

В.В. ДРУЩИЦ, М.С. МЕСЕЖНИКОВ, С.Н. АЛЕКСЕЕВ

СТРОЕНИЕ СИФОННОЙ СИСТЕМЫ У АММОНИТОВ

(Представлено академиком В.В. Меннером 7 VIII 1981)

М а т е р и а л. Пять фрагментов раковины *Virgatites virgatus* Buch были собраны П.А. Герасимовым из глин волжского яруса, обнажавшихся вдоль берега р. Москвы на Ленинских горах, и любезно переданы авторам для обработки. Теперь обнажение закрыто гранитом набережной. Все раковины ожелезнены, полости гидростатических камер и протоконха полые. У одного экземпляра (253/78) сохранился цекум, сифон и частично фиксатор. У трех экземпляров внутри сифонной оболочки обнаружены остатки обызвествленных, по-видимому, кровеносных сосудов, что является большой редкостью и у аммонитов обнаружено впервые.

Образцы были просмотрены В.В. Друщицем в сканирующем электронном микроскопе JSM-2 совместно с оператором-инженером Р.А. Коньшевой, которой авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в просмотре образцов и фотографировании.

Экземпляр 253/78. Протоконх валиковидной формы, шириной 0,77 при $D^1 = 0,59$ (рис. 1). Низкая просепта отделяет протоконх от фрагмокона. Просептура трехлопастная, в плоскости симметрии расположены вентральное и дорсальное седла, между ними по три лопасти с каждой стороны (LU:I). Цекум в форме шара диаметром 0,17 лежит в вершине вентрального седла (рис. 2, см. вкл.), занимая почти все пространство между вентральной стенкой и апикальным концом протоконха.

Фиксатор имеет вид двух трубочек, отходящих от цекума (рис. 2, 1), которые на коротком расстоянии соединяются в одну; конечный диаметр трубки 0,06; длина сохранившейся части фиксатора 0,11.

Цекум, сужаясь, во 2-й гидростатической камере переходит в сифон, который на протяжении 1-го оборота занимает субцентрального положение и даже несколько приближен к дорсальной стенке; диаметр сифона 0,08, расстояние от дорсальной стенки 0,07, от вентральной 0,14; в конце 1-го оборота сифон увеличивается в диаметре почти вдвое и приближается к вентральной стенке (0,17); первое расстояние становится равным 0,18, а второе — 0,08. Входное отверстие сифона окружено кольцевым валиком шириной на 2-м обороте 0,02 (рис. 1б, рис. 2, 4). Внутри сифона сохранились остатки шести круглых в сечении сосудов: четырех крупных и двух диаметром поменьше. Стенки сосудов обызвествлены, кристаллы карбоната кальция ориентированы радиально. Диаметр сохранившегося внутреннего канала составляет примерно 0,30 диаметра сосуда. В конце 2-го оборота сифон занимает привентральное положение, но не прилегает плотно к вентральной стенке. В середине 3-го оборота диаметр сифона равен 0,35. На остальных оборотах сифон не наблюдался. Относительный диаметр сифона (отношение диаметра сифона к внутренней высоте оборота) в конце 1-го оборота составляет 0,39, в конце 2-го — 0,34, в середине 3-го — 0,28; т.е. диаметр сифона на первых трех оборотах около 0,3 высоты оборота.

Стенка протоконха и 1-го оборота призматическая (рис. 2, 2, 3). В начале спирали 1-й оборот, окружающий протоконх, имеет форму трубки, у которой, кроме боковых, имеются вентральная и дорсальная стенки; последняя перекрывает протоконх и по толщине равна размерам стенки протоконха. В начале 2-го оборота стенка двухслойная, состоит из пластинчатого и наружного призматического слоев, внут-

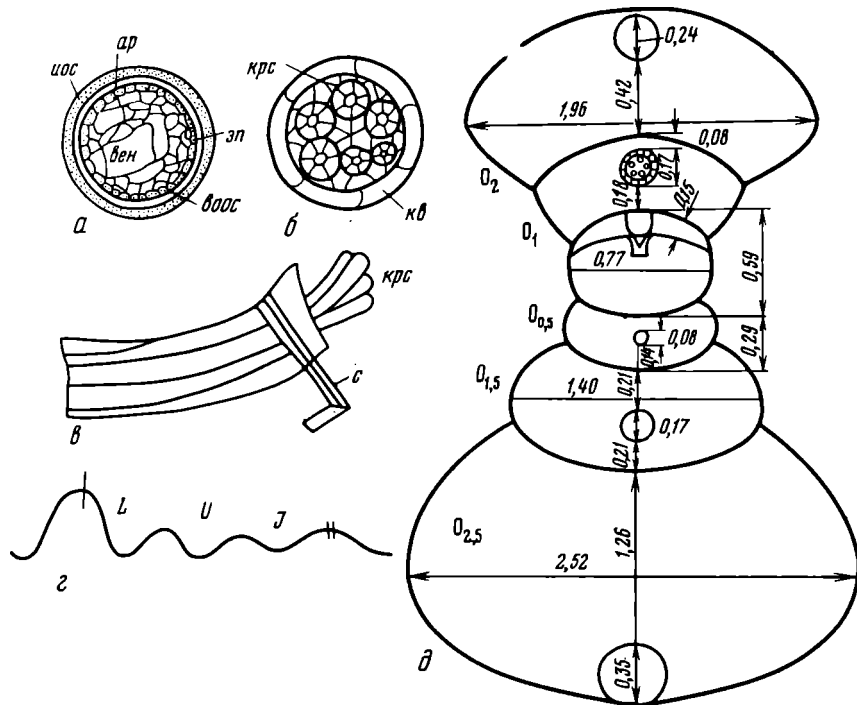


Рис. 1. а – схема строения сифона у современного наутилуса, по [2]; б–д – *Virgatites virgatus*: б – схема строения сифона (см. рис. 2, 4), в – часть септы и сифон с остатками сосудов (рис. 2, б), г – ангулиселлатная просутура, д – поперечное сечение начальных оборотов и протоконха; ар – артерия, вен – вена, иос – известковая оболочка сифона, кв – кольцевой валик, крс – кровеносные сосуды, $O_{0,5}$, $O_1 \dots O_{2,5}$ – обороты спирали, оос – органическая оболочка, с – септа, эп – эпителий сифона, L, U, I – лопасти: L – латеральная, U – умбиликальная, I – внутренняя; размеры указаны в миллиметрах

ренный призматический появляется в начале 1-го оборота (рис. 2, 5), и после первичного валика стенка становится трехслойной.

Форма поперечного сечения оборотов на первых стадиях развития от начала фрагмокона до примерно середины 3-го оборота (рис. 1д) широкоовальная – ширина превышает высоту.

Первая септа очень низкая, ее высота 0,15, ширина – 0,77; размеры первых оборотов показаны на рис. 1. Как видно, высота 4-го оборота резко увеличивается и превышает ширину, оборот приобретает удлиненоовальную форму.

Первые 3–4 оборота гладкие, скульптура возникает в конце 4-го – начале 5-го оборота.

У экз. 251/78 сохранилось несколько оборотов фрагмокона; на 2-м обороте сифон занимает привентральное положение, его диаметр 0,21; входное отверстие сифона окружено аннулярным валиком шириной 0,04. Септальные трубки 2-го оборота прохонитовые, длиной 0,08, с небольшой манжетой, выступающей сзади септальной трубки на 0,02. На 2-м обороте сохранились два обызвествленных сосуда диаметром 0,04; один из них прослеживается в пяти камерах, второй только в двух.

У экз. 254/78 сохранились часть протоконха, остатки сдавленной трубки фиксатора, часть 1-го оборота и несколько септ. Сифон расположен посередине 1-го оборота, его диаметр 0,11, расстояние от дорсальной стенки 0,07, от вентральной – 0,10, т.е., как у экз. 253/78, сифон вначале приближен к дорсальной стенке.

У экз. 252/78 сохранилась часть септы и сифон с остатками сосудов (рис. 1в, рис. 2, б).

Результаты. Впервые у рода *Virgatites* описаны шаровидной формы цекум, трубчатый фиксатор, сохранившиеся такими, какими они были при жизни моллюска. Фиксатор имеет вид не ленты, а раздваивающейся трубочки, напоминающей модель рогатки: две трубочки отходят от цекума и быстро соединяются в одну; задний конец трубки фиксатора направлен внутрь и при жизни аммонита прикреплялся к стенке протоконха. Фиксатор (-просифон, [1]) формировался за счет эпителия задней части мантии и служил для прикрепления тела аммонителлы к стенке протоконха.

Освобождение полости протоконха, заполнение ее газом, фиксирование тела в раковине при помощи фиксатора были первым и очень важным шагом в эмбриогенезе, с которым связано формирование просепты — первой септы фрагмокона. Без нее не могли бы строиться остальные септы. Просепта отличается от остальных септ несколькими признаками: 1) она имеет вентральное и дорсальное седла (рис 1г), наличие которых обусловлено существованием цекума и отличает ее от остальных септ, имеющих вместо седел лопасти; 2) все септы, кроме просепты, имеют отверстие для сифона; просепта сплошная, полностью изолирует протоконх от 1-й гидростатической камеры, герметизация протоконха достигается наличием вокруг цекума известковой оболочки (на рис. 2, 1 видны ее остатки); 3) просепта, как и стенка протоконха, имеет призматическую структуру в отличие от остальных септ, имеющих пластинчатую структуру (рис. 2, 5); 4) просепта (иногда и 2-я септа) формировалась на стадии эмбриогенеза, все остальные септы строились в постэмбриональном периоде.

Цекум в 1-й или 2-й камере переходит в сифон, представляющий собой сильно суженный задний конец внутренностного мешка. Внутри сифона, как у современных наутилуса и спиралы, проходили кровеносные сосуды. Строение сифона у современного наутилуса недавно было переописано [2], и полученные данные представляют исключительный интерес для понимания строения сифона у вымерших аммонитов. По данным цитируемых авторов, сифон окружен эпителием, толщина которого составляет 90 мкм (рис. 1а). Внутренний край его покрыт тонкими ресничками. В эпителии расположены продольные протоки, соединенные дренажными каналами. Сифонный эпителий формирует органическую конхиолиновую оболочку, состоящую из многочисленных конхиолиновых мембран, между которыми лежит ряд полостей, связанных с полостями в эпителии. По этим полостям жидкость с растворенными в ней солями из камеры может перемещаться в сифон и обратно. В центре сифона расположена сифональная вена (гемодель), окруженная сложно переплетенной сетью трабекул, пространства между которыми связаны между собой и веной. Рядом с веной расположена сифонная артерия и одна или несколько артериол, окруженных плотной соединительной тканью.

У современной спиралы сифон, так же как у аммонитов, начинается цекумом, прикрепленным к протоконху фиксатором ("просифоном"). В отличие от наутилуса, сифон у спиралы с самого начала занимает внутреннее краевое положение, проходит через все септы фрагмокона, состоящего из 2,5 оборотов, и входит в полость тела. Внутри сифона расположены артериальный, венозный и целомический сосуды, лежащие в соединительной ткани. Раковина у спиралы внутренняя, септальные трубки длинные, достигающие предшествующих септ.

Оба рода современных головоногих моллюсков при помощи сифона осуществляют контроль за регулицией газово-жидкостной системы в гидростатических камерах. Каждая вновь построенная камера у наутилуса и спиралы вначале полностью заполнена жидкостью, близкой по составу к морской воде, но с более низкой концентрацией солей. В камере содержится смесь газов, состоящая преимущественно

из азота (97%), кислорода (2%) и следов углекислого газа и инертных газов. Когда постройка перегородки закончена, жидкость откачивается через оболочки сифона. Процесс откачки протекает с помощью особого фермента ($\text{Na}^+ - \text{K-ATФазы}$), находящегося в эпителии сифона, который переводит одновалентные ионы натрия и хлора из камерной жидкости в кровеносные сосуды сифона; вслед за ними частично обессоленная вода поступает в сифон и по нему через почки выводится из тела моллюска. Подобный процесс происходит при подъеме наutilusа из глубины в поверхностные слои. При погружении с помощью того же фермента одновалентные ионы тем же путем поступают в камерную жидкость, и вслед за ними камеры наполняются водой [3].

Остатки мягкого тела или отдельных органов, как известно, в ископаемом состоянии почти не сохраняются. Известны единичные случаи сохранения остатков мягкого тела осьминога в верхнемеловых отложениях Сирии [4] и обызвествленного пищеварительного тракта у мелового брюхоногого моллюска [5]. К такому же редкому случаю сохранности относятся описанные экземпляры аммонитов. У *V. virgatus* после гибели, вероятно, произошла очень быстрая минерализация стенок кровеносных сосудов, сифона, оболочки цекума и фиксатора. Описанные находки внутрисифонных сосудов у аммонитов подтверждают единство строения рецентных головоногих моллюсков и вымерших аммонитов, единство их физиологических процессов и роль сифона как регулятора плавучести у всех головоногих моллюсков.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Поступило
7 VIII 1981

ЛИТЕРАТУРА

1. Друщиц В.В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. 1956.
2. Denton E.J., Gilpin-Brown J.B. — J. Marine Biol. Assoc. U.K., 1966, vol. 46.
3. Нечус К.Н. — Природа, 1978, № 7.
4. Roger J. — Bull. Soc. geol. France, ser. 5, 1944, vol. 14, fasc. 1—3.
5. Casey R. — Palaeontology, 1960, vol. 2, p. 2.

—————→

Рис. 2. *Virgatites virgatus* Buch, экз. 253/78, г. Москва, Ленинские горы, берег р. Москвы, волжский ярус, верхняя юра. 1 — протоконх, цекум, фиксатор, септы в начале фрагмокона, 100X; 2 — начало спирали фрагмокона — 3-я, 4-я, 5-я септы, 300X; 3 — стенка протоконха и 1-го оборота, видны 2-я и 3-я септы; 4 — сифон на 2-м обороте с остатками обызвествленных сосудов, входное отверстие сифона окружено аннулярным валиком, 300X; 5 — соединения 4-й септы со стенкой первого оборота, 1000X; 6 — остатки сифона с обызвествленными сосудами и часть септы, 500X

