

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 564.53(551763)

АПТИХИ – ЭЛЕМЕНТ ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА АММОНОИДЕЙ

© 1995 г. Л. А. Догужаева, И. А. Михайлова, Г. К. Кабанов

Представлено академиком Л.П. Татариновым 25.11.94 г.

Поступило 07.12.94 г.

Вопреки популярным представлениям, трактующим аптихи как крышечки раковины аммонитов [1 - 4], недавняя находка буккального аппарата из жилой камеры *Aconeceras trautsholdi* Sinz. [5 - 7] свидетельствует о челюстной функции аптихов [8 - 11]. Микроструктурные исследования и морфофункциональный анализ аптихов, впервые найденных в жилой камере ювенильной особи *Deshayesites ex gr. deshayesi* Leym., представленные в данной статье, подтверждают такую интерпретацию.

С целью выявления аптихов, сохранившихся в жилых камерах, изучена коллекция из 300 раковин *Deshayesites*, собранных в разные годы К.А. Кабановым и авторами из отложений нижней зоны нижнего апта Ульяновского Поволжья. Из аммонитов, помимо вида-индекса *Deshayesites deshayesi*, в отложениях этой зоны встречаются мелкие и средних размеров раковины *Aconeceras* (так же, как у *Deshayesites*, не превышающие 60 мм в диаметре), редкие мелкие гетероморфы *Toxoceratoides* (с диаметром развернутого оборота порядка 10 - 15 мм) [12] и также редкие раковины мономорфного *Chelonicerat* (сборы Догужаевой), ранее неизвестные за пределами южных бассейнов Тетиса. Единственная раковина *Deshayesites ex gr. deshayesi*, в жилой камере которой найдены аптихи, имеет диаметр 8 мм. Правый аптих (рис. 1а) был обнаружен при разламывании раковины в процессе изучения онтогенеза лопастной линии. Он имеет 4 мм в длину и 2 мм в ширину и находится в задней части жилой камеры, занимающей часть третьего и начало четвертого оборота. Левый аптих (рис. 1в, 1г), пара контраптихов и следы разрозненных зубов радулы найдены в той же раковине с помощью серийного сошлифовывания части жилой камеры между последней септой и правым аптихом и в процессе изучения поверхности каждого среза в сканирующем электронном микроскопе. Съемка была проведе-

на на микроскопе Philips SEM 515 в Музее естественной истории Швеции и финансировалась грантом Шведского института (г. Стокгольм). Чтобы выяснить, были ли аптихи обызвестлены, куски конкреций вместе с содержащимися в них аптихами помещались в 10%-ный раствор HCl на 12 - 24 ч.

Условия захоронения аптихов. В Ульяновском Поволжье аптихи чаще всего встречаются в конкрециях в виде скоплений, насчитывающих от десятка до 50 - 60 экземпляров, каждый длиной от 2 - 4 до 25 мм. Они располагаются, как правило, в пределах тонкого слоя вдоль какой-либо одной плоскости, так что их длинные оси ориентированы примерно параллельно этой плоскости. Встречаются также скопления, в которых многочисленные, хаотично расположенные аптихи находятся вместе с эмбриональными и ювенильными раковинами аммонитов, рыбьей чешуей и позвонками. Такие скопления, возможно, представляют непереваренные экскременты рыб и водных рептилий. Последние недавно найдены в аптских отложениях Ульяновской области (устное сообщение В.М. Ефимова, Краеведческий музей в пос. Ундеры Ульяновской области). И наконец, в тафоценозах одиночные аптихи встречаются вместе с раковинами аммонитов, двустворок, радиолярий, чешуей и позвонками рыб и обугленными кусками древесины. Крайне редко аптихи захоронялись в жилых камерах мелких аммонитов в близком к *in situ* положении. Неизвестно ни одной находки аптихов в жилой камере крупной раковины, превышающей 15 мм в диаметре. Возможно, это объясняется тем, что после гибели молодого тонкоилыстые осадки быстро закупоривали мелкие раковины и предотвращали вынос мягкого тела из жилой камеры, что приводило к консервации челюстного аппарата внутри жилой камеры. После гибели крупных особей заполнение осадком жилых камер происходило, вероятно, не столь быстро, и мягкое тело, разлагаясь, выпадало из раковины вместе с аптихами, либо его съедали хищники или падалееды, которые таким образом участвовали в переносе аптихов при их захоронении.



Рис. 1. а – правый аптих в жилой камере в конце третьего - начале четвертого оборотов (10х); б – увеличенная деталь рис. 1а, продольный скол сохранившегося наружного аморфного слоя аптиха (100х). Продольное сечение левого аптиха: в – передний утолщенный и обызвествленный конец (его центральная часть посмертно пиритизирована), внутренняя ламина (слева) и наружная ламина, соответствующая основной части аптиха (справа) (350х); г – микроструктура наружной ламины (справа налево): НС – наружный слой, КС – косослойный слой, ЛС – ламеллярный слой, ГС – губчатый слой, ОС – органический слой. Увел. 1000х.

Строение аптихов и контраптитов. Симметричные правый (рис. 1а) и левый аптихи соединялись вдоль длинной прямой стороны, симфиза, с помощью органического материала (рис. 2а), и при захоронении они легко расчлени-

лись. Прижизненный угол между правым и левым аптихами точно неизвестен, однако следует ожидать, что он был скоррелирован с параметрами поперечного сечения жилой камеры и у *Deshayesites* составлял около 60° (рис. 2а). Аптихи

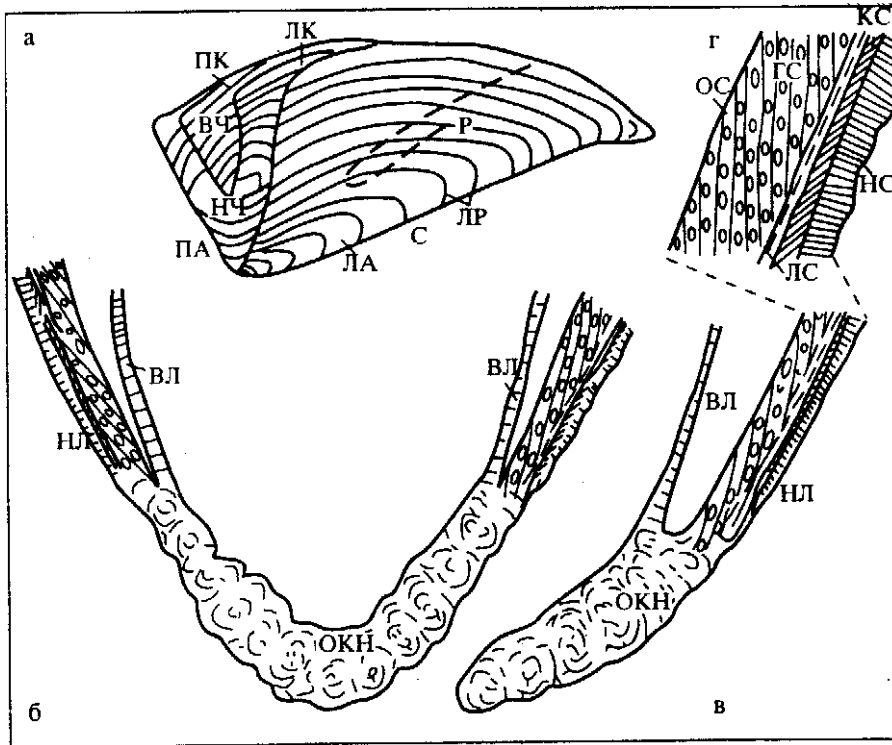


Рис. 2. Реконструкция челюстного аппарата раннемелового аммонита *Deshayesites ex gr. deshayesi* Leym.: а – взаимное положение нижней (аптихи) и верхней (контраптихи) челюстей; б – вид сверху на передний отдел нижней челюсти; в – продольное сечение переднего отдела стенки аптихи; г – микроструктура стенки аптихи. ВЛ – внутренняя ламина, ВЧ – верхняя челюсть, ГС – губчатый слой, КС – косослойный слой, ЛС – ламеллярный слой, ЛА – левый аптих, ЛК – левый контраптих. ЛР – линии роста, НЛ – наружная ламина, НС – наружный слой, НЧ – нижняя челюсть, ОКН – обызвестленный конец нижней челюсти, ОС – органический слой, ПА – правый аптих, ПК – правый контраптих, Р – радула, С – симфиз.

этого рода имеют субтреугольные очертания, темно-коричневый цвет и концентрическую скульптуру. Их передняя часть выпуклая, центральная – уплощенная, кромка вдоль переднего края и симфиза подвернута внутрь. Передний край имеет прямые очертания; его длина составляет 1/2 длины симфиза; угол между ним и симфизом равен $70^\circ - 80^\circ$. Угол между симфизом и третьей, закругленной, стороной, которая как бы составляет гипотенузу, примерно равен $40^\circ - 45^\circ$. Передний край снабжен короткой внутренней ламиной. Угол между наружной ламиной, соответствующей основной части аптиха, и внутренней ламиной равен примерно 20° (рис. 1, рис. 2б, 2в). У описываемых аптихов в отличие от аптихов рода *Aconesegas* [5 - 7] наблюдаются: пропорционально укороченный симфиз и удлиненный передний край (отношение длины переднего края к длине симфиза равно 1/2 у *Deshayesites* и 1/3 у *Aconesegas*); меньший угол между передним краем и симфизом ($70^\circ - 80^\circ$ у *Deshayesites* и 90° у *Aconesegas*); более выпуклая привершинная область и более резко выраженная скульптура. Частично сохранившиеся контраптихи обнаружены внутри аптихов. Они отличаются от аптихов меньшими размерами, более тонкими стенками

(рис. 2а) и сопоставимы с таковыми у *Aconesegas* [5 - 7]: так же, как у последнего, их передний конец заметно обызвествлен и утолщен, в отличие от сравнительно тонкой, слабо обызвествленной оставшейся части.

Вещественный состав аптихов. После обработки HCl (см. выше) аптихи превращались в бесформенные органические пленки и, следовательно, в их состав входили как органический (конхиолин?), так и карбонатный (фосфат кальция?) материалы.

Микроструктура аптихов. Аптихи имеют многослойную стенку, утоняющуюся в направлении от переднего края к заднему и от симфиза к “гипотенузе”, в которой можно выделить пять слоев (рис. 1в, 1г; рис. 2г). Наружный слой аморфный, толстый, около 1/4 толщины стенки, плотный, имеет нечеткие линии роста, ориентированные под углом порядка $10^\circ - 15^\circ$ к поверхности аптиха. Следующий слой, косослойный, тонкий, около 1/15 - 1/20 толщины стенки, имеет линии роста, идущие под углом около 30° к поверхности. Третий слой, ламеллярный, обладает ясно выраженной слоистостью, параллельной его поверхности, и составляет примерно 1/7 толщины

стенки. Далее следует самый толстый, составляющий примерно половину всей толщины аптиха, слой, имеющий губчатую микроструктуру. Следующий слой, выстилающий внутреннюю поверхность аптихов, тонкий, около 1/15 - 1/20 общей толщины, бесструктурный, вероятно, органический. Передний отдел, "клюв", изученных аптихов вторично пиритизирован, за исключением его периферии, где сохранилась микроструктура, сопоставимая с таковой у *Aconeceras* [5 - 7]. У обоих родов "клюв" аптихов утолщен и обызвествлен (рис. 1в). Короткая внутренняя ламина тонкая однослойная и также обызвествленная (рис. 1в). Передний отдел контраптихов также существенно обызвествлен и обладает сферулитопризматической микроструктурой. При серийном шлифовании раковины наблюдались следы разрозненных зубов радулы, расположенные между контраптихами и аптихами. Из-за плохой сохранности, за исключением клыкообразного, сравнительно длинного маргинального зуба, радула не проиндексирована, в отличие от зубов радулы *Aconeceras* [5 - 7].

Функциональная интерпретация аптихов рода *Deshayesites*. Так как в нижней челюсти современных головоногих моллюсков имеется короткая внутренняя ламина [13], то наличие таковой у аптихов *Deshayesites* является веским аргументом в пользу их челюстной природы. Другим подтверждением челюстной природы аптихов является совместное нахождение в жилой камере аптихов и контраптихов, которые к тому же обызвествлены спереди и вместе образуют клюв. Представляется также маловероятным наличие двух пар крышечек у одного аммонита. Согласно предлагаемой реконструкции челюстного аппарата *Deshayesites* (рис. 2а), аптихи представляли нижнюю челюсть, а контраптихи - верхнюю. Исходя из относительных размеров аптихов и контраптихов и их взаимного расположения (рис. 2а), можно предположить большую подвижность контраптихов, выполняющих роль молота при раздавливании раковин,

панцирей или других твердых покровов. Поскольку описываемая челюсть найдена в раковине ювенильной особи, вероятно, рацион молодых аммонитов включал фораминифер, радиолярий или мелких ракообразных, что не противоречит высказанным ранее соображениям о диете взрослых аммонитов [14, 15].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Arkel W.J.* In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. L. Mollusca 4. N.Y., 1957. P. L99 - L100.
2. *Schindewolf O.H.* // *Palaeontographica*. 1958. Abt. A. B. 111. 467 s.
3. *Кузина Л.Ф.* В кн.: *Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие*. Ч. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 290 - 294.
4. *Друици В.В., Догужаева Л.А.* Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981. 240 с.
5. *Догужаева Л.А., Мутвей Х.* // *ДАН*. 1990. Т. 313. № 1. С. 192 - 195.
6. *Doguzhaeva L.A., Mutvei H.* // *Palaeontographica*. 1992. Abt. A.B. 223. S. 167 - 177.
7. *Doguzhaeva L.A., Mutvei H.* // *Geobios. Memoire special*. № 15. 1993. P. 111 - 120.
8. *Meek F.B., Hayden F.V.* // *Smithson. contribution to knowledge*. 1864. Pt. 1. P. 1 - 135.
9. *Lehmann U.* // *Palaeont. Z.* 1967. B. 41. S. 38 - 45.
10. *Захаров Ю.Д.* В кн.: *Ископаемые беспозвоночные Дальнего Востока*. Владивосток, 1979. С. 60 - 79.
11. *Morton N., Nixon M.* // *Lethaia*. 1987. V. 20. P. 231 - 238.
12. *Doguzhaeva L.A., Mikhailova I.A.* In: *Systematic Association Symposium "The Ammonoidea. Evolution and Environmental Change"*. Abstracts. L. 1991. P. 12.
13. *Nixon M.* In: *The Mollusca, Paleontology and Neontology of Cephalopods*. San Diego: Acad. Press, 1988. V. 12. P. 103 - 122.
14. *Lehmann U.* // *Palaeontology*. 1971. V. 14. P. 338 - 341.
15. *Nixon M.* In: *Cephalopods - present and past*. Schweizerbart (Stuttgart), 1988. P. 641 - 652.