

УДК 564.581

В. А. ГУСТОМЕСОВ

ФОРМА И ФУНКЦИИ РОСТРА BELEMNOIDEA

Рассматриваются факторы, определяющие форму ростра белемнойд. Особое внимание уделено функции ростра как противовеса и образу жизни белемнитов. Влияние этих факторов доказывается путем сравнения форм ростров разных таксонов и сравнением данных по их изменению в онтогенезе.

Многие специалисты пытались выяснить функциональное значение ростра белемнитов. Благодаря их работам (Abel, 1916; Naef, 1922; Stevens, 1965; Найдин, 1969) выяснено немало, и тем не менее до сих пор в ростре белемнитов больше неизвестного, чем известного. Нет единого мнения относительно функционального значения ростра в целом. Отчего зависит форма ростра — проблема, которую еще нужно решать. Например, почему многие виды белемнитов имеют вздутую позади альвеолы форму? Подобных вопросов, на которые пока нет удовлетворительного ответа, возникает немало. Решить их весьма трудно, так как современные сородичи белемнитов не обладают такой раковиной, какую имели белемниты. Поэтому для выяснения функционального значения, биологического смысла ростра и его признаков необходимо обращаться к выявлению закономерностей строения, индивидуального и исторического развития ростров, сравнению отдельных признаков различных таксонов. Как будет показано далее, не последнюю роль может иметь моделирование.

Разные авторы придерживаются различных взглядов на то, какие функции выполнял ростр белемнитов. Обычно считают, что ростр выполнял не одну функцию (Abel, 1916; Naef, 1922; Roger, 1952; Крымгольц, 1958; Густомесов, 1956, 1961; Stevens, 1965; Найдин, 1969). После издания книги О. Абеля (Abel, 1916) считалось, что ростр служил балансиром или противовесом и что эта функция была одной из основных. Большинство современных специалистов признает эту функцию, но не уточняет ее роли. Полностью ее отрицают, пожалуй, только К. А. Кабанов (1959) и Г. К. Кабанов (1967). Они считают, что основной и единственной функцией ростра белемнитид являлась функция опорного органа, поддерживающего ткани заднего конца тела (Кабанов, 1967, стр. 27). Г. К. Кабанов правильно подчеркнул, что ростр нес опорную функцию. Об этой функции писали и ранее (Крымгольц, 1958), но ее нередко и упускали из вида (Густомесов, 1961). Отрицание же функции противовеса нужно считать ошибочным, оно основано на неверном допущении, что ростр был эластичным, легким. Факты, противоречащие тому, что ростр был эластичным, приводились неоднократно (Pugaczewska, 1961; Найдин, 1969; Али-Заде, 1972). Лучшим подтверждением тому, что ростр был твердым, являются прижизненные переломы ростров, описанные несколькими специалистами. Автор этой статьи имел в своем распоряжении три образца (сборы В. П. Орлова в коллекциях Геологического музея МГРИ) с явными признаками прижизненного перелома и последующего зарастания. Один из них изображен (Густомесов, 1961, рис. 4, фиг. 10). Эти (и им подобные) образцы

не оставляют сомнения в том, что ростр при жизни белемнитов был твердым. Кроме того, существует ряд других доказательств первичной твердости ростра. Если ростр не был эластичным и состоял преимущественно из карбоната кальция, он не мог не быть противовесом.

Д. П. Найдин считает, что ростр при жизни животного был твердым. Вместе с тем он полагает, что «ростр вряд ли был существенно необходим для „утяжеления“ заднего конца тела белемнита, чтобы обеспечить его горизонтальное положение. Основное назначение ростра было иным: он обеспечивал надежное и прочное крепление плавников» (Найдин, 1969, стр. 251). К такому выводу Найдин приходит на основе «расчета относительной длины ростра», его веса по отношению к весу всего тела и весу «внутриальвеолярных образований». Хотя этот автор и подчеркивает «незначительность» роли ростра как противовеса, он делает оговорку, что это относится «во всяком случае» к формам «с небольшими рострами». Нам известно очень немного о величине фрагмоконов у конкретных видов белемнитов. Размер сохраняющейся альвеолы не дает полного представления о величине фрагмокона. Еще Абель в упомянутой выше работе писал о неполном уравнивании ростром фрагмокона. Мы располагаем доказательствами, свидетельствующими о значении ростра как противовеса, и вместе с тем несомненно, что ростр выполнял важную опорную функцию (различные борозды, имеющиеся на рострах, доказывают это). Однако в какой степени ростр уравнивал фрагмокон, остается неясным, так как, кроме других факторов, неизвестным является прижизненный вес самого ростра.

Недавно были выявлены интереснейшие особенности первичной структуры ростра (Spath, 1971), которые совершенно меняют наши прежние представления о ней. К. Спэт, исследуя в сечениях ростр *Neochibolites minimus* при больших увеличениях (до 1000 раз и более) с помощью электронного микроскопа, обнаружил, что этот ростр при жизни животного не имел массивного строения, а состоял из слоев, разделенных более или менее значительными полыми интерламеллярными промежутками. Для изучения была взята часть альвеолярного края на уровне приблизительно 40-й камеры фрагмокона. Из нее были приготовлены аншлифы, протравленные слабой соляной кислотой. В исследованных препаратах видна зональность строения ростра. Каждая зона отличается характером слоев и общим сложением. Так, в поперечном сечении, во внутренней части стенки альвеолы, прилегающей к фрагмокону, видна **грубая слоистость**; слои здесь относительно толсты, но пористы, состоят как бы из столбиков, сливающихся в меандровидно изгибающиеся стеночки, окруженные пустотами. Столбики расположены перпендикулярно к поверхности слоев. В другой — средней широкой зоне наблюдаются лишь отдельные тонкие и гладкие слои первичной структуры. Вся зона выглядит массивной, состоит, вероятно, из вторичного кальцита, в котором заметны тонкие границы, выявляющие слоистое сложение. Наконец, во внешней зоне видна грубая слоистость, и вся зона имеет в сечении вид решетки. Через все зоны, многочисленные слои и промежутки между ними проходят тонкие стержневидные трубки, напоминающие по своему виду бамбуковые палки, назначение которых неясно. Наблюдения Спэта опровергают представления о первичной массивности ростра и соответствуют данным о первичных физических свойствах ростра, полученным при изучении прижизненных повреждений. Ростры были твердыми — могли ломаться. Но в то же время они были не настолько твердыми, чтобы противостоять острым зубам сильных хищников (Густомесов, 1961).

По мнению К. Спэта, интерламеллярные промежутки (пространства между слоями) при жизни белемнитов были наполнены газом или жидкостью, а ростр целиком представлял собой гидростатический аппарат, по своей функции подобный раковине современной сепии, и, конечно, не был массивным противовесом. Следует ли, однако, на этом основании со-

вершенно отказаться от мнения, что ростр служил баланси́ром? Думается, что нет. Ростр выполнял не только ту функцию, которую выполнял фрагмокон у некоторых других цефалопод. Его появление было связано с кардинальными эволюционными изменениями, заключавшимися в приспособлении к более активному образу жизни, — в обеспечении: а) уравновешенного горизонтального положения тела на разных глубинах и б) остойчивости и маневренности животного. Последнее обеспечивалось возникшими плавниками, нуждавшимися в опоре, — ростр служил именно такой опорой. Для обеспечения горизонтального положения — первого условия, нужного свободно-быстроплавающему организму, требовался баланси́р. Возможно, что баланси́р был особенно необходим в поверхностных водах, когда при всплывании фрагмокон в той или иной мере освобождался от воды, наполнялся газом и животное приобретало положительную плавучесть. Без противовеса организм в этом случае принимал бы наклонное положение, неблагоприятное для активного плавания. Необходимость в баланси́ре вызывалась крайним положением фрагмокона, выполнявшего роль «плавательного пузыря».

Многое еще неясно в строении ростра. Какова толщина карбонатных слоев в постлеальвеолярной его части у разных видов белемнитов? Возможно, она достигает значительной величины. Почему слои в одном и том же ростре имеют разную толщину и строение и т.д.? Мы еще не знаем вполне достоверно, какое вещество заполняло интерламеллярные промежутки. Все же ясно одно: ростр был не массивным противовесом, не имел той тяжести, которая приписывалась ему ранее. И тем не менее, если учесть, что ростр при жизни белемнитов состоял из слоев карбоната кальция, а промежутки между ними в определенное время могли заполняться водой, в целом он оказывался противовесом. Ростр, «заполненный водой» (система: арагонит или кальцит плюс вода), был тяжелее воды и неизбежно служил утяжеляющим грузом, баланси́ром, противовесом. Он был бы таковым и в том случае, если состоял бы из обызвествленного хитина или любого вещества, удельный вес которого хоть в какой-то степени превышал удельный вес морской воды. Вспомним, что у наутилоидей прижизненные внутрикамерные отложения, выполнявшие функцию «балласта», не были столь уж тяжелыми. Утяжеление и облегчение ростра за счет возможного заполнения водой или газом интерламеллярных промежутков могло способствовать опусканию или поднятию задней части тела животного при погружении или всплывании белемнита и уравнивании его на разных глубинах. Ростр, таким образом, служил, по-видимому, регулируемым противовесом. Учитывая, что количество воды и газа во фрагмоконе менялось при вертикальных перемещениях, можно заключить, что белемниты нуждались именно в таком регулируемом баланси́ре.

Выясняя функцию ростра, нельзя не обратиться к рассмотрению его формы. Форма роств белемнитов весьма многообразна. Можно выделить следующие основные разновидности: субконические, субцилиндрические, со вздутием в постлеальвеолярной части (веретеновидные, булавовидные и др.). Они сильно варьируют по величине, часто осложнены разными бороздами, уплощениями, сдавленностями. Однако все разнообразие роств является производным от трех названных разновидностей ростра, возникавших в разное геологическое время и в разных крупных таксонах белемнитов: у *Aulacocerida* в триасе, у *Belemnitida* в юре и мелу. Субконические ростры имеются среди представителей *Aulacoceras*, *Pachyteuthis*, *Mesohibolites*; субцилиндрические — среди *Dyctioconites*, *Cylindroteuthis*, *Curtahibolites* (Стоянова-Вергилова, 1970); вздутые — среди *Atractites*, *Hibolites*, *Lenobelus*. Таким образом, у белемнитов с весьма различным строением мягких тканей и плавников развивался в общем сходный в основных чертах ростр. Представляется, что очень большое влияние на происхождение самых главных, исходных особенностей формы оказывала функция противовеса.

Сильно отличаются роостры по относительной глубине альвеолы. Есть роостры с весьма глубокой альвеолой, как, например, у *Coeloteuthis*. Такие роостры подобны чехлу — они только облекают фрагмокон и, конечно, не могли полностью уравновешивать его подъемную силу. Не уравновешенным оказывался фрагмокон и в тех случаях, когда роостр по своим размерам был недостаточно велик. Например, у *Duvalia lata* из готерива Крыма (музей Моск. геологоразв. ин-та, обр. VI-155/35) роостр настолько мал, что и без математического подсчета видно, что он полностью не уравновешивал фрагмокона. Послеальвеолярная часть его составляет примерно 3 см, дорсовентральный диаметр — до 1,8 см, латеральный — до 1,0 см, в то время как фрагмокон достигает 8,0 см в длину и около 3,0 см в диаметре. Конечно, и такие роостры в какой-то мере утяжеляли задний конец тела животного, но, очевидно, неполностью компенсировали подъемную силу полых камер фрагмокона. Компенсация, по-видимому, осуществлялась еще водой, которая наполняла эти камеры. Роль утяжелителя, погружающего фрагмокон, утопляющего его и придающего белемниту горизонтальное положение, выполнялась роостром. При этом имели значение не только вес, масса роостра, но также его длина и форма. При равном весе эффект грузила легче осуществляется более длинным или вздутым в удалении от альвеолы роостром. К такому выводу мы пришли экспериментально. На стальную спицу насаживались две-три пробки, которые затем обмазывались пластилином (пластилина бралось столько, чтобы общий вес пробок и пластилина был немного более веса воды равного объема, т. е. чтобы модель медленно топула). Модель по форме и удельному весу воспроизводила тело белемнита без раковины. После этого на свободный конец спицы насаживалась еще одна пробка (она играла роль фрагмокона), в результате чего свободный конец приподнимался. В таком положении плавание макета в горизонтальном направлении было затруднительно, поэтому на приподнятый конец помещался груз — все тот же пластилин, который имитировал роостр. Было замечено, что для утопления пробки — «фрагмокона» груза требовалось больше, если он помещался непосредственно на пробку, и меньше, если он располагался несколько поодаль, на свободном конце макета. По нашему мнению, это объясняет существование вытянутых роостров (*Cylindroteuthis* и др.) и роостров с утолщением, расширением в послеальвеолярной части (*Hibolites*, *Hastites*, *Sachsibelus*, *Lenobelus* и др., многих представителей *Duvaliidae*, таких, в частности, как *D. emerici*, *D. binervia*, имеющих также раздувы роостра позади альвеолы и сильно сжатые с боков). Вздутые в послеальвеолярной части роостры выполняли приходящуюся на них роль противовеса с меньшей затратой карбонатного вещества, чем роостры короткие копические. То же можно сказать и о сильно вытянутых роострах. Вряд ли можно объяснить возникновение булавовидных роостров, встречающихся очень часто у форм с разным строением мягкого тела (о разнице можно судить по бороздам на их поверхности), если исходить из допущения, что роостр играл единственную роль — был опорой для мягких частей тела. Вздутые роостры позади альвеолы, безусловно, не являлось приспособлением для ныряния белемнитов, как думают В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева (1970). Между прочим, по данным В. Н. Шиманского (1962, стр. 45), у ортоцероидных наутилоидей «наибольшего развития камерные отложения достигают в апикальной части фрагмокона, в камерах же, прилегающих к жилой, они отсутствуют». Такое расположение камерных отложений у наутилоидей, возможно, имело то же значение, что и утолщение роостра белемнитов в дистальной его части, — служило для более эффективного, хотя бы и частичного, уравновешивания подъемной силы фрагмокона.

Форма роостров у белемнитов, разумеется, зависела не только от функции противовеса. Есть роостры с очень тонкой передней частью и вздутым дистальным концом. Их возникновение в свете сказанного понятно. Однако белемниты с такими роострами вряд ли могли быть хорошими пловцами

и обладать достаточной маневренностью. Думается поэтому, эволюция не всегда шла по пути создания подобных ростров, хотя этот путь и имеет свои преимущества. У более подвижных форм возникали ростры субконические, субцилиндрические или с небольшим сужением в альвеолярной области, более тяжелые, но и более прочные, компактнее связанные со всем телом животного и более обтекаемые. Обтекаемость ростров, как правильно заметил Д. П. Найдин (1969), нужно рассматривать в связи с формой всего белемнита, а не отдельно (Зуев и Махлин, 1965). Именно такие ростры отвечали большей подвижности животного. Тяжелые, «тупоносые» ростры могли принадлежать малоподвижным, придонным формам (Густомесов, 1961), они вполне уравнивали организм, но не были приспособлены для лучшего рассекания толщи воды при плавании. Очень длинные ростры также хорошо уравнивали организм животного, а те из них, которые были сдавлены с боков и заострены на конце, наверное, принадлежали быстрым пловцам, но едва ли обладавшим хорошей маневренностью. При быстрых поворотах на такие ростры неизбежно падало большое сопротивление среды. Более приспособленными для разворотов, вероятно, были ростры умеренной длины, даже если они не полностью уравнивали организм и частично роль балласта выполняла вода, поступавшая во ффрагмокон. Мы хотим сказать, что форма ростров зависела от разных факторов, и прежде всего от влияния функции противовеса и от образа жизни животного.

Трудно представить себе, чтобы форма роства, зависящая от образа жизни животного, не была связана как-то с плавниками и всем телом. Хотя здесь уже отмечалось появление сходных в общих чертах ростров независимо от строения плавников (формы борозд), это не означает, что между формой роства и бороздами нет никакой связи. Например, альвеолярная борозда и боковые борозды типа «двойных линий» тяготеют больше к роствам со вздутием позади альвеолы (подотряд *Belemnopseina*, по Ю. А. Елецкому), а боковые борозды другого типа (Густомесов, 1962) и вершинные борозды — больше к субконическим и субцилиндрическим роствам (подотряд *Belemnitina*, по Ю. А. Елецкому). У представителей *Belemnopseina* чрезвычайно сходные борозды (брюшные и боковые) могут сочетаться как с вздутой формой роства (у *Hibolites*), так и с четко конической (у *Mesohibolites*) и субцилиндрической (у ряда видов *Belemnopsis* и *Curtohibolites*). Форма роства не зависит ни от длины брюшной борозды, ни от места расхождения «двойных линий». Создается впечатление, что не форма плавников определяла общую форму роства, хотя и влияла на нее. Так, у *Cylindroteuthidae* боковые борозды, им свойственные, почти всегда сочетаются с роствами субконическими и субцилиндрическими. Однако у *Pas-saloteuthidae*, у которых боковые борозды довольно сходны с боковыми бороздами *Cylindroteuthidae*, ростры нередко имеют вздутую форму. Вероятнее, что специфика общего плана строения всего организма, неотделимая от образа жизни, влияла на общую форму роства.

В пользу наших выводов относительно ведущего влияния на общую форму роства таких факторов, как функция противовеса и образ жизни, свидетельствуют данные об изменениях формы роства в онтогенезе. Среди ростров юных особей еще более четко, чем среди ростров взрослых, выделяются три типа — субконический, субцилиндрический и булавовидный. Особенно распространены субконический и булавовидный. Юношеские ростры такой формы возникали независимо в разных филогенетических ветвях. Поэтому предложение Абеля (Abel, 1916) подразделить всех белемнитов на две группы по форме юношеского роства на так называемых *Coni-rostridae* и *Clavirostridae* не получило поддержки. К настоящему времени накопилось много сведений об изменении формы ростров в ходе индивидуального развития. У многих белемнитов роств в индивидуальном развитии изменяется очень сильно. Для примера можно взять род *Spaniotenthis* (Густомесов, 1960). Очень интересные преобразования испытывают

представители родов *Lenobelus* (Густомесов, 1966) и *Rhopaloteuthis* (Густомесов и Успенская, 1968). Меняется ростр у *Lagonibelus*, *Holcobeloides* и других белемнитов (Густомесов, 1964). По существу, все ростры в той или иной степени испытывают изменения, но степень и характер этих изменений различны. У некоторых представителей *Cylindroteuthidae* ростр уже на очень ранних стадиях приобретает черты, которые сохраняются в течение всей жизни (например, у *Lagonibelus volgensis*). У других в процессе индивидуального развития происходят весьма значительные преобразования. Особенно интересны случаи, когда наблюдаются резкие изменения в онтогенезе. Примером может служить неокомский *Spanioteuthis okschevensis* (Густомесов, 1960, табл. 49, рис. 1; 1964, стр. 118), у которого ростр на ранних стадиях растет очень быстро в длину, затем в дистальной части рост в длину как бы приостанавливается и начинается рост в толщину и впереди, в альвеолярной части.

Не противоречит ли такая картина изменения в нарастании ростра функции противовеса? Ведь едва ли в образовании камер у *S. okschevensis* происходила скачкообразная метаморфоза, требовавшая коренного изменения противовесного устройства. Строение фрагмокона у этого вида нам, правда, неизвестно, но изменения в нарастании ростра у него объясняются, конечно, не резкими изменениями каких-то особенностей фрагмокона, а другими причинами, которые наряду с «функцией утяжеления» влияли на формирование ростра. Перемена характера роста ростра отражает перемену способа погашения подъемной силы фрагмокона в связи с переменной образа жизни: сначала оно осуществлялось путем быстрого наращивания ростра в длину (увеличения плеча рычага), затем тонкий, длинный, недостаточно прочный ростр уже не мог удовлетворять организм, возможно, из-за существования в сильно подвижной воде или вследствие того, что взрослый организм переходил к более активному образу жизни. В связи с этим наступала другая, качественно отличная, стадия развития. Аналогично можно объяснить изменения ростра в онтогенезе и у других белемнитов.

Резкие изменения формы ростра в индивидуальном развитии нечасты, но и более постепенные приводят нередко к неменьшим преобразованиям. Они в большинстве случаев могут быть объяснены неуклонным увеличением объема камер фрагмокона и, соответственно, необходимостью их уравнивания. Замечено, что борозды, а следовательно, и плавники, практически не изменяются за время сильных изменений формы ростра (*Acroteuthis*, *Thopaloteuthis* и др.), так как сформировываются рано. Из этого следует заключить, что изменения ростра вызываются не изменением формы плавников. Различия изменений формы ростра в онтогенезе, их разнотипность не противоречат, а, наоборот, подтверждают нашу точку зрения, что ростр служил балансиром.

Выводу о роли ростра как противовеса соответствуют представления Ю. А. Елецкого (Jeletzky, 1966) о зависимости формы юношеского ростра от наличия и отсутствия у белемнитов камерных отложений. Эти отложения, считает Елецкий, присутствуют, как правило (есть и немало исключений), у тех белемнитов, у которых имеется короткий конический юношеский ростр, недостаточный для уравнивания фрагмокона. Камерные отложения, развитые в ранних камерах, служат как бы дополнительным балластом. Белемниты с длинным цилиндрическим или длинным булавовидным юношеским ростром, лучше выполняющим роль балансира, лишены в основном камерных отложений. Мы не наблюдали камерных отложений, но несомненно, что если они есть, то взаимосвязь их и формы ростра, очевидно, имеется, и именно такая, как ее понимает Елецкий. Рассматривая юношеские ростры, этот исследователь попутно замечает, что и у взрослых форм возникновение длинных ростров, таких как у *Salpingoteuthis* и *Megateuthis*, можно объяснить тем, что они несли функцию балансира.

Выше были показаны те факторы, которые, на наш взгляд, влияют на форму ростра. Функция противовеса — один из этих факторов. Представляется, что у большинства белемнитов тело в уравновешенном состоянии имело горизонтальное положение. Уравновешивание тела животного осуществлялось в той или иной степени ростром, а также водой, поступавшей во ффрагмокон. Регулируемое сифоном поступление воды в камеры ффрагмокона обеспечивало нейтральную (или близкую к ней) плавучесть, столь необходимую свободноплавающим животным (Алеев, 1963; Зуев, 1966). Различия в размерах и весе ростров говорят о том, что доля участия ростра в уравновешивании организма у разных форм неодинакова. Размеры и вес ростров отражают обычную ориентировку тела у белемнитов и, конечно, их образ жизни. Не исключено существование форм с неуравновешенным телом и наклонным их прижизненным положением (Найдин, 1969), подобным предполагаемому положению тела бактрионидей (Шиманский, 1962). Наиболее вероятно такое положение тела у безростровых белемнитидей, которые по образу жизни, видимо, напоминали современную спирулу.

Как и прежде (Густомесов, 1956, 1961), мы исключаем для ростра функцию копания, которую признавал О. Абель (Abel, 1916). Еще И. Ф. Синцов (1890), полемизируя с С. Н. Никитиным (Густомесов, 1964), отметил отсутствие на рострах следов прижизненного стирания, что подтверждено и нашими наблюдениями. Кроме того, мы пришли к выводу, что ростры не служили для разрывания ила, на что указывает не только отсутствие следов прижизненного стирания ростров, но, главное, непригодность к этому их формы (Густомесов, 1956, 1961; Найдин, 1969). Если допустить, что белемниты кроме ростра и ффрагмокона имели еще длинный проострак, «копание» на дне ростром при таком длинном жестком остоле становится совсем маловероятным. Изгибание тела белемнита, если оно и происходило, было очень ограниченным. По характеру движений белемниты напоминали, грубо говоря, подводную лодку. Думается, что ростр не служил также ни для закоривания в илу, ни как противоударное устройство. Эти функции, среди других, признает Ж. Роже (Roger, 1952).

Подытоживая сказанное, можно сделать следующие выводы.

1. Ростр белемнитов — приспособление для активного плавания. Он: а) уравновешивал организм или участвовал в уравновешивании; б) являлся орудием, помогавшим рассекать толщу воды, увеличивал обтекаемость тела; в) защищал тонкостенные камеры ффрагмокона; г) служил опорой и местом крепления плавников и килеподобных выступов.

2. Все особенности общей формы ростра объясняются воздействием этих функций, образа жизни животного и общего плана его строения.

3. Большую роль в определении формы ростра имела функция балансир, так как уравновешивание тела животного зависело не только от величины и веса ростра, но и от его формы.

4. Общая форма ростра (субковическая, субцилиндрическая, вздутая) и его длина зависят больше от противовесной функции ростра, чем от функции опоры и способа крепления плавников. Об этом свидетельствует то, что белемниты с весьма разным строением плавников могут иметь сходную форму ростра. Не следует поэтому считать опорную функцию единственным и даже самым основным назначением ростра. Плавники влияют на форму ростра, осложняя ее.

5. Все отмеченное подтверждается и теми изменениями, которые испытывает ростр в онтогенезе.

6. Хотя первичная структура ростра не вполне выяснена, новейшие данные о немассивном строении ростра и пористости слагающих его карбонатных слоев заставляют предположить, что ростр мог быть регулируемым противовесом: его вес мог меняться в результате заполнения полых интерламеллярных промежутков водой. Поскольку количество газа и воды во ффрагмоконе менялось при смене глубин, наличие регулируемого

противовеса было благоприятным фактором для активного плавания белемнитов. Для выполнения роостром функции балансира не требовался его большой вес, так как в уравнивании организма участвовала также вода, поступавшая во фрагмокон; имело определенное значение и положение центра тяжести тела.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Ю. Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. Изд-во АН СССР, стр. 1—248.
- Али-Заде Ак. А. 1972. Меловые белемниты Азербайджана. «Недра», стр. 1—279.
- Густомесов В. А. 1956. К экологии верхнеюрских белемнитов Русской платформы. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 31, вып. 3, стр. 113—114.
- Густомесов В. А. 1960. Новые позднеюрские и валанжинские белемниты Европейской части СССР и Северного Зауралья. В сб.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР, ч. 2. Госгеолтехиздат, стр. 195—209.
- Густомесов В. А. 1961. К экологии верхнеюрских белемнитов (климатическая зональность в распространении, образ жизни, массовые прижизненные повреждения). Тр. Моск. геологоразв. ин-та, т. 32, стр. 190—204.
- Густомесов В. А. 1962. О значении боковых борозд роостра для разработки систематики белемнитов. Палеонтол. ж., № 2, стр. 31—40.
- Густомесов В. А. 1964. Бореальные позднеюрские белемниты (Cylindroteuthinae) Русской платформы. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 107, стр. 89—216.
- Густомесов В. А. 1966. Новые белемниты из тоара и аалена Сибири. Палеонтол. ж., № 1, стр. 60—71.
- Густомесов В. А. и Успенская Е. А. 1968. О роде *Rhopaloteuthis* (Belemnitidae) и его крымских представителях. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 43, № 5, стр. 65—78.
- Зуев Г. В. 1966. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Изд-во АН УССР, стр. 1—140.
- Зуев Г. В. и Малин В. З. 1965. О функциональном значении роостра *Actinosaurus fragilis* Arkh. Палеонтол. ж., № 1, стр. 150—152.
- Кабанов К. А. 1959. Был ли роостр белемнита твердым при жизни животного? Палеонтол. ж., № 2, стр. 30—40.
- Кабанов Г. К. 1967. Скелет белемнитид. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 114, стр. 1—100.
- Крымгольц Г. Я. 1958. Подкласс Endocochlia. Внутреннеракнинные. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, т. 2. Госгеолтехиздат, стр. 145—178.
- Найдин Д. П. 1969. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. Изд-во МГУ, стр. 1—290.
- Сакс В. Н. и Нальняева Т. И. 1970. Ранне- и среднеюрские белемниты Севера СССР. Nannobelinae, Passaloteuthinae и Hastitinae. «Наука», стр. 1—228.
- Синцов И. Ф. 1890. Об Оренбурго-Самарской юре. Записки Новорос. о-ва естествоисп., т. 15, вып. 1, Одесса, стр. 100—125.
- Стоянова-Вергилова М. 1970. Фосилите на Болгария. IV а Долна Крета. Belemnitida. София, стр. 1—68.
- Шиманский В. Н. 1962. Надотряд Bactritoidea. Бактритоидеи. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, т. 1. Изд-во АН СССР, 33—163, стр. 229—239.
- Abel O. 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus Gruppe der Dibranchiata. Jena, S. 1—281.
- Jeletzky J. A. 1966. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. Mollusca, Art. 7. Pal. Contr., Univ. Kansas, p. 1—162.
- Naef A. 1922. Die fossilen Tintenfische. Jena, S. 1—322.
- Pugaczewska H. 1961. Belemnoids from Jurassic of Poland. Acta palaeont. Polonica, vol. 6, № 2, p. 105—236.
- Roger J. 1952. Sous-classe des Dibranchiata. Traite Paleontol., t. 2. Paris, p. 689—755.
- Stevens G. R. 1965. The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific Region. New Zealand Geol. Surv. Paleontol. Bull., vol. 36, p. 1—232.
- Spaeth C. 1971. Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus der englischen Unterkreide. Palaontol. Z., Bd. 45, № 1, 2, S. 33—40.

Московский геологоразведочный институт

Статья поступила в редакцию
2 II 1973