

УДК 564.53

ОСОБЕННОСТИ ПОСТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА АММОНОИДЕЙ

© 2014 Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН
tleon@paleo.ru

В статье дан обзор современных данных по строению скелета аммоноидей. Рассмотрены изменения в строении и способах формирования отдельных структур (стенок раковины, начальных камер (с просифоном и цекумом), сифона, перегородок, челюстного аппарата) в процессе эволюции группы. Даны варианты морфо-функциональной интерпретации особенностей строения этих структур. Обозначены перспективные направления в изучении скелета аммоноидей.

Механизм образования раковины у цефалопод, как и у других моллюсков, относится к так называемому «матрицируемому» типу биоминерализации, т. е. первоначально образуется органическая матрица, в пустотах которой возникают минеральные кристаллиты, которые постепенно растут и замещают окружающую их органику. Матрица контролирует, с одной стороны, выведение и связывание кальция в молекулярной и кристаллической формах, а с другой стороны, объединение минеральных частиц в определенные структуры (Барсков, 1988). В конечном счете, органическая матрица, продуцируемая клетками мантии, определяет форму и особенности строения раковины.

Наиболее распространенной у аммоноидей была раковина в виде спирали, свернутой в одной плоскости (так называемая мономорфная раковина). У самых древних представителей подкласса спираль неплотно свернута, с в центре имелось зияние больших или меньших размеров (рис. 1,а–в). У большинства палеозойских и мезозойских аммоноидей дорсальная стенка последующего оборота плотно прилегала к вентральной стенке предыдущего, и никакого зияния не наблюдалось (рис. 1,г–ж). Вместе с этим, в пределах подкласса встречаются и «неправильно» завитые раковины: ба-

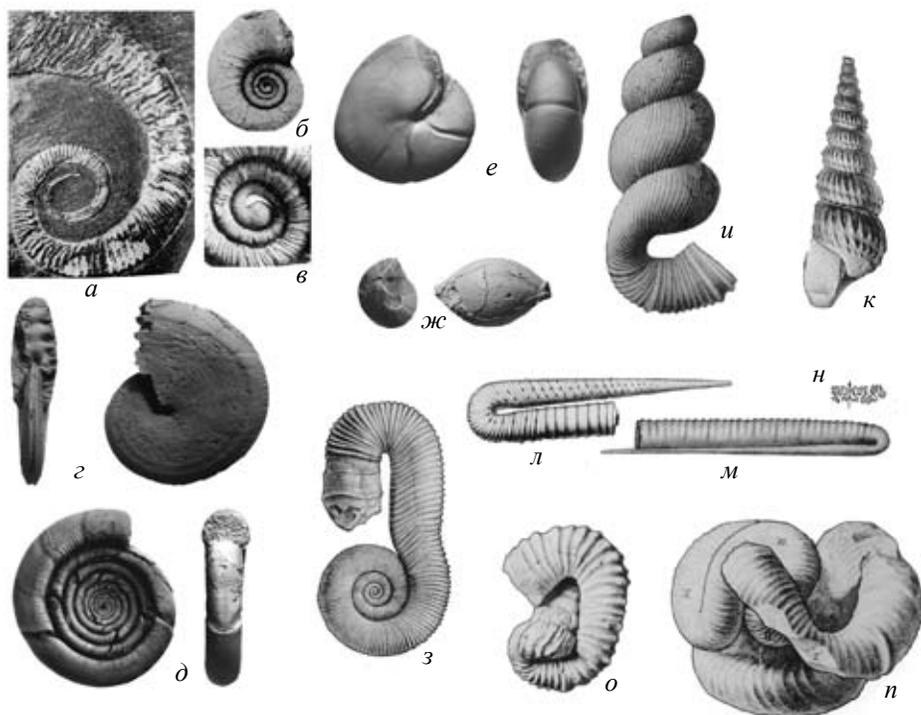


Рис. 1. Форма раковины аммоноидей: *а–е* – мономорфные раковины, 7–13 – гетероморфные раковины; *а* – *Anetoceras* (D_1); *б*, *в* – *Mimagoniatites* (D_2) (по Богословский, 1969); *г* – *Medlicottia* (P_1); *д* – *Eothinites* (P_1); *е* – *Cardiella* (P_1); *ж* – *Neocrimites* (P_1) (фото автора); *з* – *Macrosaphites* (K_1); *и* – *Bostrychoceras* (K_2); *к* – *Turillites* (K_2); *л* – *Hamulina* (K_1); *м* – *Ptychoceras* (K_1); *н* – лопастная линия *Anahamulina* (K_1); *о* – *Nostoceras* (K_2); *п* – *Nipponites* (K_2) (по Arkell et al., 1957).

шенковидные, клубкообразные, развернутые, в виде изогнутых трубок и пр. – так называемые гетероморфы (рис. 1, *з–п*), которые были распространены в мезозое. Нужно отметить, что раковины с нестандартным строением неоднократно возникали в истории подкласса. Впервые небольшие отклонения появились у некоторых палеозойских аммоноидей. Очень редко у них наблюдалось треугольное навивание спирали в одной плоскости. В качестве примера можно привести несколько родов позднедевонских климений (*Soliclymenia*, *Wocklumeria* и др.). У каменноугольных гониатитов треугольное навивание отмечено (хотя бы на молодых стадиях) в нескольких семействах (*Schistoceratidae*: *Paralegoceras*, *Diabaloceras*; *Orulganitidae*: *Kayutoceras* и др.). Серцевидную форму раковины на взрослых оборотах имели пермские циклолобины (*Cardiella*, рис. 1, *е* и *Hyattoceras*). Гетероморфы в общепринятом смысле появлялись трижды в течение мезозоя: в конце триаса, в середине юры (поздний байос – средний келловей) и в конце мела (турон). Появление их связывается с деградацией накануне вымирания

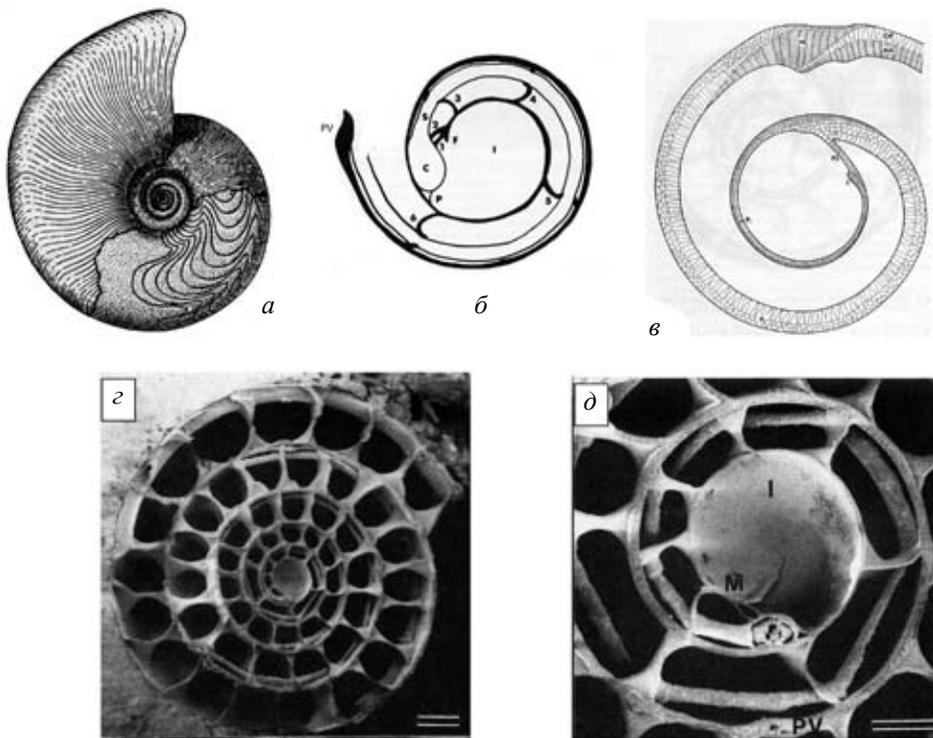


Рис. 2. Строение раковины Ammonoidea: *a* – жилая камера и фрагмокон (с септами); *б* – внутренние структуры аммонителлы (I – протоконх, 1–6 – первая-шестая перегородки, C – цекум, P – просифон, S – сифон, PV – первичный валик) (по Landman et al., 1999); *в* – микроструктура стенки аммонителлы: P – призматический слой, PS – первая септа, NC – перламутровый слой первичного валика, NA – перламутровый слой постэмбриональной раковины, OP – наружный призматический слой постэмбриональной раковины (по Birkelund, 1981, fig. 2); *з*, *д* – внутреннее строение начальных оборотов *Glaphyrites* sp. (по Landman et al., 1999), *з* – масштабная линейка 500 мкм, *д* – масштабная линейка 200 мкм (I – протоконх, PV – первичный валик, M – отпечаток мускула).

крупных групп (например, цератитов в конце триаса) или же с экологической специализацией (Shevyrev, 2005). В задачу этой статьи не входит обсуждение причин появления подобных «аномалий».

Структурно и функционально раковина аммоноидей делится на две части: фрагмокон, или гидростатический аппарат, поплавок, и жилая камера, в которой помещалось тело моллюска. В более распространенном мономорфном типе раковины, представленной шестью-двенадцатью оборотами, фрагмокон составлял основную часть, т.е. несколько оборотов. Жилая камера занимала от 0.5 до двух оборотов (рис. 2,*a*).

Фрагмокон состоял из многочисленных камер, которые были заполнены газовой-жидкостной смесью, причем камеры первых оборотов были полностью лишены жидкости. Главная функция фрагмокона заключалась

в поддержании нейтральной плавучести животного, что осуществлялось путем изменения веса жидкости в камерах. Эта функция (откачка части жидкости или изменение ее удельного веса) осуществлялась с помощью особых структур: сифона и выстилающих пористых тканей внутри камер.

Формирование раковины начиналось в яйцевых оболочках. Яйца аммоноидей в отличие от современных наутилусов были очень мелкими, от 0.5 до 2.5 мм в диаметре (у современного наутилуса 10–30 мм). Все внутрияйцевые структуры секретировались раковинной железой, поскольку дифференцированная мантия на этой стадии еще не была образована. Многочисленные исследования (Захаров, 1972; Landman et al., 1996; Shigeta et al., 2001 и др.) показали, что сначала формировалась начальная камера, или протоконх (рис. 2,б). Это образование шаровидной, продолговатой, каплевидной, бутылкообразной формы диаметром от 0.20 до 2.0 мм служило первой поплавковой камерой. Самые крупные протоконхи известны у девонских анарцестид и агониатитид (диаметр 0.9–2.0 мм) (Богословский, 1969), у каменноугольных и пермских пролеканитид протоконхи также крупные или средние (0.6–1.1 мм) (Богословская, 1959), у гониатитид и мезозойских аммонитов они мелкие или средние (0.20–0.70 мм) (Богословская, 1959; Друщиц, Хиами, 1970). Несмотря на то, что в целом наблюдается определенная тенденция к уменьшению размеров протоконха в процессе эволюции, выявить четкий тренд не удастся. Например, представители подотряда *Cyclolobina* (пермь), наиболее сложноорганизованные из палеозойских аммоноидей, имели достаточно крупные протоконхи (диаметром 0.6–0.8 мм), в то время как их предки из семейства *Glaphyritidae* (подотряд *Goniatitina*) (карбон) характеризовались более мелкими размерами начальных камер (0.4–0.5 мм).

Следом за протоконхом начинал формироваться цекум – шаровидное или каплевидное (с вариантами) образование около 0.1 мм диаметром. Цекум – это начало сифона – трубки, которая пронизывала все камеры раковины. Цекум прикреплялся к внутренней поверхности протоконха особой структурой, не очень удачно названной просифоном (рис. 2,б). Эта прикрепительная структура могла быть представлена связкой в виде лент или нитей, в наиболее сложном виде конусом (бокаловидной или чашевидной формы разной глубины), и в некоторых случаях – кожухом, оболочкой, окружавшей конус (Захаров, 1972). Положение цекума (весь целиком или частично внутри протоконха), его форма, а также длина связок могла сильно варьировать даже у особей одного вида. Исследованиями М.Ф. Богословской (1959) и Ю.Д. Захарова (1972) было показано, что у палеозойских форм глубокий конус практически не встречается, тогда как у мезозойских и, особенно, меловых эта структура обычна и имеет сложное строение. Группой зарубежных исследователей (Landman et al., 1999) были изучены образцы *Glaphyrites* уникальной сохранности из верхнего карбона Оклахомы без породы внутри раковины. Все внутренние структуры можно было наблюдать в трехмерном

виде. На опубликованных фотографиях хорошо виден эллиптический цекум и короткий изогнутый просифон. Короткий септальный воротник отходит от просепты в двух направлениях: вперед и назад (рис. 2,з, д).

Следующим по времени образования структурным элементом была просепта – первая перегородка, отделявшая протоконх (первую воздушную камеру или поплавок) от жилой камеры. Первая перегородка всегда резко отличалась от последующих. Микроструктурно она была образована призматическим слоем, тогда как септы на постэмбриональной стадии состояли практически всегда из перламутрового слоя. Линия прикрепления просепты к раковине (лопастная линия) могла быть почти прямой (у самых древних девонских), латиселлятной – с широкими седлами на вентральной и дорсальной сторонах – (почти у всех палеозойских и части триасовых), или ангустиселлятной, с узкими седлами (у большинства мезозойских аммонитов). На второй перегородке на месте седел развивались лопасти, на следующих перегородках они делились, углублялись, меняли простые очертания на сложные. В целом число лопастей и порядок их образования определяют основные таксоны аммоноидей.

Юная особь, вылупляясь из яйца, имела протоконх с цекумом и просифоном, а также первую септу, отделяющую поплавок от жилой камеры, занимавшей около одного оборота спирали, в конце которого имеется утолщение раковинного слоя – первичный валик (рис. 2,б, в). Эта стадия носит название аммонителлы (Друщиц, Хиами, 1970). Аммонителлы палеозойских отрядов аммоноидей имеют такое же строение как и мезозойские аммониты. Размеры аммонителлы у разных групп колеблются от 0.6 до 2.2 мм, обычно они находятся в прямой зависимости от размеров протоконха.

Микроструктура стенки раковины аммонителлы описывалась многими исследователями (Друщиц, Хиами, 1970; Kulicki, 1979; Birkelund, 1981; Друщиц, Догужаева, 1981; Landman et al., 1996; Tanabe et al., 2008 и др.). Стенка эмбриональной раковины была очень тонкой, всего несколько микрон. Мнения исследователей о числе составляющих ее слоев расходятся, их число называется от одного до пяти, но все авторы отмечают ее призматическую структуру (рис. 2,в, 3,а, б). По-видимому, большое значение здесь имеет сохранность исследуемого материала. К. Танабэ и др. (Tanabe et al., 2008) выделяют три группы эмбриональных раковин, имеющих двух или трехслойную стенку. Первая группа имеет очень тонкую стенку, состоящую из внутреннего призматического и внешнего гомогенного слоя, причем внешний слой практически отсутствует в начальной камере и увеличивается в толщину у устья. Вторая группа с трехслойной стенкой, состоящей из внутреннего призматического, среднего гомогенного и наружного призматического слоев с бугорками на внешнем слое. В третьей группе средний слой отсутствует, возможно, он перешел во внутренний призматический или растворился в процессе диагенеза. Первоначально

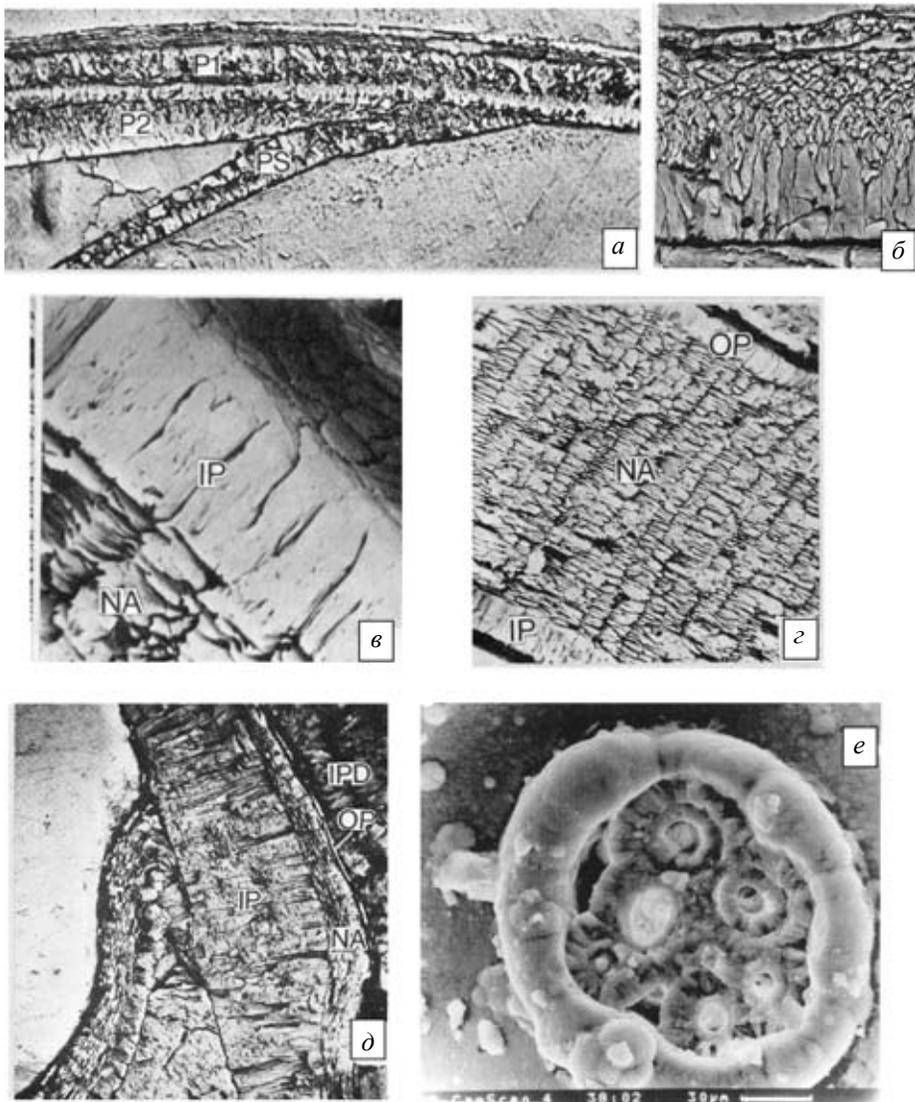


Рис. 3. Строение стенки раковины и сифона аммоноидей: *a*, *б* – *Saghalinites* sp., *a* – призматический слой протоконха (P1 и P2) и его контакт с просептой (PS) (также построенной призматическим слоем) ($\times 800$); *б* – призматический слой аммонителлы ($\times 3150$); *в*, *г* – *Discoscaphites* sp., постэмбриональная раковина, *в* – перламутровый (NA) и внутренний призматический (IP) слои ($\times 2750$), *г* – три основных слоя: перламутровый (NA), наружный (OP) и внутренний (IP) призматические ($\times 1000$); *д* – *Hyporhilloceras* sp., внутренняя часть раковинной стенки с примыкающей септой, дорсальная стенка следующего оборота состоит из одного внутреннего призматического (IP) слоя ($\times 540$) (по Birkelund, 1981, fig. 10, 11); *е* – фосфатизированные кровеносные сосуды в сифоне *Virgatites virgatus*, конец первого оборота ($\times 3300$) (по Barskov, 1996, fig. 2).

аммонителла имела органическую раковину, которая впоследствии обызвестлялась. Среди исследователей имеются разногласия в интерпретации порядка кальцинизации аммонителлы. Одни авторы (Kulicki, Doguzhaeva, 1994) считают, что сначала обызвестлялась наружная часть, потом место прикрепления просепты, а затем остальная часть аммонителлы, другие (Bandel, 1986; Bandel et al., 1982) – что процесс начинался от устья аммонителлы и двигался вспять, третьи (Tanabe et al., 1993) – что первым целиком минерализовался протоконх, а потом уже остальные части. Значительное утолщение стенки раковины наблюдается в конце первого оборота и носит название первичного валика (рис. 2,б, в, д). Эта структура характеризует переход организма к новой стадии онтогенеза, жизни вне яйцевых оболочек. Микроструктурно первичный валик выражен в появлении пластинчатого, перламутрового слоя, который образуется вокруг устья раковины аммонителлы (Друщиц, Догужаева, 1981; Birkelund, 1981 и др.) (рис. 2,б, в). После первичного валика наружная часть раковины (вентральная и боковые стороны) состоит из трех слоев: наружного и внутреннего призматических и пластинчатого (перламутрового) между ними (рис. 3,в, г). Внутренняя часть раковины, соответствующая ее дорсальной стороне, представлена одним призматическим слоем (рис. 3,д). Снаружи раковина покрыта периостракумом – конхиолиновым слоем, который в ископаемом состоянии сохраняется очень редко. Кардинальное отличие аммоноидей от наутилид проявляется уже на стадии аммонителлы, у наутилид протоконх имел колпачковидную форму и состоял из трех слоев: внутреннего и наружного призматических и среднего – перламутрового.

Как уже отмечалось, цекум являлся началом сифона – структуры, характерной для цефалопод вообще и аммоноидей в частности. Сифон представлял собой трубку, являвшуюся выростом задней части мантии, которая проходила через все камеры фрагмокона. Внутри сифона проходили кровеносные сосуды и паренхиматозная ткань (Друщиц, Догужаева, 1981; Barskov, 1996) (рис. 3,е). Сифон строился внутри тела аммонита. Известны находки остатков сифона в жилой камере, имеющего вид конической трубки длиной в две гидростатические камеры. Когда завершалось формирование септы, конхиолиновая оболочка сифона окружалась септальной трубкой и прикреплялась к ней с помощью аннулярных образований (Друщиц, Догужаева, 1974). У большинства аммоноидей положение сифона было краевым вентральным, по крайней мере, в течение большей части онтогенеза. Такое положение наблюдается у всех агониатитид, анарцестид, пролеканитид, почти у всех гониатитид. Исключением являются агатицератиды и талассоцератиды (Shigeta et al., 2001; Voiko, 2005; Леонова, Бойко, 2011), у первых сифон субцентральный на первых четырех оборотах, а у вторых – на первом обороте). У климениид (девон) положение сифона было краевым дорсальным, причем эта инверсия происходила еще на

уровне аммонителлы. У торноцератид (девон–пермь) – положение сифона субцентрального, по крайней мере, на начальных оборотах. У цератитид (триас), филлоцератид, аммонитид и литоцератид (юра–мел) положение сифона часто бывает центральным или субцентрального на первых оборотах, а потом становится краевым вентральным. На хорошо сохранившейся раковине позднекаменноугольного *Glaphyrites* sp. без внутреннего матрикса видно, что в целом вентральный сифон не всегда плотно прилегает к стенке раковины: в конце первого и начале второго оборота он протягивается прямолинейно от септы к септе (Landman et al., 1999). Т. е. там, где он проходит через перегородку, его положение строго вентральное, а внутри камер он несколько отклоняется от стенки раковины (рис. 2, з, д). Возможно, это связано с отсутствием полного набора прикрепительных структур на первых оборотах раковины.

Толщина сифона была, как правило, очень небольшой и составляла на взрослых оборотах не более одной десятой от высоты оборота. Лишь климений обладали необычным сифоном: помимо инвертированного (дорсального) положения он был еще и необычайно толстым (до одной четверти от высоты оборота) (Богословский, 1976).

Конхиолиновая оболочка сифона была полупроницаемой, обмен жидкостью происходил с помощью осмотического давления, а также капиллярным путем, по-видимому, так же, как у современного наутилуса. Вокруг сифона имелся целый ряд дополнительных структур, среди которых наиболее хорошо изучены сифонные трубки и кольца. В литературе употребляется несколько названий для структур, поддерживающих сифон при пересечении им перегородок: сифонные (Богословский, 1976) или септальные трубки (Друщиц и др., 1976; Birkelund, 1981 и др.), сифонные дудки (Богословская, 1959). Эти структуры, как и септы, состояли из перламутрового слоя. На многих примерах показано, что септальные трубки почти у всех аммоноидей первоначально были ретрохоанитовыми, т. е. направленными назад. Такое направление либо сохранялось в течение всего онтогенеза (например, у девонских климений и каменноугольно-пермских пролеканитид), либо менялось на противоположное (вперед), т. е. возникали прохоанитовые трубки. По имеющимся данным прохоанитовые трубки появляются у разных групп палеозойских гониатитов на различных стадиях онтогенеза (от третьего-четвертого оборота до пятого-седьмого), у поздне триасовых цератитов смена происходила на втором обороте, у поздне меловых литоцератид – на первом, у большинства юрских-раннемеловых аммонитид известны только прохоанитовые септальные трубки. В целом процесс перехода от ретро- к прохоанитовым трубкам в ходе филогенеза подкласса постоянно смещался на более ранние стадии (Друщиц и др., 1976).

Септальные трубки сильно различались по длине у разных групп аммоноидей. У климений по этому признаку Б.И. Богословский (1976) вы-

деляет три группы: короткие – около одной четверти длины камеры, средние – около половины и длинные – целая или более длины камеры). Он отмечает, что существует взаимосвязь между длиной септальных трубок и толщиной сифона: в целом более длинным трубкам соответствует более толстый сифон (п/отр. *Goniclymeniina*), у представителей п/отр. *Clumeniina* септальные трубки более короткие и узкие.

Термином соединительные кольца обозначаются органические оболочки сифона, которые секретировались эпителием сифона и располагались между септальными трубками. К их поверхности прикреплялись дополнительные органические мембраны, позволяющие надежно фиксировать положение сифона в камере и герметично закрывать отверстия в септе.

Скульптура. Раковина аммоноидей может быть совершенно гладкой, может нести на своей поверхности поперечные ребра и складки, продольные лиры, бугорки, шипы, воротники и прочие украшения. В настоящее время принято различать два типа скульптуры: собственно скульптура (или грубая скульптура) включает образования, затрагивающая все слои раковины и имеющая отражение на внутреннем ядре, и орнамент (или тонкая скульптура), которая наблюдается только на поверхности раковинного слоя. Орнамент может изучаться только при хорошей сохранности раковины. Оба типа скульптуры имеют большое систематическое значение, особенно на родовом уровне, иногда и на семейственном. Обычно этот признак хорошо выдерживается в одном филетическом ряду и имеет лишь незначительные вариации у последовательных форм.

В последнее время большое внимание уделяется скульптуре эмбриональной раковины или как ее часто называют – микро-орнаментации. Данные, полученные при применении современной техники, сильно отличаются от данных, полученных на световых микроскопах полувековой давности. К настоящему времени имеется представительный материал по мезозойским аммонитам, это объясняется гораздо лучшей сохранностью и обилием находок. Но и по палеозойским аммоноидеям уже опубликован ряд интересных статей. Уже сейчас установлено, что скульптура аммонителлы крупных таксонов отрядного и подотрядного ранга (палеозойских агониатитов, торноцератитов, гониатитов, мезозойских аммонитов) резко различна (рис. 4, *a–u*). У мезозойских аммонитов она представлена округлыми бугорками (Bandel et al., 1982; Landman et al., 2001 и др.). У представителей палеозойских отрядов протоконхи были либо гладкими (гониатиты) (Tanabe et al., 2001), либо покрыты тончайшими поперечными лирами (агониатиты, анарцестиды, торноцератиды) (House, 1965; Klofak et al., 1999; Klofak, Landman, 2010). Ландман и др. (Landman et al., 2001) считают, что тип микро-орнаментации аммонителлы остается неизменным на подотрядном уровне, т. е. является диагностическим признаком для таксонов высокого ранга. Это заключение нуждается в дальнейшей проработке, так

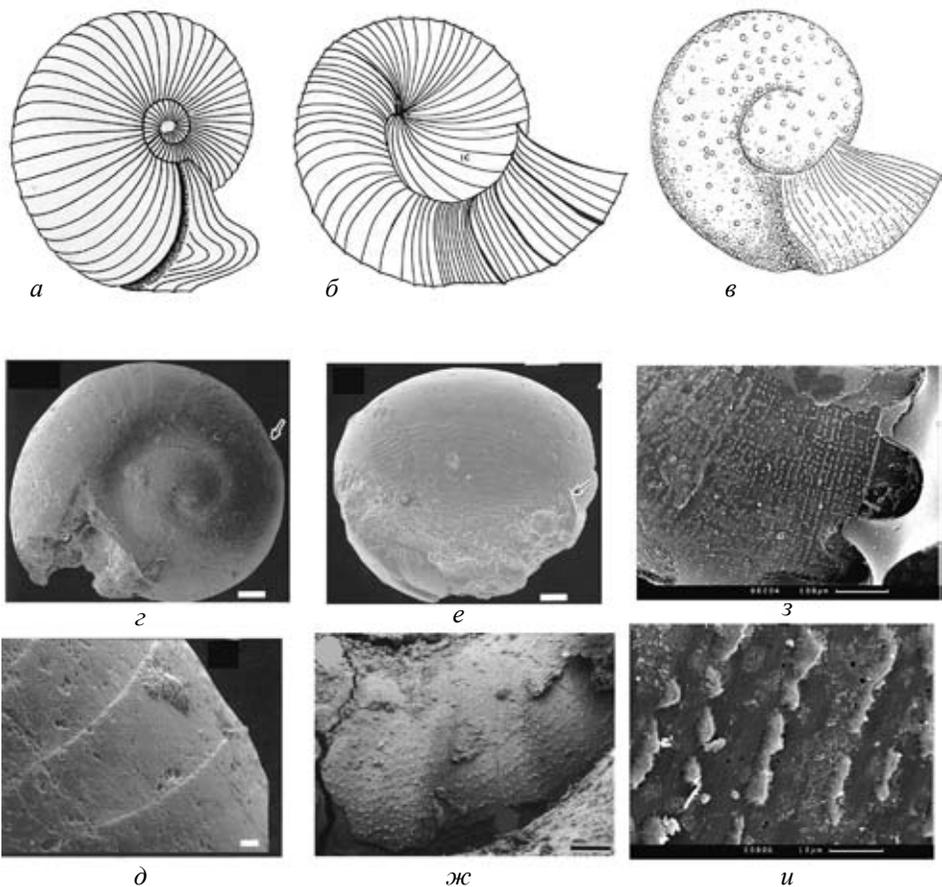


Рис. 4. Скульптура аммонителлы: *а* – торноцератида (House, 1965), *б* – агониатитида (Klofak et al., 1999, fig. 2a), *в* – аммонитида (Klofak et al., 1999, fig. 1a), *г–е* – гониатитида (Tanabe et al., 2001, fig. 1, 2), *ж* – цератида (Landman et al., 2001, fig. 7b), *з, и* – юрского аммонита (ориг.).

как в настоящее время нет данных по ряду отрядов и подотрядов (из палеозойских – это пролеканиты, климении, каменноугольно-пермские торноцератида и большая часть гониатитов).

У взрослого животного в последних одном-двух оборотах находилась жилая камера, в которой размещалось тело моллюска. Оно крепилось к стенкам раковины с помощью мускулов. Передний конец тела со ртом и руками имел выход в устье. Устье раковины могло быть самой разнообразной формы: открытое, суженное, почти закрытое, с киями, с выростами различной формы на боковых и вентральной сторонах. Очень часто наблюдаются резкие изменения в форме оборота на его предустьевом участке: расширение, уплощение, распространены глубокие приустьевые пережимы.

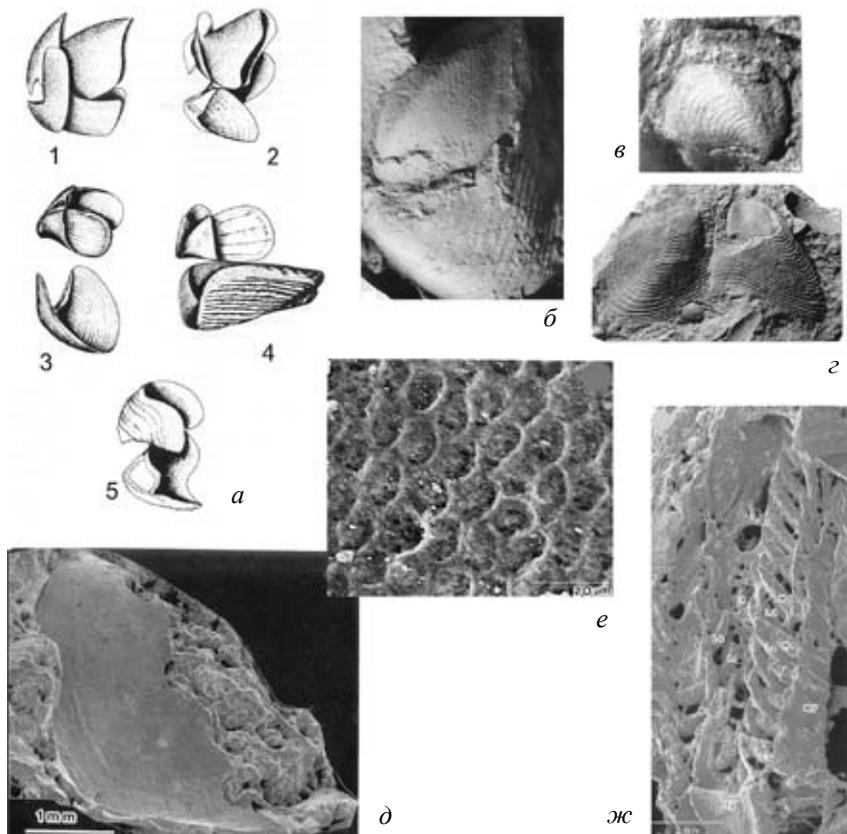


Рис. 5. Челюстной аппарат. *a* – строение челюстного аппарата головоногих: 1 – *Serpia* sp. (совр.), 2 – *Nautilus* sp. (совр.), 3 – *Psiloceras* sp. (н. юра), 4 – *Hildoceras* sp., (н. юра), 5 – *Gaudriceras* sp. (в. мел.) (по: Lehmann, 1981, fig. 2); *б-г* – позднекаменноугольные гониатиты Южного Урала: *б* – верхняя и нижняя челюсти *Prothalassoceras* sp. ($\times 15$), *в* – верхняя челюсть ($\times 33$), *г* – нижняя челюсть ($\times 11$) (по: Догужаева, 1999, табл. 1); *д-ж* – фосфатизированные челюстные элементы верхнекаменноугольного гониатита из Оклахомы: *д*, *е* – верхняя челюсть, *ж* – радула с семью зубами в каждом ряду (по: Tanabe et al., 2001, fig. 4 (2, 6), fig. 5 (1)).

Иногда в сохранившихся жилых камерах или рядом с ними находят остатки челюстных аппаратов. Поскольку такие находки чаще встречаются у мезозойских аммонитов, они лучше изучены и описаны (Lehman, 1981; Kruta et al., 2011; Tanabe, 2011 и др.). В то же время имеются очень представительные данные и по палеозойским формам (Tanabe, Mapes, 1995; Догужаева, 1999; Tanabe et al., 2001 и др.). Так же как у современных головоногих, у аммоноидей имелись нижняя и верхняя челюсти и радула – терка, покрытая семью рядами зубчиков (в отличие от наутилуса, имеющего «широкую» радулу с девятью рядами зубчиков). У современных цефалопод эти структуры имеют белково-хитиновый состав и располагаются внутри глобулярного органа, называемого буккальной массой, в передней части пищеварительной систе-

мы. С помощью окружающих мускулов челюстной аппарат выполняет свои функции. Внутри жилых камер аммонитов иногда сохраняются фоссилизированные остатки буккальной массы, это особенно интересно, когда можно определить, к какому виду принадлежит раковина. Буккальная масса включает верхнюю и нижнюю челюсти и радулу, но чаще только часть челюстного аппарата. К настоящему времени находки челюстей известны у 43 родов, а радулы – только у девяти (рис. 5,а–ж). Возможно, это связано как с особенностями сохранности, так и с несовершенством методик препарирования.

Недавно Крута и др. (Kruta et al., 2011) на трехмерной модели, созданной при помощи рентгено-томографии жилой камеры гетероморфного аммонита *Vaculites* показали, что в буккальной массе сохранились следующие структуры. Нижняя челюсть с парой кальцитовых пластин (известных как аптихи), разделенных медианной щелью. Пластины покрывают подстилающий хитиновый слой. Верхняя челюсть гораздо меньших размеров, чем нижняя, а на радуле (размером примерно 6х7 мм) имеются мелкие, копьевидные зубчики с высокими краевыми саблевидными зубами. Среди зубчиков радулы видны остатки изопод (ракообразные) и личиночные раковины донных гастропод. Поскольку изоподы живут в водном столбе как зоопланктон, был сделан вполне объективный вывод, что бакулитес тоже жил в толще воды и питался зоопланктоном. Второй вывод, что, судя по строению нижней и верхней челюсти и форме зубов радулы, аммониты не могли хватать крупную жертву и измельчать ее представляется менее обоснованным, поскольку разные группы аммонитов имели различное строение челюстей. По имеющимся данным (Tanabe, 2011), верхняя челюсть практически одинакова для разных родов. Она состоит из пары широко открытых внутренних пластин и короткой редуцированной внешней пластины. Нижняя челюсть, наоборот, сильно отличается по форме, структуре и степени развития внешнего кальцитового элемента. Нижние челюсти некоторых аммонитов (особенно литоцератид и филлоцератид) похожи на нижние челюсти современных и ископаемых наутилид как по своей общей форме и структуре, так и по наличию переднего кальцитового утолщения с острым клювом (Lehman, 1981) (рис. 5,а). Это сходство может быть интерпретировано как конвергентная адаптация к падале-хищному типу питания. Того же мнения придерживается и Захаров (1983). Он пишет, что аммоноидеи могли питаться преимущественно бентосом и падалью, но при этом не исключает, что суточные миграции в толще воды были связаны с частичным питанием планктоном. При постепенном накоплении фактического материала становится понятным, что на всем протяжении своей истории существовали аммоноидеи с различными типами челюстного аппарата, который и определял конкретный тип питания для каждой группы.

Важной характеристикой скелета являются и размеры раковины, которые для каждого таксона аммоноидей были достаточно стабильными. В ос-

новном раковины палеозойских групп обычно составляли 3–10 см в диаметре, для мезозойских эти значения были несколько больше, до нескольких десятков сантиметров. На этом фоне достаточно редко отмечаются явления гигантизма. Среди меловых аммонитов известны находки особей необычно больших размеров, что хорошо согласуется с правилом Копа – тенденцией к увеличению размеров в процессе филогенеза. Но иногда встречаются аномально крупные экземпляры, величину которых нельзя объяснить этим правилом. Существует несколько интерпретаций явления гигантизма. Согласно одной из них (Stevens, 1988), это происходит, когда глубоководные формы по каким-то причинам перебираются жить на мелководье, такое изменение условий обитания вызывает чрезмерное увеличение размеров. Подобный случай описан К. Клюгом (Klug, 2002). Очень крупные эмские и эйфельские аммоноидеи найдены в мелководных фациях из Марокко. Они имеют все признаки полноценных взрослых особей, поэтому он не связывает их гигантизм с какой-либо патологией. В других районах, в более глубоководных фациях размеры этих видов значительно меньше.

Зафиксированы случаи проявления гигантизма у палеозойских аммоноидей, которые обусловлены другими причинами. Американские палеонтологи (Manger et al., 1999) в одном из местонахождений Мидконтинета (США) среди массы взрослых аммоноидей обычного размера обнаружили несколько экземпляров того же вида без признаков полной зрелости, но ненормально крупных, в три-семь раз превышающих стандартный диаметр. Авторы назвали это случаем патологического гигантизма; они предположили, что гиганты не смогли достигнуть половой зрелости из-за поражения паразитами, что и обусловило их непрерывный рост. Такой вывод был сделан по аналогии с современными гастроподами, у которых паразиты вызывают кастрацию, которая является причиной аномально больших размеров.

Изменчивость. Слабой стороной исследований эмбриональных стадий раковины аммоноидей является очень небольшое количество материала, пригодного для проведения подобного анализа. Часто выводы, полученные на одном-двух экземплярах одного вида, переносятся на семейство или даже отряд, т. е. на весь таксон высокого ранга. В этом вопросе должна проявляться определенная осторожность. Немногочисленные работы, проведенные на массовом материале, показывают, что изменчивость некоторых признаков эмбриональной раковины существуют даже в пределах одного вида. В этом отношении очень полезна работа Танабэ и др. (Tanabe et al., 2003), в которой изучается внутри- и внешневидовая изменчивость элементов внутреннего строения 14 видов меловых аммонитов из отрядов *Phyllocerata*, *Lytocerata* *Ammonitida*. Исследования этих авторов показали, что количественные характеристики, такие как размер протоконха и аммонителлы, длина просифона, угол аммонителлы имеют умеренную изменчивость внутри вида. Размер колебаний иногда превышает различия между видами, поэтому эти харак-

теристика не годятся для применения в систематике высоких таксонов, но в ряде случаев они помогают диагностировать виды. Гораздо меньше вариаций внутри видов в отношении качественных характеристик, таких как форма цекума и просифона, наличие дополнительных нитей просифона и начального положения сифона. Исследование показало, что у одних групп эти признаки стабильны на надсемейственном уровне (*Ammonitida*), но у других работают только на видовом уровне (*Lytocera*).

В целом, анализируя данные о таксономическом и филогенетическом значении признаков строения эмбриональной раковины, стоит отметить, что многие авторы (Друщиц, Хиами, 1970; Захаров, 1971; Bandel et al., 1982; House, 1965; Landman et al., 1996, 1999; Klofak et al., 1999; Shigeta et al., 2001; Tanabe et al., 2003; Klofak, Landman, 2010 и др.) считают их очень ценными для понимания общего филогенеза как всего подкласса аммоноидей, так и для реконструкции развития отдельных его стволов (групп отрядного и подотрядного ранга). Такие признаки, как положение и форма цекума, строение и размеры просифона (например, просифон у гониатитов короткий изогнутый, а у аммонитов – длинный и прямой), положение сифона (краевое вентральное, дорсальное, центральное или субцентральное, постоянное или изменяющееся в онтогенезе) являются диагностическими для таксонов отрядного ранга. Вместе с этим наличие одинаковых структур эмбриональной раковины аммоноидей указывает на их родство и общность происхождения от бактриитоидей.

Кроме исследования филогенеза основных стволов подкласса, реконструкция ранних стадий дает возможность судить о структуре популяций и биогеографии, например, почему некоторые аммоноидеи ограничены в своем распространении по сравнению с другими. Эти связи могут приводить к более широким эволюционным выводам, таким как долгожительство видов и их вымирание (Landman et al., 1996).

Аммониты вымерли на границе мела и палеогена, это время совпадает с резким исчезновением сразу нескольких групп планктона. Крута и др. (Kruta et al., 2011) полагают, что этот коллапс пищевых цепей привел к вымиранию аммонитов с нижними челюстями аптихового типа, которые зависели от планктона как пищевого ресурса. Однако лито- и филлоцератиды, скорее всего, обладали типом питания современного наутилуса, но при этом вымерли в то же время. Причины того, что все аммониты вымерли в конце мела, а наутилиды пережили это массовое вымирание, до сих пор обсуждаются. Лаптиховский и др. (Laptikhovskiy et al., 2013) разрабатывают гипотезу о связи терминального вымирания аммонитов с их эмбриональной стадией. Вылуплявшиеся аммониты имели раковину размером от 0.5 до 1.8 мм, что гораздо меньше, чем у современных и вымерших наутилид. Есть достоверные свидетельства, что аммониты откладывали большое число мелких яиц и что ювенильные особи питались мелким планктоном.

Резкое снижение массы планктона в конце мела серьезно влияло на выживание вылупившейся молодежи, так же как и на взрослых, для которых планктон был основной пищей.

Обозначенный выше круг вопросов должен быть разработан на гораздо более представительном материале, чем это было сделано до настоящего времени. Для этого необходимо проводить систематические исследования внутреннего строения аммонителлы для всех групп аммоноидей. Также нужно пополнять данные по микро-орнаментации аммонителлы, которые в настоящее время явно недостаточны для обоснования филогенетических выводов. Необходим поиск новых объектов для исследований всех структур постэмбриональной раковины. Чем более полными будут наши знания о строении и способах формирования скелета аммоноидей, тем более обоснованными будут выводы об эволюции этой группы в самом широком смысле.

Работа подготовлена при поддержке Программы № 28 Президиума РАН, Проект «Сопряженность морфогенетических изменений в сообществах цефалопод и радиолярий с биосферными кризисами фанерозоя».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барсков И.С.* 1988. Палеонтологические аспекты биоминерализации / Современная палеонтология. Ред. В.В. Меннер, В.П. Макридин. М.: Недра. С. 253–258.
- Богословская М.Ф.* 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 49–57.
- Богословский Б.И.* 1969. Девонские аммоноидеи. 1. Агониатиты. Тр. ПИН АН СССР. Т. 124. 328 с.
- Богословский Б.И.* 1976. Ранний онтогенез и происхождение климений // Палеонтол. журн. № 2. С. 41–50.
- Догужаева Л.А.* 1999. Челюстной аппарат позднекаменноугольных аммоноидей Южного Урала / Ископаемые цефалоподы. Новейшие достижения в их изучении. Ред. А.Ю. Розанов, А.А. Шевырев. М.: ПИН РАН. С. 68–87.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Л.А. Догужаева.* 1976. Эволюция септалных трубок у аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 41–56.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* 1981. Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ. 238 с.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. № 1. С. 42–53.
- Друщиц В.В., Хиами Н.* 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов некоторых раннемеловых аммонитов // Палеонтол. журн. № 1. С. 35–47.
- Захаров Ю.Д.* 1971. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя // Палеонтол. журн. № 1. С. 27–36.
- Захаров Ю.Д.* 1972. Формирование цекума и просифона у аммоноидей // Палеонтол. журн. № 2. С. 64–70.

- Захаров Ю.Д.* 1983. Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции / Систематика и экология головоногих моллюсков. Ред. Я.И. Старобогатов, К.Н. Несис. Л.: ЗИН. С. 26–31.
- Леонова Т.Б., Бойко М.С.* 2011. Ревизия пермского семейства аммоноидей *Thalassoceratidae* Hyatt, 1900 // Палеонтол. журн. № 6. С. 7–16.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W.* 1957. Mesozoic Ammonoidea / Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. Univ. Kansas press. P. 80–441.
- Bandel K.* 1986. The ammonitella: A model of formation with the aid of the embryonic shell of archaegastropods // *Lethaia*. V. 19. P. 171–180.
- Bandel K., Landman N.H., Waage K.M.* 1982. Micro-ornament on early whorls of Mesozoic ammonites: implications for early ontogeny // *J. paleont.* V. 56. № 2. P. 386–391.
- Barskov I.S.* 1996. Phosphatized blood vessels in the siphuncle of Jurassic ammonites // *Bull. Inst. Oceanographique. Monaco. N. spec.* 14.4. P. 335–341.
- Birkelund T.* 1981. Ammonoid shell structure / The Ammonoidea / the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of major fossil group. Eds M.R. House, J.R. Senior. Acad. Press. London, N.Y., Toronto, Sydney, S.Francisco. P. 177–214.
- Boiko M.S.* 2005. Late Paleozoic Ammonoids with a Nonventral Siphuncule // *Paleontol. j.* V. 39. Suppl. 5. P. 607–614.
- House M.R.* 1965. A study in the Tornoceratidae: the succession of Tornoceras and related genera in the North American Devonian // *Philosoph. trans. roy. soc. L. Ser. B. Biol. sci.* V. 250. № 763. P. 79–130.
- Klofak S.M., Landman N.H., Mapes R.H.* 1999. Embryonic development of primitive ammonoids and the monophyly of the Ammonoidea / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N-Y. P. 23–45.
- Klofak S.M., Landman N.H.* 2010. Internal features of the ammonitella of some Tornoceratids from the Cherry Valley Limestone, New York State, USA // *Abstr. «Cephalopods – present and past».* Dijon. P. 55.
- Klug Ch.* 2002. Conch parameters and Habitats of Emsian and Eifelian Ammonoids from the Tafilalt (Morocco) and their Relation to Global Events // *Ber. geol. bundesanst. Wien.* Bd 57. P. 523–538
- Kruta I., Landman N., Rouget I.* et al. 2011. The Role of Ammonites in the Mesozoic Marine Food Web Revealed by Jaw Preservation // *Science*. V. 331. № 6013. P. 70–72.
- Kulicki C.* 1979. The ammonite shell: its structure, development and biological significance // *Paleont. pol.* V. 39. P. 97–142.
- Kulicki C., Doguzhaeva L.A.* 1994. Development and calcification of the ammonitella shell // *Acta paleontol. pol.* V. 39. P. 17–44.
- Landman N.H., Bizzarini F., Tanabe K.* et al. 2001. Micro-ornamentation on the embryonic and postembryonic shells of Triassic ceratites (Ammonoidea) // *Amer. malacol. bull.* V. 16. № 1–2. P. 1–12.
- Landman N.H., Mapes R.H., Tanabe K.* 1999. Internal features of the embryonic shells of Late Carboniferous *Goniatitina* / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N.Y., Boston, Dordrecht, London, Moscow. P. 243–261.

- Landman N.H., Tanabe K., Shigeta Ya.* 1996. Ammonoid embryonic development / Ammonoid paleobiology. Eds N. Landman, K. Tanabe, R.A. Davis. Topics in Geobiology. V. 13. Plenum press. N.Y. P. 343–405.
- Laptikhovskiy V.V., Rogov M.A., Nikolaeva S.V., Arkhipkin A.I.* 2013. Environmental impact on ectocoelate cephalopods reproductive strategies and evolutionary significance of cephalopod eggs size // Bull. geosci. Czech geol. surv. V. 88(1). P. 83–93.
- Lehman U.* 1981. Ammonite jaw apparatus and soft parts / The Ammonoidea/ the evolution, classification, mode of life and geological usefulness of major fossil group. Eds M.R. House, J.R. Senior. Acad. Press. London, N.Y., Toronto, Sydney, S.Francisco. P. 274–287.
- Manger W.L., Meeks L.K., Stephen D.A.* 1999. Pathologic gigantism in Middle Carboniferous Cephalopods, Southern Midcontinent, United States / Advancing res. liv. fossil Cephalopods. Eds F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar. Kluwer Academic/Plenum publ. N-Y. P. 77–89.
- Shevyrev A.A.* 2005. Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a Review // Paleontol. zhourn. V. 39. Suppl. 5. P. 614–628.
- Shigeta Ya., Zakharov Yu.D., Mapes R.H.* 2001. Origin of the Ceratitida (Ammonoidea) inferred from the early internal shell features // Paleontol. res. V. 5. № 3. P. 201–213.
- Stevens G.R.* 1988. Giant Ammonites: A review / Cephalopods – present and past. Eds J. Wiedmann, J. Kullmann. Stuttgart. P. 141–166.
- Tanabe K.* 2011. The Feeding Habits of Ammonites // *Science*. V. 331. № 6013. P. 37–38.
- Tanabe K., Kulicki C., Landman N.H., Mapes R.H.* 2001. External features of embryonic and early postembryonic shells of a Carboniferous goniatite *Vidrioceras* from Kansas // Paleontol. res. V. 5. № 1. P. 13–19.
- Tanabe K., Kulicki C., Landman N.H.* 2008. Development of the embryonic shell structure of Mesozoic Ammonoids // *Novitates of Amer. mus. nat. hist.* № 3621. 19 p.
- Tanabe K., Landman N.H., Mapes R.H., Faulkner C.J.* 1993. Analysis of a Carboniferous embryonic ammonoid assemblages from Kansas, USA – Implication for ammonoid embryology // *Lethaia*. V. 26. P. 215–224.
- Tanabe K., Landman N.H., Yoshioka Yu.* 2003. Intra- and interspecific variation in the early internal shell features of some Cretaceous ammonoids // *J. paleontol.* V. 77. № 5. P. 876–887.
- Tanabe K., Mapes R.H.* 1995. Jaws and radula of the Carboniferous ammonoid *Craenoceras* // *J. paleontol.* V. 69. № 4. P. 703–707.

STRUCTURAL FEATURES OF AMMONOID SKELETON

T.B. Leonova

There is a review of the current data on the structure of the skeleton of the Ammonoids. The changes in the structure and methods of formation of individual structures (walls shell, initial cameras (with prosiphon and caecum), siphuncle, septas, jaw apparatus) in the process of evolution of the group are considered. Different variants of morpho-functional interpretation of the features of these structures are given. Prospective directions in the study of the skeleton of the Ammonites are identified.