

ПРИЖИЗНЕННЫЕ ПОВРЕЖДЕНИЯ НА РАКОВИНАХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ СЕМЕЙСТВА ANCYLOCERATIDAE ИЗ АПТА УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Мироненко Александр Александрович

Геологический институт РАН, г. Москва

Самарское палеонтологическое общество

Стеньшин Илья Михайлович

Ундоровский палеонтологический музей им. С.Е. Бирюкова

Шумилкин Игорь Анатольевич

Палеонтолог, г.Ульяновск

Аннотация. Палеопатологии редко встречаются на раковинах гетероморфных аммонитов. Особенно редки они у представителей семейства Ancyloceratidae. Авторами изучена коллекция из 15 образцов *Audolicer* и *Proaustralicer* с прижизненными повреждениями. Согласно современной классификации палеопатологий они относятся к типам *Forma aegra substructa* и *Forma aegra verticata*, а хищниками, нанесшими эти повреждения, были соответственно рыбы и головоногие моллюски — колеоидеи.

Ключевые слова: аммониты, Ульяновская область, прижизненные повреждения, палеопатологии, Ancyloceratidae

SUBLETHAL INJURIES ON SHELLS OF HETEROMORPH AMMONITES OF THE FAMILY ANCYLOCERATIDAE FROM THE APTIAN OF THE ULYANOVSK REGION

Mironenko Aleksandr Aleksandrovich

Geological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow

Samara Paleontological Society

Stenshin Ilya Mikhailovich

Undorovsky Paleontological Museum named after S.E. Biryukov

Shumilkin Igor Anatolyevich

Paleontologist, Ulyanovsk

Annotation. Paleopathologies are rare on the shells of heteromorph ammonites. They are especially rare in representatives of the family Ancyloceratidae. The authors studied a collection of 15 specimens of *Audolicer* and *Proaustralicer* with sublethal injuries. According to the current classification of paleopathologies, they belong to the *Forma aegra substructa* and *Forma aegra verticata* types, and the predators that caused these damages were fish and cephalopods, respectively.

Keywords: ammonites, Ulyanovsk region, sublethal injuries, paleopathology, Ancyloceratidae

Раковины ископаемых головоногих моллюсков аммонитов несут на себе следы различных неблагоприятных событий, происходивших с их обладателями, таких как нападения хищников, травмы и болезни. В результате нападений и травм на раковинах оставались характерные повреждения, а болезни или неблагоприятные условия окружающей среды приводили к формированию

различных аномалий в ходе строительства раковины — все эти отклонения от нормального роста называются палеопатологиями. Изучение палеопатологий помогает понять палеобиологию и палеоэкологию аммонитов: уточнить их анатомию и механизм строительства раковины, а также выяснить, в какие пищевые цепи были включены эти моллюски. В зависимости от того, какие хищники атаковали тех или иных аммонитов, можно реконструировать их образ жизни и окружающую среду, в которой они обитали.

Различные прижизненные повреждения, оставленные хищниками на раковинах аммонитов неоднократно оказывались в центре внимания исследователей [1, 2, 3]. Однако различные таксоны аммонитов до сих пор изучены в этом плане крайне неравномерно. Так, очень мало известно о прижизненных повреждениях у гетероморфных аммонитов подотряда Ancyloceratina. Анцилоцератины — потомки надсемейства Perisphinctoidea — были широко распространены в морях мелового периода и отличались крайне разнообразной формой раковины, зачастую очень сильно отклонявшейся от классического планоспирального навивания, типичного для большинства аммоноидей. Раковины гетероморфных аммонитов очень часто несут на себе скульптуру, состоящую из выраженных бугорков и острых шипов, которая многими исследователями интерпретируется как средство защиты от хищников. Однако повреждения на раковинах, оставленные этими хищниками, хорошо известны лишь в нескольких группах гетероморфных аммонитов. Так, многочисленные залеченные и смертельные травмы описаны на раковинах аммонитов семейств Scaphitidae и Baculitidae. Также хорошо изучены прижизненные повреждения у гетероморфных аммонитов рода *Ptychoceras*. У этих аммонитов детальное исследование залеченных травм позволило опровергнуть бывшую в свое время популярной гипотезу о наличии у них наружной мантии, так как оказалось, что повреждения птихоцерасы залечивали изнутри жилой камеры, как и все остальные аммониты [2, 4].

А вот у представителей семейства Ancyloceratidae прижизненные повреждения до сих пор были описаны только у двух экземпляров аммонитов из нижнего апта Ульяновской области — у *Audolicer renauxianum* и *Proaustralicer tuberculatum* [1, 2]. В данной публикации мы описываем прижизненные повреждения на раковинах нижнеаптских анцилоцератид рода *Audolicer* и *Proaustralicer*. Изученный материал представляет собой в основном фрагменты раковин, выявленные в ходе обширных сборов ископаемой фауны, проведенных на территории Ульяновской области с начала 1990-х годов по настоящее время. Раковины происходят из мергелистых конкреций уровня A12 [5] глинистой толщи нижнеаптского возраста (зона *Deshayesites deshayesi*/*Audolicer renauxianum*). Палеопатологии были обнаружены на 17 экземплярах.

Изученные экземпляры представляют собой преимущественно жилые камеры с сохранившимися прямой частью (ствол) и крючковидной приустьевой частью. Два экземпляра представляют собой полные раковины, а еще два являются фрагментами фрагмоконов. Палеопатологии на изученных раковинах представляют собой либо заметные нарушения ребристости (изменение направление ребер, их формы и высоты), либо длинные продольные шрамы, идущие в сторону устья. Значительные нарушения в форме и расположении ребер обнаружены у двенадцати экземпляров, при этом у десяти из них хорошо видно, где именно возникает эта аномалия. Ей предшествует участок раковины с хорошо заметными изломами, часто довольно глубокими. Согласно разработанной Г. Хёлдером классификации палеопатологий [6], такие повреждения носят название *Forma aegra substructa* (рис. 1). Они возникали, когда хищник выламывал часть края временного устья раковины и в дальнейшем некоторое время раковина росла неравномерно (так как рост шел не от ровного устья, а от изломанного на разную глубину края).

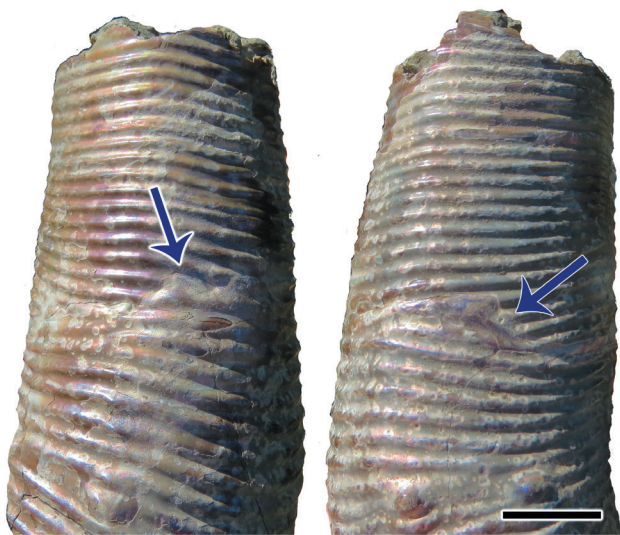


Рис. 1. Фрагмент раковины *Audouliceras renauxianum* с *Forma aegra substructa* (повреждение на боковых сторонах раковины отмечено стрелочками). Длина масштабного отрезка 2 см.

Второй по распространенности тип повреждений, обнаруженный у изученных гетероморфов, представляет собой узкие, но длинные шрамы, продолжающиеся от места возникновения до конечного устья. Такие повреждения называются *Forma aegra verticata* (рис. 2), их причиной также была атака хищника, но в этом случае хищник не пытался разломать край временного устья на большой площади, а наносил быстрый точечный удар, в надежде схватить высывающегося из раковины моллюска. Если аммонит все-таки успевал вырваться и втянуться в раковину, край его мантии часто оказывался поврежден. Так как раковина строится именно мантийным краем, сформировавшийся на мантии рубец впоследствии отражался на строящемся участке раковины в виде продольного шрама.

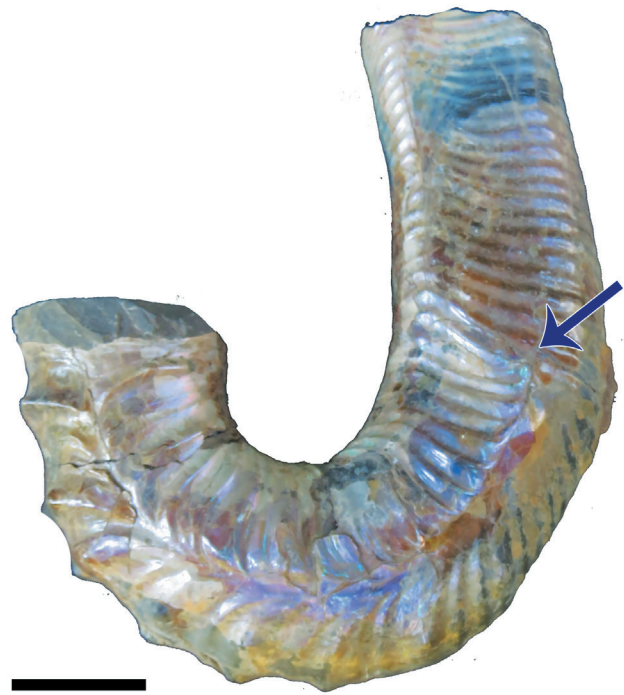


Рис. 2. Фрагмент раковины *Audouliceras renauxianum* с *Forma aegra verticata* (место повреждения отмечено стрелочкой). Длина масштабного отрезка 3 см.

У одного экземпляра *Audouliceras* в основании ствольной части виден необычный мозолевидный наплыв, выше которого расположен изломанный край временного устья. Эта аномалия относится к типу *Forma aegra inflata* (рис. 3). Механизм ее образования тот же, что и у *f.a. substructa* (атака хищника на край раковины) однако, в отличие от данного типа палеопатологий, в случае *f.a. inflata* был поврежден не только край устья, но и край мантии, и возникшее в нем воспаление оказалось отражено на новом, формирующемся участке раковины. Это воспаление по-видимому привело и к изменению направления роста — плоскость ствола отклонилась от плоскости навивания фрагмокона.

Повреждения, аналогичные *f.a. substructa* и *f.a. inflata*, на раковинах современных наутилусов оставляют рыбы и в более редких случаях крупные ракообразные. Следуя принципу актуализма, палеонтологи предполагают, что и в случае таких повреждений на раковинах аммонитов, они были нанесены рыбами. Изучение травм на раковинах *Audouliceras* и *Proaustraliceras* показывает, что чаще всего они страдали именно от атак рыб, которые нападали на них со стороны устьевого края, но не могли разрушить раковину на большом расстоянии от устья. Лишь в одном случае крупные размеры повреждения и его расположение на вентральной стороне крючковидно изогнутой части раковины заставляют предположить, что нападающим мог быть крупный рак.

Повреждения, относимые к *f.a. verticata* явно связаны с атаками каких-то стремительных хищников, при этом не способных ломать раковину. Скорее всего, это были внутрираковинные головоногие — белемниты, либо предки осьминогов и кальмаров. Они были вооружены мощными клювами, но эти клювы полностью



Рисунок 3. Раковина *Audouliceras renauxianum* с *Forma aegra inflata* (место повреждения отмечено стрелочками). Длина масштабного отрезка 3 см.

состояли из хитина, что несомненно затрудняло разламывание прочной стенки раковины аммонитов.

Стоит отметить, что в абсолютном большинстве случаев повреждение расположено на стволе раковины, часто ближе к началу изогнутой части. Ни одного шрама или примера аномальной ребристости, которые переходили бы с планоспирального фрагмокона на прямой ствол раковины нам обнаружить не удалось. На образце *Audouliceras* с прижизненным повреждением, ранее изображенным в литературе, травма также находится в нижней части ствола [1]. Все это говорит о том, что скорее всего, именно во время строительства ствола и начала изогнутой части конечной жилой камеры, представители *Ancyloceratidae* были наиболее уязвимы для хищников. Происходило это либо в силу снижения подвижности раковины, которая уже потеряла планоспи-

ральную форму, но еще не стала анцилоконом, либо из-за увеличения заметности таких раковин (возможно, в силу смены места обитания). То, что абсолютное большинство повреждений на раковинах анцилоцератид были нанесены пелагическими хищниками — рыбами и колеоидеями — свидетельствует о том, что эти аммониты, по крайней мере на стадии строительства стволового участка раковины, обитали в толще воды.

Изучение патологических образцов и их сравнение с нормальными экземплярами, не несущими следов атак хищников, показывает, что у них в некоторых случаях укорочена стволовая часть, причем изгиб начинается сразу после травмированного участка. Это свидетельствует о том, что стресс из-за повреждения раковины или мантии мог приводить к искажению нормального хода онтогенеза аммонита. Неизвестно, какое влияние это оказывало на жизнь взрослой особи, но можно предположить, что укорочение стадии строительства ствола позволяло аммонитам быстрее покинуть зону риска, связанную с формированием именно этой части раковины.

Список литературы:

1. Keupp H. Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden // Berliner paläobiologische Abhandlungen. 2012. Bd. 12.S. 1–390
2. Hoffmann R. et al. Recent advances in heteromorph ammonoid palaeobiology // Biological Reviews. 2021. V. 96. №. 2. P. 576–610.
3. Мироненко А.А. Прижизненные повреждения на раковинах юрских аммонитов Центральной России // Труды ГИН РАН. 2017. Вып. 615. С.183–208.
4. Мироненко А.А. Прижизненные повреждения на раковинах аптских (ранний мел) аммонитов рода *Ptychoceras* из Северного Кавказа // Палеострат-2019. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. 2019. С. 45–46.
5. Шумилкин И.А. «Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков» // В.А.Кругликова, О.Е. Бородина, Р.Г. Миниахметов (Ред.). Моменты биостратиграфии гетероморфных аммонитов в отложениях нижнего апта Ульяновского Поволжья. Ул.: ГУП «Печатный двор», 1999. С. 132–134.
6. Hölder H. Über Anomalien an jurassischen Ammoniten // Paläontologische Zeitschrift. 1956. Bd. 30. Hft. 1. P. 95–107.