

УДК 564.53

НЕСИС К. Н.

О ПИТАНИИ И ПРИЧИНАХ ВЫМИРАНИЯ НЕКОТОРЫХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ

Высказывается гипотеза о том, что гетероморфные аммониты с крючковидным изгибом дистальной части раковины были пассивными планктонными животными, питавшимися известковым нанопланктоном и фораминиферами с помощью слизистых ловчих сетей или поплавок. Их развитие и вымирание в позднем мелу, возможно, было связано с расцветом известкового планктона и его катастрофическим вымиранием на границе маастрихта и дания.

К гетероморфным аммонитам относят всех аммоноидей с раковинной, отличающейся от планоспиральной. Форма раковины гетероморф чрезвычайно разнообразна — спиральная, частично развернутая (криоконы, хористоконы), почти прямая (бакуликоны), дуговидная (токсоконы), отчасти спиральная, отчасти прямая (скафитиконы), прямая с крючковидным изгибом вблизи устья (анцилоконы, скафиконы, гамуликоны), коническая — гастроподная (турриконы), в виде неправильного клубка (тортиконы) и др. [2, 4, 15, 37, 41, 51]. Гетероморфы — не таксономическая группировка, гетероморфные раковины имели представители разных отрядов аммоноидей: *Agoniatitida*, *Ceratitida*, *Lycoceratida*, *Ammonitida*¹. Гетероморфы известны с нижнего девона до самого конца мела, но особенно характерны именно для мела. В мелу было два периода обилия гетероморф: в середине нижнего мела (готерив — апт) и в сеноне. Относительная роль гетероморф в течение мела возрастала, особенно в верхнем мелу. Если в начале мела доля гетероморф не составляла и 10% общего числа видов аммоноидей, то к маастрихту, несмотря на снижение по сравнению с максимумом (в туроне) числа семейств позднемеловых гетероморф с шести до четырех, она повысилась до 70% [51]. В самом конце маастрихта в слоях Стевнс-Клинт (Дания) гетероморфы составляли 2/3 видов аммоноидей [19]. Странная форма раковин гетероморфных аммонитов издавна привлекала внимание палеонтологов. Неоднократно высказывались идеи, что гетероморфные аммониты — это формы, несущие на себе печать деградации, примеры «возврата к прошлому» [14], регрессивной, «понятной эволюции» [16], что их широкое развитие в мелу предвещало скорую гибель аммоноидей — взгляды, вызывавшие энергичное противодействие других специалистов [2, 3, 38, 51, 59]. Чрезвычайно разнообразны мнения об экологии гетероморф — их считают нектобентосными, нектонными, бентосными, планктонными [2, 4—6, 8, 29, 33, 34, 50 и др.]. Эти мнения, однако, как правило, не основываются на морфоструктурном анализе гетероморфных аммонитов.

Гетероморфы имели нормально развитый сифон [4, 41] и, следовательно, раковинный механизм регуляции плавучести [26]. А. Трумэн [48], исходя из предположения, что все камеры раковины, кроме жилой, были заполнены газом, показал, что центр плавучести аммонитов располагался намного выше центра тяжести. Это делало раковины гетероморф чрезвычайно устойчивыми в воде. Современные представления о принципах регуляции плавучести раковинных головоногих [26, 31, 35, 43, 51, 56—58] свидетельствуют, что только старые камеры раковины аммонитов были

¹ Система аммоноидей по В. В. Друщину [4]. Иногда меловых гетероморф выделяют в самостоятельный отряд *Ancyloceratida* [38] или подотряд [61].

заполнены газом, последние же должны были быть заполнены жидкостью, плотность которой ниже плотности морской воды. Это, однако, не меняет вывода о том, что раковинам гетероморф была свойственна большая метacentрическая высота (превышение центра плавучести над центром тяжести) и, следовательно, высокая устойчивость [34, 51]. Нет сомнения, что столь устойчивые в воде животные с высоким сопротивлением и крайне низкой обтекаемостью [22] были совершенно неспособны к активным горизонтальным перемещениям и, следовательно, не могли быть ни нектонными, ни нектобентосными [43, 50]. Бентосными они могли быть, но для бентосного животного существование функционирующего сифона представляется не только ненужным, но и прямо вредным. По мере прекращения активного функционирования сифона в старых камерах туда из крови пассивно диффундируют газы, в первую очередь азот. Они создают подъемную силу, которую моллюску приходится компенсировать утолщением раковины, что существенно ухудшает энергетику и замедляет скорость перемещения животного. К тому же, если даже бентосный образ жизни и мог быть свойствен, например, криоконам, турриконам, эмпероконам или тортиконам, то он никак не мог быть свойствен формам с крючковидным изгибом дистальной части раковины близ устья — анцилоконам, скафиконам, псевдокриоконам, птихоконам, гетероконам и др.: моллюски с раковиной такой формы могли плавать только завитком вверх, так что их устье было удалено от дна.

Современные каракатицы — сепииды способны менять плавучесть в течение суток, откачивая вечером часть ионов из камерной жидкости и, следовательно, становясь легче, а утром закачивая ионы обратно и, следовательно, становясь тяжелее [24]. Благодаря этому каракатицы легко отрываются от дна ночью, когда они ведут активный образ жизни, и опускаются на дно утром, «ложась спать». Спирула совершает суточные вертикальные миграции с размахом около 400 м [23], что, вероятно, тоже связано с суточными изменениями плавучести [25]. Регуляция плавучести у наутилуса осуществляется очень медленно, и суточного цикла изменений плавучести у него нет [53, 54], тем не менее раковина наутилуса так точно уравновешена, или, как говорят подводники, «вывешена» в воде, что наутилусы могут совершать протяженные суточные вертикальные миграции, пользуясь только мышечным механизмом плавания на воронке [51, 52].

При хорошей вывешенности животного вертикальные перемещения в толще воды не требуют больших энергетических затрат. Многие морские планктонные животные уменьшают свой вес в воде, активно откачивая тяжелые двухвалентные ионы, в первую очередь сульфат-ион, что обеспечивает им нейтральную или близкую к нейтральной плавучесть [46]. На нескольких видах медуз и гребневиков показано [39], что изменение соотношения одно- и двухвалентных ионов в жидкостях тела и, следовательно, плавучести, не имеет суточного ритма. Тем не менее многие из исследованных видов имеют хорошо выраженные суточные вертикальные миграции. Очевидно, они мигрируют только с помощью мышц, не полагая себе регуляцией плавучести.

Наличие функционирующего сифона и заполненность последних камер жидкостью позволяют предполагать, что аммоноидеи, в том числе гетероморфы, могли совершать суточные вертикальные миграции, используя для этого ионный механизм регуляции плавучести, т. е. меняя содержание солей в камерной жидкости, как это делают каракатицы и предположительно спирула. Мономорфные (т. е. обычные, не гетероморфные) аммоноидеи могли использовать и мышечный механизм, как наутилус. Для гетероморф с крючковидным изгибом дистальной части раковины это было затруднительно: с помощью воронки им было нетрудно уйти в глубину, так как при этом продольная ось воронки была бы параллельна продольной оси тела, но всплывать на воронке, развернув ее на 180° назад (т. е. вниз), им было гораздо труднее, и можно предполагать, что для всплытия они использовали только активное откачивание солей из камерной жидкости.

Таким образом, единственный образ жизни, который был реально доступен для гетероморф вообще и видов с крючковидным изгибом раковины в частности — это планктонный [5, 42] и единственно доступный им вид перемещений — вертикальные миграции [50, 55].

Как могли питаться гетероморфы и в особенности виды с крючковидным изгибом дистальной части раковины? Если криоконы или турриконы могли доставать ртом и конечностями до дна и в принципе могли бы питаться донными организмами, как мономорфные аммониты [36], то для видов с крючковидным изгибом приустьевой части раковины — а из 23 форм раковин гетероморфных аммонитов 11 имели в той или иной степени выраженный крючковидный изгиб [6] — это было невозможно. Если бы они попытались достать конечностями до дна, им пришлось бы наклонить раковину почти на 90° . При этом линия, соединяющая центры плавучести и тяжести, отклонилась бы от вертикали и возникла сила, стремящаяся вернуть раковину в положение наибольшей устойчивости, т. е. оторвать устье и конечности от дна. Итак, питаться донными организмами эти виды не могли. Не могли они, как и другие гетероморфы, достать до поверхности воды, чтобы собирать нейстонные организмы с нижней стороны поповерхностной пленки или ловить плейстон: этому мешал высоко поднимающийся над уровнем края устья завиток раковины. Ясно, что гетероморфы не могли быть и «хищными животными, пожиравшими крупную добычу» [15, с. 319]. Они, разумеется, могли подстерегать добычу в толще воды, но любая сколько-нибудь подвижная добыча — планктонные рачки, моллюски, щетинкочелюстные — могла бы спастись от них одним прыжком в сторону. Ведь любое перемещение, кроме направленного вертикально вниз, требовало от гетероморфного аммонита разворота воронки вбок на 90° (я предполагаю, что воронка у аммонитов была), а при этом непременно возникает сила, стремящаяся вернуть аммонита в сагиттальное положение наибольшей устойчивости — сила, отсутствующая у безраковинных планктонных беспозвоночных. Поэтому нет оснований считать гетероморф планктонными хищниками-засадчиками, схватывающими добычу броском [5], подобными *Spirula* или *Cranchia* [34, 50, 51, 55]. Спирула — мускулистое животное с хорошо развитым мантийно-вороночным аппаратом, способное «выстреливать» щупальца в добычу, как это свойственно всем каракатицам; щупальца кранхийд очень сильно развиты и кранхийды способны бросаться на добычу, хотя и не могут догонять ее [10, 11]. Гетероморфы вряд ли к этому были способны. Вопрос об их питании до сих пор остается открытым, в литературе [33, 36, 37, 50 и др.] не указываются какие-либо конкретные механизмы добывания пищи, совместимые с условиями плавучести и возможностями движения гетероморф, особенно видов с крючковидным изгибом дистальной части раковины.

Я предлагаю гипотезу: гетероморфные аммониты питались с помощью «слизистых плотиков», плавающих слизистых сетей.

Питание с помощью слизистых нитей или сетей хорошо известно у гастропод: так питаются многие верметиды (*Vermetus*, *Serpulorbis* и др.). Верметиды — гастроподы с почти полностью (кроме двух-трех первых оборотов) раскрученной раковинной, частично или полностью прикрепленной цементом к субстрату — скалам, обломкам кораллов и др. Они часто образуют обширные плотные колонии [44]. Раковины многих верметид по форме напоминают раковины гетероморф (*Nuphantoceras*, *Bostrychoceras*, *Anaklinoceras* и др.). Сходную, тоже «гетероморфную» раковину имеют и виды близкого к верметидам семейства *Tenagodidae* (*Vermiculatia*, *Tenagodus* и др.). Последнее семейство многие авторы включают в семейство *Turritellidae*, название которого сразу вызывает в памяти термин «турриконы» — одну из обычных форм раковины гетероморфных аммонитов.

Раковина верметид достигает в длину 5–10 см и более. Семейство широко распространено в тропиках и субтропиках, преимущественно на мелководьях. Оно особенно характерно для коралловых рифов, где верметиды местами встречаются в больших количествах, играют существен-

ную роль как рифостроители и являются одними из доминирующих видов. У ряда верметид — обычный пример *Vermetus gigas* — pedalная железа и pedalные щупальца сильно увеличены. Pedальная железа выделяет большое количество липкой слизи, которая передается на pedalные щупальца. Щупальца сильно растяжимы, далеко вытягиваются из раковины и выпускают длинную слизистую нить, которая при отсутствии течения висит в воде перед устьем раковины. Одновременно моллюск может «запустить» три-четыре нити до 30 см длиной. Планктон и детрит налипают на слизь, после чего нити втягиваются в рот. Этот механизм действует наряду с обычным для верметид и вермикулярий фильтрационным питанием с помощью ктенидия; у одних видов верметид главным пищедобывательным механизмом служат слизистые нити, у других — ктенидий, у третьих — тот же ктенидий, но покрытый слизью и далеко выступающий из мантийной полости [40, 45, 62].

Питание планктонных гастропод с помощью висящих в воде слизистых плотиков открыто недавно в результате спусков с аквалангом в открытом океане (Гольфстрим вблизи Багамских островов [30]). Оно оказалось свойственным крылоногим моллюскам из родов *Gleba* и *Corolla* (семейство *Symbulidae*). Эти моллюски имеют хрупкую студенистую внутреннюю раковину (псевдоконху) длиной 20—45 мм, сильно развитые и сросшиеся между собой «крылья» (плавники), радула отсутствует или недоразвита. Они широко распространены в верхних слоях воды в тропиках и субтропиках Мирового океана, встречаются спорадически, хотя местами довольно многочисленны. Непосредственные подводные наблюдения за *Gleba cordata* и лабораторные эксперименты [27, 28] показали, что моллюски сооружают крупный, до 2 м в диаметре, слизистый плотик, свободно парящий в воде. Животное неподвижно висит под плотиком «вверх ногами» с расправленными «крыльями», будучи соединено с плотиком вытянутым ротовым хоботком. Моллюск тяжелее воды, но плотик тормозит его погружение, подобно парашюту, так что скорость погружения не превышает 0,5 см/с, а иногда равна нулю. Плотик может быть плоским, воронковидно вогнутым или выпуклым и почти обволакивать моллюска. Слизь выделяют крупные слизистые железы, расположенные по периферии «крыльев»; ресничные тяжи направляют ее к боковым бороздам хоботка. Плотик — это сеть из слизистых тяжей диаметром 1—6 мм. Ячейки сети могут иметь размер до 3500—4000 мкм², большей частью менее 500 мкм². В ячейках запутываются или прилипают к слизи частицы детрита и организмы фито- и зоопланктона диаметром до 0,8 мм, но большей частью менее 0,05 мм. Пойманные частицы перемещаются к хоботку, склеиваются слизью и заглатываются. Пищу глебы составляют детрит, бактериальные агрегаты, фитопланктон (динофлагелляты, силикофлагелляты, кокколитофориды, диатомеи), протозойный планктон (тинтинниды, жгутиковые, радиолярии, фораминиферы), микрозоопланктон (науплии и др.), более половины пищи составляют детрит и нанопланктон. *Corolla ovata* и *C. spectabilis* сходны с глебой по устройству слизистых поплавок и характеру питания, но они, особенно *C. ovata*, мельче, и самые крупные организмы в их пище не превышают 0,2 мм.

Gleba и *Corolla* — хорошие пловцы. Заметив опасность (например, аквалангиста), они отрывают хоботок от слизистого плотика, быстро бьют «плавниками», переворачиваются ртом вниз и уплывают со скоростью как минимум 0,40 (*C. spectabilis*) — 0,45 (*G. cordata*) м/с. Почти полная прозрачность, способность опознавать хищника по движению воды (глаз у них нет) и быстрое плавание позволяют им избежать опасности [27, 28].

Мне представляется вероятным, что гетероморфные аммониты питались именно с помощью слизистых плотиков. Правда, и у верметид, и у цимбулид такой тип питания — модификация обычного ресничного механизма пищедобывания, которого у современных головоногих нет. Однако у современных головоногих ресничные тракты развиты в пищеварительной системе — в желудке и цекуме (слепой вырост желудка), кроме того, у поздних эмбрионов неритических кальмаров-лолигинид и каракатиц-сепиид имеются временные ресничные тракты на мантии, голове и

руках, которые служат для перемещения вылупляющегося моллюска сквозь толщу слизистой оболочки яйца или яйцекладки и вскоре после вылупления редуцируются [21]. Таким образом, независимое возникновение этого способа питания у аммоноидей вполне вероятно. Слизистые железы у современных головоногих имеются в разных участках тела: слюнные железы (три пары), многочисленные слизистые железы желудка, цекума, кишки, слизистые железы чернильного мешка (выделяют слизь, в которой взвешены гранулы меланина), вороночного органа, кожи, яйцеводные, придаточные яйцеводные и нидаментажные железы [12]. Секрет некоторых желез очень липкий. Секрет яйцеводных желез осьминогов образует «цемент», смазывающий кончик стебелька яйца и прочно приклеивающий его к потолку норы. Одна из желез сперматофорного комплекса органов самцов кальмаров и каракатиц выделяет цементное тельце сперматофора, приклеивающее семенной пузырек с массой сперматозоидов к поверхности тела самки. Секрет слизистых желез кожи мантии и головы сепиолиды *Eurymma scolopes* может «по желанию» моллюска становиться более или менее липким. Утром эвпримна сбрасывает себя сверху песком, липкий секрет склеивает песчинки и одевает моллюска камуфлирующим песчаным панцирем; вечером секрет становится нелипким, и эвпримна, выходя на охоту, кусками сбрасывает панцирь [47]. Можно полагать, что аммониты имели широкие морфологические возможности для превращения некоторых слизистых желез в аппарат для построения слизистых плотиков или сетей.

С помощью слизистых плотиков или сетей можно ловить любую мелкую неподвижную или малоподвижную добычу. Более того, в слизи, выделяемой нидаментажными железами кальмаров-лолигинид, имеется особый белок, который подавляет синхронность биения ресничек и тем самым обездвиживает инфузорий, плоских червей и других потенциальных врагов, могущих повредить яйца [20]. Если бы этот белок входил в состав слизи, из которой строились ловчие слизистые плотики аммонитов, это сильно облегчило бы им захватывание живой добычи.

Но основной пищей гетероморфных аммонитов должны были быть известковый нанопланктон и фораминиферы. И в наше время нанопланктонно-фораминиферовая группа осадков составляет подавляющее большинство пелагических известковых осадков как по площадям распространения, так и по массам; поля известковых илов открытого океана почти целиком представлены ими [9]. В еще большей степени господство известкового нанопланктона и фораминифер было характерно для позднего мела. В позднем мелу скорость спрединга в Мировом океане достигла максимума, что привело к максимальной на всем протяжении фанерозоя трансгрессии Мирового океана с подъемом уровня на 300—350 м. Господствующее положение занимали мелководные эпиконтинентальные моря. Климат был значительно теплее современного, температурные контрасты слабы. Почти вся экваториальная зона была занята океаном, что привело к минимальному поступлению в океан терригенного материала. Ослабление терригенной седиментации наряду с высокой биологической продуктивностью поверхностного слоя вод в теплых мелководных морях, недавно затопивших континенты, способствовало интенсивному развитию карбонатной биогенной седиментации и привело к исключительно широкому распространению карбонатных осадков на современной суше и в океанах. Главное значение для формирования меловых карбонатов имели именно в мелу достигшие максимального распространения планктонные фораминиферы и кокколитофориды [7]. Поздний мел был оптимальным периодом для существования организмов известкового планктона, а слизистые ловчие сети могли быть простым и энергетически выгодным способом их лова при изобилии этих организмов в планктоне. Механизм питания с помощью слизистых плотиков кажется вполне соответствующим морфофункциональным особенностям и локомоторным возможностям гетероморф. Он мог быть сходен с обнаруженным у крылоногих моллюсков. Правда, в отличие от них гетероморфы, по-видимому, не могли быстро удрать от опасности вплавь. Но они были хорошо защищены от хищни-

ков размерами и «нелепой» формой, а часть их — также орнаментацией раковины с грубой скульптурой и длинными шипами [51, 56]. Важно учесть, что основные враги амmonoидей позднего мезозоя были донными и придонными хищниками, активные пелагические рыбы стали завоевывать моря лишь в самом конце мела, а главным образом в палеогене [14, 13]. Придонные мономорфные амmonoидеи страдали от хищников сильнее, чем пелагические, поэтому уход в толщу воды, переход к макропланктонному образу жизни был одним из способов спастись от донных и придонных хищников. Возможно, именно поэтому среди гетероморф с крючковидным изгибом дистальной части раковины были и формы со слабо развитой скульптурой, подобно дожившим до самого конца маастрихта *Diplomoceras*. Поскольку «мезозойская морская революция» — резкое увеличение обилия и разнообразия морских донных хищников, способных разламывать раковины [49], произошла именно в мелу, массовый переход амmonoидей в планктон мог быть не только причиной бурного расцвета гетероморф в мелу, но и причиной увеличения их доли в позднем мелу на фоне постепенного вымирания мономорфных амmonoидей [17, 51, 59, 60].

Трудно судить, был ли такой тип питания свойствен всем гетероморфным аммонитам и во все периоды их существования, но для верхнемеловых амmonoидей с крючковидным изгибом дистального конца раковины он представляется единственно совместимым с их «странным» внешним обликом.

И этот же тип питания должен был стать причиной быстрой гибели гетероморф на границе маастрихта и дания. Здесь не место обсуждать, было ли вызвано «великое мезозойское вымирание» такими причинами, как падение гигантского метеорита, астероида или кометы [18, 19], или обширной глобальной регрессией, которая, как и всякое крупное падение уровня океана, неизбежно сопровождалась аридизацией, усилением климатических контрастов и резким похолоданием в конце маастрихта и в дании [7]. Для нас важно, что главная особенность этого этапа — кратковременное и чрезвычайно сильное падение биологической продуктивности Мирового океана и последующая смена карбонатного планктона (кокколитофориды и фораминиферы) преимущественно кремнистым (диатомеи и силикофлагелляты).

События терминальной меловой катастрофы восстановлены по результатам глубоководного бурения в юго-восточной Атлантике [32]. В самом конце маастрихта почти внезапно (в геологическом смысле) вымирает основная доля известкового фитопланктона океана. Особенно сильно пострадал планктон поверхностных экваториальных течений. Биологическая продуктивность верхнего слоя вод упала более чем на порядок. Вулканическая активность в то время (Ларамийская тектоно-магматическая эпоха) была очень высока, в атмосферу поступали большие массы CO_2 , которые связывались известковым планктоном и переводились в CaCO_3 . Гибель более чем 90% известкового планктона привела к накоплению массы CO_2 в атмосфере. За 50 тыс. лет океан значительно подкислился, а содержание CO_2 в атмосфере выросло в 2—4 раза. Это вызвало «тепличный эффект» и глобальное увеличение температуры верхних слоев воды на 2°, а возможно, даже на 10°. Естественно, столь резкие изменения условий жизни в океане должны были привести к массовой гибели живых организмов.

Постепенно, приблизительно за 350 тыс. лет, биологическая продуктивность океана восстановилась, содержание CO_2 пришло в норму, температура упала [32]. Новое потепление на Земле началось в палеогене [7]. Но доминирующие формы фитопланктона стали иными. Планктонные фораминиферы и известковый нанопланктон претерпели на границе мела и палеогена самое интенсивное вымирание на уровне родов и семейств [1]. Массовая гибель известкового планктона привела гетероморфных аммонитов к вымиранию не только потому, что исчез предположительно главный источник их пищи, но и потому, что новыми планктонными организмами новые потребители — ракообразные-фильтраторы —

питались активнее и успешнее, чем гетероморфы. Недаром сегодня питание с помощью слизистых плотиков свойственно лишь очень малому числу тропических животных, обитающих в относительно стабильных условиях.

Хотя мономорфные аммоноидеи тоже питались фораминиферами [36], они не были их главной пищей, и гибель известкового планктона сама по себе не должна была бы вызвать их гибели. Наиболее вероятно, что причина гибели аммоноидей в целом, как и белемной, — конкуренция со стороны настоящих нектонных животных и прежде всего рыб [40, 11]. Аммоноидеи, и в том числе гетероморфы, клонились к упадку задолго до конца мела [17, 59, 60]. События границы мела и палеогена: будь то вымирание известкового планктона, глобальная регрессия, продолжительное похолодание или кратковременное резкое потепление — могли стать тем «последним толчком», который привел аммоноидей к гибели.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. С. Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1984, т. 59, вып. 2, с. 87–102.
2. Давиташвили Л. Ш. Курс палеонтологии. 2-е изд. М.—Л.: Гостеоиздат, 1949. 836 с.
3. Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. Л.: Наука, 1969. 440 с.
4. Друциц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1974. 528 с.
5. Иванов А. Н. О планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. — В кн.: Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л.: Наука, 1979, с. 127–136.
6. Какабадзе М. В. Анцилоцератида юга СССР и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Мепниереба, 1981. 220 с.
7. Лисицын А. П., Петрушевская М. Г., Жузе А. П. и др. Геологическая история океана. М.: Наука, 1980. 464 с.
8. Михайлова И. А. Соотношение онтогенеза и филогенеза на примере меловых аммоноидей. — В кн.: Морфо- и филогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1982, с. 125–148.
9. Мурдмаа И. О. Осадки и осадочные породы океанов. — В кн.: Осадкообразование и магматизм океана. М.: Наука, 1979, с. 104–162.
10. Несис К. Н. Эволюция жизненных форм современных головоногих моллюсков. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1975, т. 101, с. 124–142.
11. Несис К. Н. Эволюционная история нектона. — Журн. общ. биологии, 1978, т. 39, № 1, с. 53–65.
12. Несис К. Н. Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана. М.: Легк. и пищ. пром-сть, 1982. 360 с.
13. Парин Н. В. Ихтиофауна океанской эпипелагиали. М.: Наука, 1968. 187 с.
14. Руженцев В. Е. Процветание и кризисы в истории аммоноидей. — Докл. АН СССР, 1957, т. 115, № 4, с. 791–794.
15. Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. с. 243–334.
16. Соболев Д. Начала исторической биогенетики. Симферополь: Госпздат Украины, 1924. 205 с.
17. Шиманский В. Н., Соловьев А. Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука, 1982. 40 с.
18. Alvarez L. W., Alvarez W., Asaro F., Michel H. V. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. Experimental results and theoretical interpretation. — Science, 1980, v. 208, № 4448, p. 1095–1108.
19. Alvarez W., Kauffman E. G., Surlyk F. et al. Impact theory of mass extinction and the invertebrate fossil record. — Science, 1984, v. 223, № 4641, p. 1135–1141.
20. Atkinson B. G. Squid nidamental gland extract: isolation of a factor inhibiting ciliary activity. — J. Exptl Zool., 1973, v. 184, № 3, p. 335–340.
21. Bolezky S. v. Structure tégumentaire de l'embryon et mode d'éclosion chez les Céphalopodes. — Bull. Soc. zool. France, 1982, t. 107, № 3, p. 475–482.
22. Chamberlain J. A. Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells. — Palaeontology, 1976, v. 19, № 3, p. 539–563.
23. Clarke M. R. Cephalopoda collected on the SOND cruise. — J. mar. biol. Assoc. U. K., 1969, v. 49, № 4, p. 961–976.
24. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The effect of light on the buoyancy of the cuttlefish. — J. mar. Biol. Assoc. U. K., 1961, v. 41, № 2, p. 343–350.
25. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. Further observations on the buoyancy of Spirula. — J. mar. Biol. Assoc. U. K., 1971, v. 51, № 2, p. 363–373.
26. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. — Advances Marine Biol., 1973, v. 11, p. 197–268.
27. Gilmer R. W. Free-floating mucus webs: a novel feeding adaptation for the open ocean. — Science, 1972, v. 176, № 4040, p. 1239–1240.
28. Gilmer R. W. Some aspects of feeding in thecosomatous pteropod molluscs. — J. Exptl Marine Biol. and Ecol., 1974, v. 15, p. 2, p. 127–144.

29. Hallam A. et al. Atlas of palaeobiogeography. Amsterdam: Elsevier, 1973. 531 p.
30. Hamner W. M., Madin L. P., Alldredge A. L., Gilmer R. W., Hamner P. P. Underwater observations of gelatinous zooplankton: sampling problems, feeding ecology, and behaviour.—Limnol. and Oceanogr., 1975, v. 20, № 5, p. 907–917.
31. Heptonstall W. B. Buoyancy control in ammonoids.—Lethaia, 1970, v. 3, № 4, p. 317–328.
32. Hsü K. J., He Q., McKenzie J. A. et al. Mass mortality and its environmental and evolutionary consequences.—Science, 1982, v. 216, № 4543, p. 249–256.
33. Kennedy W. J., Cobban W. A. Aspects of ammonite biology, biogeography and biostratigraphy.—Palaeontol. Spec. Pap., 1976, v. 17, p. 1–84.
34. Klinger H. C. Speculations on buoyancy control and ecology of some heteromorph ammonites.—Systematics Assoc. Spec. Vol. London – New York: Acad. Press, 1981, № 18, p. 337–355.
35. Kulicki C. The ammonite shell: its structure, development and biological significance.—Palaeontol. polon., 1979, № 39, p. 97–142.
36. Lehmann U. Über Nahrung und Ernährungsweise von Ammonite.—Paläontol. Z., 1975, B. 49, № 3, S. 187–195.
37. Lehmann U. Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. Stuttgart: F. Enke, 1976. 172 S.
38. Lehmann U., Hillmer G. Wirbellose Tiere der Vorzeit. Stuttgart: F. Enke, 1980. 340 S.
39. Mills C. E., Vogt R. G. Evidence that ion regulation in hydromedusae and ctenophores does not facilitate vertical migration.—Biol. Bull., 1984, v. 166, № 1, p. 216–227.
40. Morton J. E. The structure and adaptations of the New Zealand Vermetidae.—Trans. Roy. Soc. N. Z., 1951, v. 79, № 1, p. 1–51.
41. Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. 2. Aufl. B. 2, T. 2. Jena: G Fischer, 1965. 502 S.
42. Mutvei H. The mode of life in ammonoids.—Paläontol. Z., 1975, B. 49, № 3, S. 196–202.
43. Mutvei H., Reyment R. A. Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids.—Palaeontology, 1973, v. 16, № 3, p. 623–636.
44. Pérès J.-M., Picard J. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée.—Recueil Trav. Station marine Endoume, 1964, Bull. 31, fasc. 47, p. 1–137.
45. Purchon R. D. The biology of the Mollusca. Oxford e. a.: Pergamon, 1968. 560 p.
46. Robertson J. D. Ionic regulation by some marine invertebrates.—J. Exptl Biol., 1949, v. 26, p. 182–200.
47. Singley C. T. Histochemistry and fine structure of the ectodermal epithelium of the sepiolid squid *Euprymna scolopes*.—Malacologia, 1982, v. 23, № 1, p. 177–192.
48. Trueman A. E. The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonites.—Quart. J. Geol. Soc. London, 1941, v. 96, p. 339–383.
49. Vermeij G. J. Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers.—Paleobiology, 1977, v. 3, № 3, p. 245–258.
50. Ward P. Functional morphology of Cretaceous helically-coiled ammonite shells.—Paleobiology, 1979, v. 5, № 4, p. 415–422.
51. Ward P. The extinction of the ammonites.—Sci. Amer., 1983, v. 249, № 4, p. 114–124.
52. Ward P., Carlson B., Weekly M., Brumbaugh B. Remote telemetry and daily vertical and horizontal movement of *Nautilus* in Palau.—Nature, 1984, v. 309, № 5965, p. 348–350.
53. Ward P., Greenwald L., Greenwald O. E. The buoyancy of the chambered nautilus.—Sci. Amer., 1980, v. 243, № 4, p. 162–175.
54. Ward P., Martin A. W. On the buoyancy of the pearly nautilus.—J. Exptl Zool., 1978, v. 205, № 1, p. 5–12.
55. Ward P., Westermann G. E. G. First occurrence, systematics and functional morphology of *Nipponites* (Cretaceous *Lytocera*) from the Americas.—J. Paleontol., 1977, v. 51, № 2, p. 367–372.
56. Westermann G. E. G. Form, structure and function of the shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids.—Life Sci. Contr. Roy. Ontario Museum, 1971, v. 78, p. 1–39.
57. Westermann G. E. G. Remarks on Mutvei and Reyment's hypothesis regarding ammonoid phragmocones. With reply.—Palaeontology, 1975, v. 18, № 2, p. 437–439.
58. Westermann G. E. G. Architecture and buoyancy of simple cephalopod phragmocone and remarks on ammonites.—Paläontol. Z., 1975, B. 49, № 3, S. 221–234.
59. Wiedmann J. The heteromorphs and ammonoid extinction.—Biol. Revs, 1969, v. 44, № 4, p. 563–602.
60. Wiedmann J. Evolution or revolution of ammonoids at Mesozoic system boundaries.—Biol. Revs, 1973, v. 48, № 2, p. 159–194.
61. Wright C. W. Cretaceous Ammonoidea.—Systematics Assoc. Spec. Vol. London – New York: Acad. Press, 1981, № 18, p. 157–174.
62. Yonge C. M. Notes on feeding and digestion in *Pterocera* and *Vermetus*, with a discussion on the occurrence of the crystalline style in the gastropods.—Sci. Repts John Murray Exped. Great Barrier Reef, 1932, v. 1, № 10, p. 259–281.