

АКАДЕМИЯ НАУК УССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

БИОЛОГИЯ МОРЯ

вып. 16

ФУНКЦИОНАЛЬНО-
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ
ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКТОННЫХ
ЖИВОТНЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКОВА ДУМКА»

КИЕВ — 1969

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ БЕЛЕМНИТИД В СВЯЗИ
С ПАЛЕОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ РЕКОНСТРУКЦИЕЙ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ
БАССЕЙНОВ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

Г.В. Зуев, В.З. Махлин
Институт биологии южных морей АН УССР,

Всесоюзный научно-исследовательский нефтяной
геологоразведочный институт

Несмотря на значительные успехи палеонтологических, палео-экологических, палеогеографических и палеоклиматологических исследований, достигнутые в последнее время на основе разработки и применения новых современных методов, остается немало "белых пятен" в наших знаниях о прошлом планеты.

К сожалению, не всегда удается установить климат той или иной эпохи, состав и смену во времени и пространстве флоры и фауны, глубинч осадкообразования. До настоящего времени остается дискуссионным вопрос о глубинах верхнемеловых бассейнов Евразии, нет единого мнения о глубинах образования писчего мела, чрезвычайно широко распространенного в пределах Русской платформы, что имеет особый интерес для палеогеографии и палеоэкологии.

В литературе существуют различные мнения о глубинах образования писчего мела. В работе Джукс-Брауна и Хилла / Jukes-Browne and Hill, 1903/ глубина мелового бассейна Великобритании была определена по найденной в писчем мелу фауне. По данным указанных авторов, глубина образования сеноманского мела - около 1000 м, туронского - больше 1000 м.

А.Д.Архангельский /1912/ в монографии, посвященной верхнемеловым отложениям востока Европейской части СССР, указывает на то, что при отложении писчего мела глубина моря достигала свыше 1000 м. Следуя предыдущим авторам, А.Д.Архангельский обосновал свое заключение палеонтологическими данными, считая, что меловые фораминиферы, живущие и поныне, являются наиболее надежным критерием для определения глубины бассейна. Свои выводы он подтвердил и спустя 25 лет /Архангельский, Шатский, Меннер и др., 1937/.

Совершенно иные данные о глубине образования мела Франции и Англии опубликовали Кайе /Cayeux , 1897/ и Вудс /Woods , 1897/. На основании изучения распространения родов многоклеточных животных, известных в мелу и живущих ныне, и наличия обломанных толстых створок, эти ученые показали, что мел в Англо-Парижском верхнемеловом бассейне образовался на глубине, не превышающей 200-300 м.

В настоящее время точка зрения А.Д.Архангельского не может быть принята, поскольку она основана на устаревших данных. Исследованиями Б.М.Келлера /1935/ доказано, что большинство видов меловых фораминифер, которые А.Д.Архангельский считал живущими с мелового периода до настоящего времени, на самом деле не переходят в палеоген и не идентичны современным фораминиферам. Таким образом, идея об абиссальных глубинах верхнемелового моря на основании изучения фораминифер совершенно отпадает.

Как отмечал Л.Ш.Давиташвили в одном из разделов, помещенном в работе Я.В.Пустовалова /Пустовалов, 1940, стр. 270/, палеонтолог может определить глубину мелового моря лишь "на основе глубокого и тщательного изучения экологии каждой формы /эутокологии и экологии всего населения этого бассейна /синекологии/, а также на основе эволюционной истории этих организмов, в непрерывной связи с историей среды, то есть моря и впадины им занимаемой".

Подобный анализ провели Фабр /Fabre , 1940/, Бергквист и Коббан /Bergquist, Cobban, 1957/. Первый из них на основании изучения фауны моллюсков подтвердил выводы Кайе об относительной мелководности верхнемелового Англо-Французского бассейна. Бергквист и Коббан, анализируя комплексы фауны, указывают на мелководность формирования верхнемеловых карбонатных осадков Северной Америки, указывая глубины от 80 до 200 м. Следует отметить, что еще У.Х.Твенховел /1936/ на основании ряда литологических фактов пришел к заключению, что самые мощные толщи мела образовались в условиях негритовой зоны, т.е. на глубине менее 180-200 м.

Комплексный метод для определения глубины образования мела был применен Г.И.Бушинским /1954/. На основании изучения данных механического состава осадка, положения мела относительно других фаций, характера и распределения органических остатков /в том числе фораминифер/, Г.И.Бушинский

/1954, стр.211/ пришел к выводу, что "мел отлагался во всех тех глубинах, где по физическим условиям движения воды мог накапливаться илистый осадок, т.е. в заливах и лагунах, начиная от берега, а на открытом шельфе - начиная с глубины около 100 м. Сепоманский грубый мел накапливался в глоском мелком бассейне, где взмученный штормами материал не мог уноситься в западины или понижения за отсутствием таковых, а вынужден был снова отлагаться на своем месте. Эти грубые мела накапливались, вероятно, на глубине 80-150м."

Таким образом, данные о глубинах образования писчего мела противоречивы /см.таблицу/

Глубина образования писчего мела по данным различных авторов

Глубина, м	Автор
200-300	Cayoux , 1897
200-300	Woods , 1897
1000 и больше	Jukes-Brown a. Hill, 1903
1000	Архангельский, 1912
180-200	Твенхофел, 1936
200-300	Fabre , 1940
80-150	Бушинский, 1954
20-200	Bergquist, Cobban, 1957

Как видно из данных таблицы, меловые породы образуются, по-видимому, на разных глубинах. Поэтому правильнее в каждом конкретном случае говорить о вполне определенных районах и периодах осадконакопления.

Возможны различные методы реконструкции географических условий прошлого, среди которых одним из основных можно считать метод актуализма. Этот метод одинаково пригоден как при геологических - изучение условий и характера осадконакопления современных морях с последующим перенесением этих условий на формирование осадков в древних водоемах, так и при палеонтологических исследованиях изучение сохранившихся остатков флоры и фауны путем сравнения их с современными родственными им растениями и животными, их экологии и образом жизни. Очень важно при этом изучение функциональных осо-

бенностей строения различных органов, связанных с основными чертами образа жизни современных форм с последующим перенесением на ископаемые объекты.

Основной нашей задачей является попытка с помощью функционально-морфологического метода исследования скелета современных каракатиц *Veridae* / и сравнения его со скелетными остатками белемнитов восстановить в общих чертах образ жизни последних и глубины, на которых они обитали.

Белемниты были широко распространены в верхнемеловых бассейнах, и, хотя их ростры известны в различных типах пород, прослеживается определенная приуроченность их к писчому мелу и глауконитовым пескам. Исходя из этого, вполне логично предположить, что накопление этих типов пород в верхнемеловую эпоху происходило примерно на одинаковых глубинах.

Литологические исследования свидетельствуют о том, что глауконит в современных морях и океанах образуется в осадках различных глубин / Казаков, 1957/. По новейшим данным А.У.Литвиненко /1965/, современные глауконитсодержащие осадки образуются на глубине от 20 до 200-300 м, а наиболее интенсивное глауконитообразование отмечается на глубине 90-100 м, т.е. глауконит отлагается в мелководных шельфовых морях.

Морфофункциональный анализ скелета белемнитов позволяет в общих чертах представить их образ жизни. Как известно, одним из основных приспособлений организмов следует считать приспособление к движению, увеличение общей активности и подвижности, обуславливающее их выживание в борьбе за существование и биологическое процветание вида. Морфологическое решение этих адаптаций регулируется внутренними и внешними причинами /Северцов, 1949; Алев, 1963/.

Для донных организмов характерны главным образом горизонтальные перемещения вдоль дна, тогда как для организмов пелагических, населяющих толщу воды, не менее важны перемещения вертикальные по глубине, так как пелагическое существование предполагает обязательные суточные вертикальные миграции - днем на глубину, ночью - в поверхностные слои.

Вследствие подобных различий в поведении придонных и пелагических форм тип гидростатического аппарата, регулирующего условия общего статического равновесия тела на разных глубинах, должен отличаться у тех и других. Исследования гидростатики низших водорослей, водных беспозвоночных и рыб полностью под-

тверждает это / Krogh, 1939; Gross a. Zeuthen, 1948; Denton, Shaw, Gilpin-Brown, 1958; Беклемишев, Петрикова, Семина, 1961; Denton, 1961; Алеев, 1963/. В частности, среди современных головоногих моллюсков гидростатика пелагических кальмаров отлична от таковой придоннопелагических каракатиц и донных осьминогов / Denton, 1961; Зуев, 1966/.

Сравнительно-морфологический анализ раковин современных каракатиц / Sepiidae / и наутилусов / Nautilidae /, с одной стороны, и скелетных белемнитов - с другой, показывает, что они принципиально не отличаются друг от друга / Abel, 1916; Крымгольц, 1958; Denton, Gilpin-Brown, 1961/. У тех и других изолированные камеры раковины выполняют роль "балластных цистерн", регулируя плавучесть, другими словами, гидростатический аппарат белемнитов сходен с гидростатическим аппаратом сепиоидного типа.

Камеры раковины современных каракатиц служат для создания и изменения плавучести, - это их основная функция. Цельная раковина разделена на многочисленные /до сотни/, изолированные одна от другой камеры, заполненные газом и жидкостью, которая может проникать сквозь полупроницаемую стенку камер. Заполнение камер жидкостью сопровождается сжатием газового объема и ведет к нарушению статического равновесия. Перераспределение жидкости в камерах раковины осуществляется путем сложных осморегуляторных процессов /Denton, Gilpin-Brown, Howarth, 1961/.

Гидростатический аппарат сепиоидного типа можно охарактеризовать как жидкостно-газовый, который предусматривает создание плавучести за счет вытеснения некоторого количества жидкости из замкнутой камеры с твердыми стенками и заполнения образованного вакуума газом под низким давлением.

Из ныне живущих головоногих им обладают наряду с сепиями наутилусы /Bidder, 1962; Denton, 1963/ и, возможно, спироулы. Однако в отличие от всех остальных Cephalopoda, имеющих раковину, спироулы живут в толще воды, совершая колоссальные по протяженности вертикальные миграции, встречаясь на глубине 200-1750 м /Brinn, 1943/. Поскольку механизм действия гидростатического аппарата у спироулы совершенно не изучен, мы вынуждены рассматривать ее пока отдельно от всех остальных цефалопод с жидкостно-газовой гидростатикой.

Жидкостно-газовый гидростатический аппарат головоногих является наиболее древним, уже кембрийские наутилоидеи с его помощью расселялись в древних бассейнах /Joyeux, 1961/. Но газо-

вая гидростатика не только наиболее древняя, но и наиболее несовершенная. Кроме того что она предполагает неустойчивое равновесие при изменении глубины вследствие сильной сжимаемости газа, она ограничивает и глубину погружения, которая лимитируется механической прочностью раковины моллюска. Градиент внешнего /гидростатического/ и внутреннего давления жидкости в камерах раковины на определенной глубине приводит к разрушению раковины и гибели животного.

Исследования механической прочности раковин современных каракатиц показали, что при эксперименте эти раковины выдерживают давление не более 20-25 атм. /Denton, Gilpin-Brown, Howarth, 1961/. Дальнейшее увеличение давления приводит к образованию трещин и, наконец, раскалыванию раковин. В природных условиях столь значительные давления имеют место на глубине 200-250м.

Сопоставление механической прочности раковин *S. officinalis* с глубиной обитания этих моллюсков в море дает возможность предполагать, что они тесно взаимосвязаны друг с другом. Не случайно нижняя пороговая граница распространения этого вида лежит в пределах 200-250м /Adam 'a. Rees, 1966/. На более значительных глубинах эти каракатицы были бы раздавлены гидростатическим давлением водной массы.

Показательно, что подавляющее большинство современных *Sepiidae* не живет глубже 200-500 м. По своей экологии это, как правило, прибрежные формы тропических и субтропических морей. всю свою жизнь они проводят в придонных слоях. На дне каракатицы находят пищу, на дне они скрываются от врагов, закапываясь в ил и песок, размножаются, откладывая яйца на грунт или растительность. Вертикальные миграции для каракатиц не характерны, если не принимать во внимание их способность лишь на несколько десятков метров удалиться от дна.

Трудно допустить, что тонкие и хрупкие стенки фрагмокона белемнитов могли выдерживать большее давление, чем раковины каракатиц. Глубина порядка 200-300м, по нашему мнению, была предельной для подавляющего большинства видов белемнитов, ниже которой они, по-видимому, не могли существовать. Таким образом, в наших исследованиях подтверждается предположение ряда предыдущих авторов /Naef, 1922; Найдин, 1965, и др./, основанные на палеонтологических данных о том, что белемнитов следует считать обитателями морей шельфового типа.

Изучение весьма редких, к сожалению, отпечатков мягких частей тела белемнитов /Naef, 1922; Roger, 1949/ обнаруживает наличие чернильной железы. Без сомнения, белемниты подобно своим современным родичам должны были пользоваться при опасности чернильным мешком, выбрасывая его содержимое навстречу врагу. Биологически наличие чернильной железы оправдано лишь для видов, населяющих освещенные слои воды, т.е. живущих на глубине первых сотен метров. Согласно современным фотометрическим исследованиям, интенсивность светового потока в воде очень сильно изменяется с глубиной. На каждые 50-60 м она уменьшается в среднем в 10 раз, или, иначе говоря, на каждые 100 м освещенность падает на два порядка. Так, на глубину 100 м проникает лишь 1/100 часть светового потока, на глубину 200 м - только 1/10000 /Clarke a. Wertheim, 1956/.

Функционально-морфологический анализ дает возможность восстановить в основных чертах и ряд других особенностей экологии белемнитов, в частности их связь с субстратом. Наличие газовой гидростатики, как уже указывалось, во время вертикальных перемещений должно приводить к созданию неустойчивого равновесия, восстановление которого требует значительного количества времени, определяемого скоростью диффузии жидкости сквозь стенку сифона. Именно по этой причине современные пелагические кальмары полностью обходятся без газовых включений. Даже у относительно малоподвижных планктонных кальмаров семейства *Granchiidae* жидкостно-газовая гидростатика заменяется жидкостной. Замена сжимаемого газа практически несжимаемой жидкостью обеспечивает стабилизацию равновесия независимо от скорости погружения и не ограничивает глубину.

Рассмотрев особенности гидростатики белемнитов, трудно согласиться с широко распространенным в палеонтологической литературе мнением о них как пелагических животных. Скорее всего по своей экологии белемниты были ближе к современным придоннопелагическим каракатицам, т.е. они постоянно жили у дна.

Однако это не значит, что белемниты не могли относительно быстро плавать. Более того, мы склонны считать, что многие виды плавали хвостом вперед /как современные кальмары/ довольно быстро, поскольку в отличие от каракатиц они значительно "гидродинамичнее" /Зуев, Махлин, 1965/. Их форма тела, как свидетельствуют реконструкции, близка к форме тела кальмаров - современных "спринтеров моря", или "биологических ракет", как их часто называют.

Однако перемещения белемнитов ограничивались в основном лишь одной горизонтальной плоскостью. Способность к вертикальным миграциям была сведена до минимальной. По образу жизни белемнитов скорее всего нужно определить как активных придонных хищников, постоянно кочующих в поисках пищи. Не исключено, что глубоководные впадины оказывались для них зачастую непреодолимыми преградами.

Таким образом, на примере верхнемеловых белемнитид Русской платформы видно, как с помощью функционально-морфологического метода исследований ископаемых форм могут решаться некоторые вопросы палеоэкологии и палеогеографии.

Сравнительно-морфологическое изучение гидростатического аппарата, его устройства и принципа действия у современных головоногих моллюсков и белемнитов дает возможность восстановить ряд черт образа жизни последних, в частности предельные глубины их обитания, способность к горизонтальным и вертикальным миграциям и связь с дном. Далее, как логическое завершение, следует расшифровка условий и характера накопления осадков /меловых и глауконосовых пород/, в которых белемниты чаще всего встречаются в изобилии.

ВЫВОДЫ

1. Особенности жидкостно-газовой гидростатики предполагают существование белемнитов на небольших глубинах, не превышающих первые сотни метров. Они населяли в основном мелководные шельфовые моря, и большинство из них никогда не опускалось ниже 200-300м.

2. По своей экологии белемниты были придонными хищниками, постоянно и активно кочующими в море в поисках пищи. Гидродинамические особенности их строения позволяли белемнитам легко и быстро плавать, преимущественно хвостом вперед, что наводит на мысль о существовании сезонных миграций, подобных тем, которые совершают некоторые современные кальмары и каракатицы. Однако в отличие от пелагических кальмаров белемниты едва ли могли совершать периодические суточные вертикальные миграции вследствие несовершенства своей гидростатики, и это их более сближает с придонно-пелагическими каракатицами.

3. Наличие ростров в осадках верхнего мела может служить свидетельством того, что эти осадки формировались на глубинах порядка первых сотен метров / до 200-300м /, т.е. эпиконтинентальные

бассейны Русской платформы и сопредельных областей в верхне-меловую эпоху были мелководными.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е е в Ю.Г. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М., 1963.
- А р х а н г е л ь с к и й А.Д. Верхнемеловые отложения востока Европейской России, Материалы для геологии России, 25. Пб., 1912.
- А р х а н г е л ь с к и й А.Д., Ш а т с к и й Н.С., М е н ь е р В.В. и др. Краткий очерк геологической структуры и геологической истории СССР. М.-Л., 1937.
- Б е к л е м и ш е в К.В., П е т р и к о в а М.И., С е м м ы н а Г.И. О причине плавучести планктонных диатомовых. - В кн: Тр.Ин-та океанологии, 51, 1961.
- Б у щ и н с к и й Г.И. Литология меловых отложений Днепровско-Донецкой впадины. - В кн.: Тр. Ин-та геол.наук АН СССР 156.М., 1954.
- З у е в Г.В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. "Наукова думка", К., 1966.
- З у е в Г.В., М а х л и н В.З. О функциональном значении ростра у актинокамаксов.-Палеонт. журн., 1, 1965.
- К а з а к о в А.В. Глауконит. - В кн.: Тр. Ин-та геол. наук АН СССР, 152, сер. геол. № 64/. М., 1957.
- К е л л е р Б.М. Микрофауна верхнего мела Днепровско-Донецкой впадины.-Бюлл.Москов.об-ва испытат.природы, отд.геол. 13, 4.М., 1965.
- К р ы м г о л ь ц Г.Я. Подкласс Eudocochlia. Внутреннераквинные. Основы палеонтологии. II. Моллюски-головоногие. М., 1958.
- Л и т в и н е н к о А.Я. К познанию глауконитов. Литология и полезные ископаемые, 2. М., 1965.
- Н а й д и н Д.Л. Верхнемеловые белемниты /семейство *Belemitellidae* Pavlow/Русской платформы и сопредельных областей. Автореф.докт.дисс.М., 1965.
- П у о т о в а л о в Л.В. Петрография осадочных пород, ч.2. М.Л., 1940.
- С е в е р ц о в А.Н. Морфологические закономерности эволюции.- В кн.: Собр. сочинений. Т.5. М.-Л., 1949.
- Т в е н х о ф е л У.Х. Учение об образовании осадков.ОИТИ, М.Л., 1936.

- A b e l O. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiata. Jena, 1916.
- A d a m W.a.Rees W. A review of the Cephalopod family Sepiidae. London, 1966.
- B e r g q u i s t U.R., C o b b a n W.A. Mollusks of the Cretaceous.- Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. Mem. Geol. Soc. America, 67, 2. Washington, 1957.
- B i d d e r A.M. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly nautilus.-Nature, 196, 4853, 1962.
- B r u u n A.F. The biology of Spirula spirula (L.) Dana Rep., 4, 24, 1963.
- C a y e u x L. Contribution a l'etude micrographique des terrains sedimentaires. I. Craie du bassin de Paris. - Ann. Soc. Geol. du Nord, 4, livre 2, 1897.
- C l a r k e C.L. a. W e r t h e i m G.K. Measurements of illumination at great depths and night in the Atlantic ocean by means of a new bathyphotometer.- Deep - Sea Research, 3, 3, 1956.
- D e n t o n E.J. The buoyancy of fish and cephalopoda. - Progr. Biophys., 2, 1961.
- D e n t o n E.J., G i l p i n - B r o w n J.B., H o w a r t h J.V. The osmotic mechanism of the cuttlebone.- J. mar. biol. Ass. U.K., 41, 2, 1961.
- D e n t o n E.J., S h a w T.I., G i l p i n - B r o w n J.B. Bathyscaphoid squid.- Nature, 1810, 4652, 1958.
- D e n t o n E.J. a. G i l p i n - B r o w n J.B. The buoyancy of the cuttlefish, Sepia officinalis. - J.mar. biol. Ass. U.K., 41, 2, 1961.
- D e n t o n E.J. a. G i l p i n - B r o w n J.B., On the buoyancy of the pearly Nautilus.-Journ. of Physiology, 168, 1963.
- F a b r e S. Le Cretace Superieur de la Basse Provence Occidentale. I. C nomanien et Turonien. - Ann. Fac. sci. Marseille, 2, ser. 14, 1940.
- G r o s s F. a. Z e u t h e n E. The buoyancy of plancton diatoms: a problem of cell physiology.-Proc. Roy. Soc.,B., 135, 1948.
- J o y s e y K.A. Life and its environment in ancient seas. - Nature, 192, 4806, 1961.
- J u k e s - B r o w n e A.J. a. H i l l W. The Cretaceous rocks of Britain, 2-3. - Mem. Geol. Survey Great Britain, 1904.

- K r o g h A. Osmotic regulation in Aquatic Animals. Cambridge Comparative Physiol. Ser., Cambridge Univ. Press, 1939.
- N a e f A. Die fossilen Tintenfische. Jena, 1922.
- R o g e r J. Acanthoteuthis (Belemnoteuthis) syriacea n. sp. Cephalopode Dibranche du Cretace superieur de Syrie. - Bull. Soc. Geol. France, ser. 5, 2. Paris, 1944.
- W o o d s U. The Mollusca of the Chalk Rock. Pt. 2. - Quarterly Journ. Geol. Soc. London, 53, 1897.