

**Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка  
Кафедра палеонтологии геологического факультета  
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова  
Палеонтологическое общество при РАН  
Секция палеонтологии Московского общества  
испытателей природы  
Программа фундаментальных исследований № 17 Президиума РАН  
«Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов»**

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ.  
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ,  
ЭКОЛОГИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ**

**Выпуск 5**

**Москва, 2018**

УДК 564.5  
ББК 28.691

**С56** **Современные** проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Материалы совещания (Москва, 29 – 31 октября 2018 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2018. 124 с. (илл. 38, фототаблиц 10).

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Vol. 5. Proceeding of conference (Moscow, 29 – 31 October, 2018); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute. T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V. Mitta (eds). – Moscow, PIN RAS, 2018. 124 p.

ISBN 978-5-6040412-6-7

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В специальном разделе кратко освещен научный вклад выдающихся исследователей цефалопод Н.Р. Азаряна, Б.И. Богословского, М.Н. Вавилова и М.К. Цветаевой.

Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям ВУЗов, аспирантам, студентам старших курсов, специализирующимся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

Сборник издан при поддержке Программы фундаментальных исследований № 17 Президиума РАН

**УДК 564.5**  
**ББК 28.691**

ISBN 978-5-6040412-6-7

© Коллектив авторов, 2018  
© ПИН РАН, 2018  
© Обложка М.С. Бойко  
© ИП Скороходов В.А., 2018

## НОВЫЕ НАХОДКИ ЧЕЛЮСТЕЙ РИНХАПТИХОВОГО ТИПА

А.А. Мироненко<sup>1</sup>, М.А. Рогов<sup>1</sup>, Д.Б. Гуляев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Геологический институт Российской академии наук, Москва  
paleometro@gmail.com; russianjurassic@gmail.com

<sup>2</sup>Комиссия по юрской системе МСК России, Ярославль  
dbgulyaev@gmail.com

Аммоноидеи существовали в морях более 330 миллионов лет и занимали разнообразные экологические ниши. Среди них были как обитатели океанов, так и жители мелководных континентальных морей, как планктонофаги, так и хищники. Различные пищевые стратегии аммоноидей привели к возникновению различных типов челюстного аппарата у этих головоногих моллюсков. Первоначально челюсти аммоноидей, как и у современных колеоидей, состояли исключительно из органического вещества. Древнейшие находки этих челюстей известны из отложений верхнего девона (Klug et al., 2017). Органические челюсти сохранялись у аммоноидей на протяжении всего палеозоя и триаса, но в юре ситуация изменилась: в челюстях стали появляться кальцитовые элементы. Возник аптиховый тип челюстного аппарата, характеризующийся двустворчатым строением нижней челюсти и наличием кальцитовых пластинок (аптихов) на ее поверхности. Еще до появления аптихов, в ранней юре, кальцитовый слой появился на поверхности челюстей анаптихового типа (со сплошной, не разделенной на створки нижней челюстью).

Но кальцитовые элементы на поверхности челюстей были не единственными новшествами в строении челюстного аппарата аммоноидей. На рубеже 70-80-х годов XX века в верхнем мелу Японии и на Сахалине в жилых камерах аммоноидей (*Lytoceras* и *Phylloceras*) были найдены челюсти с острыми кальцитовыми «вставками» в их передних концах. Челюсти такого типа есть у современных наутилид, а палеонтологические данные показывают, что у наутилоидей они возникли как минимум в триасе. У наутилид кальцитовый элемент в верхней челюсти именуется ринхолитом, а в нижней – конхоринхом. Эти же названия стали применять к кальцитовым элементам аммоноидных челюстей (Tanabe et al. 1980, 2015) а сам тип челюстей с такими элементами называли ринхаптиховым (от слов «ринхолит» и «аптих»).

На протяжении почти сорока лет находки целых челюстей ринхаптихового типа были известны только из верхнего мела Японии и Сахалина.

Однако отдельные кальцитовые ринхолиты, форма которых существенно отличается от формы ринхолитов наутилид, встречаются как минимум со средней юры. Хотя достоверно неизвестно, каким именно головоногим моллюскам принадлежали эти ринхолиты, многие исследователи высказывали предположение об их принадлежности аммоноидеям и о том, что ринхаптиховый тип челюстей появился задолго до позднего мела.

Недавние находки подтвердили эти предположения. В двух местонахождениях на территории Горного Дагестана в верхнем байосе были найдены нижние челюсти аммоноидей ринхаптихового типа с хорошо сохранившимися конхоринхами (Mironenko, Gulyaev, 2018). Наружная поверхность этих челюстей также покрыта слоем кальцита, несущим ребра и линии нарастания. Челюсти найдены вне раковин аммоноидей, но их небольшие размеры и сжатая с боков форма позволяют предполагать, что они принадлежали филлоцератам, обладавшим некрупными и сжатыми с боков раковинами. Кроме ринхаптихов в тех же слоях в жилой камере крупного *Lytoceras zhivagoi* был найден анаптих — нижняя челюсть без каких-либо кальцитовых элементов (Mironenko, Gulyaev, 2018). Хотя сама жилая камера сохранилась не полностью, ширина анаптиха практически совпадает с шириной ее устья, что свидетельствует о захоронении челюсти *in situ*. Отсутствие кальцитовых элементов в челюсти литоцераса свидетельствует о том, что ринхаптиховый тип челюстей возник у филлоцератин и литоцератин независимо и в разное время, а не был ими унаследован от общих предков, живших в триасе, как ранее предполагали некоторые исследователи (Keupp, 2000).

Однако к раннему мелу литоцератины уже обзавелись челюстями ринхаптихового типа. Такой вывод позволяет сделать уникальная находка нижней челюсти с хорошо сохранившимся конхоринхом из среднего апта Дагестана (рис.1). По форме эта челюсть имеет заметное сходство с нижней челюстью *Lytoceras zhivagoi* и отличается очень крупными размерами (более 7 см в ширину). В слоях, где был найден этот образец, встре-



Рис. 1. Нижняя челюсть ринхаптихового типа с кальцитовым конхоринхом. Дагестан, средний апт; сборы О. Хаписова: а – общий вид, б — передний конец конхоринха, покрытый гребнями и бороздами



Рис. 2. Нижние челюсти ринхаптихового типа с кальцитовыми конхоринхами. Крым, с. Трудолюбовка; нижний сеноман

чаются аммониты *Parahoplites*, редкие некрупные филлоцератины и также редкие, но достигающие больших размеров литоцератины. Челюсти представителей семейства Parahoplitidae до сих пор неизвестны, но их предки имели аптиховый тип челюстного аппарата (Rogov, Mironenko, 2016), следовательно, парагоплитиды могли обладать челюстями либо аптихового, либо переходного типа (intermediate type, см. Tanabe et al., 2015). Ринхаптиховый тип челюстей до сих пор был встречен только у литоцератин и филлоцератин, но в данном случае крупные размеры и форма челюсти говорят о том, что она, скорее всего, принадлежала одному из представителей *Lytoceratina*. Передний конец конхоринха этой челюсти покрыт продольными гребнями и бороздами (рис. 1б), что отличает его от конхоринхов наутилид и ранее описанных верхнемеловых аммонитов, имеющих зазубренный край. Внешняя поверхность челюсти, по крайней мере, в ее передней части, также покрыта толстым кальцитовым слоем.

Хорошо сохранившиеся нижние челюсти аммоноидей ринхаптихового типа также были найдены в нижнем сеномане Крыма, около с. Трудолюбовка. Сеноманский разрез около Трудолюбовки является местом ежегодных студенческих практик и считается хорошо изученным. Находки челюстей аммоноидей из этого разреза упоминались в литературе (Алексеев, 1989), но ни разу не изображались и детально не описывались.

Авторы изучили четыре нижние челюсти из этого разреза. Во всех четырех образцах присутствуют хорошо сохранившиеся конхоринхи, заметно отличающиеся друг от друга по форме и размерам относительно размеров челюстей (рис. 2). У двух конхоринхов передний конец заострен (рис. 2б), у третьего слегка зазубрен (рис. 2в), еще у одного образца на переднем конце имеется заметный полукруглый выступ (рис. 2а). Внешне один из образцов похож на верхнюю челюсть (рис. 2б), но это сходство вызвано неполной сохранностью органических пластин челюсти, задние края которых были разрушены до захоронения.

Полное отсутствие раковин наутилид в слоях, в которых были обнаружены эти ринхаптихи, сходство конхоринхов этих челюстей с аммоноидными конхоринхами, описанными из верхнего мела Японии и Сахалина, и их существенные отличия от конхоринхов наутилид однозначно свидетельствуют в пользу принадлежности этих челюстей

аммоноидеям (литоцератинам и/или филлоцератинам). Различия в форме и пропорциях ринхолитов, вероятно, указывают на разную пищевую специализацию аммоноидей с ринхаптиховым типом челюстного аппарата. Все эти головоногие, несомненно, были хищниками-дурофагами, но размер их добычи и прочность ее защитных покровов, по-видимому, различались. Стоит отметить, что в сеноманских отложениях, в которых были найдены эти нижние челюсти, практически отсутствует бентосная фауна, на которую могли бы охотиться аммоноидеи. Следовательно, их добычей скорее всего могли быть активно плавающие нектонные организмы, в первую очередь другие аммоноидеи. Это предположение подтверждается тем, что челюсти ринхаптихового типа не найдены у типичных неритических групп аммонитов, будучи известны только у океанических таксонов (филлоцератины и литоцератины).

Исследование поддержано государственными программами № 0135-2018-0035 (юрские находки) и № 0135-2018-0050 (изучение меловых находок).

### Список литературы

- Алексеев А.С. Верхний мел. В кн.: Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма. Стратиграфия мезозоя. Мазарович О.А., Милеев В.С. (ред.). М.: изд-во МГУ, 1989. 168 с.
- Keupp, H. Ammoniten – Paläobiologische Erfolgsspiralen. Stuttgart: Thorbecke, 2000. 165 p.
- Klug, C., Frey, L., Pohle, A., De Baets, K., Korn, D. Palaeozoic evolution of animal mouthparts // Bull. Geosci. 2017. V. 92 (4). P. 1–14.
- Mironenko, A., Gulyaev, D. Middle Jurassic ammonoid jaws (anptychi and rhynchptychi) from Dagestan, North Caucasus, Russia. // Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol. 2018. V. 489. P. 117–128.
- Rogov M.A., Mironenko A.A. Patterns of the evolution of aptychi of Middle Jurassic to Early Cretaceous Boreal ammonites // Swiss J. Palaeontol. 2016. V. 135 (1). P. 139–151.
- Tanabe K., Fukuda Y., Kanie Y., Lehmann U. Rhyncholites and conchorhynchids as calcified jaw elements in some late Cretaceous ammonites // Lethaia. 1980. V. 13. P. 157–168.
- Tanabe K., Kruta I., Landman N. H. Ammonoid buccal mass and jaw apparatus // Ammonoid paleobiology: from anatomy to ecology. Dordrecht: Springer, 2015. P. 429–484.

## **NEW FINDINGS OF RHYNCHAPTYCHUS-TYPE AMMONOID JAWS**

**A.A. Mironenko., M.A. Rogov and D.B. Gulyaev**

Ammonoids throughout their history had well-developed jaws of several types. One of these is the rynchaptychus type, which is characterized by the presence in both jaws, the upper and lower, of sharp calcitic elements: ryncholites and conchorhynchs, respectively. For a long time, rynchaptychus-type jaws were only known from the Upper Cretaceous of Japan and Sakhalin, but last year they were described from the Middle Jurassic of Dagestan. Here we describe a large (more than 7 cm long) ammonoid lower jaw from the Middle Aptian of Dagestan, which contains a calcitic conchorhynch. Moreover, four ammonoid lower jaws with conchorhynchs were found in the Lower Cenomanian of the Crimea.