

А. А. ЧЕРНОВ

О ФУНКЦИОНАЛЬНОМ ЗНАЧЕНИИ ПЕРЕГОРОДОК
У АММОНОИДЕЙ

Из всех многочисленных признаков, которыми обладают раковины аммонитов, наибольшее внимание исследователей привлекали их перегородки между камерами. Значение перегородок в организации аммонитов и расчленения лопастных линий в ходе их онтогенеза и филогенеза было предметом исследования многих ученых. Этот вопрос уже был достаточно подробно изложен мной ранее (12). В настоящей работе сообщаются некоторые дополнительные материалы, основанные на новой литературе, а также результаты предпринятых мною исследований по количеству перегородок у аммонитов; этот вопрос в прежней работе не рассматривался.

В конечном результате усложнение перегородок и лопастных линий в эволюции аммонитов сводилось к двум главным положениям: 1) служило укреплению раковин аммонитов, делало раковины наиболее стойкими против внешних воздействий (общего давления водяного столба, различного движения воды, особенно в прибрежной области моря) и 2) укрепляло связь мягкого тела животного с его раковиной. «Расчленение перегородки на периферии, т. е. усложнение лопастной линии, одновременно вело к достижению той и другой цели. Поэтому мы и находим в длительной и многообразной эволюции аммонитов необыкновенную жизнеспособность и выдержанность этого принципа, который нарушается в случаях исключительно редких, при образовании коротких вымирающих отпрысков в конце мелового периода» (12, стр. 177—178).

Первое из приведенных положений не вызывает никакого сомнения. Для его доказательства в литературе приведен большой фактический материал. Отметим, например, такие факты. Плоские и раздутые раковины аммонитов, захороненные в одном слое, обыкновенно имеют различную сохранность. У столь плоских аммонитов, как *Medlicottia*, мы не находим жилых камер или наблюдаем только части их, ближайšie к последней перегородке. У раздутых форм, найденных вместе с первыми, жилые камеры хорошо сохраняются. У шаровидных раковин адриатид часто сохраняется не только жилая камера, но и устьевой пережим; поэтому при описании плоских форм длина жилой камеры часто остается неизвестной.

Еще в 1907 г. мной была подмечена связь между формой раковин и расчленением перегородок на их периферии. Этот тип усложнений лопастных линий делал раковины тоже наиболее стойкими против механических воздействий среды их обитания (11). Расчленение перегородок этого типа наблюдалось мной в обширной группе пролекантитид, но позже подтвердилось наблюдениями над другими группами аммонитов. Значительные материалы и выводы по этому вопросу приведены в работах Е. Пфаффа (16), Р. Ведекинда (18), К. Динера (13) и Ю. Пиа (17).

На функциональном значении перегородок подробно остановился В. Е. Руженцев (8). Он пришел к выводу, что «основное функциональное значение перегородок сводилось к противодействию всякого рода механическим напряжениям, угрожающим сохранности всей раковины» (8, стр. 703). Поддерживая в этом вопросе мои взгляды, Руженцев, однако, не согласен с выводом, что новые элементы лопастной линии образуются в местах наибольшей кривизны раковины. Он указывает, что во многих семействах верхнепалеозойских аммонитов новые элементы в лопастных линиях образуются на боковых стенках и на внутренней поверхности раковин, очевидно, без связи с кривизной последних. Однако я никогда не утверждал, что описанный мною тип расчленения перегородок является единственно возможным. Возникновение новых элементов в области умбонального шва Руженцев связывает не с кривизной раковины, а с возрастанием инволютной части раковин, что не объясняет появления элементов на самом умбональном шве.

Можно указать также на появление новых элементов в области умбонального края, когда он резко обособляется в онтогенезе. Так, у *Jugosanites* вторая боковая лопасть возникает на умбональном крае и позже сдвигается на боковую сторону (9, рис. 19,с и 20,а). То же наблюдается у *Eoasianites trapezoidalis* Max. (4), у *Metalegoceras* и др. У некоторых видов *Somoholites* умбональный край резко обособляется и на нем помещается умбональная лопасть; то же наблюдается у *Preshumardites sakmarae* Ruzh.

Рассуждая априори, можно прийти к заключению, что плоские раковины аммонитов должны иметь более частые перегородки, чем широкие раковины. Для проверки этого положения я стал подсчитывать количество перегородок на оборотах, используя для этого различные специальные работы и атласы. Для этой цели были выбраны преимущественно каменноугольные и пермские аммониты, так как для многих форм последних были выполнены онтогенетические исследования (2, 7, 8). Однако количество перегородок на оборотах не придавали должного значения и при описании видов число перегородок не указывали. Только А. П. Карпинский обратил внимание на этот признак (3).

1. У плоских форм¹ перегородок на оборотах большей частью значительно больше, чем у форм раздутых (широких). Например, у *Medlicottia orbigny* (Vern.) при диаметре раковины 60 мм и при отношении высоты оборота к его ширине 3,2 количество перегородок достигает 26 (рис. 1). У *Paragastrioceras jossae* (Vern.) при том же диаметре раковины (58 мм), но при отношении высоты оборота к его ширине 0,4—только 16 перегородок (рис. 2). Есть плоские формы, у которых перегородок на обороте более 30. Например, у девонского вида *Titanites acutus* Keys. при диаметре раковины 84 мм и отношении высоты оборота к его ширине 2,5 число перегородок достигает, по-видимому, 36, как это можно установить по четверти оборота раковины.

Подобные же соотношения в количестве перегородок между плоскими и широкими формами наблюдаются и у мезозойских аммонитов. У многих плоских форм количество перегородок на обороте больше 30. Таковы *Cibolites uddeni* Pl. et Scott, *Arctoceras polare* (Mojsis.), *Prionolobus schmidti* (Mojsis.), *Koninckites timorensis* (Wann.), *Dinarites mu-chianus* (Hauer), *Boulciceras nitescens* (Thevenin) (5). Есть виды, у которых перегородок на обороте более 40. У *Vishnuites pralambha* Diener при диаметре раковины 56 мм и отношении высоты оборота к его ширине 2,7 насчитывается до 48 лопастных линий. У *Doricranites bogdoanus* (Buch) при диаметре раковины 99 мм и отношении высоты оборота к его ширине 1,9 насчитывается 44 перегородки (5).

¹ Условно к плоским формам отнесены те раковины, у которых отношение высоты оборота к его ширине больше 1, к раздутым, или широким, формам — раковины, у которых оно меньше 1. Много переходных форм, у которых это отношение близко к 1.

У раздутых видов количество перегородок обыкновенно значительно меньше и колеблется около 20. Таковы *Czekanowskites decipiens* (Mojsis.), *Keyserlingites subrobustus* Mojsis., *Ceratites nodosus* (Brug.) и др.

Есть, однако, редкие исключения из указанного выше обыкновенного соотношения количества перегородок у плоских и широких аммонитов. Например, плоский вид *Proptychites hiemalis* Diener при диаметре раковины 55 мм и отношении высоты оборота к его ширине 1,8 имеет всего

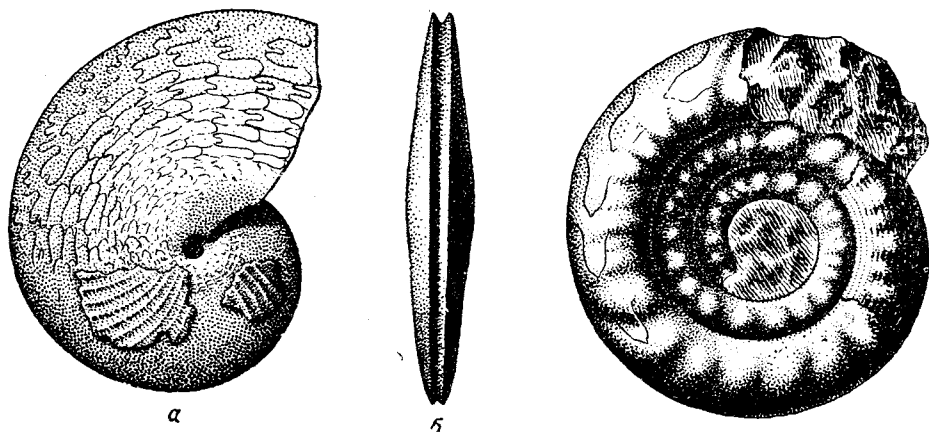


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 1. *Medlicottia orbigny* (Vern.); взрослый экземпляр с воздушными камерами ($\times 1$): а — вид сбоку; б — вид с сифонной стороны; Средний Урал, Кашкобаш, близ Артинского завода; верхнеартинские отложения (15); образец плоского аммонита с большим количеством соприкасающихся перегородок

Рис. 2. *Paragastrioceras jossae* (Vern.); взрослый экземпляр с воздушными камерами ($\times 1$); Средний Урал, окрестности Артинского завода; верхнеартинские отложения; образец широкого аммонита с редкими, широко расставленными перегородками (15)

12 перегородок на одном обороте. Аналогичные исключения встречаются и среди палеозойских аммонитов. Например, у широкой формы *Prostacheoceras jugesaneense* (Max.) при диаметре раковины 28 мм и отношении высоты оборота к его ширине 0,8 насчитывается до 30 перегородок на обороте (7). Объяснения этим исключениям следует искать в выполнении перегородками иных функций, кроме укрепления раковин.

В связи с только что указанными фактами следует сказать, что соседние перегородки у плоских форм часто соприкасаются некоторыми элементами лопастных линий (рис. 1), а у раздутых форм не только не соприкасаются, но часто широко расставлены (рис. 2). Это положение иногда нарушается, особенно у форм, переходных от широких к плоским. Кроме того, есть виды, у которых лопастные линии соприкасаются не по всей высоте оборота, а вблизи умбо, например у широко распространенного *Agathiceras uralicum* (Karp.), также у *Thalassoceras gemmellaroi* Karp. (рис. 3). Это объясняется тем, что спираль раковины имеет наименьшую окружность около умбо.

2. В онтогенезе наблюдается увеличение числа перегородок, особенно у плоских форм. По моим подсчетам, у *Medlicottia orbigny* (Vern.) в первом обороте раковины 10 перегородок, у раковин средней величины — до 20 и у самых крупных до 26 перегородок. У *Artinskia artiensis* (Grün.) в первом обороте 10 перегородок, во втором 13, в третьем 14, у раковин средней величины — более 20 перегородок. У *Parapronites permicus* Tschernow в первом обороте 12 перегородок, во втором 14, в третьем 16,

у рослых форм 16—18 перегородок. У *Prolecanites asiaticus* Karp., онтогенез которого был детально описан Карпинским с начальной камеры, на первом обороте он заметил от шести до восьми перегородок, на втором число их достигает 10, на третьем, четвертом и следующих — 20 (2).

Увеличение числа перегородок по мере роста раковин вполне соответствует тому положению, что в онтогенезе аммонитов шло преимущественно уплощение раковин. Наиболее резко это наблюдается у таких форм, как *Medlicottia* и *Artinskia*, которые, будучи широкими в начальных оборотах, с возрастом становятся очень плоскими. Такое направление в эволюции аммонитов присуще большинству их генетических ветвей.

У широких форм обыкновенно не наблюдается значительного прироста числа перегородок с возрастом. У *Adrianites* (*Crimites*) *globosus* Tschernow насчитывается 10—12 перегородок на первых шести оборотах. У форм, имеющих высоту оборотов, близкую к их ширине, число перегородок возрастает медленно. У *Uraloceras suessi* (Karp.) в первом обороте насчитывается семь перегородок, во втором — девять и только в шестом обороте число их достигает 16. У *Agathiceras uralicum* (Karp.), широко распространенного вида верхнего карбона и нижней перми Урала, на первых четырех оборотах насчитывается по 12 перегородок, на пятом обороте 13, на шестом 14, на более рослых формах — до 20.

А. Миллер и А. Унклесбей (14) исследовали начальные обороты у некоторых позднепалеозойских аммонитов с целью изучения сифона. На выполненных в их работе рисунках дорзо-вентральных сечений можно подсчитать число перегородок на начальных оборотах раковин, иногда даже до пятого оборота. Авторы исследовали 21 вид из различных семейств. Из их подсчета видно, что число перегородок у различных видов колеблется на этих оборотах от четырех-шести (?) до 17. При этом встречаются виды, у которых нет последовательного возрастания числа перегородок по мере роста раковины. Например, у *Eoasianites welleri* (Smith) на первом обороте насчитывается 12 (?) перегородок, на втором 9, на третьем 14 и на четвертом 12. Такие исключения, однако, редки, в общем же число перегородок возрастает по мере роста раковин. Род *Eoasianites* интересен тем, что у его представителей отношения высоты оборотов к их ширине колеблются в небольших пределах на всех стадиях онтогенеза. Формы этого рода, широко распространенные в верхнекаменноугольных отложениях Урала, к сожалению, не дают возможности подсчитать число перегородок, так как рисунки их даны только в раковинах.

Из общего положения, что в онтогенезе различных аммонитов происходит уплощение раковин, есть редкие исключения. Они наблюдаются у мезозойских аммонитов. Например, у некоторых келловейских *Cadoceras* отношение между высотой и шириной оборотов на ранних стадиях онтогенеза увеличивается и из величины меньше 1 становится близкой

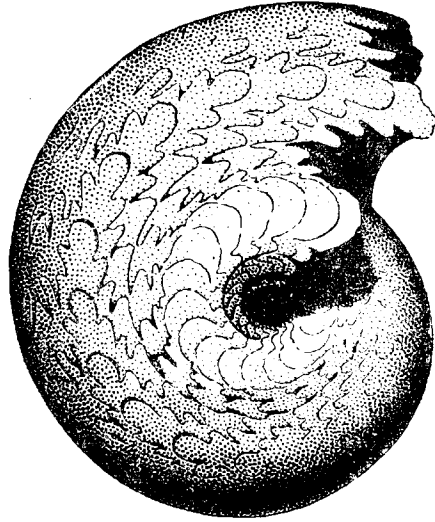


Рис. 3. *Thalassoceras gemmellaroi* Karp.: взрослый экземпляр с воздушными камерами ($\times 1$); Южный Урал, левобережье р. Актасты; верхнеартинские отложения; образец аммонита с перегородками, соприкасающимися вблизи умбо (10)

к 1, а на следующих стадиях уменьшается. У *Cadoceras elatmae* (Nik.) при диаметре раковины 19 мм отношение высоты оборота к ширине равно 0,5, при диаметре 28 мм — 0,85 и у более рослых форм около 0,6. Другие измерения дают несколько иную разницу между отношениями: на внутреннем обороте 0,6, на следующем 0,9, затем 1,25 и на последнем обороте 1,1 (1, табл. 38 и рис. 52).

На значение перегородок для укрепления связи мягкого тела аммонита с его раковиной указывали многие исследователи. Особый интерес в этом отношении представляют результаты исследования Е. Пфаффа (16), изложенные мной в «Основных чертах эволюции аммонитов» (12). При росте аммонита возникает опасность отрыва последней перегородки от стенки раковины. Этому противодействует увеличение поверхности прикрепления перегородки к раковине, т. е. удлинение ее окружности, тесно связанное с дальнейшим расчленением лопастной линии. Пфафф даст механические закономерности строения перегородок и усложнения лопастных линий.

Динер (13) рассматривает функцию лопастной линии в связи тела аммонита с раковиной. Удлинение лопастной линии ведет к упрочению этой связи. Аммонитов с адвентивными лопастями этот автор считает высокоспециализированными.

Пиа (17) усматривает разницу в функциональном значении появления новых элементов в лопастной линии и в прогрессивном расчленении отдельных элементов: появление новых лопастей и седел служит, по мнению этого исследователя, разветвлению перегородок против внешнего давления воды и внутреннего давления воздуха, а расчленение отдельных элементов — увеличению задней поверхности тела вследствие быстрого выделения газа, наполняющего воздушные камеры.

Ю. Н. Попов (6) пересмотрел в последнее время взгляды различных исследователей на биологическое и систематическое значение перегородок и лопастных линий аммонитов². Он подчеркнул значение биологии современных головоногих моллюсков, особенно наутилуса, для выяснения биологической роли указанных признаков. Отложение перегородки у аммонитов обеспечивало им возможность реактивного движения. Лопастные линии аммонитов являлись контурными отпечатками заднего края прикрепительных органов: лопасти — отпечатками задней части мускулов, седла — отпечатками заднего края связок. По мере роста аммонитов происходило отложение новых перегородок. При этом передвигались вперед участки аннулярной связки, соответствующие отпечаткам седел, затем передвигались мускулы и соответственно лопасти.

В связи с этими наблюдениями становятся понятны некоторые особенности в эволюции различных ветвей аммонитов. Уже у аммонитов с гониатитовой лопастной линией мы видим приострение лопастей, тогда как седла остаются округлыми (рис. 2). У аммонитов с цератитовой лопастной линией это выражено еще более резко. Но и в аммонитовой лопастной линии постоянно сохраняется приострение в лопастях, изрезывающих основные элементы линий, и округленность мелких седел, прекрасным примером чему являются филлоцератиды.

Однако есть и исключения из этого общего положения, требующие объяснений с биологической точки зрения. Уже в гониатитовых лопастных линиях встречаются приострения седел, например у девонских белоператид. У видов с аммонитовой лопастной линией есть исключения иного типа: адвентивные лопасти и седла иногда имеют округлые очертания, одинаковые как на лопастях, так и на седлах основных элемен-

² Ю. Н. Попов предложил вместо лопастной линии употреблять термин «лопастная сутура». В этом нет необходимости, так как термин «лопастная линия» прочно вошел в русскую литературу со времени основоположника исследований палеозойских аммонитов А. П. Карпинского.

тов лопастных линий. Примерами могут служить *Baculites*, *Psiloceras*, *Polymorphites*, *Dactyloceras*, *Oxynoticeras* и др. Очень интересна недавно описанная Р. Венгером аномальная лопастная линия большого экземпляра *Ceratites robustus*. У ней не только внешнее седло, но и первое и второе боковые седла несут округлые вырезки, даже более глубокие, чем вырезки на лопастях (19).

ЛИТЕРАТУРА

1. Камышева-Елпатьевская В. Г., Николаева В. П., Троицкая Е. А. Стратиграфия юрских отложений Саратовского правобережья по аммонитам. Тр. Всес. нефт. и-и. геол.-развед. ин-та, вып. 137, стр. 5—226, 1959.
2. Карпинский А. П. О находении в Азии *Prolesanites* и о развитии этого рода. Изв. Имл. акад. наук, т. 4, № 2, стр. 179—194, 1896.
3. Карпинский А. П. О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике. Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва, т. 7, стр. 11—24, 1928 (1927).
4. Максимова С. В. Аммониты из нижней швагериновых слоев реки Юрезани. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 14, вып. 4, стр. 3—39, 1948.
5. Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Моллюски — головоногие. II. Госгеолтехиздат, 1958.
6. Полов Ю. Н. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной сутуры аммоноидей. Палеонтол. ж., № 4, стр. 41—46, 1959.
7. Руженцев В. Е. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 11, вып. 3, стр. 5—134, 1940.
8. Руженцев В. Е. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 6, стр. 675—706, 1946.
9. Руженцев В. Е. Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 42, стр. 3—87, 1952.
10. Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса. Тр. Палеонтол. ин-та, т. 60, 1956.
11. Чернов А. А. Артинский ярус. I. Аммоней бассейнов Яйвы, Косьвы и Чусовой, вып. 1. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, т. 22, № 3—4, стр. 270—401, 1907.
12. Чернов А. А. Основные черты в эволюции аммонитов. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол., т. 31, стр. 149—185, 1922.
13. Dieper K. Über Ammoniten mit Adventivloben. Denkschr. K. Akad. Wiss. in Wien, Math.-naturwiss. Kl., Bd. 93, S. 139—199, 1915.
14. Miller A. K. a. Unklesbay A. G. The siphuncle of late Paleozoic ammonoids. J. Paleontol., vol. 17, No. 1, p. 1—25, 1943.
15. Murchison K., Verneuil E. a. Keyserling A. On the geological structure of the central and southern regions of Russia in Europe, and of the Ural Mountains. Geology de la Russie d'Europe et des montagnes de l'Oural, vol. 2. Abstrs mem. read before the Geol. Soc. London, 1845.
16. Pfaff E. Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturelinie. 4. Jahresber. Niedersächs. geol. Ver. zu Hannover, Bd. 208, 1911.
17. Pia J. Neues Jahrb., Bd. 11 B, 1916.
18. Wedekind R. Über Lobus, Sutrallobus und Inzision. Centralblatt Miner., Geol. und Palaeontol., Nr. 8, S. 185—195, 1916.
19. Wenger R. Über einige Aberrationen bei Muschelkalk-Ceratiten. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., Bd. 103, H. 1—2, S. 223—232, 1956.