

© Л.А. ДОГУЖАЕВА, И.А. МИХАЙЛОВА

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МУСКУЛЬНОЙ СИСТЕМЕ  
ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНОИДЕЙ

(Представлено академиком Б.С. Соколовым 7 II 1991)

Предлагаемая статья посвящена рассмотрению мускульной системы аммоноидей, сведения о которой расширены нами благодаря находке дорсальных и вентральных мускульных отпечатков у раннемелового гетероморфного аммонита *Ancyloceras d'Orbigny*.

Мускульные отпечатки, как и другие следы мягкого тела, встречаются у аммоноидей крайне редко. У ограниченного числа мезозойских и палеозойских родов были известны только мелкие дорсальные и вентральные отпечатки [1–9]. Мелкие размеры мускульных отпечатков интерпретировались как свидетельство слабо развитой мускульной системы [10] и ограниченных возможностей активного передвижения. Такая интерпретация была дана в сравнении с современными наружнораковинными и внутреннераковинными головоногими.

У современного наутилуса мускульная система развита слабее, чем у более подвижных внутреннераковинных, менее развита и мышечная ткань мантии [11]. На раковине наутилуса сохраняются крупные отпечатки раковинных мускулов, или ретракторов головы, и мелкие дорсальные отпечатки. Ретракторы воронки развиты слабо. У внутреннераковинных головоногих, однако, хорошо развиты и ретракторы головы, и ретракторы воронки [12].

Сравнительно недавно у мономорфных раннемеловых аммонитов Поволжья (*Aconeceras* и *Deshayesites*) в дополнение к известным ранее вентральным и дорсальным были обнаружены крупные латеральные мускульные отпечатки, а следовательно, имелись сильные мускулы (рис. 1в, 2). Эти ранее неизвестные отпечатки проинтерпретированы как следы прикрепления к стенке раковины достаточно мощных ретракторов головы и ретракторов воронки [4, 5, 8, 9]. Поэтому был сделан вывод о том, что мускульная система некоторых аммоноидей развита лучше, чем у наутилуса, и имела черты сходства с мускульной системой внутреннераковинных головоногих моллюсков.

Мускульные отпечатки у гетероморфных аммоноидей ранее были известны только у рода *Baculites* [1]. Совсем недавно они были описаны еще у трех родов *Ptychoceras*, *Pictetia*, *Pseudocrioceratites* [6, 7].

**М а т е р и а л.** Мускульные отпечатки наблюдались на ядрах жилых камер у шести полностью сформированных раковин *Ancyloceras*. Раковины получены безвозмездно от Д.Л. Сумина (кооператив "Каменный цветок"), которому мы выражаем глубокую благодарность. Они происходят из аптских конкреций Ульяновского Поволжья из тех же местонахождений, где в подстилающих слоях найдены мономорфные раковины *Aconeceras* и *Deshayesites*. Именуемые в нашем распоряжении раковины *Ancyloceras*, в основном *Ancyloceras matheronianum d'Orb.*, имеют размеры около 20 см.

**М о р ф о л о г и я р а к о в и н ы.** У рассматриваемого рода раковина состоит из планоспиральной части и двух стволов с коленообразным перегибом между ними. Первая часть раковины насчитывает несколько (5–7?) близко расположенных,

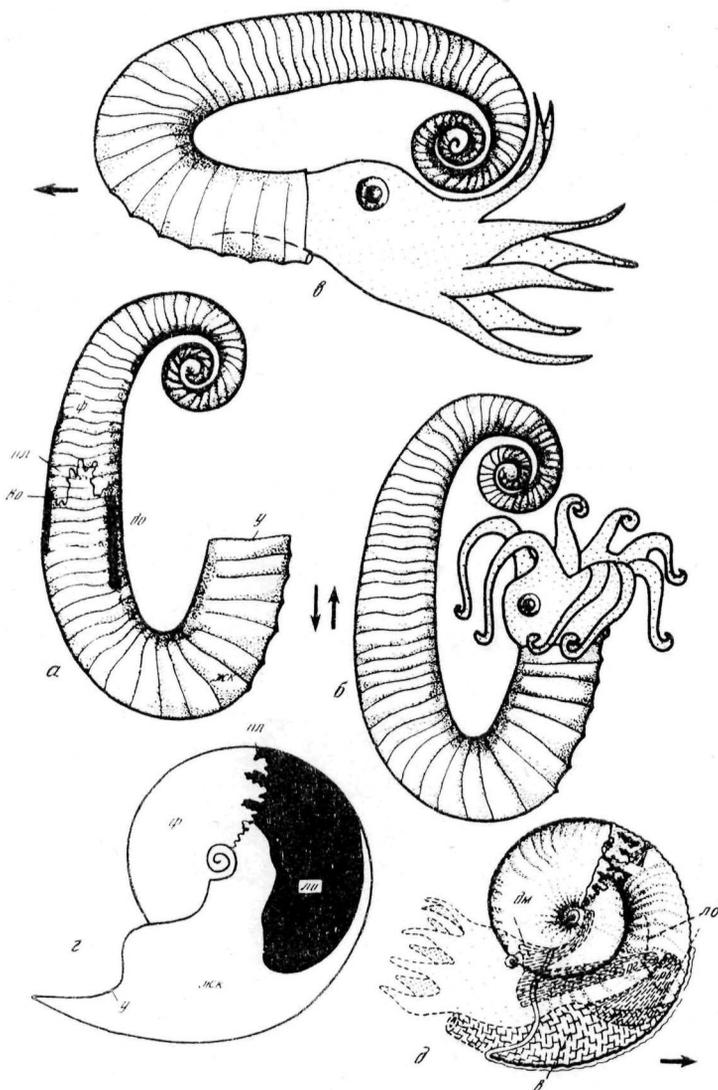


Рис. 1. Мускульные отпечатки и гипотетические реконструкции аммонитов двух меловых родов *Ancyloteges* (а–в) и *Aconoteges* (г, д, по [8, 9]). Планктонный (более вероятный) и нектонный способы существования, предполагаемые для представителей рода *Ancyloteges*, отражены на рис. б и в, где стрелки указывают направления перемещения моллюска (для б – это вертикальные миграции, для в – реактивная локомоция). Представители рода *Aconoteges*, вероятно, относились к нектонным формам (д). Обозначения. в – воронка, во – вентральный отпечаток, до – дорсальный отпечаток, жк – живая камера, ло – латеральный отпечаток, лл – последняя лопастная линия, ф – фрагмокон, у – устьевой край

но не соприкасающихся оборотов (открытая спираль). Стволы не соприкасаются, но почти параллельны друг другу. Второй ствол значительно короче первого и далеко отстоит от планоспиральных оборотов. Конечную часть раковины называют крючком.

Форма поперечного сечения раковинной трубки меняется от овальной в начале прямого ствола до округлой в конце крючка. Скульптура резкая; она представлена преимущественно одиночными ребрами, несущими до трех рядов бугорков.

У пяти раковин сохранилось терминальное устье, позволяющее судить о длине второго ствола, который короче половины первого. Устье имеет небольшой дорсальный и слабо выраженный вентральный роstr и неглубокие умбиликальные синусы.

У полностью сформированных раковин жилая камера занимает примерно вторую половину первого ствола и второй ствол.

**М у с к у л ь н ы е о т п е ч а т к и.** На раковинах *Ancyloceras* сохранились мускульные отпечатки двух типов: парные дорсальные и непарные вентральные (рис. 1а).

Дорсальные отпечатки имеют вид широких и длинных полос, расположенных в задней части жилой камеры на перегибе между дорсальной и латеральной сторонами. Ширина этих отпечатков немногим более  $1/4$  длины окружности прямого ствола, а их длина равна  $1/3-1/5$  длины жилой камеры. Задний конец отпечатков находится вблизи последней лопастной линии, а передний — примерно на уровне устьевого края. В передней части отпечатка обособлена область округлых очертаний.

Непарный вентральный отпечаток представляет лентовидное образование, находящееся в задней части жилой камеры. Этот отпечаток примерно в два раза уже дорсального и немного короче его. Так же как и у дорсального отпечатка, передняя часть вентрального отпечатка обособлена в виде округлого пятна.

Линии роста, сохранившиеся на перламутровом веществе раковинной стенки, следуют очертаниям и дорсального, и вентрального мускульных отпечатков.

**С р а в н и т е л ь н а я х а р а к т е р и с т и к а м у с к у л ь н ы х о т п е ч а т к о в р о д а *Ancyloceras*.** У гетероморфных родов *Ptychoceras*, *Pictetia*, *Pseudoscioceratites* [6, 7] установлены мелкие непарные дорсальные отпечатки, расположенные в дорсальной лопасти, и непарные, также мелкие вентральные отпечатки, находящиеся в вентральной лопасти. У гетероморфного рода *Vaculites* известны мелкие парные дорсальные отпечатки, приуроченные к перегибу латеральной и дорсальной сторон раковины [1].

Описанные выше дорсальные отпечатки *Ancyloceras* отличаются от всех до настоящего времени известных отпечатков своими размерами и формой. Пока ни у какого другого рода они не известны. Вентральные отпечатки *Ancyloceras* имеют большое сходство с сифонной полоской по терминологии Р. Йордана [3].

**Ф у н к ц и о н а л ь н а я и н т е р п р е т а ц и я м у с к у л ь н ы х о т п е ч а т к о в *Ancyloceras*.** У современного наутилуса пара сильных мускулов-ретракторов головы (раковинные мускулы) прикрепляется сзади на небольшом расстоянии от последней септы к латеральным и дорсо-латеральным сторонам стенки жилой камеры, а спереди — к головному хрящу [11–13]. При их сокращении голова втягивается в раковину, что приводит к уменьшению объема мантийной полости и, как следствие, вода, находящаяся в ней, с силой выталкивается через воронку. Наутилус развивает максимальные скорости передвижения за счет: 1) реактивной струи, 2) колебательного движения тела, обеспечиваемого мускулами-ретракторами головы, и 3) вентиляционного потока, создаваемого крыльями воронки [14]. Воронка наутилуса образована двумя мускульными складками, которые начинаются на вентральной стороне головного отдела и охватывают друг друга с вентральной стороны. Она снабжена парой тонких ретракторных мускулов и более сильным аддуктором, расположенным вертикально между головным хрящом и воронкой [11, 12]. Во время реактивного движения мускулы воронки изменяют ее форму и размеры отверстия, поддерживая таким способом необходимое гидростатическое давление и скорость выбрасываемой воды [11].

У наутилуса, помимо латеральных мускульных отпечатков ретракторов головы, имеется непарный дорсальный отпечаток, впервые появляющийся на эмбриональных стадиях развития и представляющий место прикрепления дорсального мускула либо эпителия тела [15],

Наблюдаемый у аммонита рода *Ancyloceras* дорсальный мускульный отпечаток, вероятно, также является местом прикрепления к раковине дорсального мускула. Этот парный дорсальный мускул, вероятно, прикреплял тело к раковине. Крючковидная форма жилой камеры исключает возможность соединения дорсального мускула с головным отделом и, следовательно, этот мускул не мог выполнять перечисленных выше функций мускула-ретрактора наутилуса. Обращают на себя внимание крупные размеры этого отпечатка, что, вероятно, свидетельствует о сильных дорсальных мускулах рассматриваемого аммонита. Другой отличительной особенностью дорсальных отпечатков рода *Ancyloceras* является обособление передней части. Возможно, именно здесь крепился дорсальный мускул, в то время как остальная полоса являлась местом продвижения мускула во время надстраивания раковинной трубки. В этом случае дорсальные мускулы находились в заметно продвинутом в сторону устья раковины положении. Придвинутое к устьевому краю положение пары мускулов, прикрепляющих тело к раковине, возможно, связано со значительным выдвиганием за устьевой край мягкого тела аммонита. Как известно, у планоспирального аммонита того же возраста и из тех же местонахождений, а именно *Aconeceras trautscholdi*, латеральные отпечатки также продвинуты резко вперед, что, по-видимому, обеспечивало и продвинутое к устьевому краю положение мускулов-ретракторов (рис. 12). Функциональный анализ микроструктуры стенки раковины, формы устья и мускульных отпечатков свидетельствует, что у этого аммонита размеры тела превышали размеры жилой камеры и последняя лишь частично вмещала тело, так что раковина начинала утрачивать свою защитную функцию [8, 9].

Несмотря на уникальную сохранность раковинного вещества, латеральные отпечатки у исследуемого рода не были обнаружены, что, вероятно, связано со слабым развитием этих мускулов. К тому же форма жилой камеры у *Ancyloceras*, а именно ее перегиб в центральной части, едва ли позволила бы такому мускулу, если бы он имелся, втягивать тело внутрь раковины.

Таким образом, изучение мускульных отпечатков у моно- и гетероморфных аптских аммонитов Поволжья, принадлежащих самому молодому отряду *Ammonitida*, демонстрирует различия в строении мускульной системы. У мономорфных родов *Aconeceras* и *Deshayesites*, вероятно, имелись крупные ретракторы головы и воронки, создающие выброс воды из мантийной полости через воронку и обеспечивающие реактивную локомоцию, способствуя активному способу существования. У этих родов дорсальные мускулы были развиты слабее и служили для прикрепления тела на дорсальной стороне. Напротив, у гетероморфного *Ancyloceras* дорсальные мускулы были самыми крупными, а латеральные (ретракторы головы и воронки), по-видимому, недоразвиты. По своему положению дорсальные мускулы едва ли могли участвовать в создании реактивного движения, но брали на себя функцию прочного прикрепления тела к раковине, которую у *Aconeceras* и *Deshayesites* главным образом выполняют ретракторы головы. Заметно продвинутое вперед положение дорсальных отпечатков *Ancyloceras*, возможно, связано со способностью исследуемого аммонита выдвигать тело за пределы жилой камеры и пассивным способом передвижения по горизонтали.

Таким образом, морфология раковины *Ancyloceras*, а именно крючковидная форма раковины, обладающая низкой обтекаемостью, ребристая и шиповатая скульптура скоррелированы с усилением дорсальных мускулов, не участвующих в создании реактивной локомоции, но обеспечивают прочное закоривание тела в раковине, необходимое при относительно пассивных способах существования.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. *Crick G.C.* — Trans. Linnean Soc., 1898, vol. 2, № 7, p. 71–113.
2. *Jones D.L.* — J. Palaeontol., 1961, vol. 35, № 3, p. 502–504.
3. *Jordan R.* — Seich. Geol. Jb., 1968, Bd. 77, S. 1–64.
4. *Догужаева Л.А., Кабанов Г.К.* Моллюски. Результаты и перспективы их исследования. VIII Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Тез. докл. Л.: Наука, 1987, с. 212–214.
5. *Догужаева Л.А., Кабанов Г.К.* ДАН, 1988, т. 301, № 1, с. 210–212.
6. *Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В.* — Сообщ. АН ГССР, 1988, т. 132, № 2, с. 325–328.
7. *Шарикадзе М.З., Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В.* Изв. АН ГССР. Сер. биол., 1989, т. 15, № 1, с. 58–62.
8. *Doguzhaeva L., Mutvei H.* III Intern. Symp. Cephalopod: Present and Past, 1990.
9. *Doguzhaeva L., Mutvei H.* Palaeontograph. Abh. A, 1991.
10. *Mutvei H., Reyment R.A.* Palaeontol., 1973, vol. 16, p. 623–636.
11. *Wells M.* In: The Mollusca. San Diego: Acad. press, 1988, vol. 11, p. 287–300.
12. *Mangold K. et al.* The Mollusca: Form and Function, 1987, vol. 11, p. 1–25.
13. *Mutvei H.* Stockholm Contrib. Geol., 1964, vol. 11, № 4, p. 79–102.
14. *Chamberlain J.A.* In: The Ammonoïdes: The evolution, classification, systematic. Syst. Assoc. Spec. L. N.Y., 1981, vol. 18, p. 289–336.
15. *Arnold J.M., Landman N.H.* Nautilus, the biology and paleobiology of a living fossil. N.Y., 1987, p. 373–400.