



## Фосфатизированные мембраны во фрагмоконах юрских аммонитов

Мироненко А.А.

Геологический институт РАН, Москва, Россия; [paleometro@yandex.ru](mailto:paleometro@yandex.ru)

Фрагмоконы аммоноидей отличаются от фрагмоконов современных головоногих моллюсков, таких как наутилусы и спиролы, присутствием трехмерных органических мембран в воздушных камерах между септами. Эти мембраны известны уже более ста лет, им посвящено множество публикаций (смотрите обзор в Polizzotto et al., 2015), однако их функции и механизм их формирования до сих пор остаются предметом дискуссий. В настоящее время специалисты выделяют три типа трехмерных мембран в раковинах аммоноидей (Polizzotto et al., 2015). Первый тип – сифонные мембраны, они располагаются симметрично по бокам сифонной трубки, соединяя ее с вентральной стенкой камеры (Чеса, 1996). Как правило, они довольно многочисленны и расположены на равном расстоянии друг от друга. Второй тип – поперечные мембраны, они располагаются на септах и закрывают собой лопасти и седла перегородок, изолируя эти полости от основного объема камеры (Чеса, 1996). Третий тип (самый редкий) – горизонтальные мембраны, они протягиваются вдоль сифона от задней перегородки камеры к передней, а по бокам крепятся к латеральным стенкам раковины. В одной камере фрагмокона может располагаться только одна горизонтальная мембрана. Горизонтальные мембраны известны только у нескольких родов среднетриасовых цератитов, имеющих

вздутые инволютные раковины (Weitschat, Bandel, 1991).

К настоящему времени мембраны во фрагмоконах описаны у пермских, триасовых, юрских и меловых аммоноидей (Polizzotto et al. 2015). Однако, данные по мембранам юрских аммонитов были получены на основании изучения единичных экземпляров, зачастую плохой сохранности, и до сих пор являются крайне отрывочными (Schindewolf, 1967; Erben, Reid, 1971; Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц и др. 1985). Из-за этого авторы гипотез о формировании и функциях мембран практически не учитывают данные по юрским образцам, ориентируясь почти исключительно на пермские и триасовые находки (Weitschat, Bandel, 1991; Чеса, 1996; Tanabe, Landman, 1996; Polizzotto et al., 2007, 2015).

Автор данной работы изучил более полутора тысяч раковин юрских аммонитов из Центральной России, собранных в течение 2013–2019 годов и обнаружил мембраны во фрагмоконах нескольких десятков образцов. Хорошо сохранившиеся мембраны были найдены в раковинах шести родов аммонитов из семи местонахождений (Табл. 1). У большинства этих родов мембраны обнаружены впервые. Мембраны дорсопланитид и краспедитид ранее упоминались в литературе (Schindewolf, 1967; Друщиц и др., 1985), но подробно не исследовались.

Таблица 1

Юрские аммониты, у которых обнаружены трехмерные мембраны в камерах фрагмокона

Род	Семейство	Возраст	Местонахождение
<i>Novocadoceras</i>	Cardioceratidae	Нижний келловей	Знаменка, Костромская обл.
<i>Rondiceras</i>			
<i>Laugeites</i>	Dorsoplanitidae	Средняя волга	Мостово-Василево, Ярославская обл.
<i>Kachpurites</i>	Craspeditidae	Верхняя волга	р. Черемуха, Ярославская обл.; Огарково, Костромская обл.; Еганово, Московская обл.; Кунцево и Мневники, Москва
<i>Garniericeras</i>			
<i>Craspedites</i>			

Во всех изученных раковинах, мембраны замещены апатитом и с двух сторон покрыты дополнительными слоями этого минерала. Общая толщина такого «слоеного пирога» оставляет 18–20 мкм, при этом толщина самой мембраны не превышает 2 мкм, такие же значения были ранее получены для мембран триасовых и меловых аммоноидей (Polizzotto et al., 2015). Процесс фосфатизации мембран, как и других органических остатков в раковинах аммонитов Центральной России, был связан с деятельностью бактерий (Zaton, Mironenko, 2015). Фосфатизированные мембраны имеют коричневый цвет и, как правило, полупрозрачны, иногда на их поверхности встречаются кристаллы пирита и других минералов. Часто на мембранах видны отверстия и следы деформации, которые, скорее всего, возникли в результате начавшегося до фосфатизации разложения.

Изучение фрагмоконов аммонитов из Центральной России позволило выделить новые типы мембран в дополнение к описанным ранее. К первому и самому распространенному из них относятся мембраны, расположенные по диагонали в каждой из камер фрагмокона. Передний край этих мембран крепится к передней септе камеры примерно на середине ее высоты, а задний, как правило, соединяется с вентральной стенкой раковины немного впереди задней септы. В средней и задней части камеры эти мембраны охватывают с двух сторон сифонную трубку, а в передней части поднимаются над ней. Такие мембраны названы автором диагональными (**Рис. 1а**).

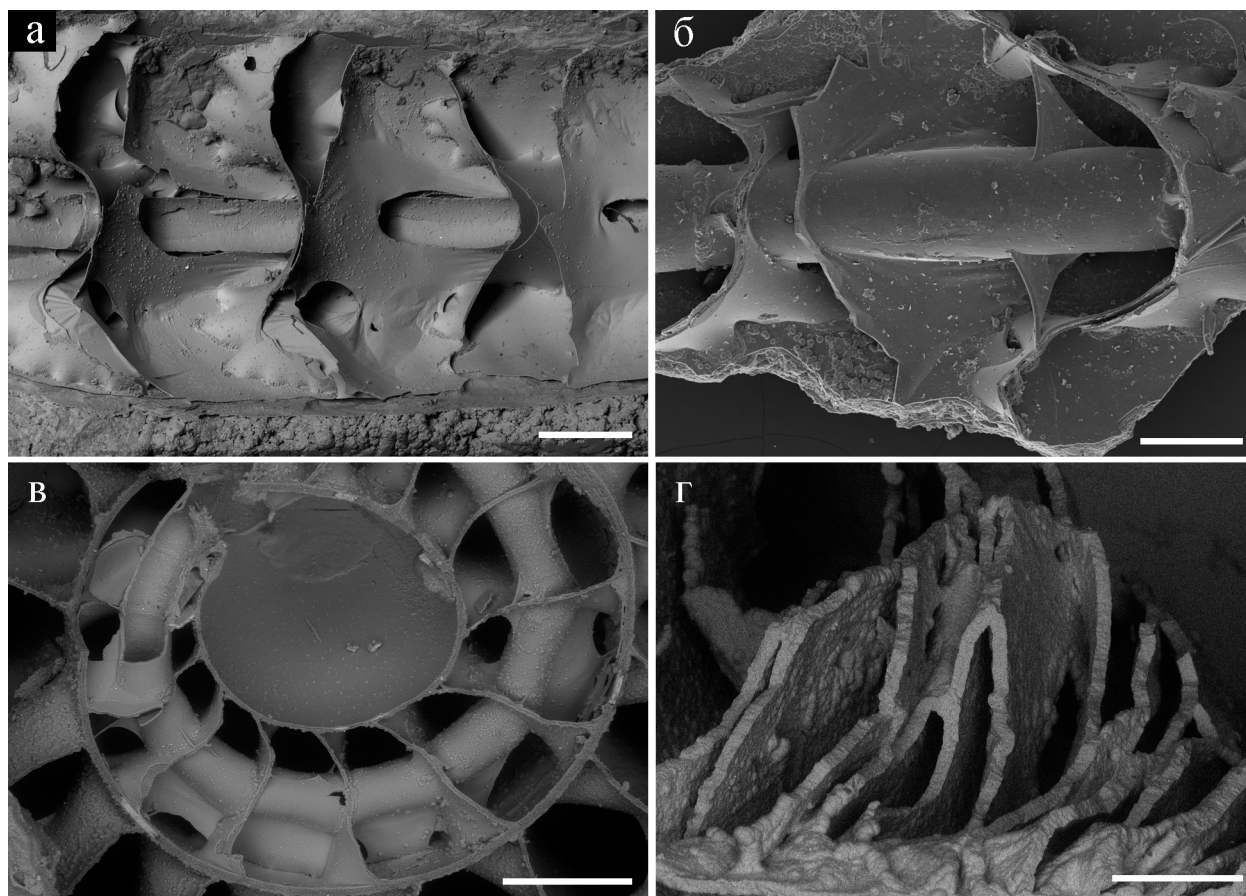
Сравнение диагональных мембран в разных образцах показало, что угол наклона мембраны зависит от формы раковины — чем меньше ширина оборота, тем быстрее возрастает высота мембраны. При этом было обнаружено, что в раковинах с относительно широкими оборотами (*Rondiceras* и некоторые *Craspedites*) задние части диагональных мембран крепятся не к вентральной стенке раковины, а к септе на небольшой высоте над ее основанием. При этом у аммонитов с узкими раковинами (*Garniericeras*), наоборот, диагональные мембраны крепятся далеко от задней септы и иногда в камере наблюдается сразу две пары диагональных мембран (**Рис. 1б**). Этот факт позволил заключить, что ранее описанные горизонтальные мембраны являются частным случаем диагональных, и что чем шире обороты раковины аммонита, тем горизонтальнее оказывается расположена диагональная мембрана.

Передние части диагональных мембран опираются на сложную систему поддерживающих мембран, форма которых более или

менее точно повторяет форму септы с ее лопастями и седлами. Поддерживающие мембраны расположены на расстоянии от сифональных мембран, также обнаруженных в изученных раковинах аммонитов, и не могут считаться их продолжением. Хотя они соединяются с диагональными мембранами, но не являются их отростками, поэтому автор рассматривает их как отдельный тип мембран.

Диагональные, сифональные и поддерживающие мембраны появляются во фрагмоконах аммонитов не с самых первых камер, а лишь начиная со второго оборота раковины. Некоторые исследователи ранее предполагали, что все мембраны начинали формироваться у аммоноидей только после завершения первой фазы постэмбрионального развития, после так называемой стадии «гладкой раковины» (Polizzotto et al., 2007). Хотя Шульга-Нестеренко в 1926 году и Эрбен и Рейд в 1971 году описали вертикально расположенные между сифоном и вентральной стенкой раковины мембраны, находящиеся в самых первых камерах фрагмокона, в последние годы исследователи игнорировали эти находки. Изучение юрских аммонитов Центральной России показало, что мембраны, натянутые между сифоном (субцентральной на ранней стадии развития) и вентральной стенкой раковины вполне типичны для первого и части второго оборотов раковин аммонитов и не являются какой-либо аномалией. Эти мембраны здесь названы подсифонными (**Рис. 1в**). По мере приближения сифона к вентральной стенке раковины они постепенно переходят в диагональные мембраны. Наличие подсифонных мембран в начальных камерах фрагмокона однозначно опровергает предположения о начале формирования этих структур только на определенной стадии онтогенеза, очевидно, что мембраны в целом характерны для всех камер фрагмокона.

Еще один, очень необычный вариант мембраны, был обнаружен автором в последней (первой со стороны жилой камеры) камере фрагмокона одной из раковин *Kachpuri-rites cheremkensis*. Эта находка представляет собой серию мембран, соединяющихся друг с другом и разветвляющихся, которые крепятся на переднюю септу около середины ее высоты, так же, как и диагональные мембраны. Интересно, что толщина каждой мембраны в этом скоплении составляет 4–6 мкм, без учета дополнительных слоев апатита, что в несколько раз превышает толщину обычных мембран (1–2 мкм). Автор назвал это скопление «мультимембраной» (**Рис. 1г**). Необычное строение и расположение в последней камере фрагмокона позволяют предполо-



**Рис. 1.** Мембраны во фрагментах юрских аммонитов. а — диагональные и поддерживающие мембраны во фрагменте *Kachpurites fulgens*. Еганово, Московская обл.; б — две пары диагональных мембран в раковине *Garniericeras catenulatum*. Еганово, Московская обл.; в — подсифонные мембраны в камере первого оборота раковины *Novocadoceras* sp.; г — сохранившиеся псевдосепты («мультимембрана») в последней камере фрагмента *Kachpurites cheremkhensis*, р.Черемуха, Ярославская обл. Масштабные отрезки для а, б и г — 0,5 мм, в — 200 мкм. Снимки сделаны с использованием сканирующего электронного микроскопа Tescan Vega в ПИН РАН.

жить, что мультимембрана представляет собой сохранившийся набор органических псевдосепт — тонких слепков задней части мантии аммонита, формировавшихся им во время смещения тела вперед, перед строительством новой перегородки. Существование таких наборов псевдосепт ранее предполагалось некоторыми исследователями, а сифонные мембраны считались их реликтами (Chesa, 1996), однако мультимембрана является самым крупным и хорошо сохранившимся набором этих структур, из известных на сегодняшний день.

По мнению автора, находка мультимембраны позволяет пролить свет на механизм формирования трехмерных мембран во фрагментах аммоноидей. До сих пор выдвигались различные гипотезы формирования мембран (см. обзор Polizzotto et al., 2015). Хотя многие авторы связывали возникновение мембран с органическими псевдосептами

(Westermann, 1992; Chesa, 1996), оставалось не до конца понятным, почему мембраны сохраняются преимущественно в вентральной части раковин и как с псевдосептами соотносятся горизонтальные мембраны, расположенные перпендикулярно септам. Некоторые исследователи даже допускали, что разные типы мембран могли возникать разными путями: одни формировались задней частью мантии аммонита, в то время как другие осаждались из внутрикамерной жидкости (Chesa, 1996). Однако, находки мультимембраны и диагональных мембран позволяют сформулировать намного более простую гипотезу, согласно которой органические мембраны-псевдосепты в процессе откачивания воды из новой камеры постепенно слипались друг с другом и с септами. По мере их слипания, исходная форма псевдосепт сильнее всего искажалась на наибольшем расстоянии от сифона и они, в зависи-

мости от ширины камеры, положения сифона и формы перегородок, превращались либо в диагональную, либо в горизонтальную мембрану. В вентральной части камеры псевдосепты были натянуты между вентральной стенкой и сифоном и благодаря этому слипались меньше, часто их форма оставалась почти неизменной и они сохранялись как сифонные или поддерживающие мембраны.

Исследование поддержано грантом РФФИ №18-05-01070.

### Литература

- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981. 238 с.
- Друщиц В.В., Муравин Е.С., Баранов В.Н. Морфогенез раковин поздневоложских аммонитов *Craspedites* и *Kachpurites* из Ярославского Поволжья // Ископаемые головоногие моллюски. М: Наука, 1985. С. 132–144.
- Шульга-Нестеренко Н.И. Внутреннее строение раковин артинских аммонитов. // Бюлл. МО-ИП, Отд. геол. 1926. Т. 4. № 1–2. С. 81–100.
- Chesa A.G. Origin of intracameral sheets in ammonoids // *Lethaia*. 1996. V. 29. P. 61–75.
- Erben H.K., Reid R.E.H. Ultrastructure of shell, origin of conellae, and siphuncular membranes in an ammonite // *Biom mineralization Research Reports*. 1971. V. 3. P. 22–31
- Polizzotto K., Landman N.H., Mapes R.H. Cameral membranes in Carboniferous and Permian goniatites: description and relationship to pseudosutures // Landman N.H., Davis R.A., Richter U. Gewebeansatz-Strukturen auf pyritisierten Steinkernen von Ammonoideen. *Geologische Beiträge Hannover*. 2007. Nr. 4. P. 1–113.
- Polizzotto K., Landman N.H., Klug C. Cameral membranes, pseudosutures, and other soft tissue imprints in ammonoid shells // C. Klug, D. Korn, K. De Baets, I. Kruta, R.H. Mapes (eds). *Ammonoid Paleobiology: From anatomy to ecology*. Springer, Dordrecht, 2015. P. 91–109.
- Schindewolf O. Analyse eines Ammoniten-Gehäuses // *Akademie der Wissenschaften und der Literatur: Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*. 1967. Nr. 8. P. 139–188.
- Tanabe K., Landman N.H. Septal neck-siphuncular complex // N.H. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis (eds). *Ammonoid Paleobiology*. Plenum, New York, 1996. P. 129–165.
- Weitschat W., Bandel K. Organic components in phragmocones of boreal Triassic ammonoids: implications for ammonoid biology // *Paläontol. Z*. 1991. V. 65. P. 269–303.
- Westermann G.E.G. Formation and function of suspended organic cameral sheets in Triassic ammonoids-discussion // *Paläontol. Z*. 1992. V. 66. P. 437–441.
- Zatoń M., Mironenko A.A. Exceptionally preserved Late Jurassic gastropod egg capsules // *Palaios*. 2015. V. 30(6). P. 482–489.

## Phosphatized membranes in the phragmocones of Jurassic ammonites

Mironenko A.

Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia; [paleometro@yandex.ru](mailto:paleometro@yandex.ru)

Three-dimensional initially organic cameral membranes, located in the phragmocone chambers of ammonoids are still mysterious structures. Although they are described from many Paleozoic and Mesozoic ammonoid taxa, data on the membranes of Jurassic Subboreal ammonites has been very scarce. However, in recent years membranes have been discovered in the shells of three families of Subboreal ammonites: *Cardioceratidae*, *Dorsoplanitidae*, and *Craspeditidae*. Three new types of membranes are described from these ammonites: diagonal, supporting, and under-siphuncular membranes. It is shown that during ontogenesis membranes appeared starting from the first chambers of the phragmocone, but not after the end of the neanic stage, as was earlier assumed. Additionally, an unusual set of membranes was found in one of the studied shells, which is likely a series of phosphatized pseudosepta. It seems most likely that all types of three-dimensional membranes arose from such pseudosepta due to coalescing and dehydration of these organic sheets during the pumping out of water from a newly formed chamber.