

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СТРОЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ БЕЛЕМНИТОВ

А.П. Ипполитов¹, В.А. Бизиков², М.А. Рогов³

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
ippolitov.ap@gmail.com

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (ВНИРО), Москва
bizikov@vniro.ru

³ Геологический институт РАН, Москва
rogov_m@rambler.ru

Ростры белемнитов являются одним из наиболее массовых, распространенных и общеизвестных видов ископаемых беспозвоночных. Они знакомы людям с эпохи неолита, представители разных культур использовали их в декоративных и ритуальных целях, наделяли мистическими свойствами, слагали о них мифы и легенды, о чем свидетельствуют сохранившиеся до наших дней народные названия ростров: «чертовы пальцы», «стрелы Зевса» и т.п. Белемниты являются своеобразной “визитной карточкой” мезозоя, а их реконструкции – неотъемлемый элемент учебников, научно-популярных книг и музейных экспозиций, посвященных мезозойской эре. Большинство этих реконструкций является плодом фантазии художников-анималистов и при ближайшем рассмотрении оказываются неточными. Парадоксально, но факт: проблема восстановления облика белемнитов на сегодняшний день находится вне области интересов специалистов, а наиболее удачные и обоснованные реконструкции, сделанные классиками XIX и начала XX века – д’Орбиньи, Квендштетом, Оуэном, Циттелем и Нэфом – в настоящее время требуют пересмотра и не охватывают всего разнообразия известных форм. Трудность реконструкции белемнитов заключается в том, что ростры представляют собой небольшую заднюю часть скелета этих животных. Находки отпечатков мягкого тела этих моллюсков чрезвычайно редки: они известны лишь для нескольких родов белемнитов (см. Reitner, Engeser, 1981; Reitner, Urlichs, 1983; Riegraf, Hauff, 1983; Donovan, Crane, 1992; Wilby et al., 2004; Fisher, 2003). Облик белемнитов часто реконструируется по прямой аналогии с современными кальмарами. Однако белемниты – тупиковая ветвь в эволюции Coleoidea, обладающая длительной эволюционной историей, и сравнение с современными представителями подкласса без функционально-морфологического обоснования не вполне корректно. Следует отметить, что исследователи, за редким исключением, восстанавливали облик «белемнита вообще», не уделяя внимания многообразию строения ростров различных таксономических групп.

Научно обоснованные реконструкции облика белемнитов базируются на информации из трех источников: прямых палеонтологических свидетельствах о строении мягкого тела; данных эмбриологии и функциональной морфологии по современным колеоидеям. Поскольку, как отмечалось выше, находки отпечатков мягкого тела белемнитов чрезвычайно редки, реконструкция по аналогии с современными колеоидеями является наиболее перспективным подходом к исследованию данной проблемы. За последние годы функциональная морфология раковины и её взаимоотношение с мягким телом изучена у всех основных групп современных колеоидей (Bizikov, 2002; 2004; Бизиков, 2008). Эти исследования выявили ряд общих закономерностей во взаимоотношении раковины и мягкого тела головоногих моллюсков, позволяющих обратиться к проблеме реконструкции белемнитов на новом методическом уровне.

Ростры белемнитов весьма разнообразны по форме и строению. Среди мезозойских белемнитов (отр. Belemnitida и Belemnoteuthida) можно выделить пять групп с принципиально различным строением ростров:

1. Белемниты, крупные борозды на рострах которых находятся у заднего конца (п/отр. Belemnitina sensu Jeletzky, 1966, за вычетом семейств Hastitidae, Subhastitidae, а также рода Rhabdobelus).
2. Белемниты, ростры которых несут крупные борозды, начинающиеся от переднего края альвеолы (п/отр. Belemnopseina sensu Jeletzky, 1966, исключая род Pseudobelus и семейство Belemnitellidae), а также белемниты с выраженной веретеновидной формой ростра, не несущие мощных борозд (сем. Hastitidae, Subhastitidae, Oxyteuthidae).
3. Мелкие белемниты с удлиненными игловидными рострами, несущими парные боковые борозды по всей своей длине (Rhabdobelus и Pseudobelus).

4. Белемниты с редуцированным ростром, имеющим арагонитовый состав (отряд *Belemnoteuthida*)
5. Белемниты с вентральной альвеолярной щелью на ростре, малым апикальным углом фрагмокона и узким проостракумом с мощным килем (сем. *Belemnitellidae*).

Выделенные пять типов описывают основное разнообразие ростров мезозойских белемнитов, и реконструкции их наиболее характерных представителей дают адекватное представление о разнообразии облика белемнитов. Кроме того, представители перечисленных типов имеют различное стратиграфическое распространение, и функционально-экологическая интерпретация их признаков может быть полезна для понимания эволюционной истории группы.

При реконструкции облика белемнитов 5 описанных морфологических типов мы рассматривали следующие позиции:

- 1) **Положение мускулистой мантии.** Задний край мускулистой мантии у белемнитов на вентральной стороне проходил вдоль переднего края фрагмокона. Такое положение соответствует общему плану строения колеоидей и наблюдается у современных представителей подкласса. Распространение мускульной мантии на фрагмокон и ростр функционально не имело смысла, поскольку там она, облекая жесткий скелет, не могла бы работать на сокращение. Дорсолатеральные края мантии прикреплялись вдоль латеральных краев проостракума (по крайней мере, у форм с широким проостракумом), не обрастая его сверху. Обрастание мускульной мантией проостракума было бы нефункционально, поскольку в этом случае мантия при сокращении вызвала бы его деформацию, что невозможно, поскольку боковые элементы проостракума (гиперболярные пластинки) были утолщенными. Передний край мантии не срастался ни с головой, ни с воронкой (исходное состояние для колеоидей).
- 2) **Прикрепление мантии и плавников к раковине** осуществлялось с участием хряща, поскольку развитие хрящевой ткани является неотъемлемым элементом вторичных контактов мягкого тела со скелетными образованиями (Бизиков, 2008). Это позволяет интерпретировать крупные борозды на рострах как своеобразные “пазы” для сцепления хрящевого чехла, окружающего ростр и альвеолу, с основаниями плавников и мантией. Вентральная щель в альвеолярной части ростра белемнителлид, вероятно, служила для прикрепления мантийного хряща как у современных ростроморфных кальмаров (*Moroteuthis*).

- 3) **Положение плавников.** Исходное для всех колеоидей положение плавников – субтерминальное, на дорсо-латеральных сторонах тела, с отдельными основаниями, подвижно сочлененными с телом (Naef, 1922). По мере сужения проостракума и удлинения ростра основания плавников могли сближаться и срастаться своими основаниями. Протяженность и положение крупных борозд на ростре функционально связаны с формой и размерами плавников животного. Длинный палочковидный ростр *Rhabdobelus* и *Pseudobelus* (3 тип) с глубокими боковыми бороздами, протягивающимися по всей его длине, служил опорным стержнем крупного плавника, основание которого крепилось от заднего конца ростра до середины фрагмокона. Расположение крупных борозд и наличие коррелирующих с ними по положению дорсолатеральных или латеральных уплощений (площадок) позволяет предполагать, что белемниты с рострами 1 типа исходно имели плавники, располагавшиеся вблизи заднего конца ростра, а белемниты, обладавшие рострами 2 типа, вероятно, имели длинные плавники, смещенные в область шейки ростра и его альвеолярной части. У типичных *Belemnitellidae* (5 тип ростров; *Belemnitella*, *Goniotentis*) основаниям плавников соответствуют протяженные и расширяющиеся вперед дорсолатеральные уплощения. Плавники этой группы были очень длинные, немного смещенные вперед по отношению к заднему концу ростра, и, как следует из изучения морфологии современных кальмаров с аналогичной прогонистой формой тела (см. ниже), имели сердцевидную или ромбическую форму (Бизиков, 2008). *Belemnoteuthida* (4 тип ростров), вероятно, имели крупные плавники с отдельными основаниями, расположенные близ заднего конца ростра (Rogov, Bizikov, 2006).

- 4) **Ориентация и форма тела.** Прижизненное положение большинства белемнитов было субгоризонтальным, поскольку фрагмокон, имевший положительную плавучесть, уравнивался с одной стороны ростром, а с другой – мягким телом (мантией, головой и руками), и подъемная сила фрагмокона была равна по величине суммарной отрицательной плавучести ростра и мягкого тела. Следовательно, между формой и размерами ростра и мягкого тела при отсутствии специальных органов/тканей для уменьшения удельного веса тела, существовала прямая зависимость: белемниты с коротким притупленным ростром имели укороченное тело, а с длинным ростром – удлиненное тело. Кроме того, форма тела была связана и с альвеолярным углом: у всех белемнитов, за исключением *Belemnitellidae* (тип 5), фрагмокон по направлению вперед расширя-

ется намного быстрее, чем ростр. Это означает, что задний отдел тела, образованный ростром, у большинства форм был оттянут в хвост, а угол расширения заднего отдела мантии задавался величиной апикального угла фрагмокона.

- 5) **Число и вооружение рук.** Число рук точно установлено лишь для одной группы белемнитов, *Belemniteuthida*, у которых описаны четкие отпечатки из 10 рук примерно одинаковой длины, вооруженных двумя рядами мелких крючков - онихитов. На этом основании обычно постулируется наличие 10 недифференцированных рук у всех белемнитов. При этом ни одна из находок отпечатков мягкого тела белемнитов, ассоциированных с массивным ростром, не обнаруживает присутствия более чем 8 рук. С другой стороны, для одной из находок описаны крупные гипертрофированные крючки (мегаонихиты), и пара тонких рук, лишенных обычных крючков (Rieggraf, Nauff, 1983). Это указывает на то, что одна из пар конечностей у белемнитов, возможно, была трансформирована в шупальца с мегаонихитом на конце. Присоски у белемнитов, по-видимому, отсутствовали. Известно лишь одно упоминание о кольцевых структурах, напоминающих присоски, в основании крючков *Acanthoteuthis* (Donovan, Crane, 1992). Однако положение этих структур вызывает сомнение в корректности их интерпретации в качестве присосок. Скорее всего, это мускулистые основания крючков, не имеющие с присосками ничего общего.
- 6) **Глаза** белемнитов не известны в ископаемом состоянии. Исходя из общего плана строения колеоидей, можно предполагать наличие у них глаз с открытой глазной камерой (глаза эгопсидного типа), без глазного синуса.
- 7) **Воронка** известна лишь у *Acanthoteuthis*. Судя по этим отпечаткам, белемниты имели довольно крупную коническую воронку, сросшуюся на вентральной стороне. С вентральной стенкой мантии воронка, по-видимому, сочленялась посредством хрящей сложного строения.
- 8) **Окраска** белемнитов в ископаемом состоянии не сохраняется. Исключением является описание прижизненной окраски ростров *Megateuthis* (тип 1) в виде неправильных поперечных полос на спинной стороне и точек — на брюшной (Jordan et al., 1975). Похожий рисунок был обнаружен нами у представителей семейства *Cylindroteuthidae* (тип 1) из келловейских отложений Центральной России. Присутствие прижизненной окраски ростра белемнитин указывает на то, что при жизни он был покрыт лишь полупрозрачным кожным интегументом. Для всех других групп белемнитов подобных рисунков не известно. Более того, наличие на рострах *Belemnitellid-*

ae (тип 5) разветвленной сети сосудов указывает на то, что ростр был окружен толстым чехлом мягких тканей, и присутствие окраски ростров у этой группы исключено.

С высокой вероятностью можно предполагать наличие у белемнитов системы кожных хромотофоров и, следовательно, способности менять окраску, подобно современным кальмарам, каракатицам и осьминогам. Кожные хромотофоры присутствуют у всех современных групп колеоидей, что указывает на то, что они появились на ранних этапах эволюции *Coleoidea*, а возможно, унаследованы от наружнораковинных предков. В этой связи представляется интересной следующая гипотеза: возможно, что способность кожного эпителия изменению окраски имела уже у древних наружнораковинных цефалопод (бактритоидей). Эта способность стала ключевой преадаптацией для формирования первичной камуфляжной складки мантии, частично обволакивавшей раковину. Таким образом, уже на начальных этапах погружения раковины в мантию последняя выполняла маскировочную функцию. Эта гипотеза хорошо объясняет независимое происхождение частичного и полного погружения раковины в ряде филогенетических линий мезозойских цефалопод (*Ammonoidea*, *Coleoidea*).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 09-05-00456 и Программы Президиума РАН № 15.

Список литературы

- Бизиков В.А. Эволюция раковины головоногих моллюсков. М.: Изд-во ВНИРО, 2008. 448 с.
- Bizikov V.A. Reanalysis of functional design of *Nautilus* locomotory and respiratory systems // *American Malacological Bulletin*. 2002. Vol. 17. No. ½. P. 17–30.
- Bizikov V.A. The shell in *Vampyropoda* (Cephalopoda): morphology, functional role and evolution // *Ruthenica*. 2004. Suppl. 3. 88 p.
- Donovan D.T., Crane M.D. The type material of the Jurassic cephalopod *Belemniteuthis* // *Palaeontology*. 1992. Vol. 35. Pt. 2. P. 273–296.
- Fischer J.-C. Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France) // *Annales de Paléontologie*. 2003. Vol. 89. P. 223–252.
- Jordan R., Scheuermann L., Spaeth C. Farbmuster auf jurassischen Belemniten-Rostren // *Paläontologische Zeitschrift*. 1975. Bd. 49. Nr. 3. S. 332–342.
- Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena: Gustav Fischer Verl., 1922. 322 s.
- Reitner J., Engeser Th. Beiträge zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithonium (Malm zeta, "Solnhofener Plattenkalk" von Solnhofen und Eichstätt (Bayern) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monashefte*. 1981. Nr. 9. S. 527–545.

Reitner J., Urlichs M. Echte Weichteilbelemniten aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. 1983. Bd. 165. S. 450–465.

Riegraf W., Hauff R. Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Poalinuston) Südwestdeutschlands // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. 1983. Bd. 165. S. 466–483.

Rogov M., Bizikov V. New data on Middle Jurassic - Lower Cretaceous Belemnitheutidae from Russia. What can shell tell about the animal and its mode of life / In: Marek J., Košťák M. (Eds.) Proceedings of the 2nd International Symposium Coleoid Cephalopods through time, Prague 26–29 September 2005. 184 p. // Acta Universitatis Carolinae. Geologica. 2006. Vol.49. p.149–163.

A FUNCTIONAL MORPHOLOGICAL INTERPRETATION OF SOME MESOZOIC BELEMNITES

A.P. Ippolitov, V.A. Bizikov and M.A. Rogov

Features of the soft body of belemnites are discussed based on functional morphological relationships known to exist in recent groups of coleoids. The position and articulation of the mantle and fins, the number and armature of arms, body shape and orientation are discussed. The ability to change skin color is suggested for belemnites based on similarity analogy with recent coleoids. Apparently this ability was already present in ancient ectocochleate cephalopods (Bactritoidea) and was the key preadaptation for the parallel development of partly or completely internal shell in different Mesozoic cephalopod lineages (Ammonoidea, Coleoidea).

**Российская академия наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Кафедра палеонтологии геологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова
Кафедра палеонтологии геологического факультета
Санкт-Петербургского университета
Палеонтологическое общество при РАН
Секция палеонтологии Московского общества
испытателей природы
Программа президиума РАН
«Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем»**

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

Выпуск 2

Москва, 2009

УДК 564.5

ISBN 978-5-903825-02-8

**ПОСВЯЩАЕТСЯ 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
ВЫДАЮЩЕГОСЯ РОССИЙСКОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЯ
ИСКОПАЕМЫХ ЦЕФАЛОПОД В.Е. РУЖЕНЦЕВА**

Москва 2009

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. (Москва, 2–4 апреля 2009 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2009. – 142 с. (37 илл., 16 фототаблиц)

**CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH:
MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION, ECOLOGY
AND BIOSTRATYGRAPHY**

В сборнике представлены статьи по вопросам эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, методики и истории исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков.

Издано при финансовой поддержке РФФИ грант 09-05-06015-г

ISBN 978-5-903825-02-8

ISBN 978-5-903825-02-8

© Коллектив авторов, 2009

© ПИН РАН, 2009

© обложка М.С. Бойко