

СТРОЕНИЕ СКЕЛЕТОВ ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ ГОЛОВОНОГИХ И МЕТОДЫ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

В. В. Друщиц

Московский университет, кафедра палеонтологии

З подкласса головоногих моллюсков — аммоноиды, наутилоиды и колеоиды (дибранинаты) — известны из юры и мела; первый закончил свое существование в конце мела, остальные дожили до наших дней. Современные наутилус, спибула и кальмары могут служить моделью для восстановления облика аммонитов и белемнитов. Изучение вымерших головоногих ведется по скелетным остаткам; чаще всего сохраняются раковины, ростры, реже фрагменты у белемнитов, гладиусы у кальмаров, еще реже отдельные скелетные остатки — челюсти (ринхолиты), радиала, аптихи, анатиптихи, онихиты (крючочки рук), еще реже отпечатки или остатки мягких частей тела, отпечатки плавников, головы, щупалец, воронки, остатки чернильного мешка, сифона и сопровождающих его структур. Все эти остатки используются для восстановления биологии вымерших головоногих, при этом без знания биологии современных форм обойтись нельзя.

Раковина аммонитов, ростр и фрагменты белемнитов в последние годы особенно интенсивно изучаются в аншлифах и шлифах (продольных и поперечных). Аншлифы полируются и вначале исследуются под бинокуляром, а затем в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ). Подготовка и исследования в СЭМ проходят по ранее описанной методике (Друщиц, Хиами, 1971).

Для всех головоногих моллюсков, обладавших внешне очень разнообразной раковиной, характерен единый план строения — имеется фрагмент и жилая камера. Фрагмент состоит из наружной стенки, образующей внешнюю раковину, и септальной и сифонной систем, расположенных внутри нее. Септальная система представляет серию септ, которые образуются в задней части жилой камеры по мере увеличения у апертурного края размеров жилой камеры, увеличения размеров тела и подтягивания тела вперед. Способ образования септ только недавно удалось проследить, просвечивая рентгеновскими лучами современных живых наутилусов (Ward и др., 1981). Секреция новой септы начинается с образования мурального валика, одновременно из предыдущей камеры удаляется жидкость. В момент, когда уровень жидкости становится ниже сифона, задняя часть тела отделяется от септы и подтягивается вперед к муральному валику. Эпителий мантии выделяет органическую составляющую септы, а затем известковую. Вновь возникшая камера заполняется жидкостью. В задней части тела формируется сифон, в передней части септы образуется органическая пленка. На постройку новой камеры современный наутилус затрачивает 70—120 дней, а не месяц, как предполагалось

(А. Н. Иванов). По подобной схеме, вероятно, все наружнораковинные и, частично, внутреннераковинные (белемниты, спирюла) головоногие строили свою септальную систему. До сих пор остается неясным, сколько септ формируется у наутилуса в эмбриогенезе (3—7?). Самка откладывает яйца размером 23—27 мм, что соответствует диаметру первого оборота у непионического пережима.

Раковина аммонитов, в отличие от наутилид, состоит из протоконха, первого планосpirального оборота (всего или только части), образованных в течение эмбриогенеза и имеющих призматическую структуру, первичного валика, первичного пережима и всех последующих оборотов — планосpirальных у мономорфных раковин или иной любой формы у гетероморфных, образованных в постэмбриональный период. Септальный аппарат, в отличие от наутилид, характеризуется усложнением в онтогенезе формы септ и септальной (лопастной) линии, увеличением числа ее элементов (лопастей и седел). Жилая камера занимала от 3/4 до 2 оборотов. Сифонный аппарат имел свои особенности. Он начинался цекумом, лежащим в полости протоконха. Цекум прикреплялся к внутренней стенке протоконха фиксатором различной формы. Цекум переходит в сифон, занимающий у одних (литоцератиды) сразу же привентральное положение, у других (филлоцератиды, аммонитиды) вначале центральное (1-й оборот), а затем привентральное положение. Сифон был заключен в футляр, состоящий из септальных трубок, манжет и органических соединительных колец. Внутри сифона проходили кровеносные сосуды, остатки которых были обнаружены у позднеюрского аммонита *Virgatites*. Сифон прикреплялся к вентральной стенке серией вертикальных и горизонтальных органических связок.

На основании анализа всего того, что сохранилось от аммонитов, удалось установить, что аммониты имели не более 10 щупалец, радулу, близкую к радуле современных дибранихиат, верхние и нижние челюсти, напоминающие челюсти современных кальмаров, аптихи — парные известковые таблички, закрывавшие устье раковины при втягивании тела внутрь жилой камеры, чернильный мешок, т. е. все органы, которые характерны для головоногих моллюсков. Самка аммонитов откладывала яйца, размер которых не превышал 1,5 мм у южных форм и достигал 2,5 мм у boreальных. Развитие проходило прямым путем, из яйцевых оболочек выходила аммонителла, имевшая протоконх и первый планосpirальный оборот. Постэмбриональная стадия начиналась с формирования первичного валика, за которым следовал рост двуслойной известковой раковины около устьевого края и внутреннего призматического слоя, который секретировался в задней части жилой камеры у места прикрепления мускулов ретракторов. В конце мела все аммониты вымерли, не оставив потомков.

Вместе с аммонитами в юре и мелу были широко распространены белемниты, в отличие от первых имевшие внутреннюю раковину.

Белемниты были похожи на современных кальмаров. Они имели удлиненное тело; от головы отходили 10 щупалец, снабженных крючочками (онихитами); были хорошо развиты глаза, воронка, чернильный мешок и все системы внутренних органов. Скелет у белемнитов состоял из проострака, длина которого примерно равна высоте фрагмокона (до сих пор известна только одна находка проострака). Скелет белемнитов, помимо проострака и фрагмокона, состоит из сфероконха (=протоконх), профрагмокона и ростра. Диаметр сфероконха колеблется от 0,32 до 0,65 мм; стенка его как у аммонитов, призматическая, переходит в стенку конуса фрагмокона. Сфероконх отделен от фрагмокона замыкающей мембраной, насыщенной фосфором. Сифон начинается во 2-й камере цекумом, который переходит в собственно сифон, занимающий привентральное положение. Цекум прикреплен к замыкающей мембране фиксатором грибообразной формы. Септальная система состоит из вогнутых септ, имеющих вид часового стекла; первая септа приближена к замыкающей мембране, имеет призматическую структуру и, вероятно, как отметил Ю. Елецкий (1966), играла роль в закреплении в раковине задней части тела. 2-я и все последующие септы имеют пластинчатую структуру. Септальные трубы ретроханитовые, переходят в органические соединительные кольца, достигающие конца предыдущей септальной трубы. Профрагмокон (примордиальный ростр Ханан) имеет форму узкого или широкого конуса или бокала с длинной ножкой, размером от 0,22 до 1,47 мм. Он разделен септами на изолированные камеры. Стенка профрагмокона призматической структуры переходит в наружную стенку конотеки.

Отряд белемнитид объединяет головоногих, у которых длина ростра намного превышает высоту фрагмокона.

Второй отряд *Diplobelida*, близкий к белемнитидам, отличается от последних тем, что длина ростра почти равна высоте фрагмокона, сфероконх имеет круглое сечение диаметром 0,53—0,62, апикальный угол фрагмокона от 20 до 26° изменяется в течение онтогенеза, профрагмокон отсутствует, проострак неизвестен, сифонная и септальная системы напоминают таковые белемнитид.

Третий отряд *Belemnoteuthida* отличается редукцией ростра, наличием вместо ростра рострального чехла, который до 2/3 охватывает фрагмокон; конус фрагмокона от симметричного до эндо-гастрически изогнутого; апикальный угол от 20 до 50°. В проостраке выделяются основное и 2 боковых поля. Строение начала сифонной системы неизвестно. Сифон занимает привентральное положение. Представители 3 отрядов, относимых ранее к отряду белемнитид, характеризуются единством строения сифонной и септальной систем и отличаются друг от друга взаимоотношением ростра и фрагмокона, особенностями строения проострака. Функция сифона и способ образования новых септ, по-видимому, был у всех 3 групп одинаковым.