

ТРУДЫ ПИН



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 г.
Том 243

Ископаемые цефалоподы

Пути эволюции и систематика отдельных групп

Ответственные редакторы

доктор биологических наук

А.А. ШЕВЫРЕВ

доктор биологических наук

В.Н. ШИМАНСКИЙ



МОСКВА
НАУКА 1990

- Doguzhaeva L., Mutvei H.* Ptychoceras — a heteromorphic lycoceratid with truncated shell and modified ultrastructure (Mollusca: Ammonoidea) // *Palaeontographica. Abt. A.* 1989. Bd 208, Lfg 4/6. S. 91—121.
- Hengsbach R.* Zur Kenntniss der Sutur-Asymmetrie bei Ammoniten // *Senckenberg. lethaea.* 1986a. Bd. 67, H. 1/4. S. 119—149.
- Hengsbach R.* Ontogenetische Auftreten und Entwicklung der Sutur-Asymmetrie bei einigen Psiloceratacea (Ammonoidea; Jura) // *Ibid.* 1986b. Bd. 67, H. 1/4. S. 323—330.
- Kennedy W.J., Cobban W.A.* Aspects of ammonite biology, biogeography and biostratigraphy // *Spec. Pap. Palaeontol.* 1976. Vol. 17. P. 1—84.
- Klinger H.C.* Speculations on buoyancy control and ecology of some heteromorph ammonites // *The Ammonoidea. L.; N. Y.: Acad. press,* 1981. P. 337—355.
- Kulicki C., Doguzhaeva L., Kabanov G.* Nautilus — like jaw elements of a juvenile ammonite // *Cephalopods — present and past.* Stuttgart: Schweizerbart, 1988. P. 679—686.
- Ward P.* Functional morphology of Cretaceous helically-coiled ammonite shells // *Paleobiology.* 1979. Vol. 5, № 4. P. 415—422.
- Wiedmann J.* Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick // *Neues Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 1966. Bd. 127, H. 1. S. 13—81.
- Wiedmann J.* The heteromorphs and ammonoid extinction // *Biol. Rev.* 1969. Vol. 44, № 4. P. 563—602.
- Wiedmann J.* Upper Triassic heteromorph ammonites // *Atlas of Palaeobiogeography.* Amsterdam; N. Y.: Elsevier, 1973. P. 235—249.

УДК 564.53:551.762

И.С. Барсков

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ СИФОНА ПОЗДНЕЮРСКОГО АММОНИТА VIRGATITES VIRGATUS (BUCH)

В.В. Друщиц с соавторами (1981, 1982) описали внутренние структуры сифона, сохранившиеся у одного экземпляра аммонита *Virgatites virgatus* из верхневолжских отложений Москвы. Авторами была проведена только самая общая интерпретация обнаруженных структур как внутрисифонных кровеносных сосудов, которые сравнивались с кровеносными сосудами современного наутилуса. Невысокое качество иллюстраций было, по-видимому, одной из причин того, что некоторые детали строения ускользнули от внимания исследователей, а сами эти сообщения в дальнейшем не обсуждались. Вместе с тем уникальная сохранность этого образца заслуживает детального изучения и обсуждения, так как по уже приведенным в указанных работах данным было очевидно, что внутреннее строение сифона изученного аммонита отличается от строения сифона современного наутилуса рядом принципиальных особенностей, что может иметь важное значение для классификации головоногих моллюсков.

В настоящей статье излагаются результаты переизучения экземпляра *V. virgatus*, предварительно описанного в упомянутых выше работах, детализировано строение отмеченных ранее и вновь обнаруженных структур сифона, дана их новая интерпретация.

Образец происходит из отложений верхнего подъяруса волжского яруса, которые обнажались на правом берегу р. Москвы на Ленинских горах. В настоящее время этого местонахождения не существует, так как берега реки закрыты набережной. Образец представляет собой раковину, расколотую поперек оборотов. Протоконх и первые 2—2,5 оборота не заполнены породой. Перегородки и внутренние слои раковины не сохранили первичного карбонатного состава и первичной структуры. Они представлены слоями фосфатного материала тонкосферулитовой структуры, которые сформировались на поверхности органических мембран, выстилавших внутреннюю поверхность стенки раковины и перегородки. Первичный карбонат перегородок и стенки раковины в большинстве случаев выщелочен.

Первично-органические элементы (оболочка соединительных колец сифона и

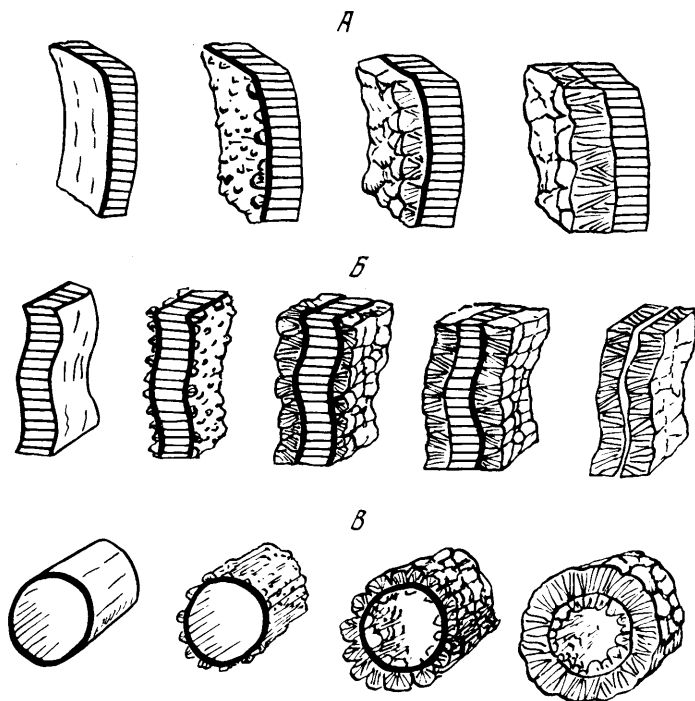


Рис. 1. Схема фосфатизации органических элементов раковины

А — стенка раковины; сферулиты фосфата образуются на поверхности мембраны, выстилающей стенку раковины. Сливаясь, они образуют вторичный дополнительный слой на стенке, не замещающий карбонатные слои; *Б* — карбонатная перегородка, выстланная с двух сторон органическими мембранами; на них образуются фосфатные сферулиты, которые, сливаясь, образуют дополнительные слои на перегородке. Часто первичный карбонат перегородки может быть выщелочен, и образуется "сэндвич" — фосфатный слепок перегородки; *В* — органическая оболочка (мембрана внутри камер, стенка внутрисифонного сосуда); фосфатные сферулиты образуются с двух сторон органической оболочки; оболочка может быть полностью разрушена, и остается только двусторонняя инкрустация. Черное — органическая оболочка, штриховка — карбонат, белое — фосфат

структуры внутри сифона) сохранили свою форму также благодаря тому, что на их поверхности происходило образование фосфатного минерала в виде отдельных сферулитов, которые сливались, образуя сплошной "футляр". Механизм этого процесса схематически показан на рис. 1. Процесс фосфатной минерализации на органических мембранах происходил, по-видимому, очень быстро, до того как органическое вещество было разрушено. Последующие диагенетические процессы могли приводить и к выщелачиванию первичного карбоната раковины, к элиминации органического вещества мембран, в некоторых случаях к заполнению пустот вторичным диагенетическим кальцитом. Фосфат, инкрустировавший с одной или двух сторон элементы, состоявшие первично из органического вещества, устойчив в процессах дальнейшей фоссилизации.

Поперечный скол на одной половине образца проходит через протоконх (табл. VIII, фиг. 1), на второй половине сохранилась часть второго оборота раковины с пятью пустыми камерами (табл. IX, фиг. 2). Внутри полости протоконха выступает цекум в виде полусферического выпячивания и просифон, выраженный как две раздельно отходящие от вершинной части цекума трубочки, которые затем сближаются (табл. VIII, фиг. 1; табл. X, фиг. 1). Остатки внутренних структур сифона сохранились внутри оболочки сифона на половине оборота, в перегородочном отверстии первого и на половине второго оборота, а также

прослеживаются в пяти камерах второго оборота раковины на другой половине образца. Здесь оболочка сифона не сохранилась.

Наиболее полно эти структуры наблюдаются в перегородочном отверстии в конце первого оборота (табл. VIII, фиг. 2). Диаметр перегородочного отверстия составляет 120 мкм, и в нем располагаются расколотые поперечно шесть трубочек. Каждая из них в поперечном срезе сложена двумя слоями фосфатного материала, представленными слившимися сферулитами, имеющими на поперечном сколе вид клиновидных, сходящихся к середине призматических кристаллов (табл. X, фиг. 6). Разделение внешнего и внутреннего слоев обусловлено тем, что от этого участка происходило образование вторичных фосфатных кристаллов. Раздел между слоями, который в настоящее время представлен обычно щелью, отражает существование здесь органической оболочки, на которой и происходило формирование кристаллов, разраставшихся в обе стороны от нее. Таким образом, диаметр первичного органического элемента (трубки, сосуда?) соответствует разделу между слоями. Диаметр, измеренный по наружному слою, отражает не первичный диаметр, а то, насколько сильно развит снаружи вторичный фосфатный материал. Поэтому толщина внутреннего и внешнего слоев у различных элементов различается. Слои могут быть развиты примерно одинаково, как в верхнем и правом элементе, или внутренний слой может быть значительно тоньше, как в нижнем и левых элементах (табл. VIII, фиг. 2; рис. 2). В некоторых случаях внутренний слой представлен отдельными сферулитами (табл. X, фиг. 6).

Такая трактовка позволяет обоснованно подойти к измерению первичного диаметра сохранившихся трубчатых элементов в сифоне и существенно уточнить размерные данные, приведенные в работах В.В. Друщица и др. Авторами указывается, что диаметр сохранившегося внутреннего канала каждого сосуда составляет 0,3 его диаметра (Друщиц, Догужаева, 1981), но, как хорошо видно (табл. VIII, фиг. 2; рис. 2), диаметр внутреннего канала зависит от того, насколько развит внутренний слой; так, у левого сосуда, где внутренний слой очень тонок, он в 3 раза шире, чем у правого, где этот слой хорошо оформлен. В этой же работе указывается, что "внутри сифона сохранились остатки шести сосудов: четырех крупных и двух поменьше" (Там же, с. 177). Не ясно, каким образом проводились измерения и каким сосудам, изображенным как маленькие на рис. 59, соответствуют сосуды на фотографии (Там же, табл. 22, фиг. 1e). Если придерживаться приведенной выше трактовки измерения первичного диаметра сосудов по разделу внешнего и внутреннего слоев (см. рис. 2), то получаются иные результаты. Действительно, здесь имеются две группы трубчатых образований. Три верхних (дорсальных по отношению к ориентировке раковины) имеют диаметр в 30—31 мкм, три нижних (вентральных) — 14—15 мкм, т.е. вдвое тоньше. Все аналогичные образования, которые сохранились в других частях раковины, также имеют диаметр либо одного, либо другого размера. Так, на втором обороте, где сохранилось только две трубочки, одна из них широкая (табл. X, фиг. 2 справа, фиг. 3 слева), другая — узкая. Через камеры второго оборота проходит только одна дорсальная широкая трубка (табл. IX, фиг. 2). Можно с полной уверенностью говорить, что это та же самая дорсальная трубка, которая наблюдается в перегородочном отверстии на первом обороте (табл. VIII, фиг. 2 вверху).

Детальное изучение образца позволило обнаружить внутренние структуры в сифоне между перегородками на середине первого оборота (табл. IX, фиг. 1; рис. 3), что не было отмечено ранее. Здесь сохранились оболочка сифона, остатки отходящих от него наружу мембран (двух вентральных и одной дорсальной) и внутренние трубчатые образования, аналогичные вышеописанным (однако их количество иное, и это, по-видимому, нельзя объяснить неполной сохранностью).

Оболочка сифона сохранилась благодаря тому же процессу формирования на обеих сторонах первично органического материала фосфатных кристаллов и также является двухслойным образованием. Здесь тоже прослеживается срединная линия,

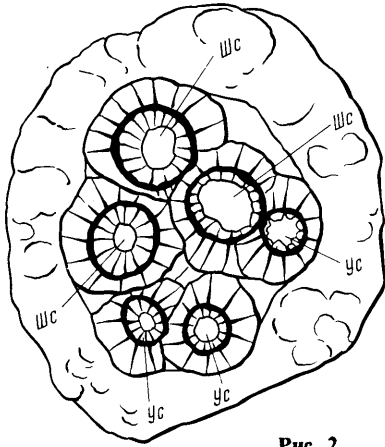


Рис. 2

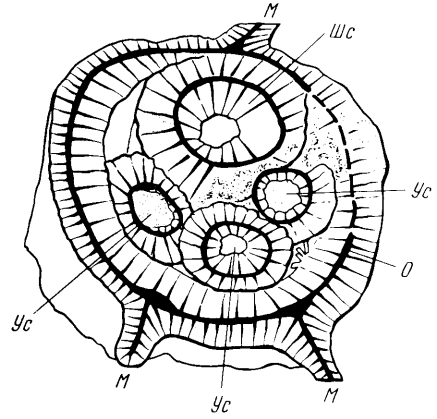


Рис. 3

Рис. 2. Строение сифона *Virgatites virgatus* (Buch) в перегородочном отверстии в конце первого оборота (см. табл. VIII, фиг. 2)

Шс — широкий сосуд, Ус — узкий сосуд

Рис. 3. Строение сифона *Virgatites virgatus* (Buch) на половине первого оборота (см. табл. IX, фиг. 1)

М — сифонная мембрана, О — оболочка сифона, Шс — широкий сосуд, Ус — узкий сосуд

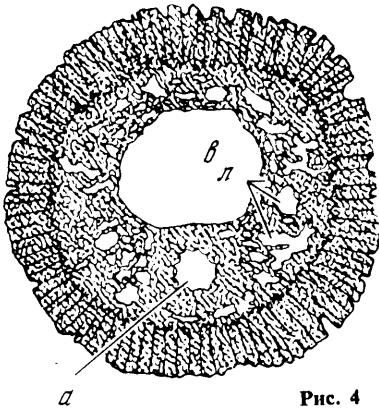


Рис. 4

Рис. 4. Строение сифона наutilus

а — артерия, в — венозная протока, л — лакуны (по: Stenzel, 1964)

от которой нарастали вторичные кристаллы и которая отвечает первичной органической оболочке. Аналогичным образом происходила фосфатизация и сифонных мембран (см. рис. 3).

Внутри сифонной оболочки сохранились четыре трубчатых образования. Характер их сохранности такой же, как и в перегородочном отверстии в конце первого оборота. По аналогии с последними можно говорить о присутствии одной широкой дорсальной и трех вентрально от нее расположенных узких трубочек, т.е. "не хватает" двух дорсальных широких сосудов. Это различие можно было бы объяснить неполной сохранностью внутренних структур на половине первого оборота, т.е. разрушением части сосудов перед тем, как начался процесс фосфатизации, способствовавший сохранению не разрушившихся элементов. Однако, судя по тому, что сохранившиеся элементы имеют те же размеры и расположение, что и в конце первого оборота, внутри оболочки сифона просто не остается места для еще двух крупных трубочек. Из этого можно сделать вывод о том, что и первично на этом участке сифона они отсутствовали. Это означает, что на протяжении первого оборота число крупных трубчатых образований в сифоне увеличилось от одного до трех, а общее количество — от четырех до шести.

Важно отметить, что на протяжении первого и второго оборотов, несмотря на увеличение диаметра сифона, сохранившиеся трубочки сохраняют свои размеры. К сожалению, из-за неполной сохранности мы не можем сказать с достоверностью, возрастает ли их число по мере возрастания диаметра сифона или остается постоянным (но не менее шести).

Заслуживает внимания строение сохранившейся в протоконке части просифона.

Как видно (табл. X, фиг. 1), просифон представляет собой два трубчатых образования, отходящие от вершины цекума на небольшом расстоянии друг от друга и на протяжении около 100 мкм сливающиеся. По своему диаметру они соответствуют трубочкам, присутствующим в сифоне. Более того, отчетливо видно, что одна трубочка просифона широкая, другая — узкая, что соответствует отмеченному выше различию в размерах структур внутри сифона.

Интерпретируя обнаруженные структуры, Друщиц с соавторами опирались на строение мягких внутренних тканей сифона наутилуса. Они ограничились следующими замечаниями: "...можно предположить, что обнаруженные обызвествленные трубки внутри сифона представляют собой кровеносные сосуды — артериальный, венозный и целомический" (Друщиц и др., 1982, с. 52); "...у аммонитов обособлены шесть сосудов, один из которых, безусловно, принадлежал сифонной артерии, второй венозному сосуду, по третьему, вероятно, проходила целомическая жидкость, остальные три также были связаны с кровеносной системой" (Друщиц, Догужаева, 1981, с. 177). Полученные данные позволяют согласиться с тем, что сохранившиеся трубки внутри сифона первично действительно представляли собой кровеносные сосуды, и существенно дополнить интерпретацию. С достаточными основаниями можно говорить о том, что внутри сифона у аммонита имелось две системы сосудов (одна из трех узких, другая из трех вдвое более широких), соответствующих двум ветвям кровеносной системы, проходившей в сифоне аммонитов: артериальной — первая и венозной — вторая. Это следует не только из общих соображений (артериальная ветвь обеспечивается активным нагнетанием крови, венозная кровь может транспортироваться, как у наутилуса, "самотечком"), но и из анатомической аналогии с сифоном наутилуса, где артериальная система располагается вентрально, а венозная — дорсально. Нет никакой необходимости помещать в какие-либо из этих сосудов целомическую жидкость, так как она может циркулировать сквозь ткани.

Из такой интерпретации строения кровеносной системы аммонита следуют весьма существенные общие выводы. В сифоне наутилуса венозная ветвь кровеносной системы представлена широкой (более 1/3 ширины сифона) продольной протокой, в которую впадают лакуны, располагающиеся в соединительной ткани (рис. 4). Ни основная вена, ни лакуны не имеют собственных эпителиальных оболочек и не являются сосудами. По-видимому, при фоссилизации того типа, который характерен для описанных структур внутри сифона аммонита, эти структуры, не имевшие плотной оболочки, не могли бы сохраниться. В описываемом случае оба типа продольных каналов имеют одинаковую степень сохранности. Из этого должно следовать признание того, что у аммонитов и артериальная, и венозная ветви кровеносной системы сифона были представлены сосудами с достаточно плотными собственными стенками. Если так, то это означает кардинальные различия в анатомии наутилид и аммонитид, свидетельствующие о существенно большей продвинутости аммонитид по некоторым физиологическим и анатомическим показателям. Это может служить еще одним доводом в пользу того, что аммониты, обладавшие наружной раковиной, по своей организации стоят ближе к двужаберным внутреннераковинным современным цефалоподам (кровеносная система которых почти замкнутая) (Stenzel, 1964), чем к четырехжаберным наружнораковинным наутилидам.

Полученные данные позволяют также сделать вывод о том, что на протяжении первого оборота аммонита происходило совершенствование кровеносной системы сифона, выразившееся в увеличении числа венозных сосудов. Кроме того, отчетливое морфологическое тождество между сосудами, сохранившимися внутри сифона, и просифоном позволяет полагать, что просифон в протоконхе, как и сифон в камерах, выполнял гидростатическую функцию, хотя по этому поводу имелись различные мнения.

ЛИТЕРАТУРА

- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981. 240 с.
- Друщиц В.В., Месежников М.С., Алексева С.Н.* Особенности строения сифонной системы у волжских аммонитов // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 49—57.
- Stenzel H.V.* Living Nautilus // Treatise on invertebrate paleontology. Pt K Mollusca 3. Lawrence: Univ. Kansas press, 1964. P. 59—93.

Таблица IV

Размеры во всех случаях натуральные

- Фиг. 1. *Lyrogoniatites tener* Ruzh. et Bogosl.; экз. N 4006/615; Южный остров, губа Грибовая; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 2,3. *Quasicravenoceras costatum* Ruzh. et Bogosl.
 2 — экз. N 4279/2111
 3 — экз. N 4279/2400; о-в Берха; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 4. *Quasicravenoceras librovitchi* sp. nov.; голотип N 4279/1967; о-в Берха; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 5, 6. *Cravenoceras arcticum* Librovitch
 5 — экз. N 4006/629
 6 — экз. N 4006/620; Южный остров, губа Грибовая; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*
 Фиг. 7, 8. *Cravenoceras petrenkoi* Librovitch
 7 — экз. N 4279/1141
 8 — экз. 4279/1411; о-в Берха, генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*

Таблица V

- Фиг. 1. *Kardailites pulcher* sp. nov.; голотип N 4279/2363 (×2); п-ов Литке, р. Великая; генезона *Fayettevillea* — *Delepinoceras*
 Фиг. 2—4. *Fayettevillea densistriata* sp. nov.
 2 — голотип N 4279/2132 (×1,5)
 3 — экз. N 4279/2135 (×4)
 4 — экз. N 4279/2134 (×1,5); о-в Берха; генезона *Fayettevillea* — *Delepinoceras*
 Фиг. 5—7. *Fayettevillea minuscula* sp. nov.
 5 — голотип 4279/2115 (×1,5)
 6 — экз. N 4279/2120 (×2,2)
 7 — экз. N 4279/2117 (×2,2); о-в Берха; генезона *Fayettevillea* — *Delepinoceras*
 Фиг. 8. *Neoglyphioceras gorbovense* sp. nov.; голотип N 4279/200 (×2); о-в Малый Заячий; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*.
 Фиг. 9, 10. *Neoglyphioceras latum* sp. nov.
 9 — экз. N 4006/603 (×2)
 10 — голотип N 4006/602 (×2); Южный остров, руч. Посудный; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*.
 Фиг. 11. *Lusitanites subcircularis* (Miller); экз. N 4006/606 (×1,5); Южный остров, руч. Посудный; генезона *Uralopronorites* — *Cravenoceras*.

Таблица VI

- Фиг. 1. *Vactrites* sp.1; экз. N 442/11349 (×15); Актюбинская обл., р. Табантал; сакмарский ярус, асельский подъярус
 Фиг. 2. *Vactrites* 2; экз. N 442/10101 (×15); 2a — камерная часть ядра, 2б — протоконх; р. Сим, г. Сим; сакмарский ярус, гастубский горизонт
 Фиг. 3. *Hemibactrites* sp., экз. N 442/3527 (×12); Актюбинская обл., р. Актасты; артинский ярус
 Фиг. 4. Gen. et sp. indet.; экз. N 442/10191 (×15); 4a — с вентральной стороны, 4б — с латеральной стороны; р. Сим, г. Сим; сакмарский ярус, гастубский горизонт
 Фиг. 5. *Stenobactrites* sp.; экз. N 1513/143 (×2); р. Домбар, Домбарские холмы; карбон, нижний намюр
 Фиг. 6. *Hemibactrites primus* Shim.; экз. N 442/12453 (×13); Актюбинская обл., овраг Ултуган-сай; артинский ярус
 Фиг. 7. Gen. et sp. indet.; экз. N 1626/30 (×1,5); 7a — с вентральной стороны, 7б — с латеральной стороны; Орулганский хребет, р. Илья-Артыча; средний или верхний карбон

Таблица VII

Размеры во всех случаях натуральные

- Фиг. 1. *Deshayesites deshayesi* Leum.; экз. N 3871/75, нормально завитая раковина; 1a — сбоку, 1б — с вентральной стороны; Ульяновское Поволжье; апт
 Фиг. 2. *Deshayesites* sp.; экз. N 3871/86, левозавитая раковина; 2a — сбоку, 2б — со стороны устья, 2в — с вентральной стороны в области жилой камеры; местонахождение и возраст те же
 Фиг. 3. *Deshayesites* sp.; экз. N 3871/87, правозавитая раковина; 3a — сбоку, 3б — со стороны устья, 3в — с вентральной стороны в области жилой камеры; местонахождение и возраст те же

Таблица VIII

- Фиг. 1, 2. *Virgatites virgatus* (Buch); МГУ, экз. N 78/253

1 — поперечный раскол раковины, видны протоконх с цекумом справа (1), сифон на половине обо-

рота (2, см. также табл. IX, фиг. 1), перегородочное отверстие в конце первого оборота, с сохранившимися внутренними структурами (3, см. также фиг. 2), перегородочное отверстие на половине второго оборота, с сохранившимися внутренними структурами (4, см. также табл. X, фиг. 2)

2 — перегородочное отверстие в конце первого оборота, вентральная сторона внизу (см. рис. 3), видно шесть трубчатых образований (объяснение в тексте)

Таблица IX

Фиг. 1, 2. *Virgatites virgatus* (Buch); МГУ, экз. N 78/253

1 — скол сифона на половине первого оборота, видны оболочка сифона, остатки четырех внутрисифонных трубчатых образований и прикрепительные мембраны — две вентральных (внизу) и дорсальная (вверху);

2 — тот же образец, вторая половина; скол второго оборота, видны пять камер, через перегородочные отверстия проходят трубчатые образования (см. также табл. X, фиг. 3—6)

Таблица X

Фиг. 1—6. *Virgatites virgatus* (Buch); МГУ, экз. N 78/253

1 — цекум и просифон; хорошо видно, что просифон представлен двумя трубочками, которые по своей размерности соответствуют трубчатым образованиям внутри сифона

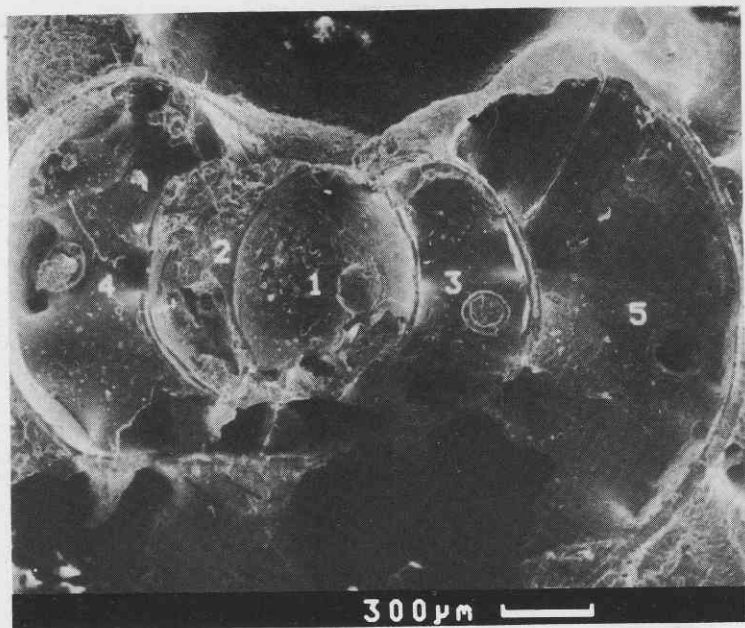
2 — трубчатые образования в сифоне на половине второго оборота

3 — трубчатые образования в перегородочном отверстии на втором обороте, те же самые, что и на фиг. 2; слева широкая дорсальная трубка, справа узкая

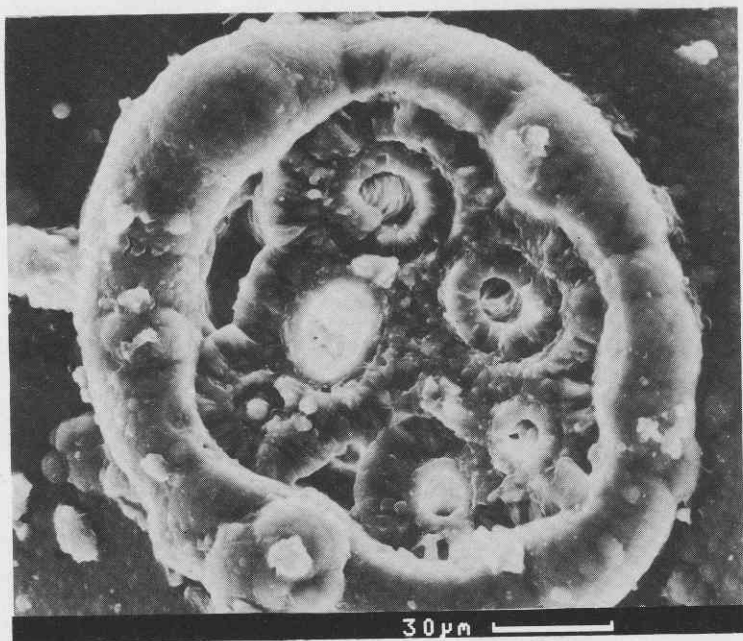
4 — дорсальная внутрисифонная трубка, проходящая через камеры

5 — узкая трубка, та же, что на фиг. 3 справа при большем увеличении

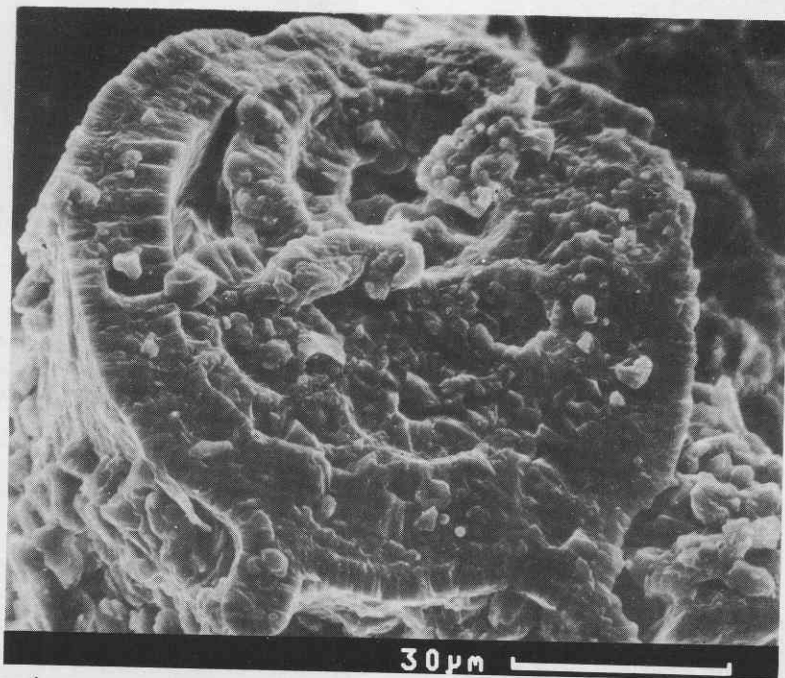
6 — деталь той же трубки, хорошо видны срединная минерализованная оболочка и вторичные фосфатные слои: толстый наружный из слившихся сферулитов и тонкий внутренний с дискретными сферулитами



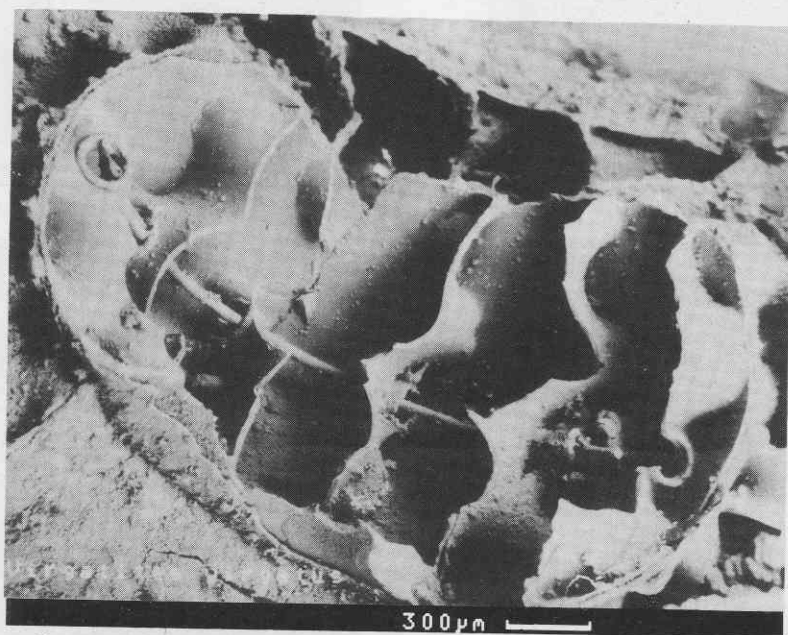
1



2



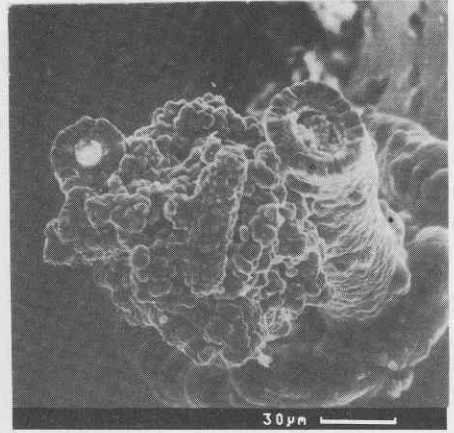
1



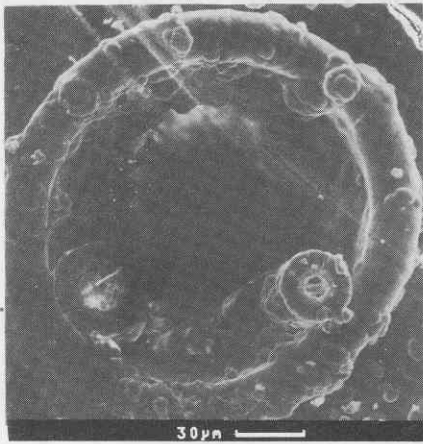
2



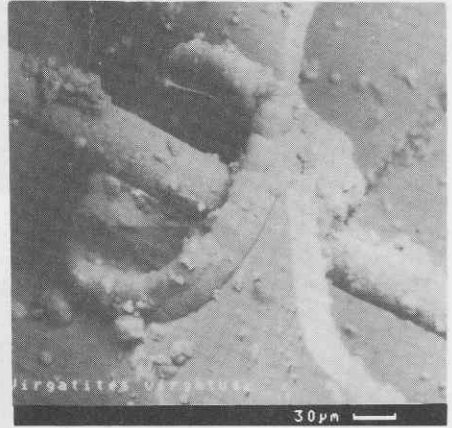
1



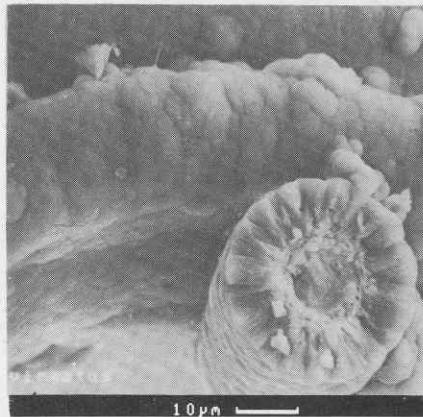
2



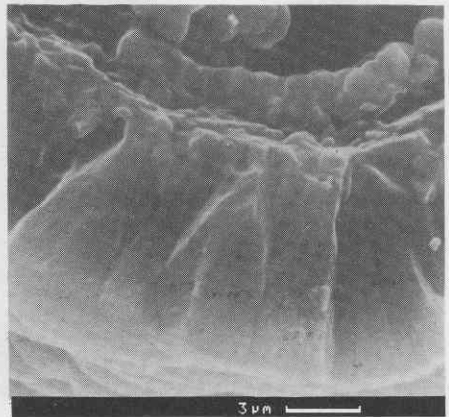
3



4



5



6