

УДК 564.53: 551.76

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ АПТИХОВ (MOLLUSCA)

©2008 г. М.А.Рогов

Геологический институт РАН

Поступила в редакцию 03.03.2007 .

Принята к печати 08.09.2007 г.

Аптихи – парные двустворчатые образования, ассоциирующиеся с раковинами аммоноидей. За почти двухсотлетний срок изучения этой группы было предложено около 20 различных интерпретаций аптихов. В последние годы преобладают два подхода: аптихи рассматриваются как элемент челюстного аппарата аммоноидей или (более традиционно) в качестве крышечек аммонитов. В настоящей работе предлагается рассматривать юрско-меловые кальцитовые аптихи в качестве раковин паразитических двустворчатых моллюсков. Основанием для данного вывода служат как недавние находки двустворчатых моллюсков, паразитирующих на осьминогах, так и обнаружение на образцах аптихов хорошей сохранности из верхней юры Европейской части России слабых отпечатков мускулов и мантийной линии, аналогичных таковым двустворчатых моллюсков.

Аптихи – пожалуй, одни из самых загадочных образований, связанных с моллюсками. Это - парные образования с развитыми в различной степени кальцитовым и органическим слоями. В настоящее время аптихи рассматриваются как элементы челюстного аппарата аммоноидей (Lehmann, 1972; Landman et al., 2006) и реже как их крышечки (Engeser, Keupp, 2002; Keupp, 2007), хотя за почти двухсотлетний срок изучения аптихов было предложено около 20 различных интерпретаций (см. обзор у Trauth, 1927). Аптихи рассматривались как остатки червей-сипункулид или голотурий. Многие авторы отождествляли их с раковинами двустворчатых моллюсков (детальные доводы в пользу этой гипотезы см у Parkinson, 1811; также Voltz, 1937), другие считали частями гладиуса колеоидей, относящихся к сепиидам или теутидам (Strickland, 1845). Начиная с конца XIX века большинство авторов стало склоняться к тому, чтобы считать аптихи крышечками аммоноидей, гомологичными капюшону современного наутилуса. Эта гипотеза получила всеобщее признание после работ Ф. Траута (Trauth, 1927, 1930, 1937). Однако в 70х годах благодаря исследованиям У. Лемана (Lehmann, 1972) стала приобретать всё больше сторонников гипотеза, согласно которой аптихи являются элементами челюстного аппарата аммоноидей. В то же время сложности интерпретации ряда морфологических элементов аптихов (таких как пористая внутренняя структура, наличие у многих форм развитой скульптуры и даже следов окраски – см. Engeser, Keupp, 2002; Keupp, 2007) в последнее время вновь привели исследователей к мнению, что подобные образования сложно интерпретировать в качестве челюстей и даже породили компромиссную гипотезу, согласно которой аптихи выполняли обе функции, то являясь челюстями, то за-

крывая устье раковины аммонита (Lehmann, Kulicki, 1990).

Таким образом, неоднозначность интерпретации функции аптихов завела в тупик: обе наиболее популярные гипотезы имеют немало слабых сторон и необъяснимых противоречий.

В последние годы аптихи юры Русской платформы и прилегающих районов Арктики стали предметом пристального внимания исследователей (Рогов, 2004 а,б; Рогов, Гуляев, 2003; Рогов, Михайлова, 2006; Mitta, Keupp, 2004 и др.). Среди верхнеюрских аптихов, которые отличаются хорошей сохранностью, было обнаружено несколько экземпляров, изучение которых позволило выявить отпечатки специфических структур, которые ранее у аптихов не наблюдались (рис. 1). Больше всего эти образования напоминали слабо выраженные отпечатки мускулов, соединенные тонкой мантийной линией. Однако подобное строение мускулатуры нехарактерно для челюстей или защитных образований вроде крышечки гастропод (см. сравнение с аптихами в работе Seilacher, 1993) и капюшона наутилуса. Больше всего найденные отпечатки мускулов напоминали такие двустворчатых моллюсков, относящихся к Anodonta. Однако резкие отличия во внутренней структуре раковины двустворок и аптихов и в строении смычного края, а также отсутствие образований, способствующих более устойчивому положению створок друг относительно друга (связка, зубной аппарат) противоречили данному предположению. И ещё один вопрос остается нерешённым: если аптихи являются двустворчатыми моллюсками, то почему они обычно ассоциируются с раковинами аммонитов, причём обычно занимают в них определенное положение?

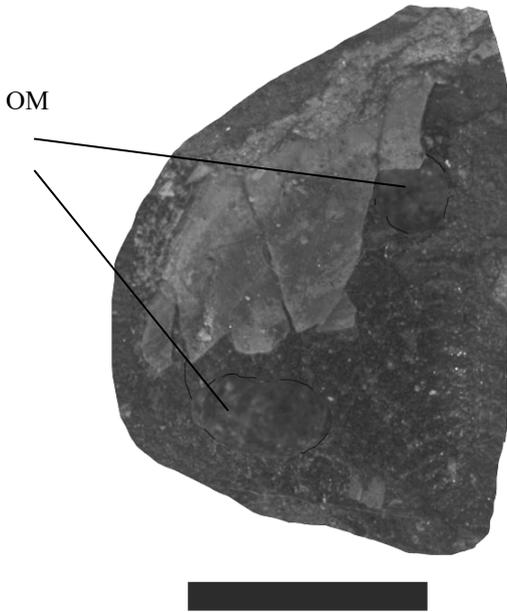


Рис.1. *Praestriptychus* sp., экз. ГИН МК 2475, верхний оксфорд (зона *Alternoides*), Михаленино (Костромская область). OM – отпечатки мускулов; шкала = 1 см.

Подтверждение гипотезы о возможной близости аптихов двустворчатым моллюскам было получено с неожиданной стороны. Почти одновременно у осьминогов восточного побережья Тихого океана (Campos, 2007) и Атлантики (Boletzky, 2007) в воронке были обнаружены небольшие (размером до 0,5 см) уплощённые кальцитовые раковины, тщательное изучение которых позволило установить, что они принадлежат специфическим двустворчатым моллюскам, относящимся к новому, пока не описанному семейству. С. Болецкий (Boletzky, 2007) установил, что спе-

цифический образ жизни наложил неизгладимый отпечаток на строение раковин этих двустворчатых моллюсков.

Отсутствие угрозы со стороны хищников и обилие пищи привело к тому, что раковины этих двустворок не закрываются. Другим следствием подобного способа существования стала почти полная редукции связки и упрощение строения смычного края. Поскольку в воронке осьминогов раковины двустворок располагались вдоль водотока, это, по мнению Болецкого, явилось причиной того, что их смычный край стал почти прямым. Строение жабр данных двустворчатых моллюсков показало, что они близки к отряду беззубых двустворок. Ещё один интересный факт, о котором мельком упомянул Х.Кампос (Campos, 2007) – то, что внутри раковинки паразитических двустворок пронизаны порами. Казалось бы, зачем нужно облегчать раковину, которой, наоборот, лучше быть более тяжёлой, чтобы противостоять токам воды? Однако Кампос обнаружил, что в некоторых порах сохранились остатки органических тяжёлых, выходящих на поверхность раковины. Их химическое изучение показало, что состав данных тяжёлых близок к составу биссуса других двустворок (таких, как *Mytilus*). Таким образом, можно предположить, что они служили для более плотного прикрепления раковин к поверхности воронки осьминога.

Интересно, что паразитическая жизненная форма у моллюсков мало распространена, однако редкие моллюски-паразиты принадлежат именно к двустворчатым. Так, личинки пресноводных беззубок являются паразитами рыб.

Мелкий размер и примитивное строение

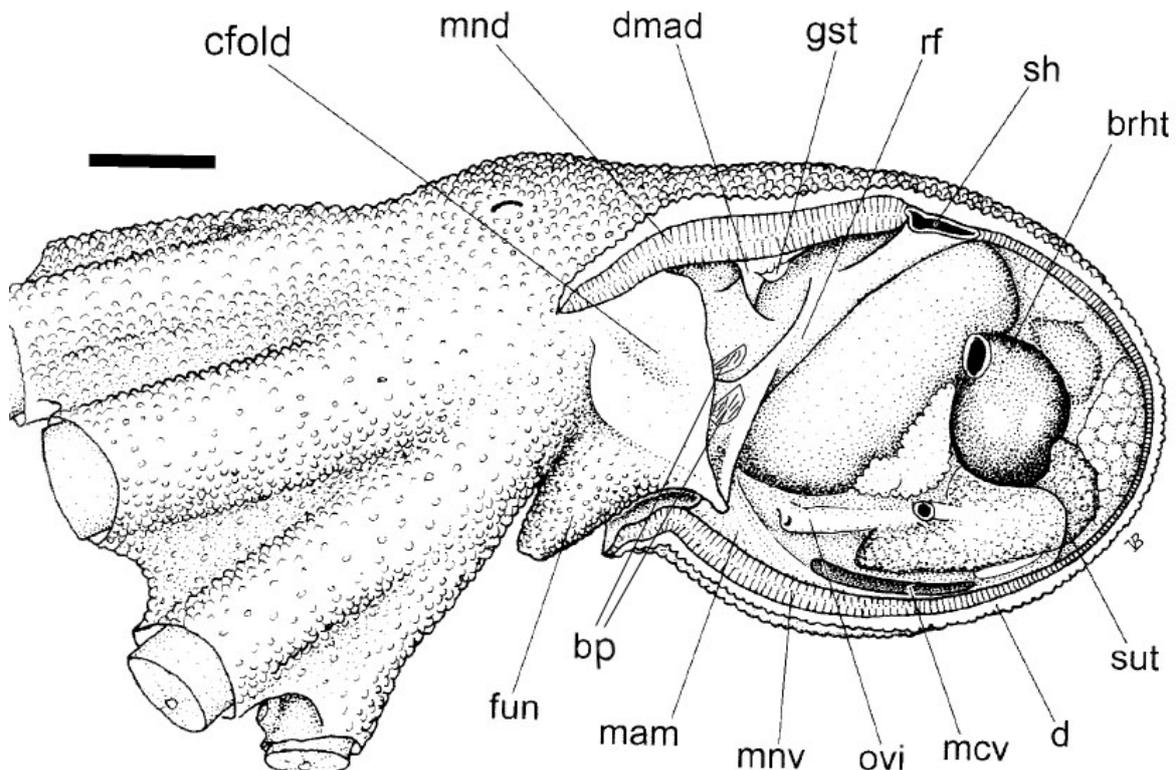


Рис.2. Строение осьминога *Vatryolypus* с мелкими раковинами паразитических двустворчатых моллюсков (обозначены на рисунке как bp) в воронке (из Campos, 2007, рис. 3), масштаб=1 см.

двустворок - паразитов осьминогов, отмечаемые С. Болецким (Boletzky, 2007), могут быть связаны с происхождением этих своеобразных моллюсков от свободноживущих предков путём неотении. Можно предположить, что сначала только личинки двустворок являлись паразитами головоногих, потом облигатная стадия паразитизма стала проявляться и у взрослых форм и, наконец, эти двустворки перешли к полностью паразитическому образу жизни.

Что же можно сказать про аптихи с отпечатками мускулов, найдённые в юре Русской платформы? Они напоминают формы, описанные Болецким и Кампосом, а частая встречаемость аптихов внутри раковин аммонитов легко объясняется, если предположить, что аптихи являлись двустворчатыми моллюсками, паразитирующими на аммонитах.

Признание этой гипотезы по-новому позволяет взглянуть на попытки реконструировать филогенез аммонитов, опираясь на данные о строении аптихов (см. Рогов, 2004; Engeser, Keupp, 2002). Хорошее соответствие определенных групп аптихов с теми или иными семействами аммонитов может быть связано с параллельной эволюцией аптихов и аммонитов. Признание того, что аптихи не являются напрямую связанными с аммонитами позволяет предложить новую интерпретацию неоднократного появления морфологически близких аптихов, связанных с разными группами аммоноидей. Появление специфических аптихов с гранулированной поверхностью у байосских паркинсонид (*Granulartychus*), келловейских космоцератид (*Kostomogranulartychus*) и кимеридж-титонских атаксицератид (*Strigogranulartychus*, см. Schweigert, 2000; Рогов, 2004), а также идентичное строение (и даже присутствие одних и тех же сменяющих друг друга во времени типов скульптуры) аптихов у заведомо неродственных *Vaculites* и *Oppeliidae* может быть легко объяснено, если предположить, что в данном случае имеет место переход паразита от одного хозяина (вымирающего) к другому. При этом значительные интервалы, разделяющие время существования, к примеру, паркинсонид, космоцератид и атаксицератид, по всей видимости, могут отвечать кризисным этапам эволюции паразитирующих двустворок, когда их численность была ничтожной. Это аналогично Лазарь-таксонам (*Lazarus taxa*), то исчезающим из геологической летописи, то вновь появляющимся в ней. Соответственно, загадочные находки аптихов *Lamellartychus* в жилой камере *Ptychophylloceras*, объясняемые Энгезером и Койпом (Engeser, Keupp, 2002) заносом аптихов внутрь раковины уже после гибели аммонита можно также объяснить редким случаем, когда паразит смог поселиться на не свойственном ему хозяине (*Lamellartychus* характерны исключительно для аммонитов из подотряда *Naploceratina*). Не исключено, что в периоды кажущегося исчезновения тех или иных таксонов аптихов из палеонтологической летописи

эти двустворки могли временно переходить к свободному существованию.

На Русской платформе аптихи, несущие специфические признаки двустворчатых моллюсков, были обнаружены пока только в оксфордских отложениях (их подробное описание даётся в другой работе (Захаров, Рогов, в печати)), и один экземпляр был обнаружен в коллекции волжских аммонитов с архипелага Шпицберген (рис. 3).

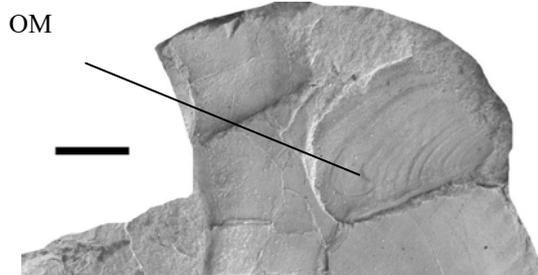


Рис. 3. *Laugeites parvus* с *Praestriartychus* sp. в жилой камере, ГИН МК 2406, Шпицберген, разрез Фестинген, слой 1/131, 13,5 м выше подошвы. Средне-волжский подъярус, зона *groenlandicus*. Масштаб = 1 см; OM – отпечаток мускула.

Возникает вопрос, насколько родственны юрские аптихи – паразиты аммоноидей и современные двустворчатые моллюски, паразитирующие на осьминогах? С одной стороны, можно предположить параллельный переход к паразитическому существованию представителей нескольких групп двустворок, которые конвергентно приобрели сходные черты строения раковины. С другой стороны, интересно, что из современных головоногих подобные паразиты обнаружены только у осьминогов, которые рассматриваются (Л.А. Догужаева, личн.сообщ. 2007 г.) как наиболее близкие аммонитам современные головоногие. Конечно, аммониты не являются предками осьминогов, чьё родство с раннеюрскими теутидами было убедительно продемонстрировано В.А.Бизиковым (Bizikov, 2004), однако близость их предков к предкам аммонитов и сходный образ жизни части осьминогов и аммонитов мог привести к тому, что двустворки, первоначально являющиеся паразитами аммонитов, в дальнейшем стали паразитировать и на осьминогах. Когда это произошло – сказать трудно. Во всяком случае, в средней юре уже существовали осьминоги, морфологически почти неотличимые от современных (Fischer, Riou, 1982).

Вполне возможно, что паразитами осьминогов могли являться некоторые аптихи, чья приуроченность к аммонитам не установлена.

В любом случае, эта загадочная группа двустворок ещё ждёт детального исследования.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 06-05-64284. Автор также выражает свою признательность Л.А.Догужаевой и В.А.Бизикову, а также Д.Н.Киселеву и А.П.Ипполитову, которые взяли на себя труд просмотреть ранние версии работы и сделали

ряд ценных замечаний. Я также признателен С. Болецкому (S. Boletzky, Marseille) за дискуссию относительно палеобиологии головоногих и двустворчатых моллюсков, а В.А.Захарову – за важные дополнения к данным о двустворчатых моллюсках, приводимых в данной работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

- Захаров В.А., Рогов М.А. Необычные паразитические двустворки в юрских отложениях Европейской части России // Докл. РАН. 2008. (в печати)
- Рогов М.А. Средне- и позднекелловейские аптихи (Ammonoidea) Русской плиты // Палеонт. журн. 2004. №1. С.26-33.
- Рогов М.А. Аптихи из волжского яруса Русской платформы // Палеонт. журн. 2004. №2. С.28-34.
- Рогов М.А., Гуляев Д.Б. О первой находке аптихов у представителей подсемейства Proplanulitinae (Perrisphinctina, Ammonitida) // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 45-48.
- Рогов М.А., Михайлова И.А. Новые находки аптихов (Ammonoidea) в пограничных отложениях юры и мела и их значение для систематики аммонитов // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Материалы Всероссийского совещания. Ответственные редакторы: И.С. Барсков, Т.Б. Леонова. М.: ПИН РАН, 2006. С.34-36.
- Bizikov V.A. The shell in Vampyropoda (Cephalopoda): morphology, functional role and evolution // Ruthenica. 2004. Suppl.3. P.3-88.
- Boletzky S. On the first records of small parasitic bivalves within the mantle of Octopoda // Fish. Bull. 2007. V.105. no.2. P.313-317.
- Campos J. Primero registro de los parasitos bivalves del pulpos de Uruguay // Comun. Soc. Malacol. Uruguay. 2007. no.90. P. 3-17.
- Engeser T., Keupp H. Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda) // Lethaia. 2002. V.35. no.1. P.79-96.
- Fischer J.-C., Riou B. Le plus ancien poulpe connu (Cephalopoda, Dibranchiata), *Proteroctopus ribeti* nov. gen., nov. sp., du Callovien de l'Ardèche (France) // Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris. 1982. T.295 (ser.II). P.277-280.
- Keupp H. Complete ammonoid jaw apparatuses from the Solnhofen plattenkalks: implications for aptychi function and microphagous feeding of ammonoids // N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 2007. Bd.245. P.93-101.
- Landman N.H., Tsujita C.J., Cobban W.A., et al. Jaws of Late Cretaceous Placenticeratid Ammonites: How Preservation Affects the Interpretation of Morphology // American Museum Novitates. 2006. no.3500. 48 p.
- Lehmann U. Aptychen als Kieferapparate der Ammoniten // Palaontol. Z. 1972. B. 46. H. 1-2. S. 34-48.
- Lehmann U., Kulicki C. Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula // Lethaia. 1990. V.23. no.4. P.325-331.
- Mitta V.V., Keupp H. Ammoniten-Kiefer aus dem Callovium Russland // Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg. 2004. H.88. S.125-134.
- Schweigert G. Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1998. № 267. 61 S.
- Strickland H.E. On certain Calcareo-corneous Bodies found in the outer chambers of Ammonites // Quarterly Journal of the Geological Society 1845. V.1. P.232-235.
- Trauth F. Aptychenstudien. 1. Über die Aptychen im Allgemeynen//Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1927. B. 41. S. 171-259.
- Trauth F. Aptychenstudien. 5. Die Aptychen des Dogger // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1930. B. 44. S. 315-405.
- Trauth F. Die Praestriptychi und Granulaptychi des Oberjura und der Unterkreide // Palaontol. Z. 1937.B.19. S. 134-162.
- Voltz P.L. Erste Notiz über das Genus *Aptychus*// N. Jb. Miner., Geognosie, Geol. und Petrefaktenkunde. 1837. S. 304-312.

New data on the systematic position of aptychi (Mollusca) Rogov M.A.

Aptychi are bivalve shells associated with ammonites. For last two centuries more than 20 hypotheses concerning their nature were proposed. During last decades two major approaches to paleobiological interpretation of aptychi were prevail: these fossils has been considered as parts of ammonite jaws or (traditionally) as ammonite operculum. This paper provides new interpretation of aptychi as parasitic bivalves. This conclusion based upon recent records of parasitic bivalves within octopod hyponome as well as weak muscle attachments on the aptychi gathered from the Upper Jurassic deposits of European Russia.

