

ВСЕСОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ  
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ

Рег. № \_\_\_\_\_

Перевод № А-13239

УДК \_\_\_\_\_

Кулицкий Ц.

ОБ ЭМБРИОГЕНЕЗЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ АММОНИТОВ

Перевод с английского языка статьи из  
журнала

Remarks on the embryogeny and postembryonal development  
of ammonites

- Acta Paleontologica Polonica, 1974, vol.19, N 2,

Аннотация. Признаки неличиночного развития аммонитов;  
применение диаграмм относительной густоты  
селт при генетической интерпретации

Переводчик Н.И.Щиголева

Редактор

Кол-во стр. 36

Кол-во ил. 8

Перевод выполнен I.YI.77

Москва 1977

# ОБ ЭМБРИОГЕНЕЗЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

## АММОНИТОВ

Циприан Кулицкий<sup>х)</sup>

### Краткое содержание

Автором высказывается предварительное мнение об эмбриогенезе аммонитов и описываются некоторые морфологические особенности начальной камеры, а также первого оборота, что свидетельствует в пользу неличиночного типа эмбриогенеза. В деталях анализируется вздутие стенки раковины на первичном пережиме и представляется способ образования этого вздутия, объясняемый согласно гипотезе приспособительной способности вздутия.

Разъясняется диаграмма относительной густоты септ в роде *Quenstedtoceras*, используемая как основа для выявления некоторых черт сходства в период постэмбрионального развития аммонитов и современных декапод. Наличие морфологического пробела — отсутствие одного оборота — характерно для сексуального диморфизма типа "А", объясняемого на примере *Quenstedtoceras* различием в один оборот лишь в конце сексуального цикла у мужских особей и первого сексуального цикла у женских особей.

### Введение

Работы Дентона и Джилпин-Брауна<sup>4,5</sup> о плавучести головоногих и жемчужных наutilusов ложатся в основу раскрытия функции раковины аммонитов в первую очередь как гидростатического органа. В онтогенетическом развитии аммонитов наблюдаются различия в пропорциях величины гидростатического органа и тела аммонита, а также в пропорции диаметра сифона и высоты и ширины оборотов. Особенно большая разница наблюдается между начальной камерой и последующими фрагмоконными камерами. Это позво-

х)

Институт палеозологии Польской Академии Наук, Варшава

ляет считать начальную камеру вместе с цекумом чрезвычайно хорошо развитыми гидростатическим органом, отражающим приспособление к планктонной форме существования ювенильных форм. Некоторое расхождение намечается в интерпретации роли начальной камеры и в общей теории личиночного эмбриогенеза аммонитов, в частности разработанной Эрбеном.<sup>II</sup> Согласно мнению последнего, начальная камера выделяется по морфологическим и микроструктурным различиям как отдельная эмбриональная стадия онтогенетического развития раковины, гомолога трохофорной раковины других моллюсков, где первый оборот к концу первичного пережима должен бы соответствовать жилой камере свободно плавающих личинок типа велигер. Однозначность мест, в которых у раковины аммонитов отмечаются микроструктурные изменения, совпадающие с "I и II Wachstums-Änderung" Эрбена, описанные Эрбеном, Фладжем и Силом,<sup>I2, I3</sup> Биркелундом<sup>2</sup> и Биркелундом и Хансеном,<sup>3</sup> трудно объяснить в свете теории прямого развития аммонитов. С одной стороны гомологизация начальной камеры с раковиной-трохофорой других моллюсков довольно сомнительна. Размер современных трохофор составляет почти 0,2 мм, тогда как у начальных камер примитивных аммонитов он меняется от 0,6 до 0,7 мм<sup>II</sup> и снижается в процессе эволюции<sup>28</sup>.

Расстояние между септами изучалось многими авторами, а именно Ошли,<sup>23</sup> Рибером,<sup>26</sup> Леманном<sup>I5</sup> и Бейером, результаты нашли отражение в таксономии и в приложении к сексуальному диморфизму. Интерпретация диаграмм относительной густоты септ в представителях рода *Quenstedtoceras*, хорошей сохранности, позволяет провести некоторые аналогии в постэмбриональном развитии этих особей и современных декапод.

В данной работе была использована терминология Эрбена, Фладжа и Сила,<sup>I2</sup> кроме термина "II Wachstums-Änderung", для которого существует у Нейатта эквивалент "первичный пережим" а также

протоконов был заменен "начальной камерой".

Использованная и описанная коллекция принадлежит Палеозоологическому институту Польской Академии наук.

### Исходный материал и его обработка

Образцы рода *Quenstedtoceras* *Hyatt*, в изобилии встречающегося в окрестностях Лукова, Восточная Польша, послужили материалом для данной работы. Юрские отложения, встречающиеся вокруг Лукова, представлены брекчией внушительных размеров, заключённой в четвертичных отложениях. Это чёрные и тёмно-серые глины с конкрециями известняков и сидеритов. Макрофауна в основном приурочена к этим конкрециям, по которым производится определение возраста отложений близ Лукова как среднекелловейского плюс самая нижняя часть верхнего келловоя.<sup>18</sup>

Аммониты Лукова имеют очень хорошую сохранность. Минеральная составляющая раковин не отличается от состава раковин современных моллюсков. Часто сохраняющаяся жилая камера часто присутствует в раковинах различных стадий онтогенеза. В большинстве образцов жилая камера и последние фрагмоконные камеры выполнены осадком. Остальная часть фрагмокона может быть выполнена частично или полностью пиритом, сидеритом, кальцитом, либо может оставаться пустой без следов минерализации. Образцы с полными фрагмоконами были препарированы после заполнения пустого пространства эпоксидной смолой или канадским бальзамом.

Разрезанные образцы перед изучением под стереосканирующим электронным микроскопом JSM-2 предварительно полировались с окислами алюминия, затем протравливались в течение 15 минут 2%-ной ЭДТА. Для удобства наблюдения образцы покрывались углем, а затем золотом.

Измерения относительной плотности септ производились в медальной

плоскости и других плоскостях среза. Относительная густота септ выражалась в величине угла между двумя септами, близкими друг другу. Вершина этого угла располагается в средней части начальной камеры, а его стороны проходят через медиальные точки последовательных септ.

В медиальных сечениях было изучено более 50 образцов. Углы замерялись под микроскопом с поворотным предметным столиком.

### Тип эмбриогенеза аммонитов

#### Предварительные результаты

В развитии аммонитов авторами выделяется две или три онтогенетические стадии среди тех, кто занимался онтогенезом этой группы. Эрбен,<sup>10,11</sup> Эрбен, Фладж и Сил,<sup>12,13</sup> Маковский<sup>21</sup> и другие выделяют следующие три стадии: 1) эмбриональную, 2) свободноплавающих личинок типа велигер и 3) постличиночную. Руженцевым и Шиманским,<sup>28</sup> Друщицем<sup>6</sup>, Друщицем и Хиами<sup>7</sup> и Друщицем, Догужаевой и Михайловой<sup>8</sup> выделяется только две: 1) эмбриональная и 2) постэмбриональная стадии.

Последователи первой точки зрения допускают в качестве границы между эмбриональной и личиночной стадиями сжатие раковины в переднем конце начальной камеры (протоконхе), при котором также изменяется микроструктура стенки от субпризматической до призматической.<sup>2,3,12,13</sup> По Эрбену<sup>10,11</sup> раковина на эмбриональной стадии должна соответствовать той, которая секретировается трохофорой других моллюсков, а на второй стадии - личинке типа велигер. Она должна включать первый оборот до окончания первичного пережима, а также просифон, цекум и просепту. Различие между второй и третьей онтогенетическими стадиями, выражается в изменении роста оборота, появлении линий роста и скульптуре<sup>10</sup> и в появлении перламутрового слоя, характерного для самой рако-

вини.<sup>12,13</sup> Метаморфоза личинки приводит к вздутию раковины близ первичного пережима, изменению формы задней части тела аммонита, выражающемуся в инверсии шва между первой и второй септами<sup>10</sup> и в изменении размещения мантии, что проявляется в иной связи первой септы с внутренней поверхностью раковины,<sup>12</sup> Маковский<sup>21</sup> считает, что метаморфоза личинки состоит в появлении за первичным пережимом "совершенно нового элемента в структуре раковины, а именно призматического слоя, который возникает одновременно с ростом линий, скульптурой и цветом". Он сравнивает различия между протоконхом и талеоконхом прозобранхиальных гастропод и между второй и третьей онтогенетическими стадиями аммонитов. Наблюдая существующие аналогии, Маковский<sup>21</sup> предполагает распространить понятие протоконха и включить в него все личиночные элементы, а именно просифон, цекум и просепту - внутренних элементов, а также начальную камеру вместе с первым оборотом вплоть до окончания первичного пережима.

Последователи прямого развития аммонитов основывают своё мнение на аналогии с простым развитием всех современных головоногих. Раковина вплоть до окончания первичного пережима, но за исключением вздутия перламутрового слоя объединяется Друщицем и Хиами<sup>7с</sup> эмбриональной стадией. По их мнению, вторая септа также может принадлежать этой стадии.

При первичном пережиме призматический слой становится постепенно тоньше и тоньше к концу сжатия. Расстояние, на котором происходит снижение толщины призматического слоя, может быть точным образом определено, оно вероятно соответствует ширине мантийной зоны, в которой осуществляется секреция минеральных веществ призматического слоя. Как видно у ювенильного *Quenstedtoceras henrici* (Приложение У, рис. 1а, б; Рис. I по тексту) и у *Kosmoceras* (Spini-

kosmoseras) вр., проиллюстрированных Эрбеном, Фладжем и Силом<sup>13</sup> (Приложение 8, рис.4), начиная с заканчивания первичного пережима, призматический слой изменяет направление роста и продолжает его в сторону задней части раковины и к её внутренней поверхности, где и исчезает. Призматический слой этой зоны имеет свою микроструктуру в полном соответствии со структурой внешней части призматического слоя раковины перед окончанием первичного пережима.

Расположение слоёв перламутрового слоя, который главным образом слагает вздутие раковины при первичном пережиме, следующее. Первый внешний слоёк относительно короткий, он сужается сзади близ конца пережима под призматическим слоем. Следующий слоёк перламутрового слоя, становясь всё длиннее и длиннее, заканчивается под призматическим слоем ближе к концу первичного пережима, чем у первых (Приложение У, рис.1а, б; рис.1 по тексту и по Эрбену, Фладжу и Силу<sup>13</sup>, Приложение 8, рис.4 и 5; приложение 9, рис.1-5). Рисунки, представленные Эрбеном и др. (приложение 9, а), показывают различное расположение слоёв перламутрового слоя и несоответствие с фотографиями с основой, от которой они вычерчены. Структура вздутия раковины при первичном пережиме, описанная выше, может быть объяснена лишь отодвиганием края мантии с одновременной секрецией призматического слоя и секрецией совершенно нового структурного элемента, а именно перламутрового слоя. Вздутие раковины при первичном пережиме отделяется от последующей части раковины резко заметной границей, которая будучи видимой на медиальном сечении (приложение У, рис.1а, б; Рис.1 по тексту), проходит от конца вздутия до внутреннего призматического слоя.

Изучая относительное расположение септ в роде *Quenstedtose-  
ras*, выражающееся величиной медиального угла между септами, автор данной работы обнаружил снижение относительного расстояния между септа-

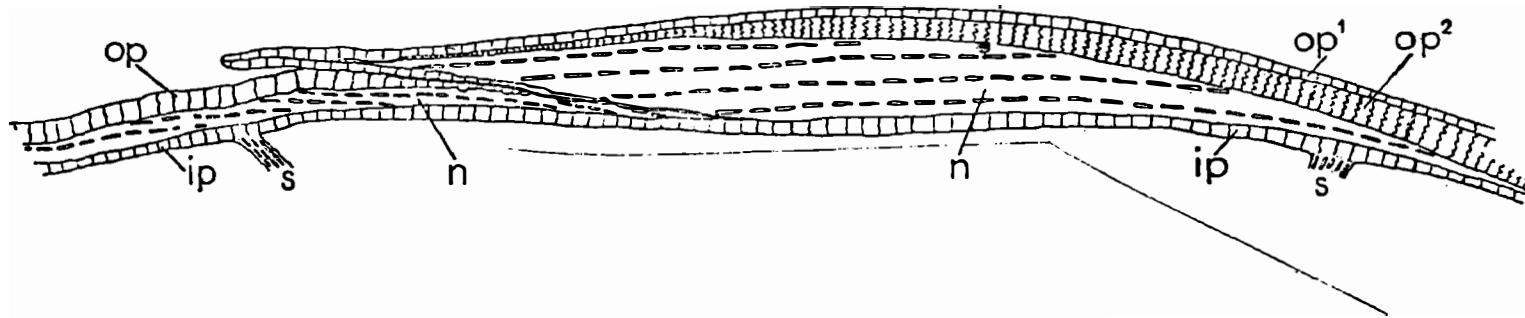


Рис. I. *Quenstedtoceras henrici* R. Douv.      Продольное сечение вентральной  
стенки раковины при первичном пережиге. Тот же образец и сечение, что и на  
рис. Ia, в приложения У; объяснения аналогичны таковым к рис. 3 по тексту

ми 3 и 4, 4 и 5 и 5 и 6 (рис. 2 в, с, а, н, i, j по тексту).

Снижающееся расстояние между просептой и второй септой, показанное на диаграммах (рис. 2 г по тексту), вызвано "инверсией" медиальных элементов задней части тела до образования второй септы. По этой причине <sup>В</sup> медиальном сечении измеряется расстояние между серединой просепты, которая в этой плоскости сильно наклонена вперед, и серединой второй септы, которая в этой же плоскости наклонена назад. В параллельном сечении, проходящем через седловину E/ L второй септы и через лопасть I, которая соответствует ей в просепте, первые две септы отстоят гораздо шире. Отличающаяся форма просепты лишает возможности получать сравнительные результаты по этому же методу.

В роде *Quenstedtoceras* относительная длина жилой камеры показывает высокую стабильность. Раковина ювенильных индивидуумов *Quenstedtoceras* имеет жилые камеры <sup>от</sup> 195° до 240°, в основном 225° длиной. Подобное наблюдается у образцов, чей пол уже был определён, но для которых ещё не установлены геронтические особенности.

Женские и мужские особи, у которых не видно геронтических стадий, имеют жилые камеры от 160° до 175°. Длина части оборота между просептой и окончанием первичного пережима достигает у некоторых образцов *Q. sp.* ювенильной степени соответственно 275°, 283° и 335°. Сектор оборота, измеренный от напросепты, предшествующей уменьшенной фрагмоконной камере (вторая или третья напросепта) до окончания первичного пережима, равняется в тех же образцах 225, 225 и 236° по длине, что идентично размерам у ювенильных образцов.

Начальная камера и первый оборот до окончания первичного пережима характеризуются у образцов *Quenstedtoceras* и *Kosmosce-*

гав своеобразным микроорнаментом, который, исключая порвич-

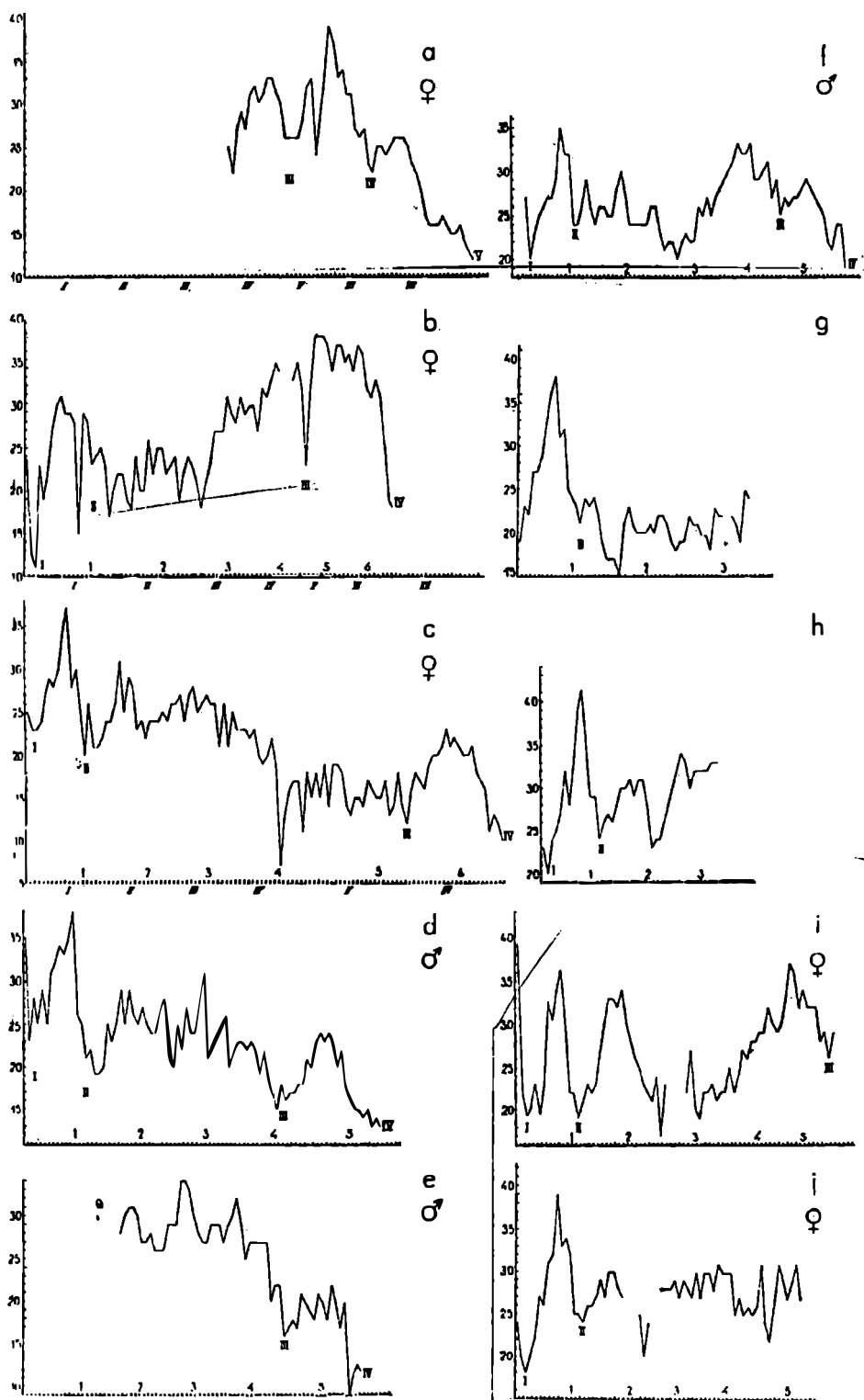


Рис.2. Диаграммы относительной густоты сент в следующих представителях рода *Quenstedtoceras* из Лукова: а *Q. vertumnum* (Леск.) ♀, z. PaL № Am .I/9, б *Q. vertumnum* (Леск.) ♀, z. Pa L. № Am.I/16, в *Q. henrici* R. Douv. ♀, z. PaL. № AmI/17, д-ф *Q. henrici* R. Douv .♂, z. PaL. № Am. I/I04<sup>107</sup>, 335, г *Q. sp. juv*

non henrici, Z.PAL. № Am. I/5, h Q. henrici R. Douv. juv.,  
 Z.PAL. № Am. I/18, i Q. mariae (d'Orb.) Q juv., Z.PAL  
 № Am. I/50I, j Q. vertunnum (Lesc.) Q, juv., Z.PAL. № Am.  
 I/159

ный пережим (приложение IV, рис. I,2), на остальной части ракови-  
 ны не наблюдается. Основными элементами этого орнамента на по-  
 верхности начальной камеры и первого оборота являются небольшие  
 бугорки. Их распределение неравномерное.

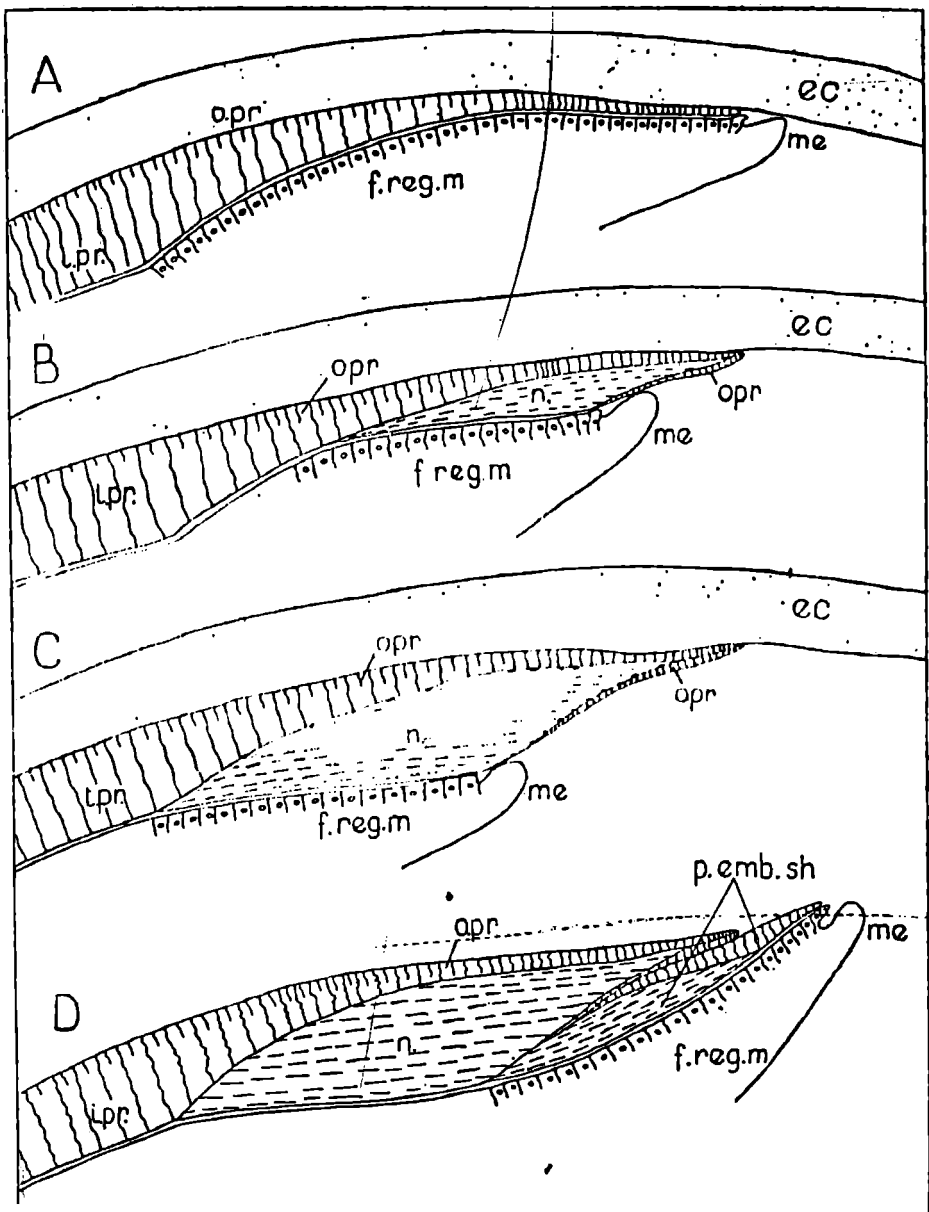


Рис.3. Диаграмма образования вздутия раковины у первичного пе-  
 режима; последовательные стадии утолщения: А-Д е.с.— оболочка

лиц; o.p.r. - внешняя часть призматического слоя; i.p.r. - внутренняя часть призматического слоя; n. - перламутровый слой вздутия раковины; m.e. - паллиальный край; f.reg .m. - физиологически активная зона мантии (зона секреции стенки раковины); p.e.m. sh. - постэмбриональная раковина

На поверхности раковины до первичного пережима не обнаружено никаких линий роста и границ перерыва.

Линии роста имеют сложное происхождение. С одной стороны это перерывы роста, заметные в поперечных сечениях всех слоёв, слагающих стенку, с другой стороны - валики и борозды, создающие рисунок микроорнамента, не зависящие от макроорнамента, не связанные с перерывами в структуре слоёв в сечении через стенки раковины. За первичным пережимом раковина аммонита покры-

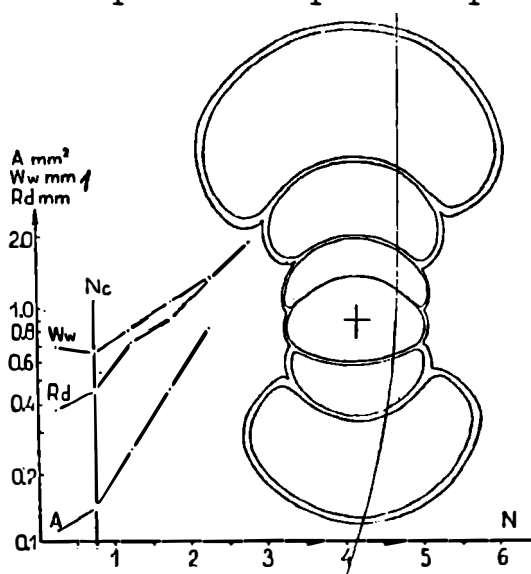


Рис.4. Возрастание некоторых параметров раковины на первых оборотах *Q. vertumnus* (Лоск.) Ш, З. РАЛ. № Ам. I/316. Ww - ширина оборота; Rd - радиус раковины; A - область поперечного сечения оборота; Nc - первичный пережим; N - количество оборотов:

I - мм

та линиями роста обоих типов, второй преобладает. Линии роста пер-

вого типа можно сравнить с границами слоев субпризматического и призматического слоев (см. Эрбена и др.,<sup>13</sup> прилож. 3, рис. 12, рис. 5 по тексту), встречающимися на раковине перед первичным пережимом.

На раковине аммонитов перед первичным пережимом также наблюдается несколько геометрических линий, что отличает эту часть от остальной раковины. В медиальном сечении значительная часть терминального сектора первого оборота (около  $140^\circ$ ) не характеризуется возрастанием радиуса спирали (рис. 5а, б по тексту). Начиная с первичного пережима, ~~хотя и не~~ увеличение ширины оборота и площади поперечного сечения происходит более быстро (рис. 4 по тексту). Неравномерность роста, выражающаяся в быстром увели-

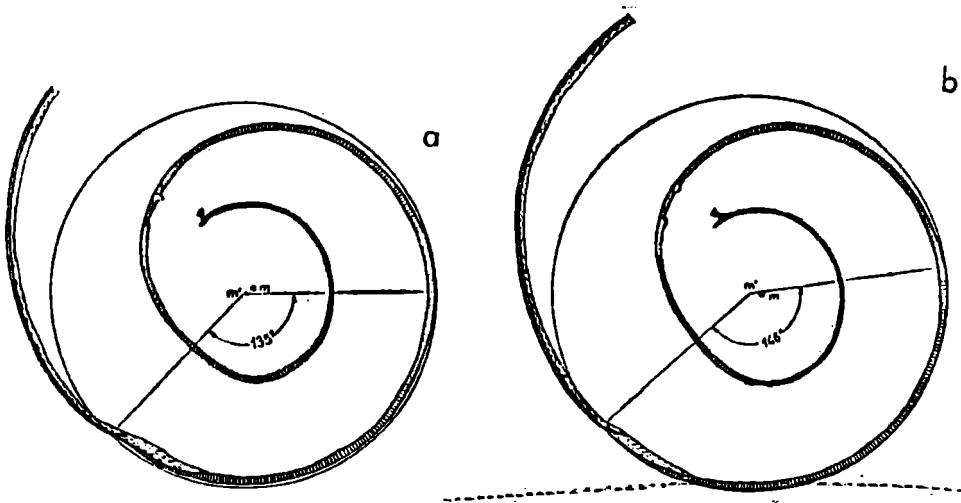


Рис. 5. Схематический чертёж заворота раковины двух представителей *Quenstedtoceras*, з. Раг. № А м 1/3, 6, показанного в медиальном сечении. Видно, что значительная часть терминального сектора эмбриональной раковины закручена без снижения спирального радиуса. *m* — середина начальных камер; *m'* — середина окружности

чения радиуса спирали за первичным пережимом (рис. 6 по тексту), — частое явление у *Quenstedtoceras* Неравномерность такого

типа не наблюдается, однако, на первичном обороте перед пережимом.

### Обсуждение

Особенности, на которые авторы ссылаются при разделении личиночного (в случае выделения трёх стадий) или эмбрионального (в случае двух стадий) от ювенильного этапа головоногих, относятся с одной стороны к стенке раковины, с другой стороны — к продуктам задней части тела индивидуума, т.е. сифонных элементов и септ.

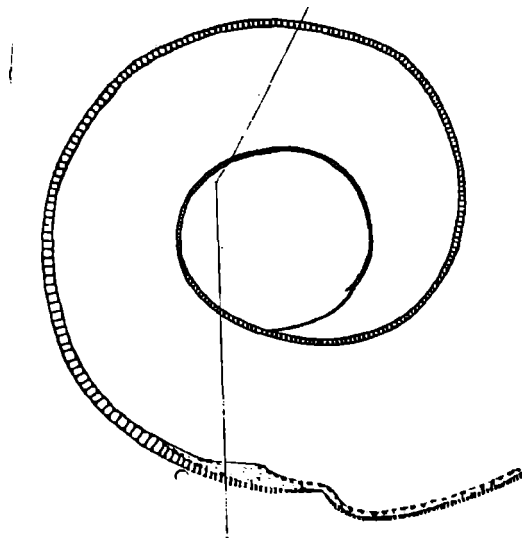


Рис.6. Схематический чертёж, показывающий резкое увеличение радиуса спирали за первичным пережимом у *Quenstedtoceras*

*R. Douv. juv* ., Z .PAL. № Am.I/I4

Изменения в структуре стенки раковины, встречающиеся близ первичного пережима, не вызывают особых сомнений относительно того, что они могут происходить вследствие перехода между двумя различными стадиями онтогенетического развития. Некоторые разногласия возникают всё же в вопросе, образуется ли вздутие раковины в результате метаморфоз личинки<sup>13</sup> или вследствие появления из оболочки яйца, по пути прямого развития<sup>7</sup>. Значительные сомнения касаются границы двух стадий, определяемой по структуре септ.

Считая возможным существование свободно плавающих личинок типа велигер, Эрбен, Фладж и Сил<sup>13</sup> коррелируют структурные изменения близ первичного пережима с изменениями между просептой и второй септой и считают их образованными одновременно как результат личиночных метаморфоз. Эти авторы всё же не могут ответить на вопрос, почему не только первая, но и вторая септа состоят из призматического слоя, а все остальные – из перламутрового. По Друцицу и Хиями<sup>7</sup>, вторая септа может также принадлежать одной и той же онтогенетической стадии, так как первая септа и различная форма просепты могут быть соответствующим образом связаны с образованием цекума, тогда как наклон вперёд задней части тела аммонита (дорсальная и вентральная седловины на просепте) может служить пространством для цекума. Имеется и третья возможность, пока никем не принятая во внимание, что наклон задней части тела аммонита имел значение приспособляемости к функции первичного гидростатического аппарата ювенильной формы.

Проблема различия связи просепты и внешней стенки раковины ещё не освещалась. Наблюдения Эрбена, Фладжа и Сила<sup>12, 13</sup> показывающие непрерывность структуры просепты и внутреннего призматического слоя начальной камеры, проводились только в медиальном сечении, а наблюдения Палфрамана<sup>24</sup> о непрерывности просепты и внутренней стенки раковины проводились на сечении, параллельном медиальному, но проходящему через лопасть I. Похоже, что просепта является продуктом задней части тела аммонита, которая только в первые моменты образовывалась в изолированных участках, параллельных стенке раковины.

В современных головоногих, например *Sepia* и *Nautilus*, чьи стенки играют роль гидростатического органа, появление из оболочки яйца знаменуется изменениями расстояний между септами.

В *Sepia officinalis* и *S. esculenta* восьмая септа, располо-

женная на самом укороченном расстоянии от предыдущей, является первой постэмбриональной септой<sup>5</sup>. Изучая ёмкость фрагмоконных камер в *Nautilus macromphalus*, Дентон и Джилпин-Браун обнаружили между четвёртой и пятой камерами, считая от апикальной части раковины, уменьшение ёмкости, которое они сравнивают с уменьшением расстояния между седьмой и восьмой септами в *Sepia*. Существует два мнения о количестве септ в эмбриональной раковине *Nautilus pompilius* т.е: 1) что эмбриональная раковина до появления из яйца имеет около семи септ и что следующие постэмбриональные септы расположены на укороченном расстоянии от предыдущей<sup>31,22,30</sup> и 2) что эмбриональная раковина имеет только две или три септы<sup>9</sup>. Более того, согласно последней точке зрения различия в расстояниях, видимо, обособляются между эмбриональной и постэмбриональной септами (см. Эйхлера и Ристеда<sup>9</sup>, рис.4).

Уменьшение или изменение расстояний между септами у *Quenstedtoceras*, которое приходится между 3 и 4, 4 и 5 и 5 и 6 септами можно сравнить с подобными различиями между последней эмбриональной и первой постэмбриональной септами в *Sepia* и *Nautilus*.

Постоянство длины жилой камеры у *Quenstedtoceras* подтверждает правильность корреляции переднего края первичного пережима и перламутровой септы (которая предшествует уменьшенной камере начального сектора фрагмокона) как крайними элементами эмбриональной раковины.

В современных головоногих процесс появления из оболочки яйца связан с действием энзимов на эти оболочки, но кроме того это в большой степени и механическое явление эмбриона изнутри с последующим отбрасыванием оболочки<sup>34</sup>. В случае тесного прилегания внешней (вентральной) стенки раковины к оболочке яйца,

что, вероятно, наиболее близко аммонитам, механическое действие эмбриона направлено и к оболочке яйца, и краю раковины. Утоненный край раковины, состоящий только из одного призматического слоя, кристаллы которого относительно тонки и ориентированы своей длинной стороной перпендикулярно поверхности раковины, могут разбиваться на кусочки. Наблюдаемое отодвигание паллиального края оставляет место для вздутия раковины в конце эмбриональной стадии (оно непосредственно предшествует "проклёвыванию" из яйца), а само утолщение являлось проявлением приспособляемости к условиям и имело целью укрепление утонённого края раковины, состоящего из одного призматического слоя. Эрбеном, Фладжем и Силом<sup>12</sup> также допускалось отодвигание паллиального края в процессе образования вздутия раковины при первичном пережиме, но авторы связывали его с далеко зашедшими изменениями размещения мантии в ходе метаморфозы личинки. Надавливание на передний край раковины для того, чтоб молодая особь могла занять удобное положение после появления из яйца, вероятно, было другим действием приспособления, связанным со вздутием раковины на первичном пережиме.

Оболочки яиц всех современных декапод состоят из желеобразного вещества различной консистенции. В процессе эмбриогенеза размеры оболочек представителей одного рода могут увеличиваться, что во многом напоминает некоторые морские гастроподы.<sup>27</sup> На заключительной стадии роста эмбрионы аммонитов, уже имеющие примитивный гидростатический аппарат, отличаются большим объёмом по сравнению с остальным телом. Эти размеры крупнее, чем у современных головоногих, и отсюда очень может быть, что у аммонитов процесс роста оболочек яиц тоже встречается. Сферические формы, описанные Леманном<sup>15</sup> как "Eihülen von *Eleganticeras*?", почти равны по размеру начальной камере у *Eleganticeras*, но

ни разу внутри не было найдено никаких остатков эмбрионов.

Нижеследующие факты можно объяснить, допуская, что эффект оболочки на рост эмбриональной раковины был ограничен: 1) у эмбриональной раковины аммонитов, как правило, отсутствует орнамент, характерный для постэмбриональной раковины, а именно, шипы и рёбра, для образования которых необходимо неподжатое положение паллиального края; 2) промежуточное расположение линий роста на эмбриональной раковине может быть объяснено, как это сделано выше (пункт 1) и отчасти, как более высокая степень стабильности условий питания и физико-химической обстановки внутри оболочки яйца; 3) наличие довольно длинного терминального сектора эмбриональной раковины, у которого не отмечено возрастания радиуса спирали и ширины оборота, а также замечено незначительное увеличение поперечного сечения.

Первые неправильного характера изменения к увеличению параметров, упомянутых выше, встречаются за первичным пережимом. Незначительное увеличение радиуса внешней спирали над остальным сектором эмбриональной раковины в современных *Nautilus pompilius* было замечено Эйхлером и Ристедом<sup>9</sup>.

Подытоживая высказанные соображения, можно отметить, что 1) изменения хода линий роста и окраски раковины, понимаемых Эрбеном,<sup>10</sup> Эрбеном, Фладжем и Силом<sup>13</sup>, и Маковским<sup>21</sup> как результат личиночных метаморфоз, отмечается также на границе между эмбриональной и постэмбриональной раковинами у современных *Nautilus*<sup>30,9</sup>; 2) изменения в структуре раковины, регистрируемые у аммонитов при первичном пережиме, вероятно, не синхронны изменениям между первой и второй септами. Это ставит под вопрос важность этих изменений, интерпретируемых как метаморфозы личинок; 3) некоторые морфологические свойства сектора раковины аммонитов, достигших

первичного пережима, могут быть объяснены ограничивающим воздействием оболочек яйца на рост эмбриональной раковины; 4) нет доказательств обособления начальной камеры в самостоятельную стадию развития только на основании морфологии и структурных различий. Как вытекает из наблюдений Дентона и Джилпин-Брауна<sup>4</sup>, начальную сферическую камеру аммонитов следовало бы считать скорее как элемент хорошо развитого гидростатического органа, представляющего собой средство приспособления к планктонной форме жизни на ранних ~~пост-~~ эмбриональных стадиях. Проблема аналогичным образом представляется Друщицем, Догужаевой и Михайловой<sup>8</sup> и Захаровым (1972); 5) проблема гомологизации эмбриональных структур аммонитов и личиночных структур других моллюсков<sup>21, стр.331</sup> требует дальнейшего изучения у палеозойских групп и более широкого обмена мнений.

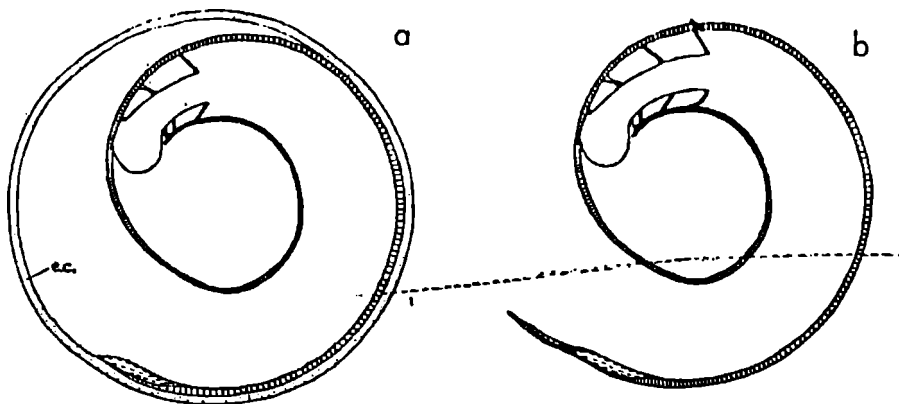


Рис.7. Диаграмма последней стадии эмбрионального развития (а) и ранней стадии постэмбрионального развития (б) оболочки яйца (е.с.)

### Постэмбриональное развитие аммонитов рода

#### Quenstedtoceras Hyatt

Диаграммы относительной густоты септ, построенные для большого количества мужских и женских особей рода *Quenstedtoceras* показывают ряд неправильностей, которые можно было бы объяснить, сравнивая их со строением современных декапод (рис.2а-г по тек-

сту).

Начиная со второй септы (положение просепты не сравнимо с последующими септами с точки зрения углового положения), можно выделить на этих диаграммах мужских и женских форм депрессии, соответствующие концентрации септ, и подъёмы, соответствующие их отстоянию друг от друга. Расположение некоторых депрессий выдерживается очень хорошо по отношению к количеству оборотов.

Минимум первой депрессии встречается за первой, второй и третьей перламутровыми септами во всех изученных образцах. Во всех особях, независимо от пола, за первой депрессией располагается очень крутой подъём, заканчивающийся второй депрессией и приуроченный к началу второго оборота. Сектор диаграммы с очень изменчивым ходом в отдельных образцах расположен за второй депрессией. Этот сектор характеризуется значительными амплитудами флуктуаций. Некоторые менее выраженные депрессии и подъёмы, располагающиеся в этом секторе, расположены в разных образцах по-разному. В мужских особях этот сектор заканчивается отчётливой депрессией, которую можно считать третьей, минимум которой приходится на начало или середину расстояния пятого оборота (рис. 2 а-е по тексту). Последний сектор диаграммы мужских особей идёт на повышение, более или менее отчётливое по отношению к третьей депрессии, оно заканчивается в четвёртой депрессии, обычно расположенной ниже, чем третья. Расположение четвёртой депрессии стабильное, оно приходится на пятый и пятый с одной-двумя третьими оборот (рис. 2 а-г по тексту).

В женских особях депрессия, обозначенная как третья, сохраняет более или менее постоянное положение, она занимает вторую половину пятого оборота или первую половину шестого (рис. 2а-с по тексту). Ширина этой депрессии изменчива. Последний сектор диа-

граммы относительной густоты септ у женских особей *Quenstedtoceras* образован одним или двумя подъёмам (рис.2а-с по тексту). Первый из них заканчивается в четвёртой, а второй-в пятой депрессиях. Расположение четвёртой депрессии постоянное примерно на середине шестого оборота, а также и пятой депрессии в середине восьмого оборота. В тех же женских особях четвёртая депрессия является финальной, что вытекает из морфологии жилой камеры (рис.2с по тексту; прил. УІ, рис.Іа, б ).

Можно отметить значительную индивидуальную изменчивость в поведении кривых относительной густоты септ, но элементы кривых, перечисленные выше, являются характерными с почти постоянным расположением у представителей рода и может быть установлена на каждой диаграмме. Идеализированные кривые относительной густоты септ у рода *Quenstedtoceras* изображены на рис.8 по тексту.

#### Сопоставления и интерпретация результатов

Некоторые отклонения в онтогенетическом развитии рода *Quenstedtoceras* можно объяснить, сравнивая их с современными Головоногими в особенности с относящимися к *Miopoda*

Зависимость роста моллюсков от условий окружающей среды в целом известна. У головоногих зимние периоды заметны по остановке роста массы тела<sup>34</sup>. У пелеципод зимний период и период икрометания заметны по одинаковым меткам на раковинах<sup>25</sup>. Таким образом, можно предположить, что параметры раковин как признака роста зависят с одной стороны от внешних факторов - температуры, солёности и т.д., а с другой стороны от факторов, относящихся к жизненным циклам, т.е. например, сексуальному, или факторов изменения условий и способа жизни, "проклёвыванием" из

оболочки яйца на определённых стадиях онтогенетического развития. Тесная корреляция между годовым и сексуальным циклами<sup>I,33,34</sup> наблюдается у современных декапод, такая же, как и большинства сохранившихся моллюсков.

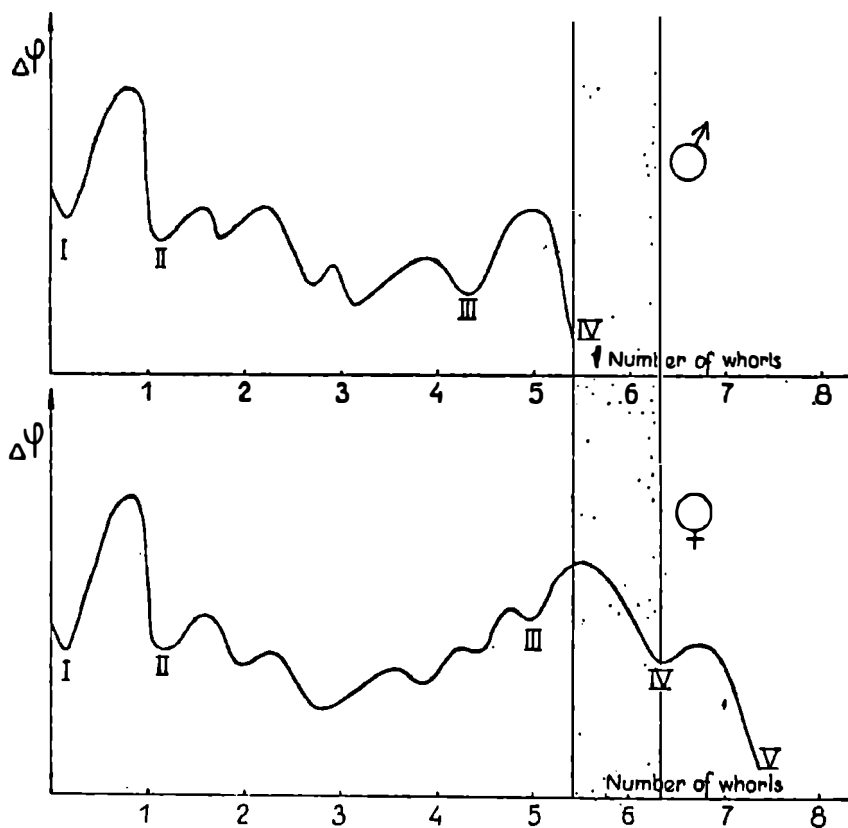


Рис.8. Идеализированные кривые относительной плотности септ у рода *Quenstedtoceras*. Депрессии обозначены римскими цифрами. Точки соответствуют области морфологического пробела одного витка в задней части тела диморфизма типа "А":

I - количество оборотов

Биологическое значение первой депрессии может быть связано, как говорилось выше, с "проклёвыванием" из оболочки яйца. Крутой подъём между первой и второй депрессиями может увязываться с личиночной стадией, как считают тевтологи, дающие наименование личинки самой ранней постэмбриональной стадии, где способ жизни пелагический. Период жизни на стадии личинки име-

ет различную продолжительность, достигающую нескольких дней у *Sepia officinalis* до трёх месяцев у *Loligo vulgaris*. Затем личинка опускается на дно.<sup>34</sup> Считая, что "проклёвывание" из оболочки происходит при тех же условиях, что и отложение яиц, т.е. при относительно высокой температуре, можно предположить, что увеличение расстояния между септами (подъёмы кривых) соответствуют относительно быстрому росту краёв раковины при участии паллиального края. Место, в котором современные декаподы откладывают свои яйца, должно удовлетворять вполне определённым условиям в инкубационный период. При сдвиге температурной границы как вверх, так и вниз у того или иного вида в этот период молодь может вообще не появиться из яиц.<sup>1,33,34</sup> Места икрометания и кладки яиц также постоянны, поэтому некоторые виды часто преодолевают большие расстояния, чтобы достичь мест икрометания. *Miopsida*, о которых известно как о неритовых головоногих, достигают неглубоких прогретых солнцем заливов, иногда глубиной несколько сантиметров, и там происходит кладка яиц.<sup>1,33,34</sup> *Oegopsida* или океанические головоногих, мигрируют часто к более далёким тёплым зонам океанов.<sup>34</sup>

Очень хорошо развитый гидростатический орган, чаще всего сферическая начальная камера и несколько других фрагментных камер являлись средством приспособления к пелагическому (планктонному) способу существования личинок аммонитов.

У личинок современных головоногих удельный вес тела всегда немного больше, чем у морской воды, но они держатся в поверхностных слоях воды по причине работы их плавников и чрезвычайно хорошо развитых сифонов. Для этого они также могут пользоваться турбулентцией морских течений.<sup>34</sup> У аммонитов плавники, вероятно, не встречаются, так как их тела одеты в раковины, а сифон,

даже будучи хорошо развитым, должен был бы преодолевать значительное сопротивление воды, действующее на довольно большую раковину. Главная роль на личиночной стадии аммонитов, видимо, отводится вертикальным движениям. На многих кривых не наблюдается больших отклонений от среднего отрезка между первой и второй депрессиями, что может указывать на стабильность условий среды на личиночной стадии. Вторая депрессия может знаменовать окончание личиночной стадии и переход к обитанию в более глубоких водах,

Сектор кривой между второй и третьей депрессиями, характеризующийся большой изменчивостью позиции и большими амплитудами флуктуаций, соответствует как раз этому переходному периоду. Вполне вероятно, что аммониты на этой стадии пребывают в донной зоне не очень глубоких морей и передвигаются там горизонтально в поисках корма. Из анализа и сравнения челюстных устройств мезозойских аммонитов и современных головоногих, проведённых Кайзером и Леманном<sup>I4</sup> и Леманном<sup>I6</sup>, следует, что мезозойские питались не очень мобильной пищей, что подтверждается находками образцов с сохранившимися остатками пищи (Леманн и Вайтшатц 1975).

Третья депрессия знаменует начало сексуального цикла, заключающегося в созревании гонад, возможной миграции к местам икрометания и пребывании в этих местах при одновременной эвакуации сексуальных продуктов.

У мужских особей обнаруживался только один сексуальный цикл, заканчивающийся в четвёртой депрессии. У женских особей в четвёртой депрессии заканчивался первый сексуальный цикл, тогда как на пятую приходилось течение второго сексуального цикла. Следовательно, женские особи могли иметь один или два сексуальных цикла (прил. У I-IX).

Мужские и женские особи рода *Quenstedtoceras* с геронтическими свойствами имеют укороченную жилую камеру (прил. УШ, рис. 3а, б), что было замечено также Маковским<sup>19</sup>. Укорочение геронтической жилой камеры можно отнести за счёт атрофии сексуальных органов по окончании сексуального цикла.

У мужских представителей созревание гонад обычно приходилось на зиму, осень или весну.<sup>34</sup> У некоторых разновидностей современных головоногих существует один сезон икрометания за всю жизнь, у других - больше, но обычно последний заканчивается с уменьшением гонад и смертью. Описывались случаи, когда около мест кладки яиц на дне были участки, покрытые мёртвыми телами головоногих<sup>1</sup>. Созревшие гонады составляли значительную часть веса, например, у *Ommastrephidae* яичники, яйцевод и нидаментальные железы женских особей составляют 30-35 % от веса тела<sup>34</sup>. У мужских особей вес этих органов был несколько меньше в процентном отношении к весу тела. Вырождение таких больших органов должно было иметь следствием большие изменения в весе тела и его пропорциях.

Различие между окончанием сексуального цикла у мужских особей и первого цикла у женских особей *Quenstedtoceras* оквз- тывало почти один оборот. Различия, вероятно, связаны с более поздним созреванием женских особей и более быстрым их ростом в этот период.

Головоногие достигают половой зрелости на середине или в конце своей жизни. Мужские особи созревают всегда ранее женских, и это касается и представителей, у которых органы крупнее, и представителей, у которых они меньше по сравнению с женскими, например, у *Sepioteuthis lessoniana* мужские особи ~~xxxxx~~ зрелые в сексуальном отношении через 6 месяцев, а женские - через 12-14<sup>34</sup>.

Приведённые факты объясняют причину морфологического пробы-  
ла в один оборот, замеченного Маковским, <sup>19,20</sup> между мужскими  
и женскими формами у рода *Quenstedtoceras*.

Кривые относительной густоты сепа могут служить основой для  
определения продолжительности жизни аммонитов. Корреляция го-  
дового и сексуального циклов вообще присуща беспозвоночным. Мож-  
но допустить, со всей вероятностью, что у аммонитов подобно со-  
временным головоногим сексуальный цикл коррелируется с годо-  
вым, а отсюда четвёртую депрессию у мужских и пятую или четвёр-  
тую (если она последняя) у женских особей, соответствующие окон-  
чанию последнего сексуального цикла, следует соотносить с осе-  
нью или зимой. У женских особей четвёртая депрессия, разделяю-  
щая два подъёма кривых, связана, вероятно, с промежутком или  
минимумом интенсивности сексуального цикла, приходящегося обыч-  
но на зиму. У современных головоногих сезон кладки имеет пе-  
ременную продолжительность и в значительной степени зависит от  
географической широты. Те разновидности, которые живут в более  
высоких широтах, имеют относительно непродолжительный сезон  
кладки летом или осенью. У других из тропической зоны сезон  
кладки протягивается, включая раннюю весну и позднюю осень. <sup>I, 33, 34</sup>

В тропической и субтропической зонах живут разновидности голо-  
воногих, у которых кладка продолжается весь год, но при этом  
можно выделить пиковый период в самое тёплое время.<sup>34</sup>

Определение продолжительности периода, предшествующего окон-  
чанию первого сексуального цикла производится с меньшей уве-  
ренностью. Следует принять во внимание, что у современных де-  
капод скорость роста ювенильных форм выше, чем на более позд-  
них стадиях онтогенетического развития.<sup>34</sup> У аммонитов это долж-  
но было бы проявляться в большем количестве ювенильных оборо-

тов в годовом цикле, чем у форм на более поздней стадии онтогенетического развития. Очень может быть, что зимнему периоду соответствует стадия онтогенетического развития, угадываемая по сектору кривой между второй и третьей депрессиями. Этот промежуток колеблется по положению, в зависимости от сезона года, когда откладывались яйца и "проклёвывалась" оболочка.

У мужских особей рода *Quenstodtoceras* он достигается в возрасте двух лет, у женских при наличии двух сексуальных циклов - к трём годам.

Выводы, к которым пришли Стал и Джордан<sup>29</sup> на основании изучения палеотемператур по юрским аммонитам и согласно которым годовой рост у *Quenstodtoceras* предположительно достигает одной четверти - одной трети оборота и двух пятых оборота у *Stauphenia*, скорей всего неправильны. В обоих случаях этими авторами изучались лишь фрагменты оборотов. Изучая *Quenstodtoceras* из Лукова автор данной работы смог найти на фотографиях, что образец скорей относился к женской особи *Q. vertumnum* около 8 см в диаметре, и отсюда депрессия на кривой палеотемператур<sup>29, рис. 2</sup> соответствует четвёртой у женских особей на кривой относительной густоты септ.

Более надёжными являются результаты Вестермана,<sup>32</sup> выделившего от четырёх до шести годовых циклов на основании многих признаков, а также данные Ошли<sup>23</sup> и Рибера<sup>26</sup> по расстояниям между септами; но Вестерман не принял во внимание тот факт, что не все концентрации септ, в особенности на начальной стадии развития, соответствуют сезонным изменениям условий.

Среди женских особей *Quenstodtoceras* из Лукова, найденных с прекрасно сохранившимися раковинами, очень редки раковины без многочисленных повреждений при их жизни. Эти поврежде-

ния встречаются на сглаженных частях раковин, соответствующих зрелым в сексуальном отношении индивидуумам (прил. УІ, рис.3, 4). На более ранних стадиях онтогенетического развития женских и мужских особей повреждения при жизни очень редки. Вероятнее всего, что большинство из них имеет место в сезон кладки, когда яйца откладываются на дне неглубоких прибрежных участков моря. Яйца всех современных *Miopsida* I,33,34 откладываются в подобных условиях.

#### Объяснения к приложениям на вкладках

##### Приложение ІУ

Рис.І. *Quenstedtoceras* sp.juv., Lukow, келловой, z. PAL. № Ам. І/І9, негативная пластинка № Sc. 9.254. Сравнение ~~поверхности~~ постэмбриональной раковины и эмбриональной раковины на участке, определённом Эрбеном как первое изменение роста, увеличение X 1000.

Рис.2. *Quenstedtoceras* sp.a, juv., Lukow, келловой, z. PAL. № Ам. І/20, негативная пластинка № Sc. 9.252. Поверхность первого оборота постэмбриональной раковины с заметными линиями роста, увеличение X 1000.

##### Приложение У

Рис.Іа, б *Quenstedtoceras henrici* R.D. <sup>Lukow</sup> juv., келловой, z. PAL. № Ам. І/2І, негативная пластинка № Sc. 9.242-9. 247. Продольное сечение вентральной стенки раковины у первичного пережима, увеличение X 1200

##### Приложение УІ

Рис.І. *Quenstedtoceras henrici* R.D. <sup>Lukow</sup> juv., келловой, z. PAL. № Ам. І/І7. а-вид сбоку; б- медиальное сечение женской особи с закон-

ченным первым сексуальным циклом; концентрация последних септ соответствует четвёртой депрессии, увеличение X 0.61.

Рис.2. *Quenstedtoceras mariae* (d'Orb.) , Луков, келловой, Z . РАЛ. № Ам. I/7 а-вид сбоку; б - медиальное сечение женской особи с двумя сексуальными циклами, увеличение X 0.44.

Рис.3. *Quenstedtoceras vertumnus* (Леск.) Луков, келловой, Z .РАЛ. № Ам. I/22. Вид вентральной стороны с отчётливыми следами повреждений при жизни моллюсков в большом секторе края раковины. Эти повреждения могли появиться в зоне борьбы близ дна, увеличение X 0.70.

Рис.4. *Quenstedtoceras henrici* R.Douv. Луков, келловой, Z . РАЛ. № Ам. I/23. Часть боковины, покрытая линиями роста с двумя зонами отклонений их хода, интерпретируемыми как повреждения небольшого сектора паллиального края, увеличение X 0.84

#### Приложение VII

Рис.1. *Quenstedtoceras vertumnus* (Леск.) , Луков, келловой, Z . РАЛ. № Ам. I/9 а-вид сбоку; б - медиальное сечение женской особи с двумя сексуальными циклами. Заключительная концентрация септ соответствует пятой депрессии, увеличение X 0.36.

Рис.2. *Quenstedtoceras vertumnus* (Леск.) , Луков, келловой, Z . РАЛ. № Ам. I/16. а-вид сбоку; б - медиальное сечение женской особи с единственным сексуальным циклом. Заключительная концентрация септ соответствует 4-ой депрессии, увеличение X 0.73.

Рис.3. *Quenstedtoceras mariae* (d'Orb.) , Луков, келловой, Z . РАЛ. № Ам. I/8 а-вид сбоку; б - медиальное сечение женской особи с двумя сексуальными циклами. Заключительная концентрация септ соответствует пятой депрессии, увеличение X 0.39.

#### Приложение VIII

*Quenstedtoceras henrici* R.Douv., Луков, келловой, Z . РАЛ. №№ Ам. I/104, 106, 107. Заключительные концентрации септ 1б, 2б

и 3<sub>b</sub> соответствуют четвёртой депрессии. 3<sub>a</sub>, 3<sub>b</sub> - образец с геронтическими свойствами со сглаженной устьевой частью и заметно укороченной жилой камерой. Натуральная величина

### Приложение IX

Рис.1. *Quenstedtoceras mariae* (d' Orb.) , Луков, келловей, Z. PAL. № Am. I/501. а-вид сбоку; б- медиальное сечение несозревшей женской особи. Последние септы находятся в пределах третьей депрессии. Натуральная величина.

Рис.2. *Quenstedtoceras mariae* (d' Orb.) , Луков, келловей, Z. PAL. № Am. I/12. а-вид сбоку; б- медиальное сечение мужской особи в конце её сексуального цикла. Последние слабо сконцентрированные септы находятся в пределах четвёртой депрессии. Натуральная величина.

Рис.3. *Quenstedtoceras henrici* R. Dow, Луков, келловей, Z. PAL. № Am. I/335. а - вид сбоку; б - медиальное сечение мужской особи в конце её сексуального цикла. Последние септы находятся в пределах четвёртой депрессии. Натуральная величина.

### Список литературы

- 1 АКИМУШКИН, И. И. 1963. Golovonogie molljuzki morej SSSR. — 1-235, Moskva.
- 2 BIRKELUND, T. 1967. Submicroscopic shell structures in early growth — stages of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). — *Med. Dansk Geol. For.* 17, 1, 95-101+Pl. 1-4, København.
- 3 — & HANSEN, J. 1968. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. — *Ibidem*, 18, 70-78+Pl. 1-4.
- 4 DENTON, E. J. & GILPIN-BROWN, J. B. 1961. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). — *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, 41, 2, 319-342, Cambridge.
- 5 — & — 1966. On the buoyancy of the pearly Nautilus. — *Ibidem*, 46, 3, 723-759.
- 6 ДРУЗЧИЦ, В. В. 1956. Низшемеловые аммониты Крыма и северного Кавказа. — 1-147+Pl. 1-13, Moskva.
- 7 — & KIHAMI, N. 1970. Zhoende septa stenci protokoncha i načalnyh obratov raketviny nekotorych ramemelovych ammonitov. — *Paläont. Zurn.* 1, 35-47, Moskva.
- 8 ДОГУЗШАЕВА Л. А. & МИХАЙЛОВА, Л. А. 1973. Planktonnaja stadija w Ėzmi ammonitov. Tez. Dokl. XIX Sesil Wses. Pal. Obse, Leningrad.
- 9 EICHLER, R. & RISTEDT, H. 1966. Untersuchungen zur Fröntogenie von *Nautilus pompilius* (Linné). — *Paläont. Zeitschr.*, 40, 3/4 173-191, Stuttgart.
- 10 ERBEN, H. K. 1962. Über den Prosipho, die Prosatur und die Ontogenie der Ammonoidea. — *Ibidem*, 36, 1/2, 90-108, Stuttgart.
- 11 — 1964. Die Evolution der ältesten Ammonoidea (Lfg. I). — *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 120: 3, 107-212, Stuttgart.
- 12 FLAJS, G. & SIEHL, A. 1968. Ammonoids: Early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. — *Nature*, 219, 5152, 396-398, London.
- 13 — & — 1969. Die Fröntogenetische Entwicklung der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden. — *Palaeontogr. Abt. A*, 132, 1-3, 1-54+Pl. 1-15, Stuttgart.

- 14 KAISER, P. & LEHMAN, U. 1971. Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden. — *Paläont. Ztschr.*, 45, 1/2, 18-32, Stuttgart.
- 15 LEHMAN, U. 1966. Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias Geschichte. — *Ibidem*, 40, 1/2, 26-55, Stuttgart.
- 16 — 1967. Ammoniten mit Kieferapparat und Adula aus Lias Gschichten. *Ibidem*, 41, 1/2, 38-45, Stuttgart.
- 17 — 1967. Ammoniten mit Tintenbeutel. — *Ibidem*, 41, 3/4, 132-136.
- 18 MAKOWSKI, H. 1952. La faune Callovienne de Łuków en Pologne (Fauna kellowajska z Łukowa). — *Palaeont. Pol.*, 4, 1-2, Warszawa.
- 19 — 1962. Recherches sur le dimorphisme sexuel chez les Ammonoidés (Badania nad dymorfizmem płciowym u Ammonoidea). — Księga pamiątkowa ku czci profesora Jana Samsonowicza, 32-42, Warszawa.
- 20 — 1962. Problem of sexual dimorphism in ammonites (Zagadnienia dymorfizmu płciowego u amonitów). — *Palaeont. Pol.*, 12, 1-02 (Pl. I-XX), Warszawa.
- 21 — 1971. Some remarks on the ontogenetic development and sexual dimorphism in the Ammonoidea (Uwagi o rozwoju ontogenetycznym i dymorfizmie płciowym u Ammonitów). — *Acta Geol. Pol.*, 21, 3, 321-340, Warszawa.
- 22 NAEF, A. 1928. Die Cephalopoden. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel., *Zool. Stat. Neapel.*, 35, 2, Rom-Berlin.
- 23 OECHELE, E. 1958. Stratigraphie und Ammonitenfauna der Sonnlinsen Schichten des Filschits unter besonderer Berücksichtigung der Sowerby-Zone (Mittlerer Dogger, Württemberg). *Palaeontogr. Abt. A.* 111. 1-4, 47-129, Stuttgart.
- 24 PALFRAMAN, D. F. B. 1967. Mode of early shell growth in the ammonite *Promicroceras marstonense* Spath. — *Nature*, 216, 5120, 1128-1130, London.
- 25 RHOADS, C. D. & PANNELLA, G. 1970. The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology. — *Lethaia*, 3, 2, 143-161, Oslo.
- 26 RIEBER, H. 1963. Ammoniten und Stratigraphie des Braunjura der Schwäbischen Alb. — *Palaeontogr. Abt. A.* 122, 1-3, 1-89, Stuttgart.
- 27 ROGINSKAIA, I. S. 1962. Kládki goložabernych molljuskov belogo morja. — In Zenskewitch, L. A. *Biology of the White Sea.* — 1, 201-214, Moskva.
- 28 RUZHENTSEV, V. E. & SHIMANSKIJ, V. N. 1954. Nizneperskiye sesvernutyje i sognutyje nautiloidei južnogo Urala. — *Tr. Paleont. Inst.*, 50, 37-43, Moskva.
- 29 STAHN, W. & JORDAN, R. 1969. General considerations on isotopic paleotemperature determinations and analyses on Jurassic ammonites. — *Earth and planetary science letters*, 6, 173-178, Amsterdam.
- 30 STENZEL, H. B. 1964. Living Nautilus. — In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Moor, R. C. (ed.) — part K (Nautiloidea) 59-93, Lawrence, Kansas.
- 31 WILLEY, A. 1896. Zoological observations in the South Pacific. — *Quart. Journ. Micro. Sci.*, 39, 154, 219-231, London.
- 32 WESTERMANN, G. E. G. 1971. Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic Ammonoids. — *Life Sci. Contr., R. Ont. Mus.*, 78, Toronto.
- 33 ZUEV, G. W. 1971. Golovonogie molljuskij severo-zapadnoj časti Indijskogo Okéana. — 1-223, Kijev.
- 34 — & NESIS, K. N. 1971. Kalmary., 1-348. Moskva.