого предположения и, возможно, некоторая ревизия крупных таксонов белемнитид. Вполне вероятно, что некоторые подсемейства могут оказаться самостоятельными семействами. Не менее важно изучение фрагмоконов всех родов. У меня создалось впечатление, что ростр важен только для выделения видов и, возможно, родов, но не семейственной группы. Проверка этого совершенно необходима и может быть сделана только путем изучения фрагмоконов всех родов. Вероятно, при объединении усилий всех специалистов по белемнитидам и сосредоточении всех находок фрагмоконов в одних руках эта задача выполнима.

Установление совершенно точного таксономического положения ростра позволит начать работу по уточнению видов белемнитид, для чего фрагмоконы уже будут не столь обязательны. Массовый материал по рострам, хорошая его сохранность, возможность сбора ростров почти во всех заранее заданных точках позволяют решить значительное количество интереснейших вопросов, а именно: изменчивость ростров в пределах вида, наличие или отсутствие географических и стратиграфических подвидов у белемнитид, возможность перекрывания ареалов видов и совместное существование двух видов, избирательность захоронения ростров разных видов и т. п.

Одной из первоочередных задач изучения ростров необходимо считать изучение их онтогенеза. Мне удалось сделать в этом направлении относительно немного, но и это немного показывает важность постановки такой работы. Онтогенез ростров не только может отражать родственные связи между видами белемнитид, но и, возможно, более глубокие связи, хотя, как я уже сказал, взрослый ростр специфичен только для вида, возможно, для рода. Онтогенетические исследования смогут внести существенные коррективы в уточнение родовой принадлежности многих видов.

Изучение ростра весьма интересно и с чисто биологической точки зрения. До настоящего времени не вполне ясен вопрос о прижизненной структуре этой части скелета. Обычно принято считать, что прижизненное строение ростра не очень сильно отличается от состояния этого элемента в ориктоценозе. В то же время имеется много фактов, которые трудно объяснить, стоя на такой позиции.

Почти невозможно найти рациональное объяснение некоторым случаям необычных изменений ростров. Мною было исследовано значительное количество ростров с повреждениями. Наиболее часто встречаются различные следы укусов, не очень редки изгибания ростра, ненормальное сужение задней части, шрамы, скручивание и т. п. При всех повреждениях отсутствуют следы дробления, что было бы неизбежно при совершенно твердом ростре. Посмертные повреждения ростров весьма резко отличаются от прижизненных не только по отсутствию заживления повреждений, что вполне понятно, но и по характеру нарушения слоев (часто с их совершенно ясным разрушением).

Интересный материал дает и изучение минерального выполнения ростров. Изучение ростров в шлифах показало, что они претерпели неоднократные перекристаллизации. Однако, как удалось выяснить, в боль-

шинстве случаев в процессе перекристаллизации создаются структуры, адекватные прижизненным структурам роста. Формы минерального выполнения ростров помогают объяснить некоторые из структурных особенностей скелета животного.

Весьма интересны данные по исследованиям генезиса карбонатов, слагающих ростр. Они показывают, что карбонаты ростров существенно отличаются от карбонатов раковины других ископаемых животных.

Все сказанное пока не дает окончательного ответа на вопрос о прижизненном состоянии и структуре роста, но позволяет предполагать, что в какой-то степени он сохранял эластичность за счет преобладания в его структуре органического вещества над неорганическим.

Вполне возможно, что некоторый свет на природу ростров могло бы пролить более детальное исследование скелетов современных головоногих, в частности кальмаров. Особое внимание при этом необходимо обратить на гистологические и химические исследования. Такие сравнения вполне правомочны, так как, во-первых, кальмары, видимо, являются прямыми потомками белемнитид, во-вторых, потому, что химический состав ростров оказался сходным с химическим составом тела современных головоногих. Исключением является полное отсутствие в рострах белемнитид фосфора и серы. Фосфор качественно обнаруживается лишь в фрагмоконах.

У современных кальмаров, как правило, скелет весьма редуцирован. Имеется, однако, малоизвестная палеонтологам группа, у которой сохранился ростр хитинового состава. Мне удалось исследовать ростр одного из представителей этих своеобразных животных, а именно: ростр *Moroteuthis robusta*. Это коническое, полупрозрачное, гибкое образование. По внешнему виду он очень напоминает ростр белемнитид: сходны общая форма, наличие боковых бороздок, концентрическая слоистость. Хорошо выражена в росте моротеутиса довольно своеобразная «плоскость спая», являющаяся спинно-брюшной плоскостью симметрии. Она очень напоминает плоскость спая ростра белемнитид и, очевидно, отражает собой плоскость сочленения мантийных отворотов, продуцирующих ростр. В литературе имеются указания, что ростр моротеутиса хрящевой, реже указывается, что у представителей семейства *Onychoteuthidae* ростр хитиновый. Если бы ростр оказался хрящевым, то ставить вопрос о его гомологизации с ростром белемнитид было бы бессмысленно. Хрящ может образоваться мезодермой; настоящих эктодермальных хрящей неизвестно. В эктодермальном происхождении роста белемнитид никто не сомневается. Изучение срезов роста моротеутиса показало, что он не имеет ничего общего с хрящом и образован какой-то из разновидностей хитина. Внутренняя структура роста несколько различна в разных его частях. Передняя часть роста почти ничем не отличается от строения ростров белемнитид. Имеются те же концентрические чехлики, в промежутках между которыми вещество имеет микроструктурные особенности, напоминающие радиально направленные кристаллы карбонатов белемнитид. Задняя часть роста моротеутиса обладает особым строением. Поперечный срез ее имеет специфическую сотообразную ячеистость.

Изучение роста современного кальмара, безусловно, пока не дает права утверждать, что ростр белемнитид был совершенно таким же. Известно много случаев химической изменчивости скелета у одних и тех же групп. В то же время наличие эластичного роста показывает, что таковой вообще возможен и не является абсурдом с анатомической точки зрения. Изучение роста современных кальмаров позволяет несколько иначе взглянуть и на процесс эволюции головоногих. Как правило, ранее считалось, что возникновение роста было связано с превращением раковины из наружной во внутреннюю в результате обрастания ее мантией.

Ростр рассматривался в качестве элемента балансирующего или защитного типов. Принималось во внимание лишь абсолютное усложнение раковины. После этого начинался процесс редукции раковины, утери, полной или частичной, фрагмокона и ростра. Предполагалось, что наивысшая степень редукции из современных декапод наблюдается именно у кальмаров. Нэфом в качестве основного таксономического признака для разграничения белемнитид и кальмаров признавался ростр. Животные, имеющие ростр, относились к белемнитидам, лишенные ростра — к кальмарам. Мне кажется, что основной была редукция не ростра, а именно фрагмокона. Раковина, наследованная белемнитидами от наружнораковинных моллюсков, начала редуцироваться уже в момент отделения новой группы от предковой. Мы не знаем жилых камер даже у самых древних белемнитид. Эта часть раковины заменена у них проостракумом. Последний следует рассматривать не в качестве новообразования, а как результат редукции. Конечным итогом такого процесса оказалось «освобождение» мягкого тела от раковины, облегчение образования отворотов мантии и обрастания раковины, освобождения воронки и, надо предполагать, большая подвижность самого животного. Ростр, вероятно всего, играл только роль опорного элемента, каково бы ни было его строение. Редукция фрагмокона продолжалась и далее. Вторичным процессом была редукция ростра, который при утере фрагмокона, вероятно, терял свое первоначальное значение. Этот процесс, однако, шел неравномерно в разных ветвях. У спинурид, как известно, редукция ростра опередила исчезновение фрагмокона. У сепиид изменение скелета вообще весьма сильное и не вполне ясна гомологичность его тем или иным частям скелета белемнитид. У кальмаров во всех случаях редукция фрагмокона шла быстрее редукции ростра. Современные кальмары, как выше сказано, могут иметь ростр, но фрагмокон у них отсутствует полностью. У моротеутиса даже проостракум прикрепляется, сколько об этом можно судить, непосредственно к ростру. Такое изменение связи отдельных частей скелета интересно само по себе и вполне достойно специального исследования. Для нас оно ценно как доказательство полного отсутствия фрагмокона у современных кальмаров.

В связи со сказанным сам собой напрашивается вывод о неправильности взглядов Нэфа на таксономическую значимость отдельных элементов скелета и необходимость пересмотра системы. Я почти уверен, что ископаемые формы, относимые Нэфом к теутоидеям, следует относить к белемнитидам или сепиидам. Возможно, что современные кальмары стоят к белемнитидам несколько ближе, чем спинуриды и сепииды, и в этом отношении должна быть проделана соответствующая работа по уточнению их филогенетических связей. Я уверен, что полноценное биологическое изучение белемнитид совершенно необходимо и вполне возможно. Оно, несомненно, даст много интересного для познания эволюции всех внутренираковинных и самих белемнитид в первую очередь. Последнее весьма существенно, так как позволит уточнить понятие вида у белемнитид, что исключительно важно для этой важнейшей стратиграфической группы вымерших животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимушкин И. И. 1963а. Приматы моря. М., Географгиз, стр. 1—158.
- Акимушкин И. И. 1936б. Головоногие моллюски морей СССР. Изд. АН СССР. М., стр. 1—236.
- Алиадзе Ак. А. 1961. Нижнемеловые белемниты юго-восточного Кавказа и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Баку.
- Белокрыс Л. С. 1959. Об одной форме окремнения створок ископаемых раковин.— Изв. высших учебных завед., геология и разведка, № 1, стр. 68—73.
- Берлин Т. С., Хабаров А. В. 1961. О различиях электрокинетических потенциалов карбонатных осадочных горных пород различного генезиса и состава.— Геохимия, № 3, стр. 195—208.
- Бстехтин А. Г. 1950. Минералогия. М., Госгеолиздат.
- Булач М. Х. 1951. Об ориентировке белемнитов в юрских отложениях южного Дагестана.— Природа, № 3, стр. 50—52.
- Виноградов А. П. 1935а. Химический элементарный состав организмов и периодическая система.— Труды биогеохим. лаборатории АН СССР, вып. III, стр. 5—30.
- Виноградов А. П. 1935б. Химический элементарный состав организмов моря. Часть I.— Труды биогеохим. лаборатории АН СССР, вып. III, стр. 67—280.
- Виноградов А. П. 1937. Химический элементарный состав организмов моря. Часть II.— Труды биогеохим. лаборатории АН СССР, вып. IV, стр. 9—235.
- Виноградов А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов моря. Часть III.— Труды биогеохим. лаборатории АН СССР, стр. 9—273.
- Густомесов В. А. 1961. К экологии верхнеюрских белемнитов.— Труды Моск. геол.-развед. ин-та, 37, стр. 190—204.
- Журавлев К. И. 1941. Ихтиозавры и плезиозавры из горючих сланцев Савельевского сланцевого рудника.— Природа, № 5, стр. 84—86.
- Журавлев К. И. 1943. Находки остатков верхнеюрских рептилий в Савельевском сланцевом руднике.— Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 5, стр. 293—306.
- Зуев Г. В. 1963. Об удельном весе кальмара *Ommastrephes sagittatus* Lamarck.— Труды Севастопольской биол. ст. АН УССР, 16, Киев, стр. 383—386.
- Кабанов Г. К. 1960. Белемниты. Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М., стр. 356—369.
- Кабанов Г. К. 1963. Фрагмокон *Pseudobelus bipartitus* из валанжина Крыма.— Палеонтол. ж., № 4, стр. 121—123.
- Кабанов Г. К. 1964. К вопросу о прижизненном составе ростров белемнитид.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 39, вып. 6, стр. 140—141.
- Кабанов Г. К. 1965. Значение современных дибранхиат для изучения белемнитид. Тезисы докладов второго совещания по изучению моллюсков. М.—Л., изд-во «Наука», стр. 28—30.
- Кабанов К. А. 1953. Прижизненные повреждения белемнитов.— Бюлл. МОИП, отд. геол., 27, вып. 2, стр. 79—80.
- Кабанов К. А. 1959. Был ли ростр белемнита твердым при жизни животного?— Палеонтол. ж., № 2, стр. 30—40.
- Камышова-Елпатьевская В. Г. 1951. О прижизненных повреждениях раковин юрских аммонитов.— Ученые записки Саратовского гос. ун-та, 28, вып. геол., Саратов, стр. 212—225.
- Кирпичникова Е. С., Левинсон Л. Б. 1962. Практикум по общей гистологии. Изд. 2. М., «Высшая школа», стр. 1—236.
- Кондаков Н. Н. 1941. Головоногие моллюски (Cephalopoda) дальневосточных морей СССР. Исслед. дальневосточных морей СССР, т. I. М.—Л.
- Колтыгин С. Н. 1953. Об одном случае уродства роста белемнителлы.— Ежегодник Всеросс. палеонтол. об-ва, № 14, стр. 207—212.
- Крымгольд Г. Я. 1948. Генетические связи в семействе Belemnitidae d'Orbigny, Материалы ВСЕГЕИ, общая серия, вып. 8. М.—Л., стр. 93—101.

- Крымгольц Г. Я. 1958. Подкласс Eudocochlia. Внутреннераквинные.— В кн. «Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II.», М., Госгеолтехиздат, стр. 145—178.
- Лодочников В. Н. 1933. Главнейшие породообразующие минералы. Л.— М., Гос. геол.-развед. изд-во.
- Найдин Д. П. 1965. Верхнемеловые белемниты (семейство Belemnitellidae Pavlow) Русской платформы и сопредельных областей. Автореф. докторск. дисс. М., Изд. МГУ.
- Павлов А. П. 1914. Юрские и нижнемеловые Cephalopoda Северной Сибири.— Записки Импер. АН, VIII серия, 21, № 4, стр. 1—68.
- Павлов А. П. 1965. Сравнительная стратиграфия бореального мезозоя Европы. М., изд-во «Наука», стр. 204—288.
- Преображенский И. А., Саркисян С. Г. 1954. Минералы осадочных пород. М., Гостоптехиздат, стр. 1—462.
- Семенова Л. М. 1960. Особенности строения кутикулы почвенных насекомых (в сравнении с водными и наземными) как приспособление к условиям существования.— Ж. общей биол., 21, № 1, стр. 34—40.
- Семенова Л. М. 1963. Адаптивные черты кутикулы ракообразных и ее морфологические особенности в ряду членистоногих.— Зоол. ж., 42, вып. 8, стр. 1155—1160.
- Синцов И. Ф. 1870. Геологический очерк Саратовской губернии.— Записки Импер. СПб. минерал. об-ва, 2-я серия, вып. 5.
- Синцов И. Ф. 1872. Об юрских и меловых окаменелостях Саратовской губернии.— Материалы для геологии России, вып. 4. Пг.
- Синцов И. Ф. 1890. Об Оренбургско-Самарской юре. Статья вторая (описание окаменелостей).— Записки Новорос. об-ва естествоисп., 15, вып. 1, стр. 89—163.
- Халилов А. Г., Ализаде Ак. А. 1960. Об аномальных рострах белемнитов.— Изв. АН Азерб. ССР, серия геол.-географ. наук, № 5, стр. 35—42.
- Фогт Э. 1962. Верхнемеловые мшанки Европейской части СССР и некоторых сопредельных областей. М., Изд. МГУ, стр. 1—125.
- Шимавский В. Н. 1956. Проблемы и задачи палеонтологических исследований. М., Изд. МГУ.
- Шиманский В. Н., Журавлева Ф. А. 1961. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 40, стр. 1—176.
- Abel O. 1916. Padäobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. Jena, S. 1—281.
- Appelhof A. 1893. Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studium über den Bau, und das Wachstum.— Kgl. Svenska vetenskaps akad. handl., 25, N 7, p. 1—105.
- Blainville D. de. 1827. Mémoire sur les Belemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. Paris, p. 1—136.
- Brown C. 1900 Über das Genus *Hybodus* und seine systematische Stellung. Palaeontographica.— Beiträge zur Naturgeschichte der Vorzeit, 46, Lief. 5—6, Stuttgart.
- Bulow E. v. 1916. Über einen Phragmocon von *Aulacoceras sulcatum* v. Hauer aus der alpinen Trias.— Cbl. Mineral etcs., N 4, S. 91—94.
- Christensen E. 1925. Neue Beiträge zum Bau der Belemniten.— Neues Jahrb. Mineral. Geol. und Palaeontol., Beilage, 51, S. 118—158.
- Dacque E. 1921. Vergleichende biologische Formenkunde der fossilen niederen Tiere. Hälfte I. Berlin, Gebrüder Bortraeger Verl.
- Deecke W. 1913. Paläontologische Betrachtungen. Über Cephalopoden. Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Palaeontol., Beilage—Band 35, S. 260—262.
- Duval-Jouve J. 1841. Belemnites des terrains cretaces inferieurs des environs de Castellane (Basses-Alpes) considérées géologiquement et zoologiquement, avec la description de ces terrains.— Acad. sci. natur. Paris, p. 1—80.
- Eichwald E. 1868. Lethaea rossica on Paleontologie de la Russie. Vol. II. Periode moyenne. Stuttgart, p. 1—1304.
- Flower R. H. 1944. Atractites and related coleoid Cephalopods.— Amer. Midland Naturalist, 32, N 3, p. 756—770.
- Göke O. 1956. Mikroskopische Untersuchungen an Belemniten.— Mikrococosmos, Jg 45, H. 6, S. 121—123.
- Grandjean F. 1910. Le siphon des ammonites et des belemnites.— Bull. Soc. Geol. France, Ser. 4, 10, p. 496—519.
- Jaekel O. 1902. Thesen über die Organisation und Lebensweise ausgestorbener Cephalopoden.— Z. Dtsch. Geol. Ges., 54, S. 83—104.
- Kraft P. 1926. Ontogenetische Entwicklung und Biologie von *Diplograptus* und *Monograptus*.— Palaeontol. Z., 7, H, 4, S. 207—249.
- Muller A. H. 1951. Diagenetische Untersuchungen in der oberssenonen Schreibkreide von Rugen.— Abhandl. Geol. Dienst, N. F., H. 228, S. 5—29.
- Muller-Stoll H. 1936. Beiträge zur Anatomie der Belemniten.— Nova Acta Lepoldina, N. F., 4, N 20, p. 159—229.

- Naef A. 1922. Die fossilen Tintenfische. Eine Palaeozoologische Monographie. Jena, S. 1—322.
- Orbigny A. de. 1840—1842. Paleontologie française. Description zoologique et géologique de tous les animaux mollusques et rayonnés fossiles de France.— Terrain cretaces. T. 1, 1840; Atlas, 1842, pp. 32—613.
- Pohling H. 1909. Abstammungstheorie mir Rücksicht auf Erdgeschichte. In: «Weltanschauungsfragen», 2/3, Stuttgart, S. 118.
- Pugaczewska H. 1961. Belemnoids from the Jurassic of Poland—Acta palaeontol. polon., 6, N 2, p. 105—236.
- Quenstedt F. 1849. Petrefactenkunde Deutschland. 1. Cephalopoden. Tübingen, S. 1—580.
- Quenstedt F. 1858. Petrefactenkunde Deutschland. Der Jura.— Tübingen, S. 1—1310.
- Stromer E. v. 1909. Lehrbuch der Paläozoologie, 1. Leipzig und Berlin, S. 1—250.
- Tasnádi-Kubacska A. 1962. Paläopatologie. Pathologie der verzeitlichen Tiere. Jena, S. 1—269.
- Thiele J. 1935. Handbuch der systematischen Weichtierkunde, 2. Jena.
- Zittel K. A. 1881—1885. Dibranchiata. In: «Handbuch der Palaeontologie» I. Abteilung. Palaeozoologie, 11. Mollusca und Arthropoda, S. 491—522.

ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦАМ

Таблица I

- Фиг. 1. *Oxyteuthis* sp. (×1); нижний мел, готеривский ярус; Ульяновская обл., р. Волга (колл. К. А. Кабанова).
а — общая форма фрагмокона с брюшной стороны; б—ж — отдельные сегменты распавшегося фрагмокона, вид спереди.
- Фиг. 2. *Oxyteuthis* sp. (×1); нижний мел, готеривский ярус; Ульяновская обл., р. Волга (колл. К. А. Кабанова).
Вид фрагмокона с брюшной стороны.
- Фиг. 3. *Cylindroteuthis* sp. (×1); верхняя юра; Предуралье, Общий Сырт (ориг. ПИН № 2579/144)
Продольный раскол передней части роста с фрагмоконом.
- Фиг. 4. *Oxyteuthis* sp. (×1); нижний мел, готеривский ярус; Ульяновская обл., р. Волга (ориг. ПИН № 2579/153)
Вид фрагмокона со спинной стороны.
- Фиг. 5. *Conobelus* sp. (×2); нижний мел, валанжинский ярус; Крым (ориг. ПИН № 2578/60)
Поперечное сечение с альвеолярной части ростра.
- Фиг. 6. *Duvatia lata* Blainville (×2); нижний мел, валанжинский ярус; Крым (ориг. ПИН № 2578/83).
Поперечное сечение с альвеолярной части ростра.
- Фиг. 7. *Cylindroteuthis* sp. (×4); верхняя юра, нижневолжский ярус; р. Волга, с. Ундоры (колл. К. А. Кабанова)
Поперечный раскол псевдоальвеолы, выполненной кальцитом.
- Фиг. 8. *Pachyteuthis* sp. (×1); верхняя юра, нижневолжский ярус; р. Волга, с. Ундоры (колл. К. А. Кабанова).
Разрушение передней части ростра, вид со спинной стороны.
- Фиг. 9. *Acroteuthis subquadrata* Roemer (×1); нижний мел, готеривский ярус; р. Волга, окрестности г. Ульяновска (ориг. ПИН № 2579/145).
Ростр, расколотый в спинно-брюшной плоскости.

Таблица II

- Фиг. 1. *Oxyteuthis* sp. (×1); нижний мел, готеривский ярус; р. Волга, окрестности г. Ульяновска (ориг. ПИН № 2579/152).
Отдельные сегменты фрагмокона, вид спереди.
- Фиг. 2. *Neohibolites* sp. (×1); нижний мел, аптский ярус; Северный Кавказ, р. Нальчик (ориг. ПИН № 2577/4326).
а — вид слева; б — вид с брюшной стороны.
- Фиг. 3. *Cylindroteuthis* sp. (×1); верхняя юра, верхневолжский ярус; р. Волга, с. Поливна (ориг. ПИН 2579/148).
Продольный раскол альвеолярной части ростра с псевдофрагмоконом, выполненным кальцитом.
- Фиг. 4. *Neohibolites* sp. (×1); нижний мел, аптский ярус; Южный склон Большого Кавказа, Абхазия (ориг. ПИН № 2577/187).
Передняя часть ростра с брюшной стороны.
- Фиг. 5. Внешняя форма псевдофрагмокона (×1); верхняя юра, нижневолжский ярус; р. Волга, с. Ундоры (колл. К. А. Кабанова).
а — вид с брюшной стороны; б — вид справа.

- Фиг. 6. *Oxyteuthis lahuseni* Pavlow ($\times 1$); нижний мел, барремский ярус; р. Волга, окрестности г. Ульяновска (колл. К. А. Кабанова).
Вид ростра с брюшной стороны.
- Фиг. 7. *Cylindroteuthis* sp. ($\times 1$); верхняя юра, киммериджский ярус; р. Волга, с. Ундоры (колл. К. А. Кабанова).
Вид ростра справа.
- Фиг. 8. *Oxyteuthis* sf. *brunsvicensis* Strombeck ($\times 1$); нижний мел, барремский ярус; р. Волга, окрестности г. Ульяновска (ориг. ПИН № 2579/174).
а — вид ростра справа; б — вид ростра с брюшной стороны.
- Фиг. 9. *Pachyteuthis russiensis* d'Orbigny ($\times 1$); верхняя юра; верхневолжский ярус; р. Волга, с. Поливна (колл. К. А. Кабанова).
Неполный перелом ростра.
а — вид ростра с брюшной стороны; б — вид справа.
- Фиг. 10. *Neohibolitoides attenuatus* Sowerby ($\times 1$); нижний мел, альбский ярус; Северный Кавказ, р. Большой Зеленчук (ориг. ПИН № 2577/191).
Ростр, сдавленный в одной плоскости.
а — вид с брюшной стороны; б — вид слева.

Таблица III

- Фиг. 1. *Neohibolitoides spiniformis* Grimholz ($\times 1$); нижний мел, альбский ярус; Северный Кавказ (ориг. ПИН, № 2577/452).
Изъязвление поверхности ростра ходами камнеточцев; вид с брюшной стороны.
- Фиг. 2. *Duvalia grasiana* Duval-Jouve ($\times 1$); нижний мел, аптский ярус; Крым, р. Кача (ориг. ПИН, № 2578/4445).
Альвеолярная часть ростра, изъязвленная с поверхности ходами камнеточцев; вид слева.
- Фиг. 3. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/191).
Изъязвление ходами камнеточцев внутренней части ростра.
а — вид задней части ростра сбоку; б — поперечный раскол.
- Фиг. 4. *Oxyteuthis lahuseni* Pavlow ($\times 1$); нижний мел, барремский ярус; р. Волга, окрестности г. Ульяновска (колл. К. А. Кабанова).
Ростр, сдавленный в одной плоскости.
а — вид с брюшной стороны; б — вид справа.
- Фиг. 5. *Pachyteuthis lateralis* Phillips ($\times 1$); верхняя юра, верхневолжский ярус; р. Волга, с. Поливна (ориг. ПИН № 2579/175).
Выветривание чехликов ростра.
- Фиг. 6. *Duvalia constricta* Uhlig ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/425).
Известковые трубки червей на поверхности ростра.
а — вид слева; б — вид со спинной стороны.
- Фиг. 7. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/114).
Ростр с известковой трубкой *Serpula* sp. на поверхности.
- Фиг. 8. *Duvalia lata* Blainville ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/155).
Прикрепление известковых трубок червей и двустворки к поверхности ростра.
а — вид слева; б — вид со спинной стороны.
- Фиг. 9. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 3$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Задний конец ростра с поселением бентосных животных.
а — одиночный коралл; б — *Spirorbis* sp.; в — колонии мшанок рода *Berini-
cea* Lamx.

Таблица IV

- Фиг. 1. *Cylindroteuthis* sp. ($\times 1$); верхняя юра, верхневолжский ярус; Подмосковье, Лопатьевские рудники (ориг. ПИН № 2581/180).
Вид ростра, подвергшегося химическому разрушению, со спинной стороны.
- Фиг. 2. *Duvalia dilatata* Blainville; нижний мел, готеривский ярус; Крым, р. Бештерек (ориг. ПИН № 2578/456/3).
а — поперечный шлиф средней части ростра ($\times 3$); б — центральный участок шлифа ($\times 30$).

- Фиг. 3. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 8$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Участок поверхности ростра с поселением бентосных животных.
А — инкрустирующие формы фораминифер; Б — ход камнеточца, В — колонии мшанок рода *Stomatopora* Bronn.
- Фиг. 4. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 4$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Участок поверхности ростра с колонией мшанок рода *Hippothoa* Lamx.
- Фиг. 5. *Conobelus conicus* Blainville ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/196).
Вид искривленного ростра со спинной стороны.
- Фиг. 6. *Conobelus* (?) sp. ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина (ориг. ПИН, № 2578/295).
Опухолевидное вздутые заднего конца ростра; вид со спинной стороны.
- Фиг. 7. *Neohibolites* sp. ($\times 1$); нижний мел, аптский ярус; Крым, р. Кача (ориг. ПИН № 2578/4451).
Ненормально укороченный ростр.
а — вид с брюшной стороны; б — вид справа.
- Фиг. 8. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Укороченный ростр.
а — вид с брюшной стороны; б — вид справа; в — раскол ростра в спинно-брюшной плоскости.

Т а б л и ц а V

- Фиг. 1. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 3$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Альвеолярная часть с прикрепившейся к ней *Ancistocrania parisiensis* (Defrance).
- Фиг. 2. *Duvalia lata* Blainville ($\times 1$); нижний мел; валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина (ориг. ПИН № 2578/4520).
Вид ростра со спинной стороны; задний конец изогнут влево.
- Фиг. 3. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Вид ростра с брюшной стороны; задний конец изогнут влево.
- Фиг. 4. *Cylindroteuthis* sp. ($\times 1$); верхняя юра, верхневолжский ярус; Подмосковье, Лопатьевские рудники (ориг. ПИН № 2581/65).
а — вид изогнутого ростра с брюшной стороны; б — вид справа.
- Фиг. 5. *Neohibolitoides* sp. ($\times 1$); нижний мел, альбский ярус; Северный Кавказ (ориг. ПИН № 2577/926).
Вид ростра с «перешнурованным» задним концом с брюшной стороны.
- Фиг. 6. *Actinocatax* sp. ($\times 1$); верхний мел, сантонский ярус; Ульяновская обл., с. Сурское (колл. К. А. Кабанова).
Ростр с откушенным задним концом.
а — вид с брюшной стороны; б — вид сбоку; в — вид сзади.
- Фиг. 7. *Conobelus* sp. ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, с. Старый Крым (ориг. № 2578/228).
Свернутый по оси ростр; вид со спинной стороны.
- Фиг. 8. *Oxyteuthis* sp. ($\times 1$); нижний мел, готервский ярус; р. Волга, окрестности г. Ульяновска (колл. К. А. Кабанова).
Искривленный ростр; вид слева.
- Фиг. 9. *Conobelus conicus* Blainville ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, с. Красноселовка (ориг. ПИН № 2578/153).
Вид изогнутого ростра со спинной стороны.
- Фиг. 10. *Cylindroteuthis* cf. *magnifica* d'Orbigny ($\times 1$); верхняя юра, нижневолжский ярус; Подмосковье, Лопатьевский рудник (ориг. ПИН № 2581/195).
Вид ростра с брюшной стороны.
- Фиг. 11. *Conobelus conicus* Blainville ($\times 1$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/170).
Свернутый по оси ростр; вид со спинной стороны.
- Фиг. 12. *Belemnella lanceolata* Schlotheim; верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Ростр с откушенным задним концом.
а — раскол в спинно-брюшной плоскости ($\times 1$); б — задний конец продольного раскола ростра ($\times 3$).

Таблица VI

- Фиг. 1. *Belemnella lanceolata* Schlotheim; верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Разобширение юной стадии рostrа.
a — общий вид рostrа слева (×1); *b* — раскол рostrа в спинно-брюшной плоскости (×1); *v* — задний конец продольного раскола рostrа (×1).
- Фиг. 2. *Hibolites* sp. (×1); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, с. Старый Крым (колл. К. А. Кабанова).
Утолщение и прокол заднего конца рostrа:
a — вид с брюшной стороны; *b* — вид со спинной стороны.
- Фиг. 3. *Belemnitella langei* Schatsky (×1); верхний мел, кампанский ярус; р. Волга, с. Сенгилей (колл. К. А. Кабанова).
Раздвоенный задний конец рostrа; вид сбоку.
- Фиг. 4. *H. bolites* sp. (×1); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Бештерек (ориг. ПИН № 2578/4482).
Задний конец искривленного рostrа, расколотый в спинно-брюшной плоскости.
- Фиг. 5. *Belemnella lanceolata* Schlotheim; верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Изгиб заднего конца рostrа
a — вид с брюшной стороны (×1); *b* — раскол в спинно-брюшной плоскости (×1); *v* — задний конец продольного раскола (×3).

Таблица VII

- Фиг. 1. *Belemnella lanceolata* Schlotheim (×1); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Следы скользящего укуса на брюшной стороне рostrа.
- Фиг. 2. *Belemnella lanceolata* Schlotheim; верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Изогнутый передний конец рostrа
a — вид с брюшной стороны (×1); *b* — вид слева (×1); *v* — раскол в спинно-брюшной плоскости (×1); *z* — передний конец продольного раскола (×3)
- Фиг. 3. *Neohibolitoides* cf. *minimus* Lister (×1); нижний мел, альбский ярус; Северный Кавказ (ориг. ПИН № 2577/1110).
Ненормально укороченный рostr; вид с брюшной стороны.
- Фиг. 4. *Neohibolitoides* cf. *clava* Stolley (×1); нижний мел, аптский ярус; Крым, р. Кача (ориг. ПИН № 2578/4452).
Ненормально укороченный рostr
a — вид с брюшной стороны; *b* — вид со стороны острия
- Фиг. 5. *Belemnella lanceolata* Schlotheim (×1); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/160).
Продольный шрам на поверхности рostrа; вид со спинной стороны
- Фиг. 6. *Belemnella lanceolata* Schlotheim; верхний мел, маастрихтский ярус, р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Изгиб молодой стадии рostrа
a — общий вид рostrа слева (×1); *b* — раскол рostrа в спинно-брюшной плоскости (×1); *v* — задний конец продольного раскола (×3)

Таблица VIII

- Фиг. 1. *Belemnella lanceolata* Schlotheim (×1); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Ненормально построенный рostr
a — вид с брюшной стороны; *b* — вид слева
- Фиг. 2. *Belemnella lanceolata* Schlotheim (×1); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Вид рostrа с брюшной стороны с поперечным шрамом в средней его части
- Фиг. 3. *Belemnella lanceolata* Schlotheim (×1); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).
Прокус поверхности рostrа одиночным зубом
a — вид с брюшной стороны; *b* — вид сбоку
- Фиг. 4. *Belemnitella mucronata* Schlotheim (×1); верхний мел, кампанский ярус; р. Волга, с. Сенгилей (колл. К. А. Кабанова).
Повреждение острия рostrа, раскол в спинно-брюшной плоскости
- Фиг. 5. *Hibolites* sp. (×3); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Бельбек (ориг. ПИН № 2578/183).

Отчленение заднего конца юной стадии растра; продольный раскол
Фиг. 6. *Pachyteuthis lateralis* Phillips ($\times 1$); верхняя юра, верхневолжский ярус; р. Волга, с. Поливна (колл. К. А. Кабанова).

Общий вид растра с брюшной стороны с отчлененным задним концом молодой стадии роста

Фиг. 7. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/274).

Повреждение острия юной стадии растра

a — общий вид с брюшной стороны; *b* — продольный раскол

Таблица IX

Фиг. 1. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).

Ненормально построенный ростр

a — вид с брюшной стороны; *b* — вид слева; *в* — вид справа

Фиг. 2. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (колл. К. А. Кабанова).

Отклонение в построении альвеолярной части растра, вид с брюшной стороны

Фиг. 3. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/101).

Ненормально построенная альвеолярная зияющая щель

a — вид растра с брюшной стороны; *b* — вид справа

Фиг. 4. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/225).

Нарушение в строении альвеолярной зияющей брюшной щели; общий вид растра с брюшной стороны

Фиг. 5. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/215).

Полное отсутствие альвеолярной зияющей щели:

a — вид альвеолярного участка растра с брюшной стороны; *b* — вид слева

Фиг. 6. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/184).

Альвеолярный участок растра с брюшной стороны с ненормально построенной зияющей щелью

Фиг. 7. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/207).

Нарушение в строении растра в альвеолярной области; вид с брюшной стороны

Фиг. 8. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 1$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/214).

Ненормально построенная передняя часть растра; вид с брюшной стороны

Таблица X

Фиг. 1. *Duvalia lata* Blainville ($\times 40$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/95).

Продольная шлифовка фрагмокона:

a — общий вид перегородочной трубки с примыкающей к ней септой; *b* — та же трубка, расшлифованная в спинно-брюшной плоскости

Фиг. 2. *Neohibolites cf. elegans* Schwetsoff ($\times 60$); нижний мел, апатский ярус; Крым, с. Кача (ориг. ПИН № 2578/622).

Спинная сторона перегородочной трубки в продольной шлифовке фрагмокона

Фиг. 3. *Pachyteuthis russiensis* d'Orbigny ($\times 25$); верхняя юра, верхневолжский ярус; Подмоскowie, Лопатьевские рудники (ориг. ПИН № 2581/17/4).

Краевой участок поперечного шлифа растра в скрещенных николах

Фиг. 4. *Hibolites* sp. ($\times 40$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/218).

Продольная шлифовка передней части фрагмокона

Фиг. 5. *Duvalia lata* Blainville ($\times 60$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/95).

Примыкание септы к стенке фрагмокона в продольной его шлифовке

Таблица XI

Фиг. 1. *Conobelus exinctorius* Raspail ($\times 19$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/610).

Примыкание септы к стенке фрагмокона.

Фиг. 2. *Conobelus exinctorius* Raspail ($\times 25$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/610).

Разрыв септы и изгибание стенки фрагмокона

Фиг. 3. *Duvalia lata* Blainville; нижний мел, валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина (ориг. ПИН № 2578/4851/1).

а — поперечный шлиф задней части ростра ($\times 6$); б — участок того же шлифа на спинной стороне ($\times 36$)

Фиг. 4. *Duvalia lata* Blainville ($\times 36$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, Байдарская котловина (ориг. ПИН № 2578/4851/3).

Участок поперечного шлифа на брюшной стороне ростра

Фиг. 5. *Pachyteuthis russiensis* d'Orbigny ($\times 36$); верхняя юра, верхневолжский ярус, Подмосковье, Лопатьевские рудники (ориг. ПИН № 2581/17/2).

Краевой перекристаллизованный участок поперечного шлифа ростра

Таблица XII

Фиг. 1. *Neohibolites renngarteni* Krimholz ($\times 50$); нижний мел, аптский ярус; Крым, р. Кача (ориг. ПИН № 2578/626/5).

Центральный участок поперечного шлифа средней части ростра

Фиг. 2. *Belemnella lanceolata* Schlotheim ($\times 50$); верхний мел, маастрихтский ярус; р. Волга, с. Шиловка (ориг. ПИН № 2579/14/1).

Центральный участок поперечного шлифа задней части ростра

Фиг. 3. *Duvalia lata* Blainville ($\times 50$); нижний мел, валанжинский ярус; Крым, р. Сары-Су (ориг. ПИН № 2578/84/2).

Центральный участок поперечного шлифа задней части ростра

Фиг. 4. *Neohibolites renngarteni* Krimholz ($\times 20$); нижний мел, аптский ярус; Крым, р. Кача (ориг. ПИН № 2578/626/86).

Включение зерна глауконита между чехликами.

Фиг. 5. *Neohibolitoidea clava* Stolley ($\times 25$); нижний мел, аптский ярус; Крым, р. Кача (ориг. ПИН № 2578/621/2).

Центральный участок шлифа задней части ростра при скрещенных николях.

Фиг. 6. *Cylindroteuthis magnifica* d'Orbigny ($\times 30$); верхняя юра, нижневолжский ярус; р. Волга, с. Ундоры (ориг. ПИН № 2579/19/7).

Участок поперечного шлифа средней части ростра при скрещенных николях

Таблица XIII

Фиг. 1—10. *Pachyteuthis russiensis* d'Orbigny; верхняя юра, верхневолжский ярус; Подмосковье; Лопатьевские рудники (ориг. ПИН № 2581/17):

1 — схематическое изображение полного ростра с брюшной стороны ($\times 0,7$);

2—10 — поперечные шлифы (соответственно от заднего к переднему кону ростра) ($\times 2,3$).

Таблица XIV

Фиг. 1. Хитиновый скелет современного кальмара *Moroteuthis robusta* из Тихого океана (ориг. ПИН № 2678/1):

а — вид ростра слева ($\times 1$); б — ростр с брюшной стороны ($\times 1$); в — ростр со спинной стороны ($\times 1$); г — вид ростра справа ($\times 1$); д — задний конец ростра в проходящем свете ($\times 1$); е — проостракум-гладиус (неполный) ($\times 0,5$)

Таблица XV

Фиг. 1. Гистологический препарат головной капсулы *Ommastrephes* cf. *sagittatus* Lam. ($\times 150$); современный; Атлантический океан, Ньюфаундлендская банка (ориг. ПИН № 2679/2).

Фиг. 2. Гистологический препарат средней части ростра *Moroteuthis robusta* Verrill; современный; Тихий океан (ориг. ПИН № 2678/1 р):

а — боковая часть поперечного среза ($\times 150$); б — отдельный участок того же среза; при скрещенных николях видны серии узелков, характеризующих собой наличие карбонатного материала ($\times 400$)

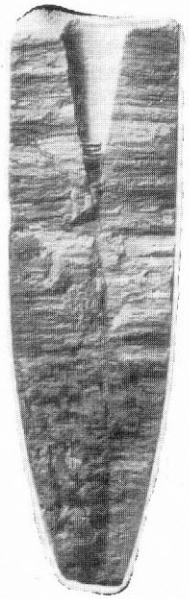
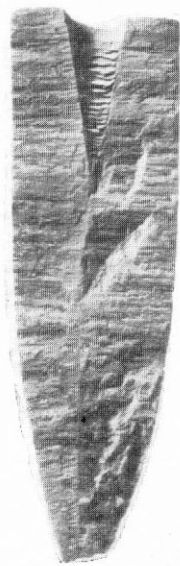
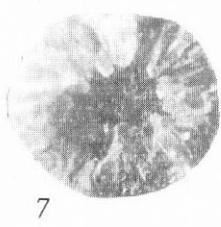
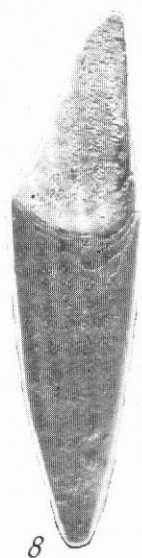
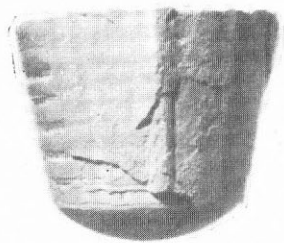
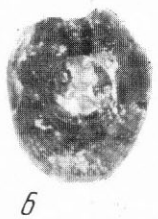
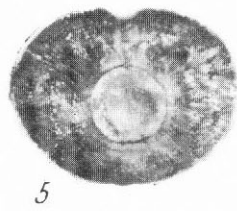
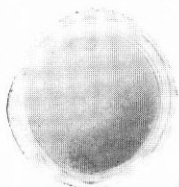
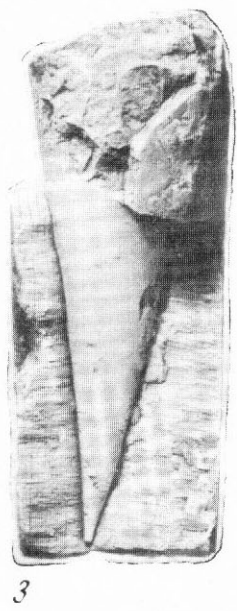
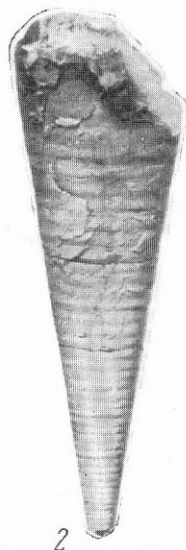
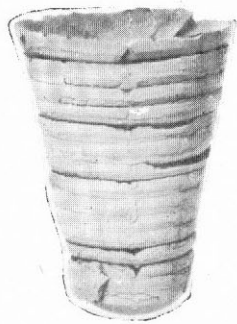
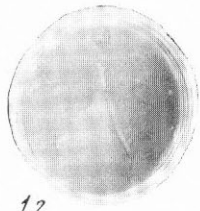
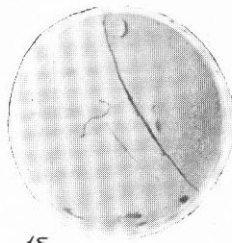
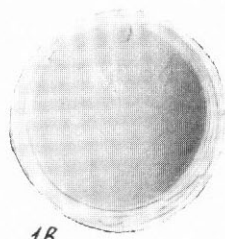
Фиг. 3. Продольный срез средней части ростра *Moroteuthis robusta* Verrill ($\times 150$); современный; Тихий океан (ориг. ПИН № 2678/4в)

Фиг. 4. Поперечный срез задней части ростра *Moroteuthis robusta* Verrill ($\times 150$); современный; Тихий океан (ориг. ПИН № 2678/5а).

а — участок среза у края ростра; б — центральный участок того же среза

Таблица XVI

- Фиг. 1. *Spirula spirula* Linne; современная; Индийский океан (колл. В. Н. Шиманского):
а — вид раковины сбоку (×2); б — вид спереди (×2); в — отдельный участок раковины с растрескавшейся наружной хитиновой оболочкой и поселениями мшапок (×10).
- Фиг. 2. *Spirula spirula* Linne (×2); современная; Индийский океан (колл. В. Н. Шиманского):
а — вид раковины спереди; б — вид сбоку.
- Фиг. 3. *Cylindroteuthis* (?) sp. (×4); верхняя юра, киммериджский ярус; р. Волга, с. Ундоры (колл. К. А. Кабанова).
Задний конец ростра в проходящем свете; видна плоскость спая.
- Фиг. 4. Фрагмокон, захоронившийся отдельно от ростра; нижний мел, аптский ярус; Северный Кавказ, р. Черек (ориг. ПИН № 2577/264):
а — вид сбоку (×1); б — вид сзади (×1); в — отдельный участок спишной стороны; видны линии нарастания конотеки (×6).





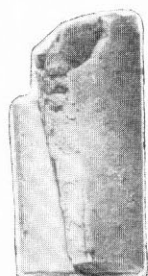
1a



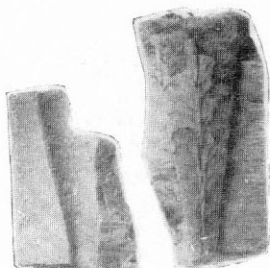
1b



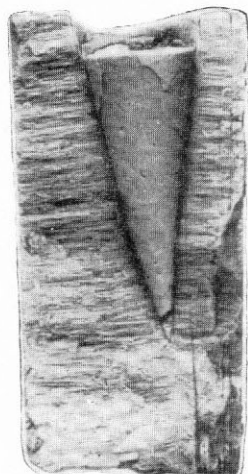
1b



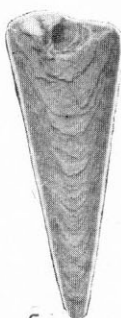
2a



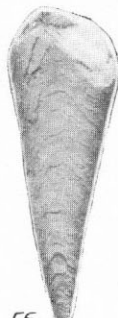
2b



3



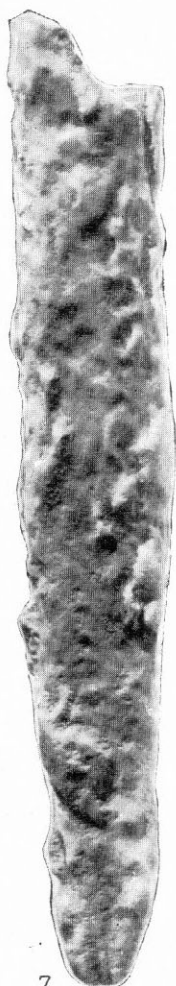
5a



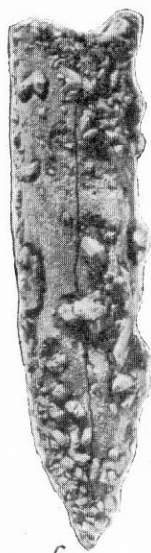
5b



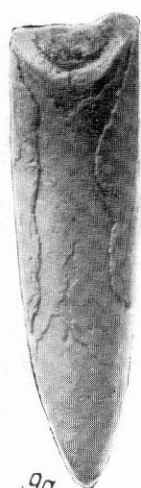
4



7



6



9a



9b



8a



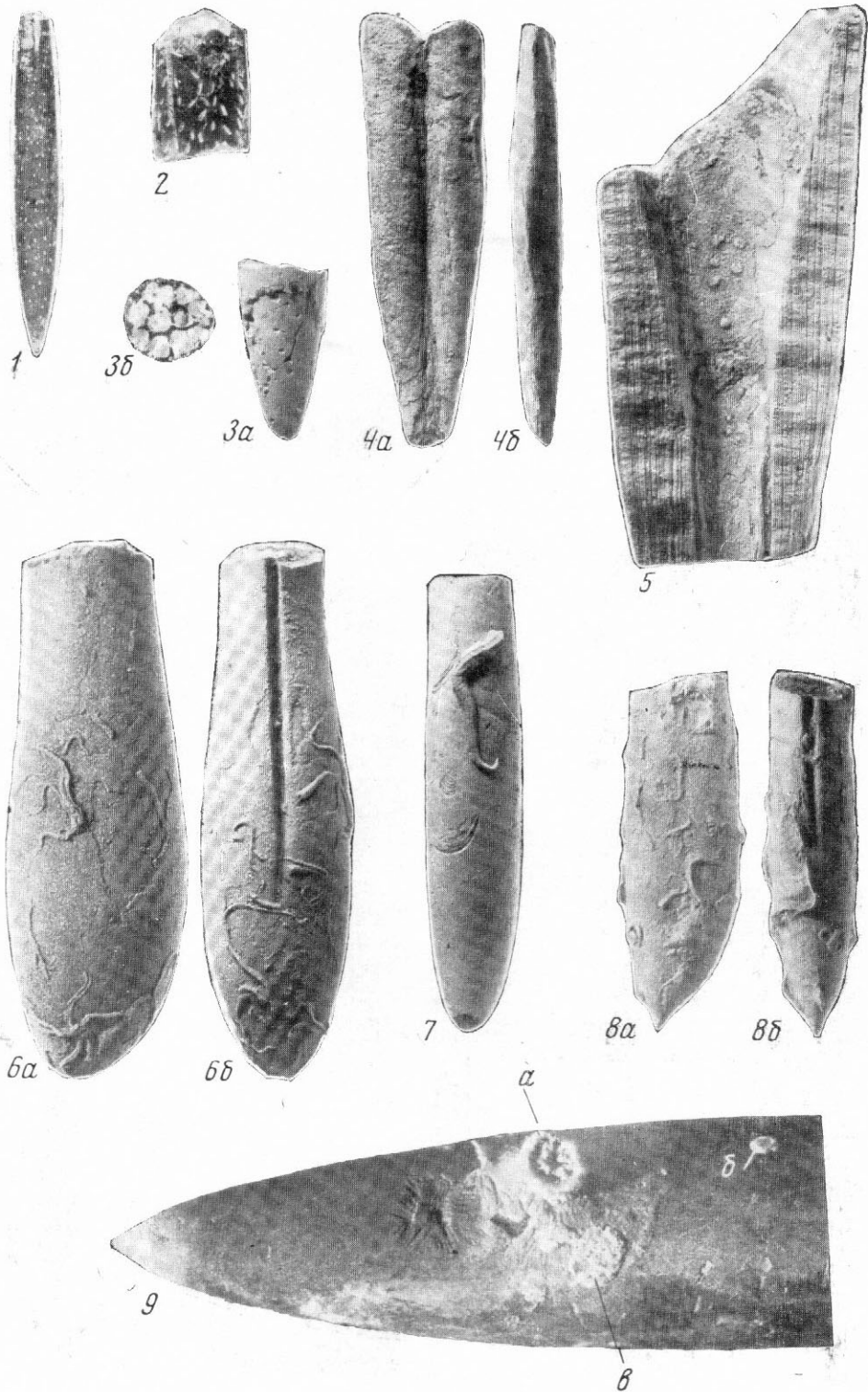
8b

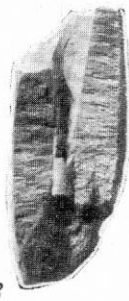
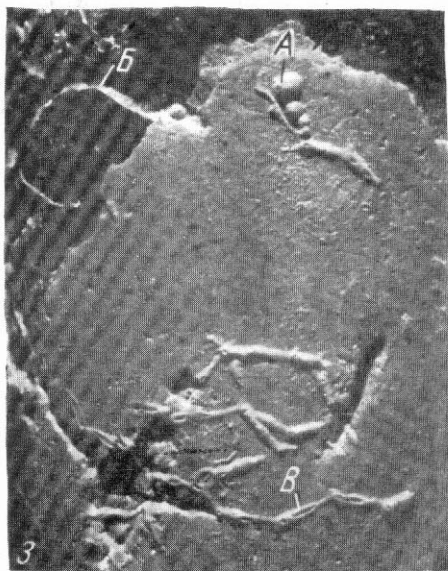
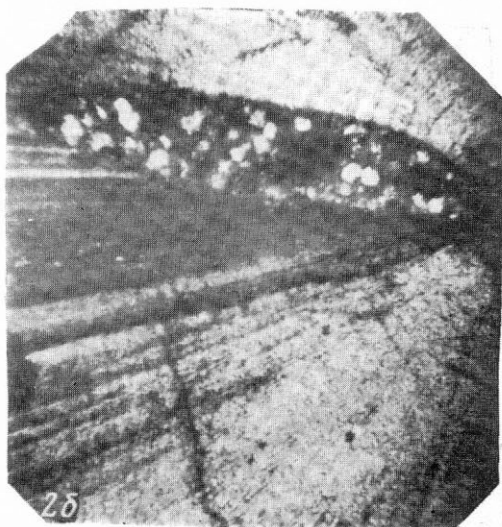
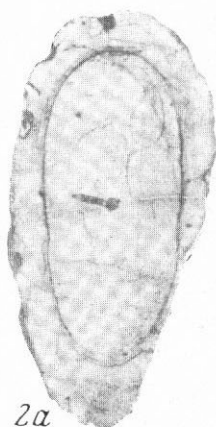


10a



10b



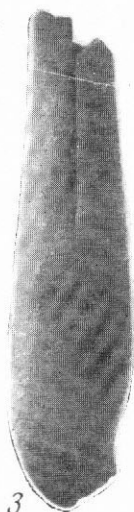




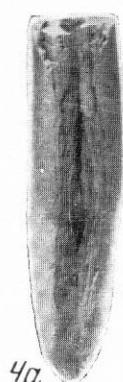
1



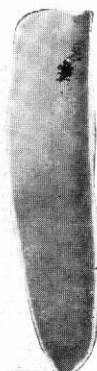
2



3



4a



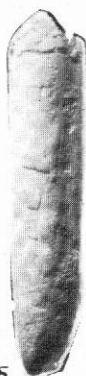
4b



5



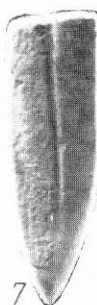
6b



6a



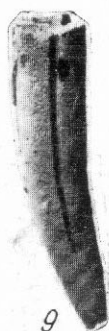
6a



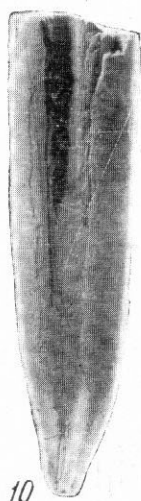
7



8



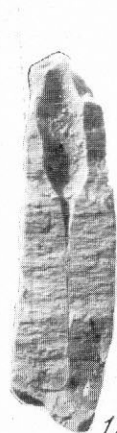
9



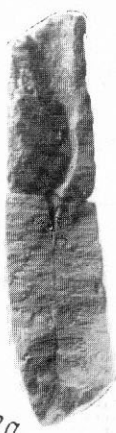
10



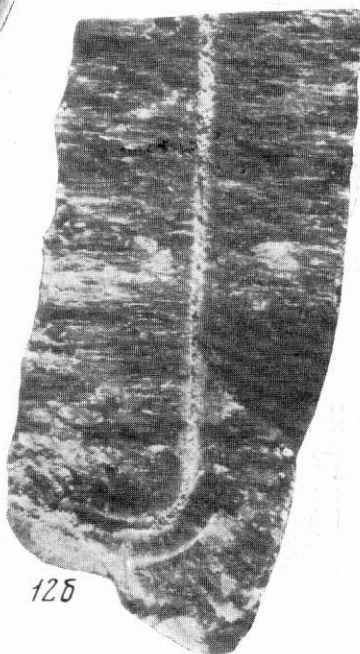
11



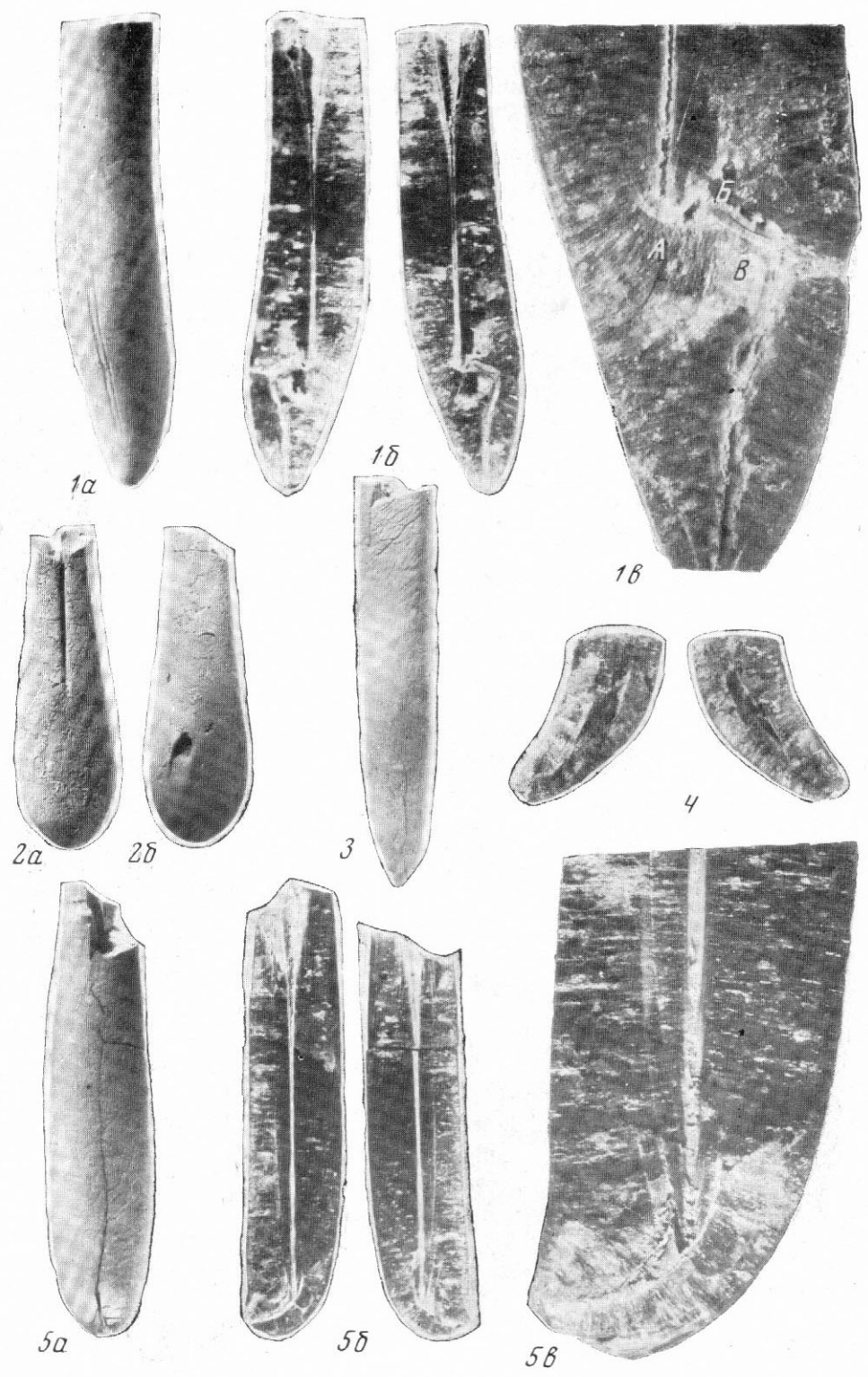
12a

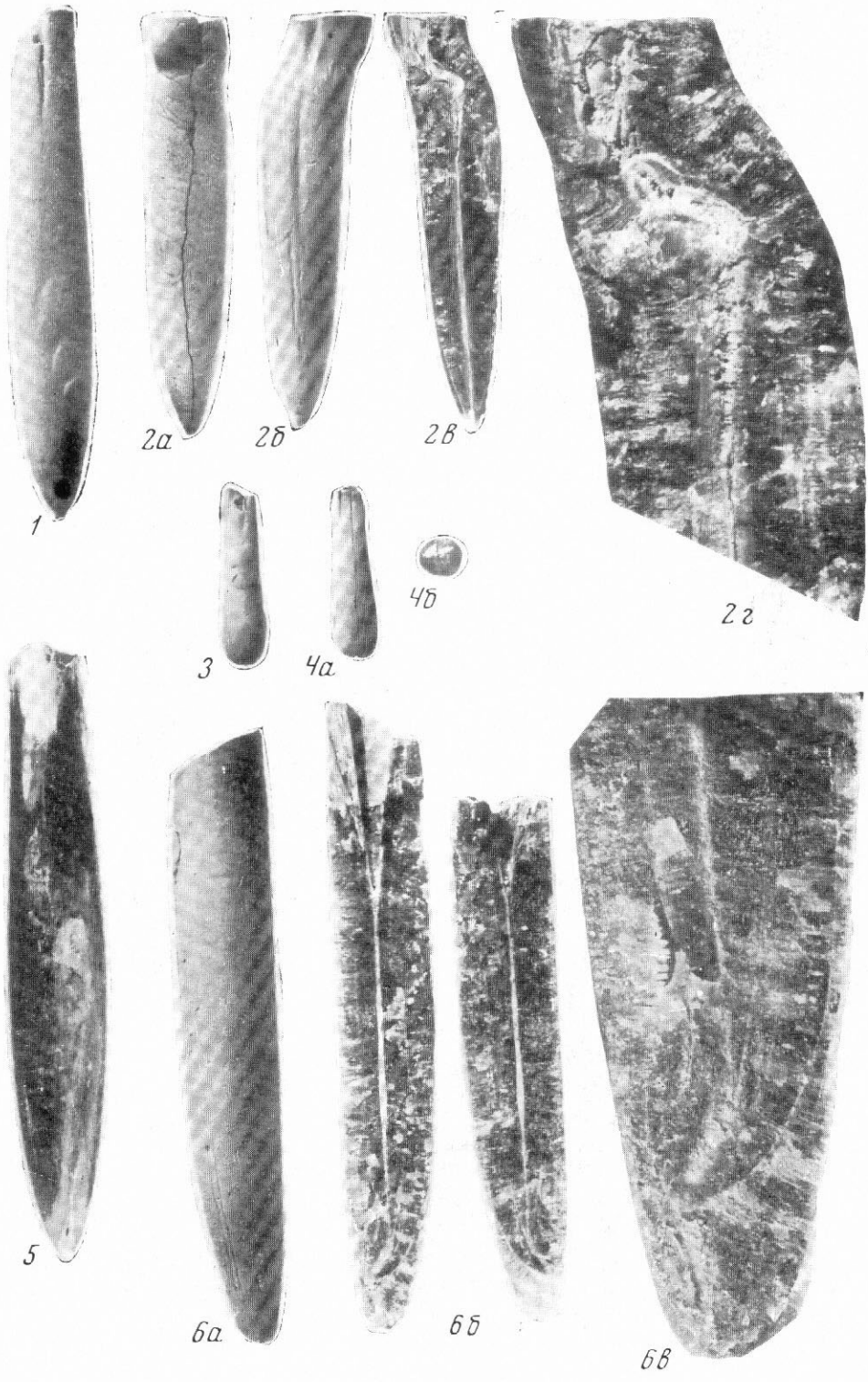


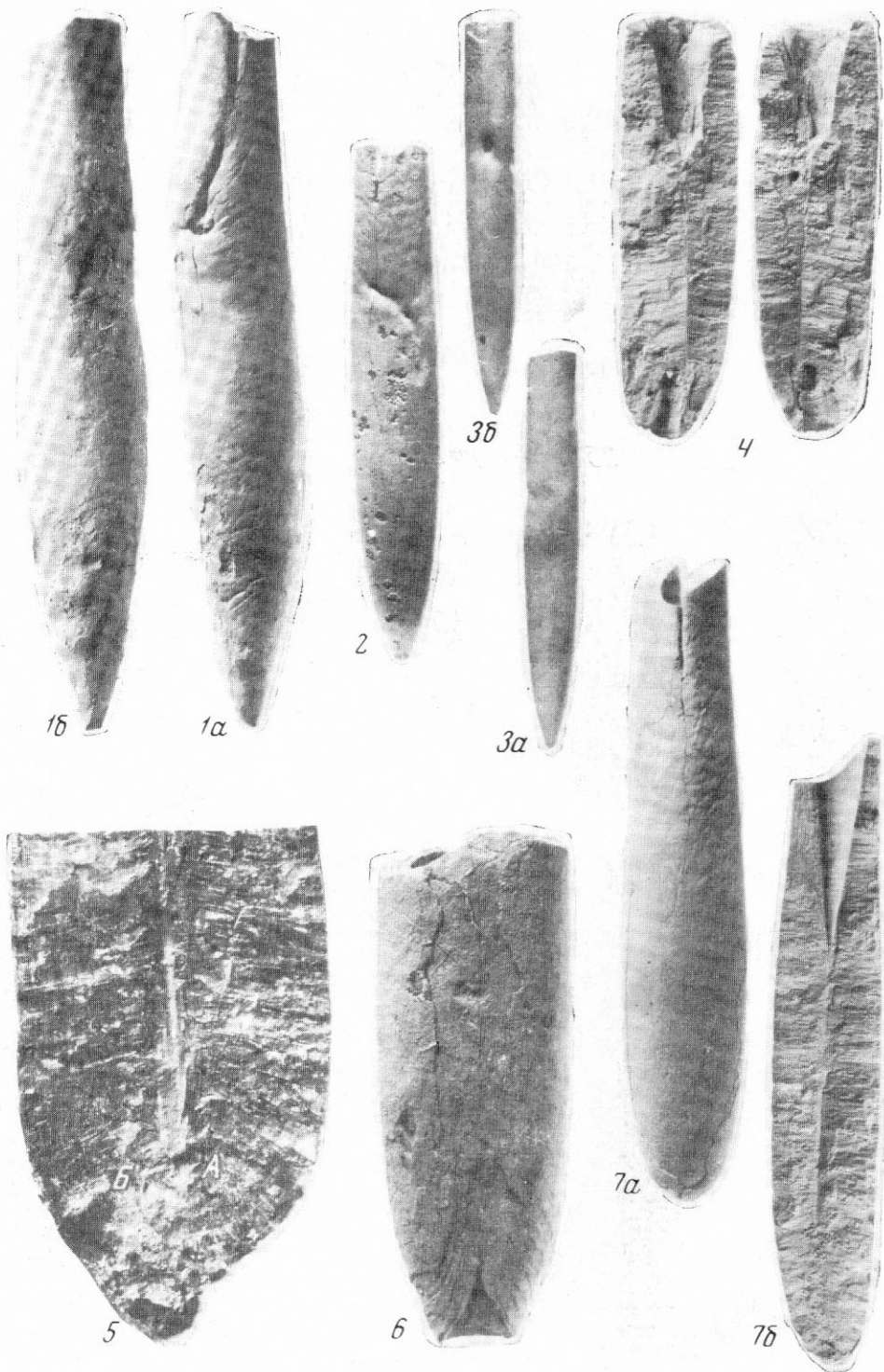
12a

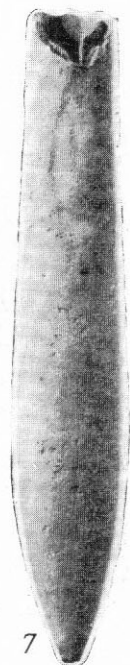
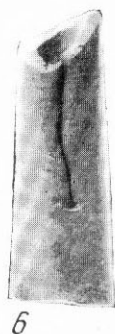
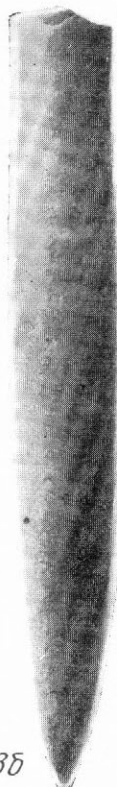
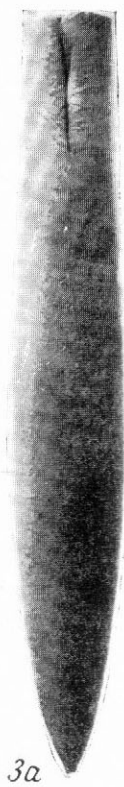
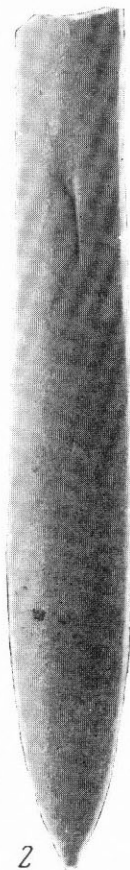
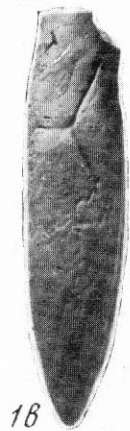
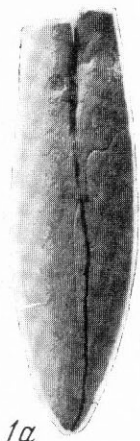


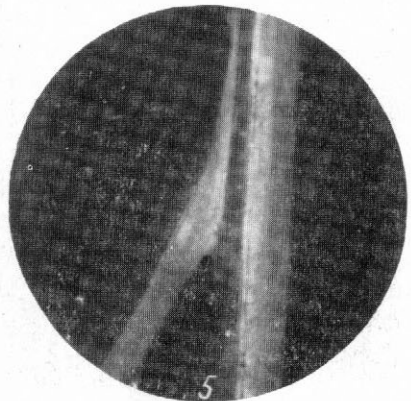
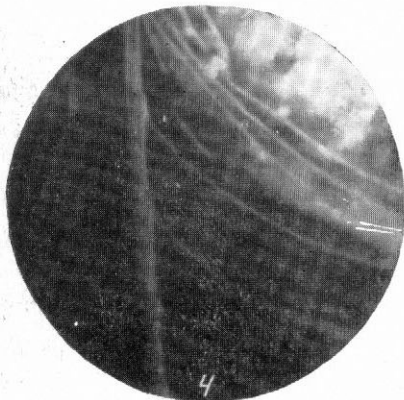
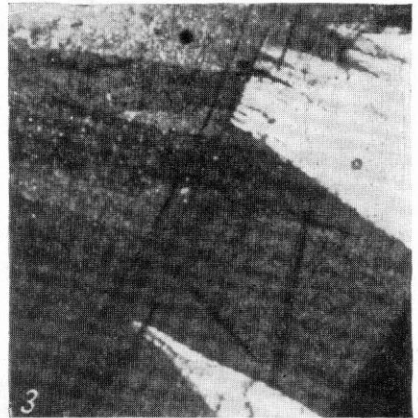
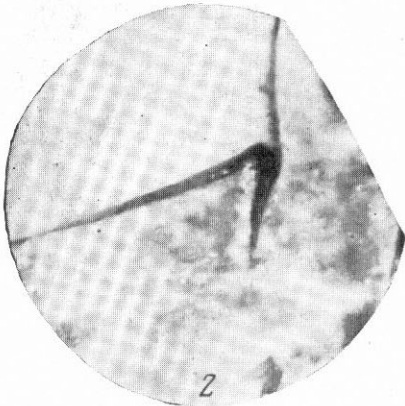
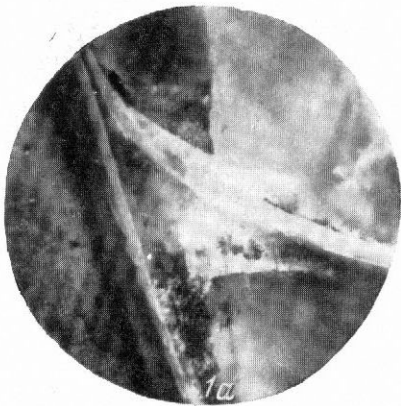
12b

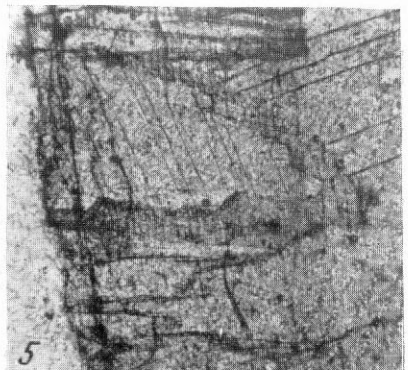
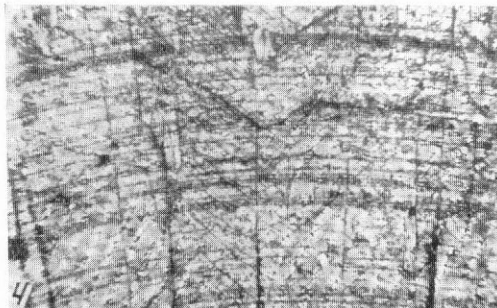
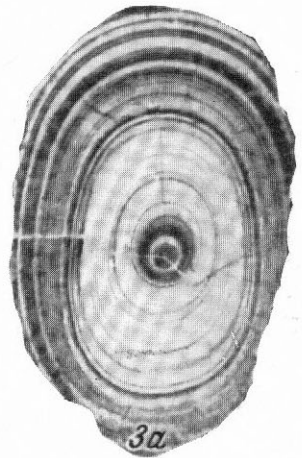
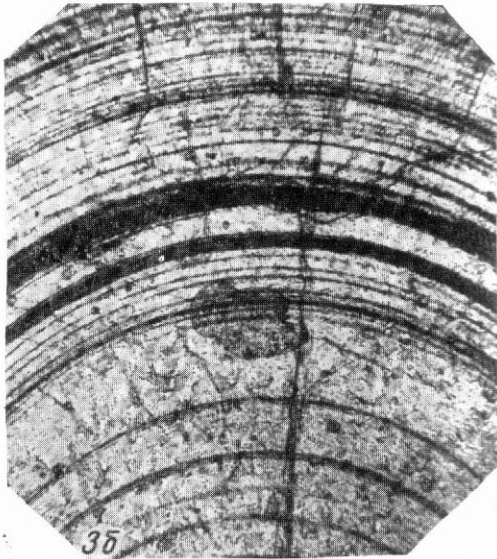
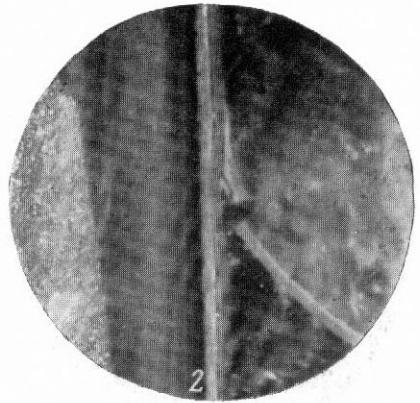
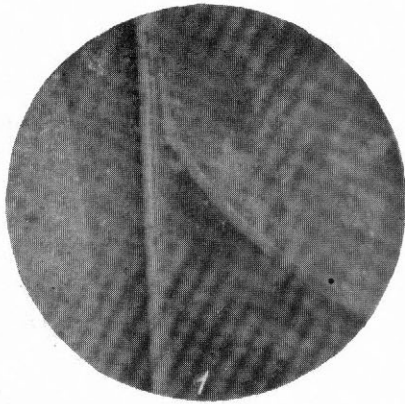


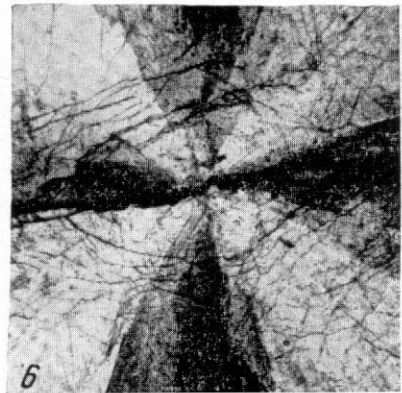
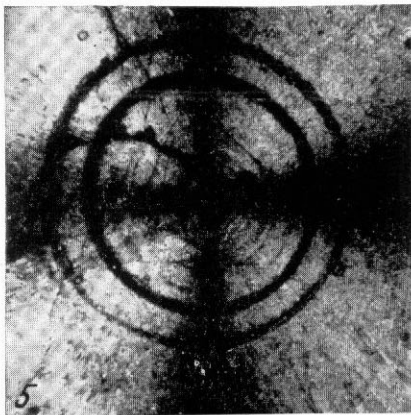
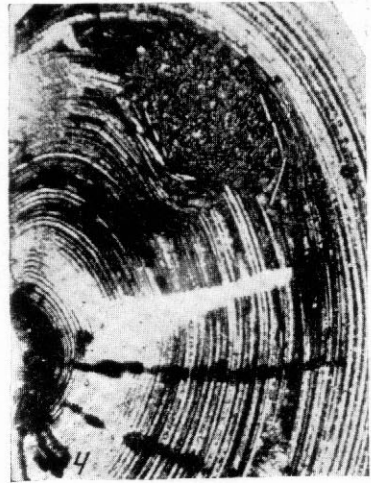
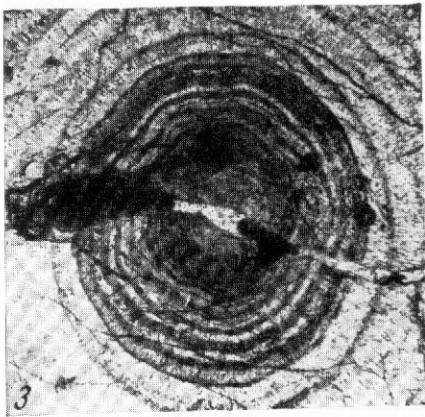
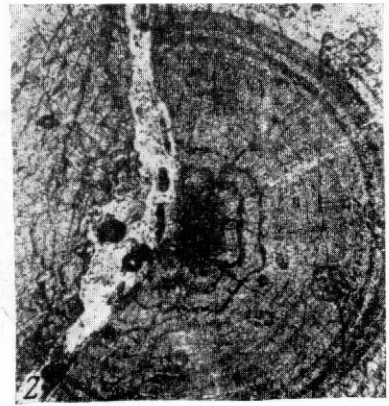


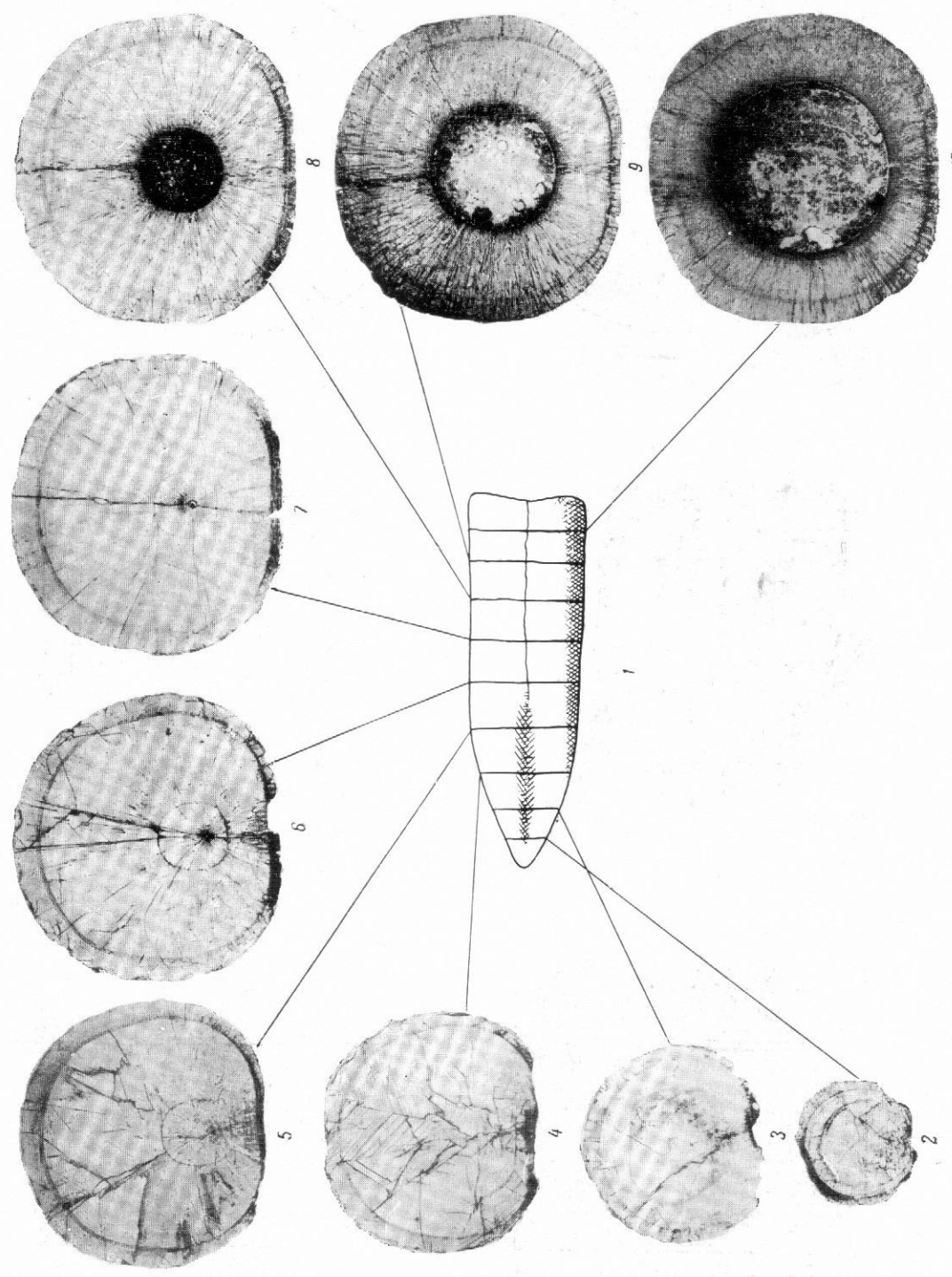


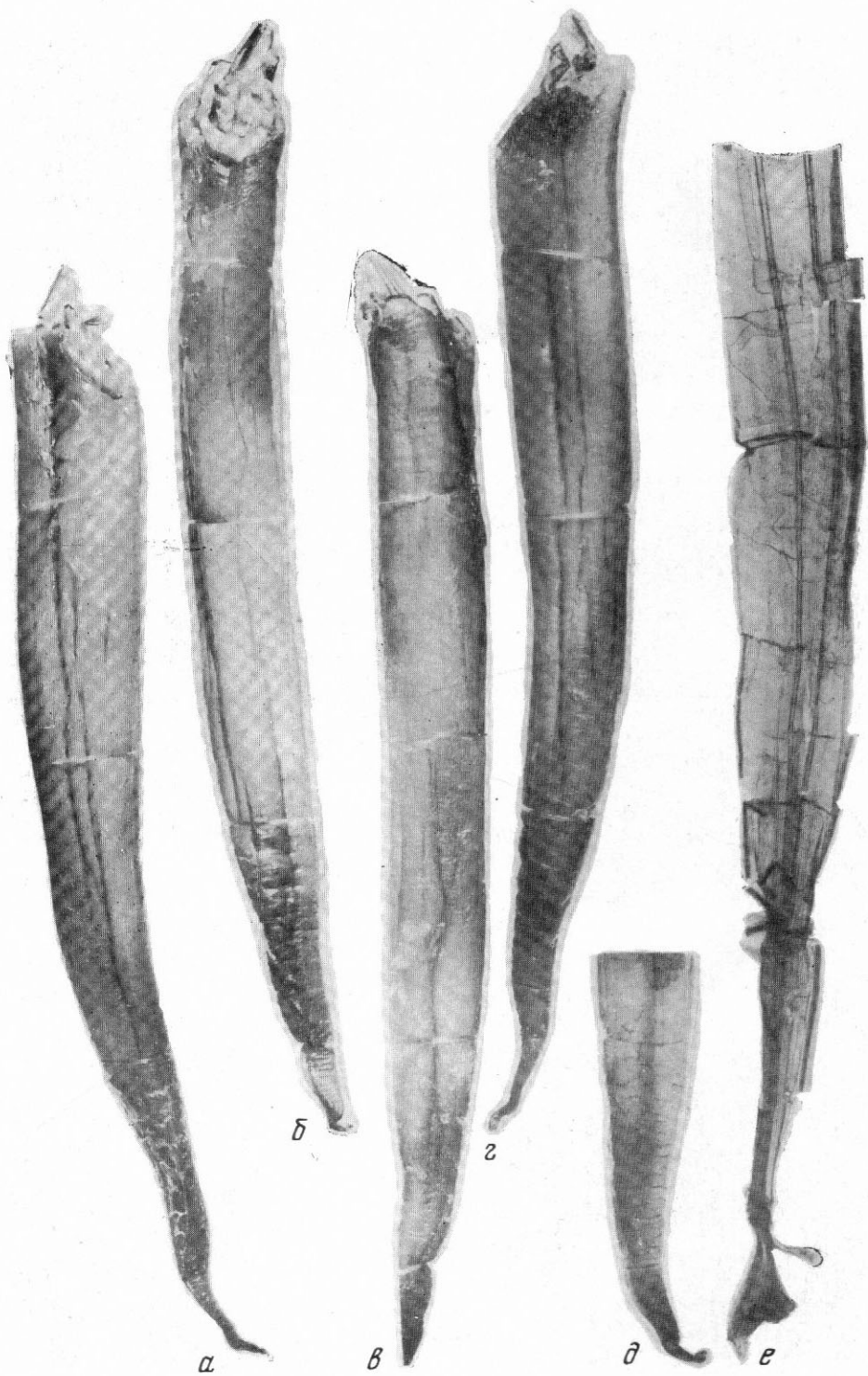


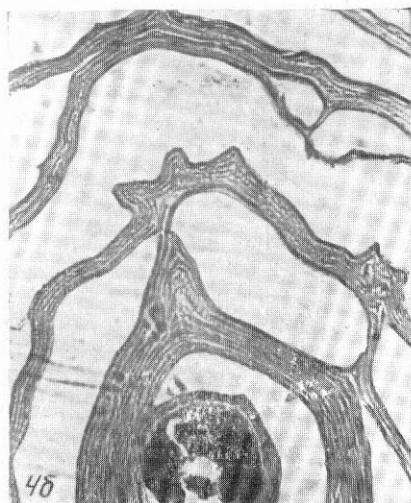
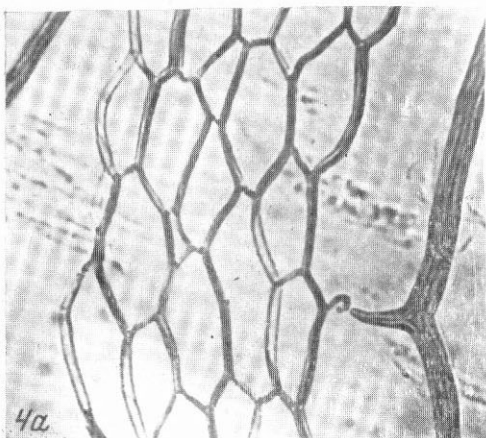
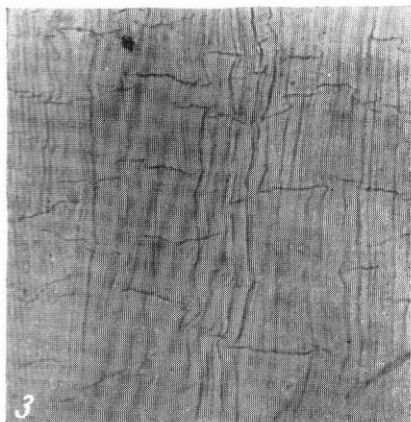
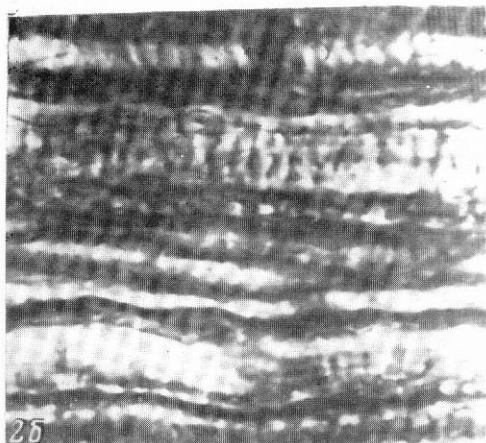
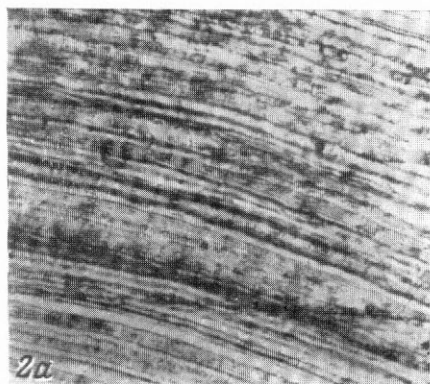
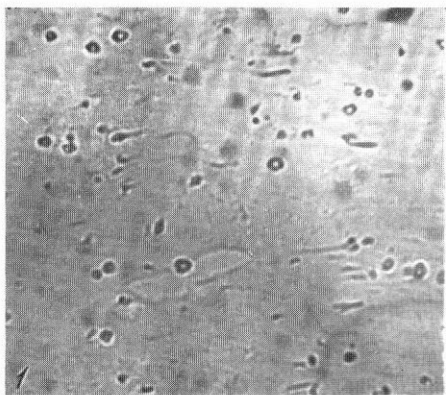


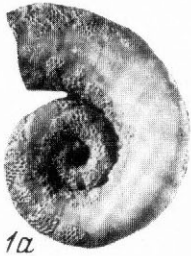












1a



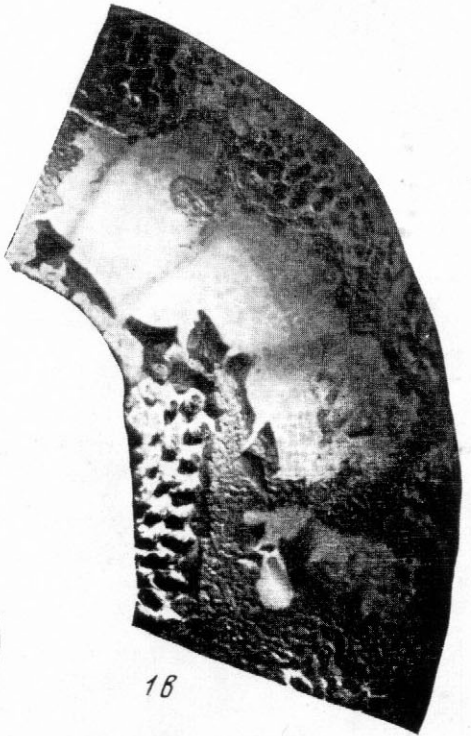
1b



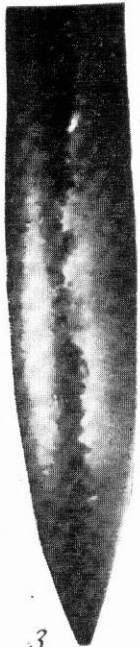
2a



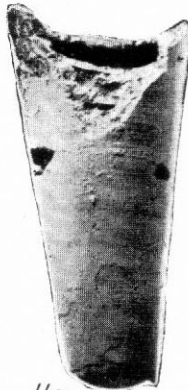
2b



1b



3



4a



4b



4b

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Введение	7
Глава I История изучения морфологии и экологии белемнитид	9
Глава II. Изменения скелетных частей в процессе фоссилизации	22
Глава III. Фрагмокон	32
Внешнее строение фрагмокона	34
Внутреннее строение фрагмокона	36
Некоторые замечания о систематическом значении фрагмокона и о его функции	45
Глава IV. Ростр и его травматические и патологические изменения	49
Строение ростра	49
Внешние признаки ростра	50
Внутренние признаки ростра	53
Изменение ростров в процессе онтогенеза	54
Патологические и травматические изменения ростров	58
Глава V. Химический состав и минералогическое строение скелета дибранхиат	69
Глава VI. Значение современных дибранхиат для изучения белемнитид	79
Заключение	87
Литература	91
Объяснения к таблицам	94
Таблицы I—XVI	101