

Л.А. ДОГУЖАЕВА, Г.К. КАБАНОВ

МУСКУЛЬНЫЕ ОТПЕЧАТКИ АММОНИДЕЙ

(Представлено академиком В.В. Меннером 17 III 1987)

Неизвестные ранее мускульные отпечатки, интерпретируемые как места прикрепления мускулов-ретракторов, обнаружены у меловых аммонитов *Aconeceras trautscholdi* Sinz. и *Deshayesites deshayesi* Leym. Эта находка позволяет предполагать развитие у некоторых аммонитов сильных мускулов-ретракторов и их участие в создании реактивной локомоции. Наутилус, единственный современный головоногий моллюск с наружной раковинной, имеет парные мускулы-ретракторы, которые прикреплены к раковине на латеральных сторонах задней части жилой камеры и составляют в местах прикрепления крупные отпечатки [1–3], сопоставимые по положению, размерам и форме с найденным у *A. trautscholdi* и *D. deshayesi*. До настоящего времени предполагали, что аммониты обладали слабо развитыми мускулами-ретракторами, которые не могли обеспечить реактивного движения [3, 4]. В качестве отпечатков этих мускулов рассматривались: пара мелких дорсальных отпечатков, расположенных в задней части жилой камеры у последней септы [1–8], или непарный дорсальный отпечаток [8], или пара более крупных латеральных отпечатков [2]. Последние, названные боковыми излучинами [2], имеют незамкнутый спереди контур ([2], рис. 20–26; табл. 10, фиг. 3–5), ставящий под сомнение их мускульное происхождение.

Мускульные отпечатки наблюдались на жилых камерах у 35 экз. *A. trautscholdi* и 16 экз. *D. deshayesi* из коллекции раннемеловых аммонитов Ульяновского Поволжья, принадлежащей Палеонтологическому институту АН СССР, собранной К.А. Кабановым и пополненной авторами. Исследованные раковины обладают уникальной сохранностью скелетного вещества, в котором содержание первичного арагонита, по данным И.В. Почтаревой (ПИН АН СССР), составляет 95–99%. Слабая перекристаллизация раковинного вещества связана, вероятно, с консервацией аммонитов внутри анкерито-сидеритовых конкреций, содержащих, по данным [9], карбонаты железа (65–79%), кальция (9–15%), магния (11–15%) и марганца (1–8%). Благодаря защитной роли конкреций, "химизм" которых, возможно, препятствовал замещению арагонита у находящихся в них аммонитов, после их захоронения почти 100 млн лет назад, остаются видимыми мускульные отпечатки, которые обычно крайне редки.

Сохранность исследуемого материала такова, что наружные слои стенки, т.е. наружный призматический и перламутровый (рис. 1, 1, 4 см. вкл. между стр. 208–209), можно отслоить, например, с помощью скальпеля, тогда как внутренний призматический слой остается на ядре. В тех случаях, когда удавалось это сделать, на свежих поверхностях ядер жилых камер наблюдались четкие контуры мускульных отпечатков, заполненных, как правило, белым налетом раковинного вещества (рис. 1, 2, 3, 5).

Оба вида, у которых найдены мускульные отпечатки, а другие аммониты вместе с ними не обнаружены, относятся к отряду *Ammonitida*, к семействам *Aconeceratidae* и *Deshayesitidae* соответственно. Мускульные отпечатки наблюдались на раковинах размером от 1,5 до 9 см, находящихся на разных онтогенетических стадиях развития.

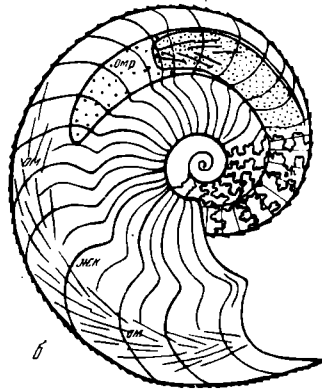
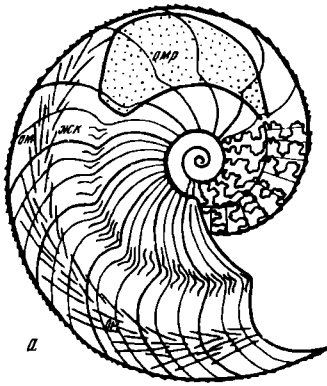


Рис. 2. Отпечатки мускулов-ретракторов у *Aconeceras trautscholdi* Sinz. Нижний апт, Ульяновское Поволжье. Здесь и на рис. 3: *вл* – вентролатеральная зона развития призматического слоя, выстилающего внутреннюю поверхность фрагмокона, *дс* – отпечаток дорсального мускула, *жк* – жилая камера, *ом* – отпечатки мантии, *опр* – отпечаток мускула-ретрактора, *ф* – фрагмокон

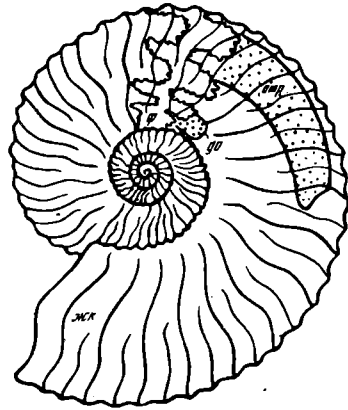


Рис. 3. Отпечатки мускула-ретрактора и дорсального мускула у *Deshayesites deshayesi* Leym. Нижний апт, Ульяновское Поволжье

A. trautscholdi. Крупные мускульные отпечатки расположены симметрично на латеральных сторонах на внутренней поверхности стенки раковины в задней части жилой камеры (рис. 2; рис. 1, 2, 3). Задняя часть отпечатков, обращенная в сторону последней септы и расположенная вблизи или на небольшом расстоянии от нее, не имеет ограничивающего контура, т.е. незамкнутая. Спереди, а также с вентральной и дорсальной сторон отпечатки оконтурены. Их длина составляет около 1/3 длины жилой камеры, а ширина около 1/2 высоты боковой стороны оборота. Форма отпечатков, в целом, вытянутая и зауженная спереди, изменчива в передней части: уплощенная (рис. 2а, рис. 1, 2) или более заостренная (рис. 2б, рис. 1, 3). В некоторых случаях удалось наблюдать, что контур отпечатка, расположенный примерно по середине боковой стороны, переходит в границу, разделяющую в стенке фрагмокона привентральную и придорсальную части (рис. 2). Эта граница возникает за счет того, что во фрагмоконе на привентральной половине оборота развит тонкий призматический слой, выклинивающийся на уровне контура мускульного отпечатка и отсутствующий на придорсальной половине. Установлено, что эта граница не продолжается в жилой камере далее мускульного отпечатка. Аналогичное различие в строении привентральной и придорсальной частей стенки фрагмокона описано у *Staufenia staufensis* ([2], табл. 3, фиг. 3; табл. 9, фиг. 1). Внутренний призматический слой у этого аммонита развит в придорсальной четверти фрагмокона и отсутствует на остальной поверхности. Рассматриваемый слой мог секретироваться эпителием мускула: у *A. trautscholdi* эпителием мускула-ретрактора, а у *St. staufensis*. – дорсального мускула.

D. deshayesi. Крупные мускульные отпечатки расположены симметрично на латеральных сторонах внутренней поверхности стенки задней части жилой камеры (рис. 3; рис. 1, 5). Отпечатки оконтурены со стороны устья, вентральной и дорсальной сторон и "открыты" сзади. Их длина составляет около $1/3-1/5$ длины жилой камеры, а максимальная ширина около $1/2$ высоты боковой стороны оборота. Отпечатки имеют вытянутую вдоль оборота форму, зауженную к устью. Помимо крупных латеральных отпечатков у *D. deshayesi* развиты парные дорсальные мелкие отпечатки, находящиеся в задней части жилой камеры вблизи последней септы (рис. 3). По форме, размерам и положению в жилой камере они имеют сходство с отпечатками *Pleurolytoceras hircicorne* ([2], табл. 1, фиг. 6) и *Pachylytoceras torulosum* ([2], табл. 2, фиг. 2).

Крупные латеральные мускульные отпечатки обнаружены у аммонитов, имеющих разные по внешней морфологии раковины: сглаженные дисковидные снабженные на последних оборотах пилообразным килем у *A. trautscholdi* и грубо ребристые полуинволютные с широким пупком и округлой вентральной стороной у *D. deshayesi*. Оба вида имели сравнительно короткие жилые камеры, длина которых на ранних стадиях составляла около $3/4$ оборота, а на более поздних примерно половину оборота. Сравнительно коротким было, по-видимому, и их тело, соизмеримое по длине с телом современного наутилуса. На основании сходства в положении, форме и размерах между отпечатками мускулов-ретракторов у последнего и у *A. trautscholdi* и *D. deshayesi* предполагается, что описанные отпечатки оставлены мускулами-ретракторами в местах их прикрепления к раковине. Судя по величине этих отпечатков, у аммонитов могли быть хорошо развиты мускулы-ретракторы, анатомическое положение которых соответствовало таковому у наутилуса [3, 4], т.е. задним концом мускулы-ретракторы крепились к стенке раковины в задней части жилой камеры, а передним к головному хрящу, образуя крышу мантийной полости.

У наутилуса мускулы-ретракторы выполняют несколько функций. Они прикрепляют тело к раковине и аналогично коллюмельярным мускулам гастропод и мускулам-ретракторам двустворчатых моллюсков втягивают тело внутрь раковины. Помимо этого мускулы-ретракторы участвуют в создании реактивного движения. Образуя крышу мантийной полости, они приспособлены для сжатия этой полости и выведения из нее через воронку воды. Однако объем выталкиваемой воды в среднем составляет около 7 см^3 и не достаточен для обеспечения наблюдаемых скоростей перемещения наутилуса [4]. Последние достигаются не только за счет реактивной струи, но и за счет колебательного движения тела, обеспечиваемого мускулами-ретракторами. С помощью замедленной киносъемки было показано [4], что угловые колебания раковины ($8-11^\circ$), возникающие при реактивном движении, сопровождаются ритмичными втягиваниями и вытягиваниями тела, настроенными на угловые вращения раковины. Вытягивание тела сопровождается угловое вращение раковины в сторону продвижения, а втягивание — возвращение раковины в исходное положение и угловое вращение назад. У аммонитов мускулы-ретракторы, вероятно, выполняли те же функции, как и у наутилуса, и обеспечивали аналогичные механизмы создания реактивного движения.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР, Москва

Поступило
19 III 1987

ЛИТЕРАТУРА

1. *Mutvei H.* — Stockh. Contrib. Geol., 1964, vol. 11, № 4, p. 79—102.
2. *Jordan R.* — Beih. geol. Jahrb., 1968, Bd. 77, S. 1—64.
3. *Mutvei H., Reymont R.A.* — Palaeontology, 1973, vol. 16, № 3, p. 623—636.
4. *Chamberlain J.A.J.* In: The ammonoidea, Syst. Assoc. Special vol. L.: Acad. Press, 1981, № 18, p. 289—336.
5. *Crick G.C.* — Transact. Linn. Soc. Lond. Zool., 1898, ser. 2, vol. VII, p. 71—113.
6. *Jones D.L.* J. Paleontol., 1961, vol. 35, № 3, p. 502—504.
7. *Sweet W.C.* — Ibid., 1959, vol. 33, № 2, p. 293—304.
8. *Bandel K.* — Facies, 1982, № 7, p. 1—198.
9. *Виталь Д.А.* В кн.: К познанию диагенеза осадков. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 196—237.

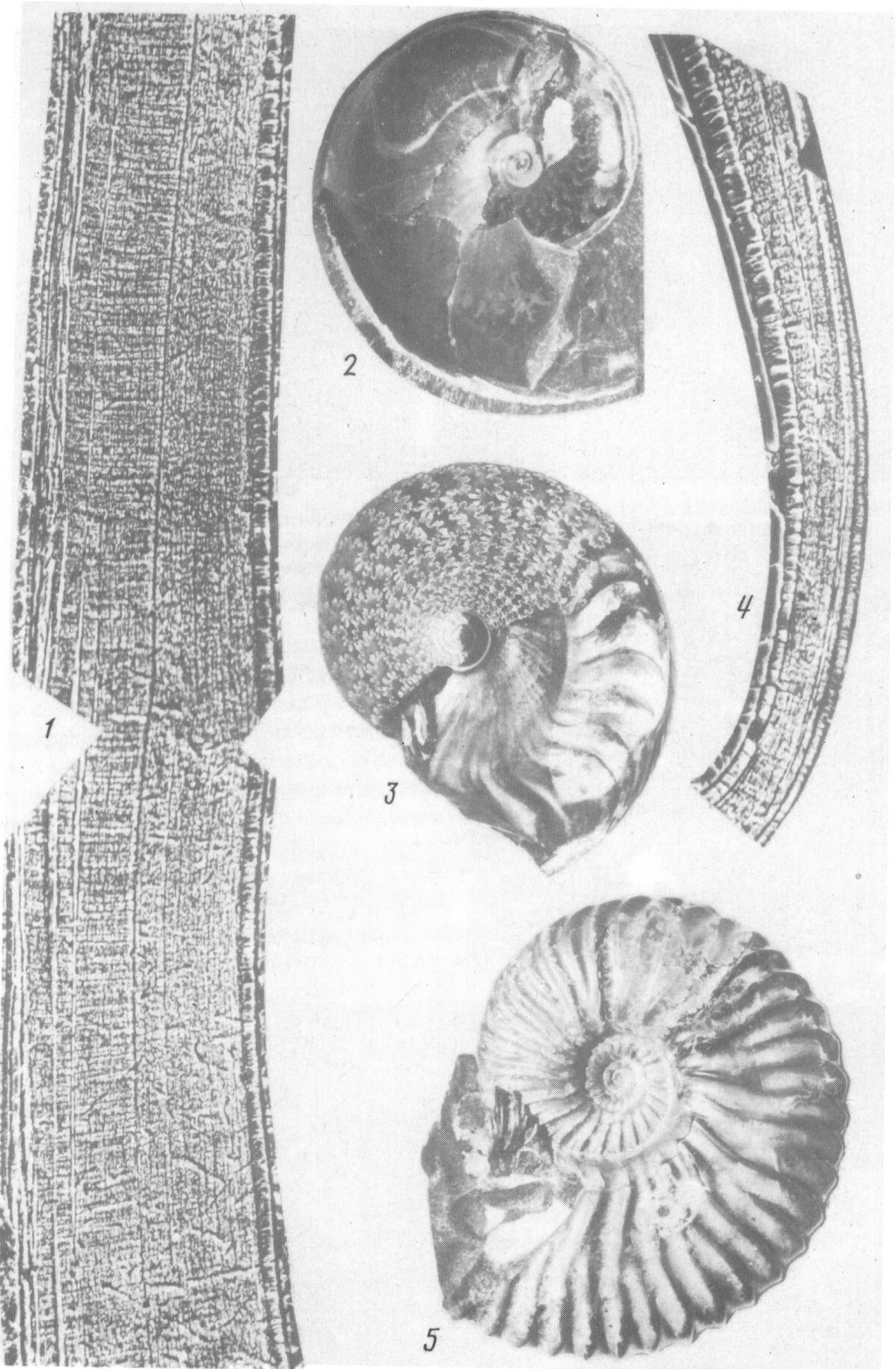


Рис. 1. 1-4 - *Aconeceras trautscholdi* Sinz.: 1 - микроструктура латеральной стенки задней части жилой камеры на пятом обороте (слева направо): наружный призматический, перламутровый и внутренний призматический слой, 1500 X; 2 - отпечаток мускула-ретрактора, экз. 3871/82, 5 X; 3 - отпечаток мускула-ретрактора, экз. 3871/83, 1,5 X; 4 - латеральная стенка на втором обороте (слева направо): внутренний призматический, перламутровый и наружный призматический слой, 1500 X. 5 - *Deshayesites deshayesi* Leum.; отпечаток мускула-ретрактора, экз. 3871/84, 1,5 X. Нижний апт, Ульяновское Поволжье