УДК 56.07:564.5

ПРОГРАММА "РАУПОЛОГИЯ" — ИНСТРУМЕНТ МОРФОМЕТРИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ РАКОВИНЫ АММОНОИДЕЙ

М.С. Бойко[1], Э.В. Мычко[2]

[1] Палеонтологический институт РАН им. А.А. Борисяка, Москва
[2] Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 13.12.11

Рассмотрены вопросы морфометрического изучения свернутых раковин головоногих: история, основные методы и подходы. Главное внимание сконцентрировано на методе Д.М. Раупа. Дано описание компьютерной программы "Раупология": области применения, принципов работы и получаемых результатов. "Раупология" — набор инструментов автоматизации исследований по методу Раупа, позволяющих проводить замеры определенных морфологических параметров спирально свернутых раковин по их фотографиям, математически анализировать, статистически обрабатывать и сохранять данные в виде, пригодном для дальнейших исследований в зависимости от конкретно поставленных задач.

Ключевые слова: аммоноидеи, морфометрия, Рауп, компьютерная программа.

Задача описания таксономического разнообразия палеозойских аммоноидей была в общем виде решена в последней четверти прошлого века. Число таксонов родового и видового рангов, описываемых после окончания 1980-х гг. не превышает нескольких единиц в год. В связи с этим в настоящее время становятся все более актуальными, во-первых, поиск иных способов и средств изучения, а, во-вторых, переосмысление огромного фактического материала, накопленного предыдущими исследователями.

Несмотря на то что новых описаний появляется относительно немного (по крайней мере, палеозойских аммоноидей), значительную проблему составляют массовые старые описания, в которых часто игнорировались правила таксономического кодекса, или сделанные до его введения. Для полноценной ревизии этого массива данных требуется иметь быстрый и удобный морфометрический инструмент, предназначенный для цифровой обработки значений параметров.

История геометрических, математических и физических исследований спиральных раковин насчитывает длительную историю. Крупнейшие математики прошлого, такие как Архимед, Фибоначчи, Ферма, Бернулли, изучали спирали и их проявления в живой природе. Позднее, по мере становления палеонтологии как науки, математические свойства спиралей, а именно одного из их типов — логарифмической, стали применятся для изучения свернутых раковин ископаемых головоногих (Blake, 1878; Mosely, 1838; Neumann, 1846). Тогда были разработаны основные подходы к морфометрии свернутых раковин. С тех пор несколько поколений цефалоподчиков превратили эти исследования в целое направление малакологии. В нем можно выделить несколько основных направлений: механика/сопромат (Chamberlain, 1981; Illert, 1983); математические принципы формирования спирали и онтогенез раковинообразующей кривой (Кутыгин, 2009; Ackerly, 1989); гидродинамика и реактивное движение (Chamberlain, 1976; Jacobs, 1992; Reyment, 1973); моделирование раковины и экологическая интерпретация ее формы (Барсков, 1976, 1989; Trueman, 1941; Raup, 1966, 1967). Среди этого обширного списка методов и направлений исследования мы выбрали подход Д.М. Раупа, впервые, видимо, представленный научному сообществу в 1965 г. (Raup, Michelson, 1965). Данный выбор объясняется его широким применением цефалоподчиками всего мира, обусловленным относительной простотой и наглядностью.

Таким образом, важным направлением морфометрических исследований является применение морфофункционального анализа для восстановления экологии ископаемых головоногих и облика древних экосистем. Математизация такого анализа дает возможность более уверенно использовать физические характеристики раковин, снижая уровень субъективности. Характер полученных результатов позволяет применять к ним статистический анализ для получения экологических паттернов того или иного сообщества головоногих. Хотя сам Рауп, насколько нам известно, избегал давать экологическую оценку результатам своих исследований, данные, получаемые его методом, как нельзя лучше подходят для анализа вероятного образа жизни и других вопросов экологии и отчасти эволюции головоногих.

Для проведения указанных исследований было решено создать специальную программу, позволяющую быстро обрабатывать большие объемы данных. Ценность этой программы определяется в том числе и все возрастающим потоком цифровых публикаций, а также оцифровкой старых работ.

В названии нашей программы мы постарались отразить вклад Д. Раупа в изучение ископаемых голово-

ногих. Само слово "раупология" появилось в обиходе отечественных цефалоподчиков в начале 1970-х гг., и изначально носило несколько пренебрежительный характер. Это, видимо, связано с тем, что в те годы наиболее важными направлениями в изучении головоногих были исследования их таксономического богатства, систематики, стратиграфического и биогеографического распределения. По этой причине исследования Раупа и другие подобного рода считались излишеством и, возможно, чудачеством. Однако, как уже говорилось выше, современные потребности изучения ископаемых головоногих делают сейчас эти методы актуальными и перспективными. В связи с этим мы посчитали, что предложенное название программы должно отразить научные заслуги Раупа.

В последние годы в связи с существенным прогрессом компьютерной техники и лучевой исследовательской аппаратуры появилось много публикаций и собственно программ по изучению геометрии раковин моллюсков. Однако они в большей степени ориентированы на 3D-моделирование различных типов раковин их скульптурных элементов. Показательной в этом отношении является недавняя электронная публикация Modeling Seashell Morphology (Ashline et al., 2009). В этой работе подробно разобраны основные понятия, математический аппарат и приемы программирования. Там же приведен обширный список ссылок на online ресурсы, посвященные этому вопросу.

Следует отметить, что программы, основанные на методе Раупа, скорее всего, уже создавались отдельными исследователями для собственных целей, однако нам ничего не известно о широком применении их специалистами по головоногим. Создавая эту программу, мы стремились сделать ее доступной для всех заинтересованных специалистов. "Раупология" в тестовом режиме будет доступна на сервере ПИН РАН по адресу http://www.paleo.ru/download/geom_evol.zip.

Предпосылки

Аммоноидеи были одной из групп головоногих моллюсков и обладали типичной для последних фрагментированной раковиной. Эта раковина представляет собой достаточно вытянутый конус, свернутый, как правило, в плоскую спираль. Конус разделен перегородками на отдельные камеры (рис. 1), в последней из которых (жилой) помещалось тело моллюска. Все перегородки перфорированы сифональным отверстием, таким образом, раковина проницаема по всей длине. Как было выяснено на примере современного головоногого *Nautilus pompilius*, задняя часть раковины заполняется газами из жидкостей тела (в основном азотом) посредством сифона — длинного выроста внутренностного мешка, проходящего через упомянутые отверстия, и становится своеобразным поплавком.

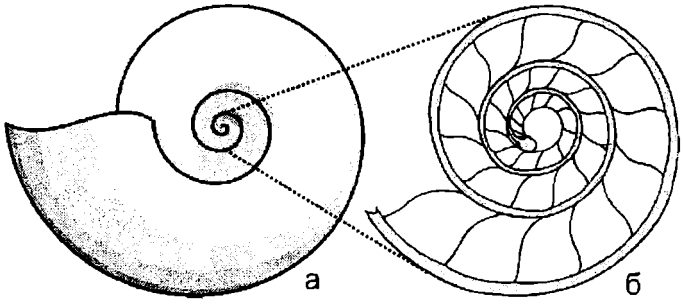

Рис. 1. Схематический рисунок строения раковины аммонита: а — внешнее, б — внутреннее

Основным морфоэволюционным трендом ранней эволюции аммоноидей было приобретение планоспиральности как способа компактизировать и сбалансировать раковину. Предковой группой для аммоноидей были бактриты — головоногие с прямой или слабоизогнутой раковиной, лишенные каких-либо скелетных образований, для контроля за плавучестью и ориентировкой. Судя по всему, бактриты были максимально плактонизированной группой из всех головоногих, способных в основном к вертикальным перемещениям за счет изменения веса поплавка. Сворачивание конуса раковины в плоскую спираль должно было существенно упрощать проблему ориентировки и стабилизации животного в определенном положении: центр тяжести и центр плавучести в этом случае может быть расположен на одной вертикали вплоть до полного совпадения. В отличие от животных, обладающих прямой или согнутой раковиной, необходимость иметь специальные механизмы ориентировки и стабилизации планоспиральной раковины в приемлемом для жизнедеятельности положении практически отсутствует. Таким образом, если бактриты были практически лишены способности к горизонтальным перемещениям, аммоноидеи такую возможность получили, а следовательно, и способность к освоению нектонных пелагических ниш.

В кратком виде функционирование гидростатического аппарата аммоноидей можно изложить следующим образом Как уже говорилось, фрагмокон заполняется в том или ином количестве газами. Получающийся в результате поплавок призван уравновесить вес самой раковины и тела моллюска для достижения всем организмом безразличного равновесия в толще воды. Это равновесие моллюск способен произвольно менять в обе стороны в зависимости от имеющихся потребностей. Не вдаваясь в детали, можно сказать, что в результате попеременного действия двух разнонаправленных процессов — диффузии через эпителий сифона газов из крови и/или лимфы камеры, нагнетания/опорожнения камерной жидкости путем многоступенчатого осмоса — осуществляется смещение весового баланса всей системы. В результате моллюск приобретает возможность вертикальных перемещений без применения мускульных усилий. Примерно таким образом функционирует гидростатический аппарат современных раковинных головоногих (*Nautilus, Sepia, Spirula*). Поскольку строение сифона аммоноидей в общем виде известно (Барсков,

1990), есть основания считать, что гидростатический аппарат аммоноидей действовал сходным образом. Исходя из этого можно предположить, что эффективность работы гидростатического аппарата аммоноидей в первом приближении равна отношению длины фрагмокона и жилой камеры.

Для тела, движущегося в такой плотной среде, как вода, особое значение приобретают гидродинамические параметры внешней морфологии. Принимая это, мы можем утверждать, что форма раковины аммоноидей является адаптивной и функциональной. При морфофункциональном анализе с точки зрения локомоции можно выделить основные аспекты морфологии раковины аммонитов (Бойко, 2006):

1. Внешняя форма отвечает за распределение силы давления на поверхность раковины.

2. Скорость расширения оборотов обратно пропорциональна степени потенциальной плавучести раковины.

3. Форма поперечного сечения и степень объемлемости оборотов (т.е., насколько последующий оборот перекрывает предыдущий) отражают очертания просвета жилой камеры.

4. Скульптурные элементы играют значительную роль для распределения набегающего потока.

5. Сифон (т.е. тонкая трубка, пронизывающая все камеры раковины) отвечает за наполнение/опорожнение фрагмокона жидкостью, т.е. за изменение степени плавучести и ориентировку устья.

Первые три характеристики могут быть описаны геометрически, а следовательно, подвергнуты физическому, математическому и статистическому видам анализа.

Методика

Морфологическое разнообразие свернутых раковин достаточно велико. Попытки его описания и систематизации предпринимались еще в первой половине XIX в. Один из первых исследователей геометрии ископаемых раковин К.Ф. Нейман ввел понятие "циклоцентрическая конхоспираль", которое отражало, по его мнению, особенность таких спиралей (Naumann, 1849).

Позднее (Reyment, 1973; Trueman, 1941) было показано, что для целей математизации исследований формы раковин аммоноидей можно считать, что они свернуты в правильную логарифмическую спираль: $\vartheta = \frac{1}{b}\ln(\frac{r}{a})$. Это утверждение является определенным упрощением, поскольку в процессе онтогенеза угол расширения спирали может несколько меняться. Процесс изменения параметров спирали раковины в онтогенезе особенно тщательно в последние годы изучается Р.В. Кутыгиным (2009). Тонкие изменения угла раковинообразующей кривой, возможно, имеют значение при исследовании ранних этапов онтогенеза, но при изучении общей морфологии взрослых раковин этим, как представляется, можно пренебречь. Объем ювенильной раковины составляет лишь первые проценты полного объема раковины и, согласно вышеописанному принципу действия гидростатического аппарата, мало влияет на ее функции во взрослом состоянии.

В основу программы "Раупология" были положены работы американского теоретика палеонтологии Д. Раупа (Raup, 1966, 1967). Им предложен простой и визуально наглядный способ характеристики планоспиральных раковин по трем измеряемым параметрам: скорости расширения оборотов, форме образующей кривой и пропорции поперечного сечения оборотов (рис. 2). Рауп показал теоретически возможное разнообразие планоспиральных раковин и его реализацию у аммоноидей. Вернее будет сказать, что Рауп исследовал геометрию всех спиральных раковин, в том числе и турбоспиральных (т.е. свернутых не в одной плоскости), но поскольку такие раковины выходят за тему работы, мы опустим связанные с этим моменты. Основное содержание метода Раупа заключается в том, что, в общем случае закрученные раковины завиваются по логарифмической спирали, и, следовательно, их форма может быть проанализирована математически. Необходимые параметры могут быть измерены непосредственно на раковине или на ее фотографическом изображении. Для того чтобы избежать неудобного измерения углов переносов оборотов и некоторых других сложных вычислений, Рауп ввел пять параметров (*a, b, c, d, e*), три отношения которых (*W, D, S*) адекватно описывают форму спирали и раковины:

1. Скорость расширения/прироста высоты оборотов $W = (\frac{d}{e})^2$.

2. Форма образующей кривой $D = \frac{c}{d}$.

3. Форма поперечного сечения оборота $S = \frac{b}{a}$.

Следует отметить, что Рауп изначально ориентировал свой метод на применение вычислительной

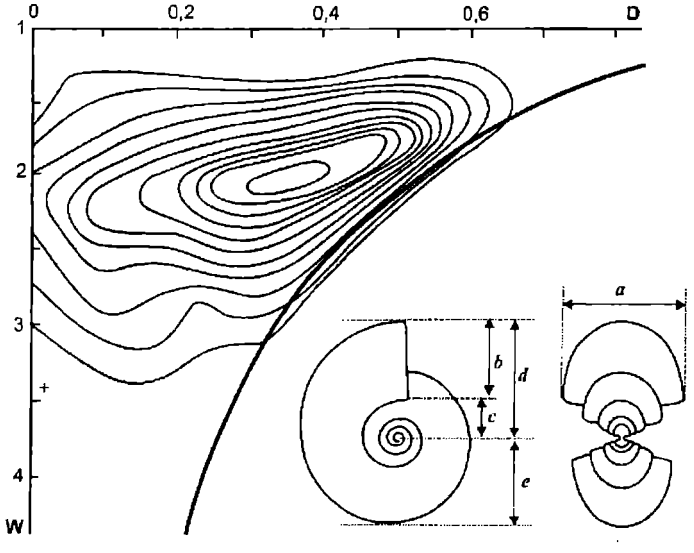

Рис. 2. Рауповские построения (Barskov et al., 2008)

техники. За прошедшие годы прогресс в области вычислительных машин и периферийных устройств значительно расширил возможности, круг задач и результативность этого метода. Уровень компьютерных технологий пятидесятилетней давности не позволял полностью автоматизировать весь процесс и придать ему необходимую наглядность (Рауп, к примеру, использовал осциллограф для вывода графической информации).

Данные Раупа были основаны на измерениях 405 родов, и основные его выводы могут быть сведены к следующему:

1. Раковины аммонитов по скорости расширения оборотов и степени их объемлемости занимают довольно обширную область, но почти не выходят за линию, отмечающую формы с несоприкасающимися оборотами ($W = \frac{1}{D}$);

2. Общее распределение одномодально: наибольшее число родов группируется вокруг одной модальной области ($W \sim 2$, $D = 0{,}3 - 0{,}4$);

3. Отдельные таксоны (это было показано для палеозойских гониатитов и мезозойских литоцератин) занимают малосоприкасающиеся морфологические области. Такое положение связано, вероятно, с различиями в образе жизни и местообитании.

К настоящему времени на основе описанного метода проведены многочисленные исследования, посвященные выявлению разнообразия геометрии свернутых раковин различных таксонов цефалопод, ее изменениям на протяжении исторического развития, функциональному и адаптивному значению в рамках подхода Раупа (Барсков, 1976, 1989; Бойко, 2006; Chamberlain, 1976, 1981; Crick, 1983; Nikolaeva, Barskov, 1994; Saunders, Shapiro, 1986; Saunders, Swan, 1984; Saunders, Work, 1996, 1997; Swan, Saunders, 1987; Saunders et al., 2004; Ward, Martin, 1978). Данные по палеозойским аммоноидеям (597 родов агониатитов, гониатитов, пролеканитид и цератитов), приведенные в работе (Saunders et al., 2004) и позднее дополненные до 648 родов (Barskov et al., 2008), предоставляют исчерпывающую на настоящее время по полноте картину распределения морфологии планоспиральных раковин палеозойских аммоноидей.

Дальнейшее использование результатов во многом зависит от конкретных задач исследования. Эксперименты Р. Реймента (Reyment, 1973) открыли возможности для адаптивной интерпретации формы раковины на основе результатов рауповских измерений. Им были показаны принципиальные различия в гидростатических качествах трех основных морфологических (геометрических) типов раковин аммоноидей. Позже (Jacobs, 1992; Saunders, Shapiro, 1986; Saunders, Swan, 1984; Swan, Saunders, 1987) было доказано, что рауповские параметры позволяют оценить и другие характеристики раковины, такие как длина и форма жилой камеры, положение устья, обтекаемость, прочность, устойчивость и возможности активного плавания.

Таким образом, мы имеем все основания утверждать, что методика Раупа является базовой при морфометрическом исследовании аммоноидей и других свернутых головоногих.

Техзадание

Вне зависимости от выбранного подхода функциональной интерпретации морфологических параметров раковины для подобных исследований требуется довольно большая подготовительная работа: измерение раковин, составление таблиц и вычисление рауповских параметров, составление графиков и диаграмм. Нами была поставлена задача максимально облегчить и сократить сбор первичных данных и проведение вычислений. Такие компьютерные программы уже некоторое время используются исследователями аммоноидей, однако имеют определенные недостатки. Многие из них написаны достаточно давно, на неактуальных сегодня языках программирования и плохо совместимы с современными операционными системами. Кроме того, как правило, такие программы рассчитаны на решение одной частной задачи, конкретного исследователя или коллектива и не включают весь комплекс необходимых процедур. Мы же поставили цель максимально расширить круг задач для разрабатываемой программы в рамках методики, подробно описанной в работе (Barskov et al., 2008).

Таким образом, нами было составлено следующее техническое задание к программе:

— экспортирование графических файлов распространенных форматов (jpeg, tiff, bmp, gif, и др.) с целью получения изображений фототаблиц из монографий;

— создание интерфейса программы, который бы позволял производить все необходимые измерения;

— разработка алгоритма расчета желаемых параметров;

— создание интерфейса схематического (по полученным параметрам) изображения раковины;

— создание таблицы с полученными параметрами для дальнейшей статистической обработки;

— построение графика распределения полученных параметров.

Программа

Языком программы был выбран Visual Basic 6.0, как наиболее хорошо известный одному из авторов и предоставляющий возможность использовать обширный набор стандартных библиотек Microsoft. В силу этого программа может работать исключительно на платформах операционных систем семейства Microsoft Windows, в частности поздних версий начиная от Windows XP.

Структура программы состоит из трех основных модулей. Первый, с которого необходимо начинать работу, представляет аппарат для анализа параметров раковин аммоноидей по загруженным фотографиям. Пользователем на фотографии определенным образом выставляются контрольные точки (рис. 3), являющиеся

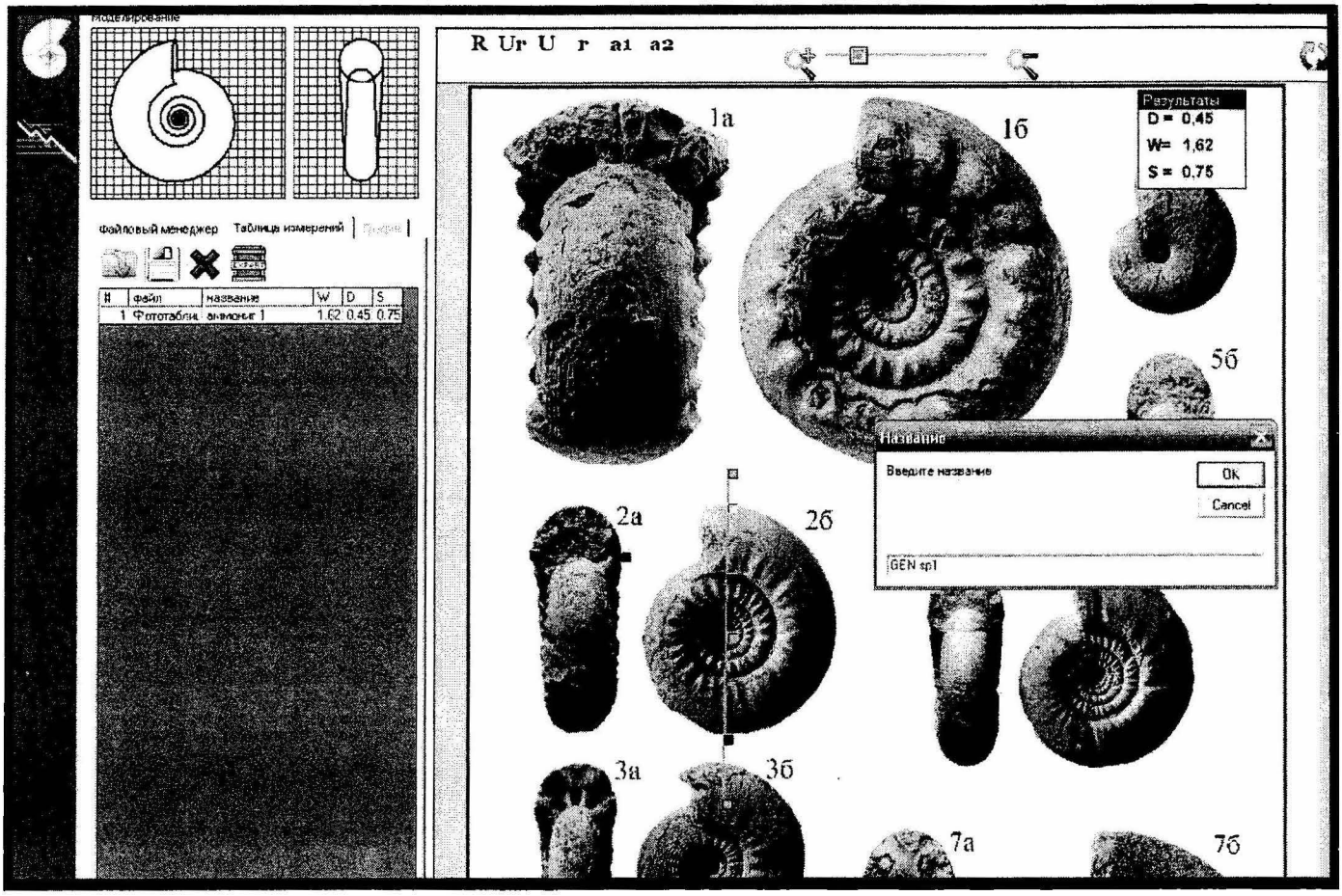

Рис. 3. Рабочий интерфейс программы "Раупология"

ключевыми для вычисления параметров раковины. Далее отношения этих параметров автоматически рассчитываются по формулам ($W = (\frac{d}{e})^2$, $D = \frac{c}{d}$, $S = \frac{b}{a}$) и вносятся в таблицу измерений.

Второй модуль представляет собой графический интерфейс схематического моделирования раковины в двух положениях — сбоку и со стороны устья. Моделирование происходит автоматически после расчета параметров W и D и S. При написании этого модуля были использованы некоторые теоретические выкладки Г. Р. Мак-Ги (McGhee, 2007).

Третий модуль состоит из графического окна декартовой плоскости, так как в рамках данного метода боковая проекция раковины аммонита задается двумя параметрами (W и D), тем самым всякий набор раковин можно представить в виде набора точек на плоскости (карте), если принять первый параметр за X (абсциссу), второй за Y (ординату).

Для анализа такого набора точек (особенно если работа ведется на больших выборках) естественно ввести на плоскости некоторую функцию плотности, ставящую в соответствие каждой точке плоскости вещественное число, математический смысл которого — плотность сгущения точек. Типологическое содержание функции плотности — частота реализации того или иного морфотипа изучаемой ассоциации аммоноидей. Эта функция, очевидно, должна: возрастать при увеличении количества точек набора; возрастать при приближении произвольной точки набора к данной точке.

В этой программе значение функции плотности подсчитывается следующим образом: для вычислений берутся только те точки, которые удалены от данной не более чем на некое R (так как разумно предполагать, что точки, слишком удаленные от данной, не влияют на вычисление плотности в ней); при отсутствии точек внутри этой окружности (с центром в данной точке и радиусом R) плотность равна 0; добавление точки набора внутрь этой окружности прибавляет к функции плотности число $R - r$, где r — расстояние от добавленной точки до данной. Тем самым эта точка может прибавить к общей сумме число от 0 до R.

Следовательно, на плоскости/карте образуется скалярное поле плотностей. Для наглядной демонстрации распределения плотностей используется метод изолиний. Изолиния уровня С — это геометрическое место всех точек карты, плотность в которых равна С, она может быть представлена как замкнутой, так и незамкнутой кривой. Области на карте с наибольшими плотностями всегда окружены концентрическими замкнутыми изолиниями. Ближайшей аналогией можно считать гипсометрическую карту: области сгущения точек (т.е. максимальной насыщенности морфотипа-

ми) выглядят как возвышенности, области разряжения точек — как низменности.

Для автоматического построения изолиний используется алгоритм Marching squares (шагающие квадраты), являющийся одним из стандартных алгоритмов решения задач подобного рода, применяемых при изготовлении географической, метеорологической и другой графики. Это непростой компьютерный алгоритм и его точное описание вне рамок математического языка представляет существенную сложность. Максимально упростив описание алгоритма, можно сказать следующее:

— берется регулярная сетка, в каждом узле которой известно значение поля (в нашем случае — это координатная сетка с нанесенными натуральными числами — количеством морфологических позиций (W и D) по квадратам сетки);

— поверх нее накладывается новая сетка, как правило, с бóльшим шагом для снижения ступенчатости изолиний;

— затем для каждого узла наложенной сетки вычисляется значение по данным подложенной сетки;

— в зависимости от значения в углах наложенной сетки, на отрезках между этими узлами выставляются точки с промежуточными значениями;

— все точки с одинаковым значением соединяются, образуя изолинии таким образом, что изолиния уровня n проходит между узлами со значениями n и $n + k$ на расстоянии, зависящем от величины k (т.е. снаружи от замкнутой изолинии уровня 1 значение первичного поля морфологических позиций будет 1 и 0, а внутри — ≥ 2);

— на заключительном этапе полученные изолинии подвергаются симметричному преобразованию Безье, для удаления зубчатости кривых.

На выходе, таким образом, мы имеем аналог гипсометрической карты, роль высот в которой выполняет число раковин, относящихся к тому или иному морфотипу. “Возвышенности” на такой карте отмечают, что значительная часть аммоноидей исследуемого комплекса стремилась реализовать именно этот морфотип, а “низменности”, напротив, означают, что подобный морфотип был мало распространен в данном сообществе. Снаружи от внешней изолинии полученного морфологического поля находятся морфотипы, реализованные лишь однажды или нереализованные в данном комплексе вообще (хотя и теоретически возможные).

Поскольку полученное морфологическое поле наложено на график соотношения W и D, то несложно визуально отобразить ключевые морфотипы исследованной ассоциации и провести экологический анализ их распределения (рис. 4).

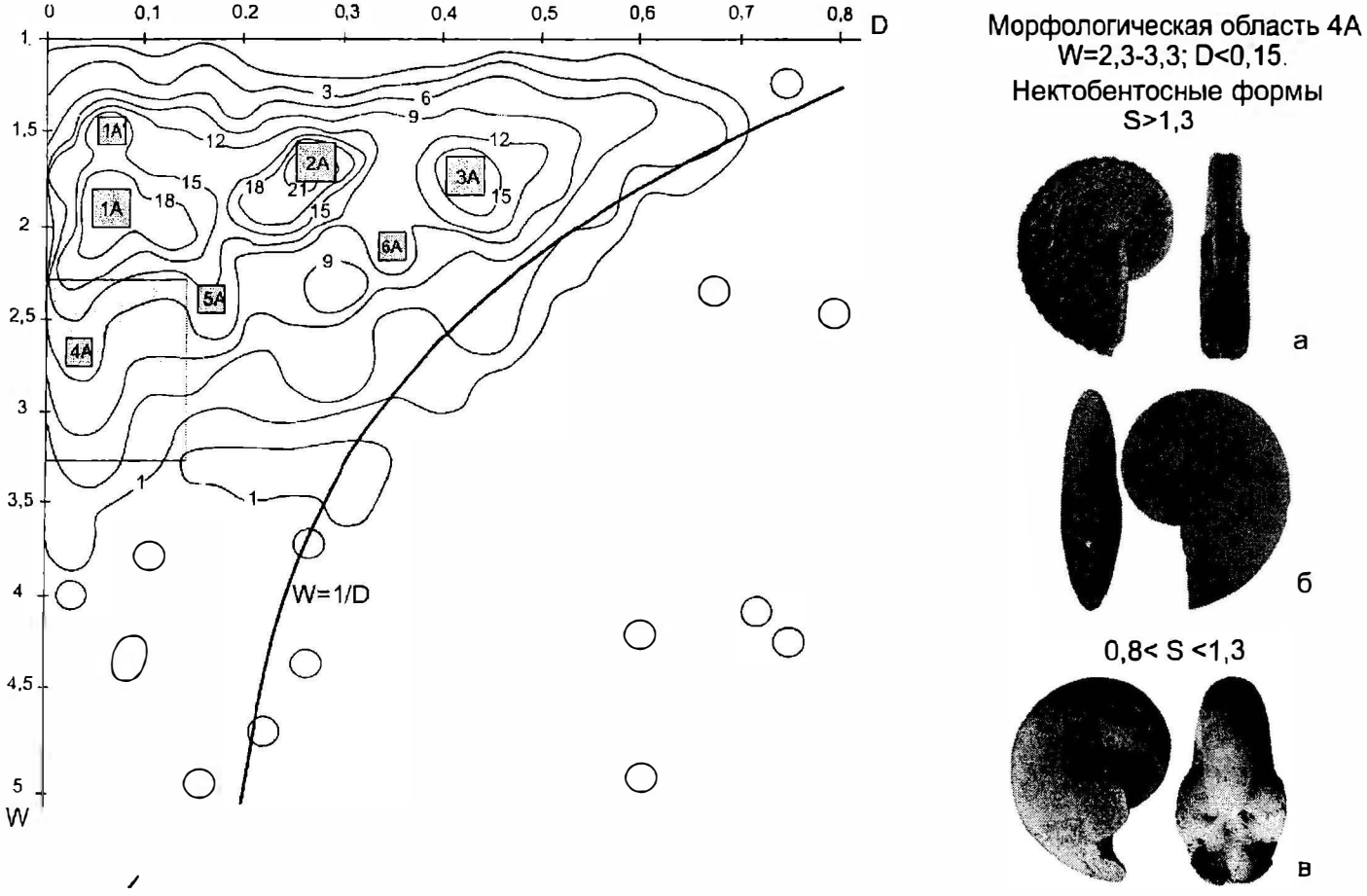

Рис. 4. Рауповский график для палеозойских аммоноидей с примерами некоторых морфотипов и их возможной экологической интерпретацией (Barskov et al., 2008)

В настоящее время определенны следующие направления развития программы:

— реализация графического отображения параметра S, который сейчас только рассчитывается (по некоторым причинам его отображение вызвало трудности);

— возможность работы непосредственно с файлами формата pdf и djvu — самыми распространенными для цифровых публикаций (определенные наработки уже имеются);

— создание англоязычной версии программы.

Авторы выражают свою признательность И.С. Барскову как идейному вдохновителю данной работы. Следует отметить вклад О.В. Костюченко на отдельных этапах программирования. Т.Б. Леонова взяла на себя труд отредактировать текст статьи, за что мы весьма ей благодарны.

Работа поддержана федеральной целевой программой "Научные и научно-педагогические кадры инновационной России" на 2009—2013 гг. по лоту "Проведение научных исследований коллективами научно-образовательных центров в области общей биологии и генетики" (тема: "Становление скелетных организмов и экологической структуры морских сообществ").

ЛИТЕРАТУРА

Барсков И.С. Геометрия свернутых раковин цефалопод и ее биологическое значение // Основные направления применения математических методов в палеонтологии. Кишинев, 1976. С. 16—19.

Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 160 с.

Барсков И.С. Внутреннее строение сифона позднеюрского аммонита *Virgatites virgatus* (Buch) // Ископаемые цефалоподы. Пути эволюции и систематика отдельных групп: Тр. ПИН АН СССР. 1990. Т. 243. С. 127—132.

Бойко М.С. Морфометрические методы в изучении аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия: Мат-лы Всерос. совещ. М.: ПИН РАН, 2006. С. 85—88.

Кутыгин Р.В. Методы изучения формы медиальной спирали аммоноидей // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия: Мат-лы Всерос. совещ. М.: ПИН РАН, 2009. С. 127—130.

Ackerly S. C. Kinematics of accretionary shell growth, with examples from brachiopods and mollusks // Paleobiology. 1989. Vol. 15. P. 147—164.

Ashline G.L., Ellis-Monaghan J.A., Kadas Zc.M., McCabe D.J. Modeling Seashell Morphology 2009: http://academics.smcvt.edu/jellis-monaghan/papers/papers/teaching%20papers/AE-MKMpre.pdf

Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A. et al. Cephalopods in the marine ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. J. 2008. Vol. 42, N 11. P. 1167—1284.

Blake J.F. On the measurement of the curves foraled by Cephalopoda and other mollusks // Philos. Mag. Ser. 5. 1878. Vol. 6. P. 241.

Chamberlain J.A.Jr. Flow patterns and drag coefficients of cephalopod shells // Palaeontology. 1976. Vol. 19. P. 593—563.

Chamberlain J.A.Jr. Hydromechanical design of fossil cephalopod // The Ammonoidea. Syst. Assoc. Spec. Vol. 18. London: Academic Press, 1981. P. 289—336.

Crick R.E. The practicality of vertical cephalopod shells as paleobathymetric markers // Geol. Soc. Amer. Bull. 1983. Vol. 94. P. 1109—1116.

Jacobs D.K. Shape, drag and power consumption in ammonoid swimming // Paleobiology. 1992. Vol. 18, N 2. P. 203—220.

Illert C.R. The mathematics of gnomonic seashells // Mathem. Bioscien. Amster. 1983. Vol. 63, N 1. P. 21—56.

McGhee G.R. The geometry of evolution. Adaptive landscapes and theoretical morphospaces. Cambridge University Press, 2007. P. 71—80.

Mosely H. On the geometrical forms of turbinated and discoid shells // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1838. Vol. 128. P. 351—370.

Naumann C.F. Ueber die Spiralen der Conchylien // Abhandl. Sächs. Akad. Wissensch. Math.-Natur. Kl. 1846. S. 151—196.

Naumann C.F. Ueber die cyclocentrische Conchospirale ueber das Windungsgesetz von *Planorbis corneus* // Abhandl. Sächs. Akad. Wissensch. Math.-Natur. Kl. 1849. S. 171—195.

Nikolaeva S.V., Barskov I.S. Morphogenetic trends in the evolution of Carboniferous ammonoids // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 1994. Bd 193, Fasc. 3. P. 401—418.

Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling. General problems // J. Paleontol. 1966. Vol. 40. P. 1178—1190.

Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids // J. Paleontol. 1967. Vol. 47, N 1. P. 43—65.

Raup D.M., Michelson A. Theoretical morphology of the coiled shell // Science. 1965. Vol. 147. P. 1294—1295.

Reyment R.A. Factors in the distribution of fossil cephalopods. Part 3. Experiments with exact models of certain shell types // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1973. N. S. Vol. 4. P. 7—41.

Saunders W.B., Swan A.R.H. Morphology and morphologic diversity of Mid-Carboniferous (Namurian) ammonoids in time and space // Paleobiology. 1984. Vol. 10, N 2. P. 195—228.

Saunders W.B., Shapiro E.A. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics // Paleobiology. 1986. Vol. 12, N 1. P. 64—79.

Saunders W.B., Work D.M. Shell morphology and suture complexity in Upper Carboniferous ammonoids // Paleobiology. 1996. Vol. 22, N 2. P. 189—218.

Saunders W.B., Work D.M. Evolution of shell morphology and suture complexity in Paleozoic prolecanitids, the root-stock of Mesozoic ammonoids // Paleobiology. 1997. Vol. 23, N 3. P. 301—325.

Saunders W.B., Work D.M., Nikolaeva S.V. The evolutionary history of shell geometry in Paleozoic ammonoids // Paleobiology. 2004. Vol. 30, N 1. P. 19—43.

Swan A.R.H., Saunders W.B. Function and shape in late Paleozoic (Mid-Carboniferous) ammonoids // Paleobiology. 1987. Vol. 12, N 2. P. 297—311.

Trueman A.E. The ammonite body chamber, with special reference to buoyancy and mode of life of the living ammonite // Quart. J. Geol. Soc. London. 1941. Vol. 96, N 384. P. 26—32.

Ward P.D., Martin A.W. On the buoyancy of the pearly *Nautilus* // J. Exp. Zool. 1978. Vol. 205. P. 5—12.

"RAUPOLOGY" PROGRAM — INSTRUMENT FOR MORPHOMETRIC STUDY OF AMMONOID SHELL

M.S. Boiko, E.V. Mychko

The paper briefly discussed the issues of the morphometric study of coiled cephalopod shells: history, basic methods and approaches. The main attention is concentrated on the method proposed by American paleontologist David Raup. A description of the new computer program "Raupology" includes applications, operating and results. The program is a collection of automation tools for Raup method and it allow for the measurement of important morphological parameters of coiled ammonoid shells on their photographs, mathematically analyzing, statistically processing and data storage for further investigations.

Key words: ammonoid shell, morphometry, David Raup, computer program.

Сведения об авторах: *Бойко Максим Сергеевич* — канд. геол.-минерал. наук, ст. науч. сотр. лаб. моллюсков ПИН РАН, *e-mail*: boiko@paleo.ru; *Мычко Эдуард Вагифович* — аспирант каф. Палеонтологии геологического ф-та МГУ, тел. 8 (495) 939-49-24.