

ISSN 0032-874X

ПРИРОДА

2 18



Главный редактор
академик, доктор физико-математических наук **А.Ф.Андреев**

Заместитель главного редактора
доктор физико-математических наук **А.В.Бялко**

доктор биологических наук **А.С.Апт**, доктор геолого-минералогических наук **А.А.Арискин**, член-корреспондент, доктор физико-математических наук **П.И.Арсеев**, **О.О.Астахова**, доктор биологических наук **Ф.И.Атауллаханов**, член-корреспондент, доктор юридических наук **Ю.М.Батурич**, доктор биологических наук **Д.И.Берман**, доктор биологических наук **П.М.Бородин**, **М.Б.Бурзин**, доктор физико-математических наук **А.Н.Васильев**, член-корреспондент, доктор филологических наук **В.И.Васильев**, кандидат биологических наук **М.Н.Воронцова**, доктор физико-математических наук **Д.З.Вибе**, кандидат физико-математических наук, доктор биологических наук **М.С.Гельфанд**, академик, доктор физико-математических наук **С.С.Герштейн**, профессор **А.Глухов** (**A. Glukhov**, США), академик, доктор физико-математических наук **Г.С.Голицын**, доктор химических наук **И.С.Дмитриев**, кандидат биологических наук **С.В.Дробышевский**, академик, доктор физико-математических наук **Л.М.Зеленый**, академик, доктор биологических наук **Н.А.Зиновьева**, академик, доктор биологических наук **А.Л.Иванов**, профессор **Т.Йованович** (**T. Jovanović**, Сербия), доктор биологических наук **С.Л.Киселев**, кандидат географических наук **Т.С.Клювиткина**, член-корреспондент, доктор физико-математических наук **М.В.Ковальчук**, доктор биологических наук **С.С.Колесников**, **Е.А.Кудряшова**, профессор **Е.Кунин** (**E. Koonin**, США), доктор геолого-минералогических наук **А.Ю.Леин**, член-корреспондент, доктор биологических наук **В.В.Малахов**, профессор **Ш.Миталипов** (**Sh. Mitalipov**, США), доктор геолого-минералогических наук **Т.К.Пинегина**, доктор сельскохозяйственных наук **Ю.В.Плугатарь**, доктор физико-математических наук **М.В.Родкин**, академик, доктор биологических наук **Л.В.Розенштраух**, кандидат географических наук **Ф.А.Романенко**, академик, доктор физико-математических наук **А.Ю.Румянцев**, член-корреспондент, доктор биологических наук **Н.И.Санжарова**, доктор физико-математических наук **Д.Д.Соколов**, кандидат физико-математических наук **К.Л.Сорокина**, кандидат исторических наук **М.Ю.Сорокина**, **Н.В.Ульянова**, академик, доктор биологических наук **М.А.Федонкин**, академик, доктор физико-математических наук **А.Р.Хохлов**, академик, доктор физико-математических наук **А.М.Черепашук**, академик, доктор физико-математических наук **Ф.Л.Черноусько**, член-корреспондент, доктор химических наук **В.П.Шибяев**, **О.И.Шутова**, кандидат биологических наук **А.О.Якименко**

НА ПЕРВОЙ СТРАНИЦЕ ОБЛОЖКИ. Прекрасно сохранившиеся ископаемые остатки рыбы *Dapedium pholidotum* в жилой камере аммонита *Lytoceras ceratophagum*. Экспонат Музея первобытного мира имени Б.Гауффа (Хольцмаден, Германия). См. в номере: **Мироненко А.А.** *Раковины аммоидей в мезозойских экосистемах.* Фото автора

НА ЧЕТВЕРТОЙ СТРАНИЦЕ ОБЛОЖКИ. пляж на оз.Парисенто (Ямало-Ненецкий автономный округ). См. в номере: **Андреева И.В.** *Пляжи Западной Сибири.*

Фото А.Н.Романова



Раковины аммоноидей в мезозойских экосистемах

А.А.Мироненко

Геологический институт РАН (Москва, Россия)

Раковины древних головоногих моллюсков — наутилоидей и аммоноидей — служили не только их обладателям. После смерти моллюсков они превращались в удобные укрытия и жилища для различных донных животных, а прикрепляющиеся организмы использовали их в качестве субстрата. Трилобиты начали прятаться в раковинах наутилоидей на время линьки еще в раннем ордовике, но особенно активно раковины цефалопод, в первую очередь аммоноидей, различные морские обитатели начали использовать в юрском периоде. В мезозое возросли разнообразие и активность хищников, и многие животные стали нуждаться в надежных укрытиях. Но на заиленном дне мелководных континентальных морей не было практически никаких естественных убежищ, кроме раковин аммонитов. В юре и мелу эти раковины заселяли различные ракообразные и рыбы. В них откладывали свою икру гастроподы. Прикрепившись к ним, росли серпулиды, двусторчатые моллюски и брахиоподы. Раки-отшельники — известные обитатели раковин современных брюхоногих моллюсков — начинали свой эволюционный путь с заселения раковин аммонитов. Пожалуй, не будет сильным преувеличением предположить, что, если бы у аммонитов не было раковин, эволюция многих морских животных могла бы пойти другим путем, и тогда современная биосфера была бы несколько иной.

Ключевые слова: аммоноидеи, раковины, ракообразные, рыбы, экологические взаимоотношения, эпибионты, мезозой, юрский период.

Аммоноидеи — подкласс головоногих моллюсков, существовавший в морях с девона до самого конца мела, до великого вымирания, случившегося 66 млн лет назад. Они обладали раковинами, в общих чертах похожими на раковины современных наутилусов, но отличавшимися многими важными деталями строения: формой перегородок между камерами, расположением сифона, формой и числом мест прикрепления мускулатуры к раковине и т.д. Но главной особенностью аммоноидей было огромное разнообразие формы раковин. Быстрая эволюция и широкое распространение этих моллюсков позволили палеонтологам использовать их ископаемые раковины как важнейший инструмент в биостратиграфии для расчленения и корреляции морских осадочных толщ разных регионов планеты с исключительно высокой точностью.

Всех аммоноидей часто называют аммонитами, хотя формально аммониты — лишь один из отрядов мезозойских аммоноидей. Раковины аммонитов используются не только в палеонтологических или биостратиграфических исследованиях. Из них делают украшения и ювелирные изделия, применяют их в дизайне интерьеров, рисуют



Александр Александрович Мироненко, научный сотрудник лаборатории стратиграфии фанерозоя Геологического института РАН. Область научных интересов — палеобиология и палеоэкология аммоноидей и ископаемых наутилоидей.

на гербах населенных пунктов и на логотипах коммерческих компаний. В художественных фильмах раковину аммонита можно увидеть на столе какого-нибудь банкира или даже на стене в рыцарском замке. Но впервые вторичное использование раковин аммонитов началось задолго до появления человечества.

Обычно, когда говорят о роли аммонитов в палеозойских и мезозойских экосистемах, то речь идет о том, кто на них охотился и чем питались они сами. Но их роль не ограничивалась участием в пищевых цепях, без дела в экосистеме не оставались даже их пустые раковины, падавшие на дно морей после смерти их обладателей. Раковины становились субстратом для многочисленных прикрепляющихся организмов и убежищами для различных донных и придонных животных. Осо-

бую актуальность это получило в мезозое, когда на поверхности континентов раскинулись обширные мелководные моря, в илистом дне которых сложно было рыть норы и нигде было прикрепить. Кроме того, в мезозое существенно увеличились разнообразие и активность хищников (это событие даже называют «Мезозойской морской революцией» [1]), так что надежные убежища стали жизненно необходимы многим животным. И тут на помощь прикрепляющимся и зарывающимся животным, да и всем донным обитателям, нуждавшимся в убежищах, пришли аммониты. В некоторых случаях поселенцы не дожидались смерти аммонита, а селились на поверхности раковин еще при жизни их хозяев. Пожалуй, не будет сильным преувеличением предположить, что, если бы у аммонитов не было раковин, эволюция многих морских животных могла бы пойти другим путем, и тогда современная биосфера была бы несколько иной.

Наутилоидеи и трилобиты

Хотя статья посвящена организмам, селившимся на и в раковинах аммонитов, начать рассказ надо совсем не с них, потому что различные донные обитатели стали использовать пустые раковины головоногих моллюсков задолго до появления аммонитов — еще в раннем ордовике (а первые аммоноидеи возникли лишь в раннем девоне). Сами головоногие моллюски появились в кембрии, но поначалу это были маленькие и не очень многочисленные животные. Никаких данных о том, что их раковины как-то использовали другие организмы после смерти самих моллюсков, пока не обнаружено. Но уже в следующем — ордовикском — периоде появились цефалоподы с крупными и очень крупными раковинами, достигавшими у представителей отряда *Endocerida* длины 9 м. Такие гиганты были редки, но и обычные в то время раковины длиной 50–100 см становились замечательным убежищем для некоторых донных животных.

Чаще всего раковины ордовикских наутилоидеи использовали трилобиты [2]. Эти членистоногие, как и современные раки, периодически линяли, сбрасывая твердый панцирь, и на время роста и затвердевания свежих покровов нуждались в надежных убежищах. Такими убежищами как раз и оказывались жилые камеры раковин эндоцерид и других наутилоидеи. В них довольно часто находят сброшенные при линьке панцири, причем хорошая сохранность и взаимное расположение отдельных их частей, разделявшихся при линьке, свидетельствуют о том, что трилобиты действительно прятались в раковинах, а их сброшенные панцири не были занесены туда течением.

Здесь необходимо отметить, что далеко не все окаменелости, которые можно обнаружить в ра-

ковинах аммонитов или наутилоидеи, на самом деле попадали туда «своим ходом»: часто раковины оказывались природными ловушками, в которых скапливалось все, что переносилось придонными течениями. Так, в раковинах аммонитов можно найти куски древесины, различные обломки или раковины меньшего размера, чешую и зубы рыб и т.д. Однако такие скопления несложно отличить от автохтонных захоронений благодаря разрозненности и перемешанности окаменелостей и их обломков.

В ордовике донные обитатели использовали не только внутреннее пространство раковин наутилоидеи — внешняя поверхность раковин становилась субстратом для прикрепления различных донных фильтраторов, в первую очередь брахиопод и мшанок. В некоторых случаях эпибионты могли селиться и на раковинах живых наутилоидеи, так как в процессе движения моллюска потоки окружающей воды приносили больше пищи фильтраторам. Но чаще всего раковины покрывались поселенцами уже на дне.

Использование раковин аммоноидеи

Первые представители аммоноидеи, появившиеся в раннем девоне, не отличались большими размерами, а их раковины не годились в качестве убежищ для большинства донных животных. Девонские трилобиты продолжали использовать для линьки раковины крупных наутилоидеи из отрядов *Orthocerida*, *Pseudorthocerida* и *Actinocerida* с вместительными жилыми камерами [3]. Хотя уже в следующем — каменноугольном — периоде появились довольно крупные аммониты, об использовании их раковин как убежищ пока нет никаких данных. Основная масса находок раковин с поселенцами происходит из мезозойских — в первую очередь юрских и меловых — отложений. Возможно, причина этого в лучшей изученности мезозойских отложений, широко распространенных на территории Европы и Северной Америки, но также, вполне вероятно, могло сказаться и усиление экосистем, и увеличение численности и разнообразия хищников, что вынуждало все большее число животных обзаводиться надежными убежищами.

Ракообразные. Чаще всего раковины мезозойских аммонитов использовали ракообразные. Последние трилобиты вымерли на рубеже палеозоя и мезозоя, и вместо них в жилых камерах пустых раковин цефалопод стали жить раки, а позже и крабы. В отличие от трилобитов, которые предпочитали заселять раковины лишь на время линьки, раки и крабы селились там надолго, используя раковины аммонитов в качестве своеобразных нор.

Находки ракообразных в жилых камерах аммонитов известны из отложений практически



Ископаемые остатки крупного рака в жилой камере аммонита *Parahoplites* sp. Дагестан, аптский ярус нижнего мела. Фото О.К.Хаписова

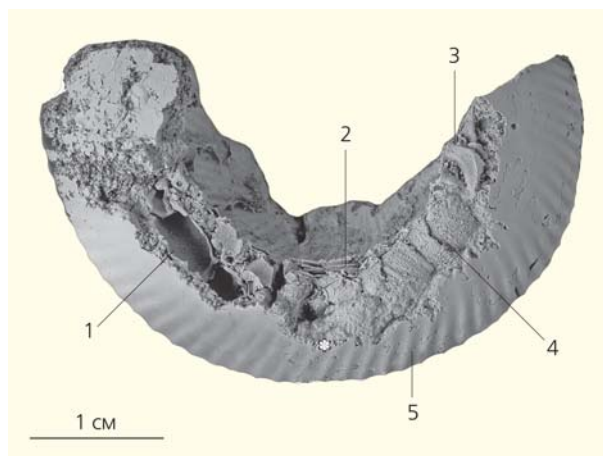
всех ярусов юры и мела. Особенно много их в нижнеюрских сланцах в Германии [4, 5]. Благоприятствует изучению содержимого раковин аммонитов особый тип сохранности окаменелостей в этих слоях: арагонитовые стенки раковин у них растворены, сохранился лишь полупрозрачный периостракум, через который хорошо видно, есть ли что-то в жилой камере [5]. Раки, найденные в жилых камерах нижнеюрских аммонитов, относятся к довольно крупным видам (в англоязычной литературе их называют лобстерами, т.е. омарами), которые обычно обитали в норах. Но в илистом осадке, жидком и часто почти лишенном кислорода, рыть норы было сложно или же вообще невозможно, поэтому раковины аммонитов и заменяли ракообразным норы, позволяя заселять территории, которые иначе бы оказались совершенно недоступными.

Тогда же (в средней или даже в ранней юре) появились раки-отшельники — животные, вся жизнь которых проходит в чужих раковинах [6]. Древнейшими были так называемые «симметричные» раки (представители семейства Pylochelidae), в настоящее время вытесненные хищниками и конкурентами в глубины океанов. Симметричными их называют потому, что, задняя часть их тела не закручена, как у остальных раков-отшельников, вбок, а остается прямой, как у их предков, живших вне раковин. В юрском периоде они жили на мелководье эпиконтинентальных морей и занимали в основном как раз пустые раковины аммонитов. Таким образом, именно в раковинах ам-

монитов прошли первые этапы эволюции раков-отшельников, а раковины гастропод (брюхоногих моллюсков) они освоили значительно позже [7]. «Симметричные» раки-отшельники, в отличие от появившихся позже типичных раков-отшельников с изогнутой задней частью тела, обитающих сейчас во всех теплых морях, еще не таскали раковины на себе, а просто использовали их в качестве жилищ.

Находки раков-отшельников в мезозойских слоях редки во всем мире, а более-менее целые образцы можно буквально пересчитать по пальцам. Единственный на сегодняшний день рак-отшельник в Центральной России был найден в раковине аммонита *Craspedites nekrassovi* в верхнеюрских отложениях на территории Москвы, в Кунцевском парке. Это «симметричный» рак-отшельник, относящийся к семейству Pylochelidae.

Считается, что современные раки-отшельники никогда не убивают моллюсков для того, чтобы завладеть их раковинами, однако юрские раки вели себя иначе: они, судя по всему, охотились на аммонитов и затем поселялись в раковинах своих жертв. В верхнеюрских отложениях иногда встречаются раковины аммонитов со своеобразными залеченными повреждениями: у них на довольно большую длину вырезана вентральная (наружная, брюшная) часть жилой камеры. Размер этих повреждений вполне соответствует размеру клешней рака-отшельника, найденного в раковине аммонита *C. nekrassovi*, да и сложно представить себе



Фрагмент аммонита *Craspedites nekrassovi* с остатками симметричного рака-отшельника из семейства Pylochelidae — единственная на данный момент находка ископаемого рака-отшельника в Центральной России. Москва, Кунцево; волжский ярус верхней юры. 1 — клешня рака, 2 — ходильные конечности, 3 — уropоды (последняя пара брюшных конечностей, входящая в состав хвостового веера), 4 — хвостовой щиток, 5 — лопастные линии аммонита (края перегородок между камерами фрагмокона). Звездочкой отмечена граница фрагмокона и жилой камеры.

Здесь и далее фото автора

других хищников, способных делать такие узкие и длинные прорезы в раковинах. Далеко не все атаки раков завершались успехом, так как аммониты умели очень глубоко втягиваться внутрь своих жилых камер (объем их тела был значительно меньше объема камеры) и могли там переждать атаку. Кроме того, в ранней юре аммониты научились использовать свою нижнюю челюсть (состоящую из двух створок, так называемых аптихов) для защиты, перекрывая ею просвет жилой камеры, так что раку или другому не крупному хищнику было не так уж и просто одолеть аммонита. Зато если рак убивал добычу, он мог не просто заселиться в раковину, но и сделать ее более удобной для своего проживания: в отличие от трилобитов, раки при помощи клешней могли удлинять жилые камеры, выламывая перегородки между камерами фрагмокона*. Именно так и поступил рак, найденный в раковине *C. nekrassovi*: он выломал пять перегородок и прятался частично внутри фрагмокона.

Чаще всего ракообразные жили в жилых камерах аммонитов (иногда захватывая переднюю часть фрагмокона), однако иногда они селились целиком во фрагмоконах. Так, внутри фрагмокона аммонита рода *Baculites* из меловых отложений США был найден небольшой краб [8]. Неясно, сам ли он проломил стенку раковины или воспользовался отверстием, образовавшимся по какой-то другой причине, но несомненно, что он некоторое время именно жил в этом фрагмоконе, а не был занесен туда течением.

Конечно, не всегда ракообразные умирали в раковинах, в которых жили. Они могли погибнуть за пределами раковины или по мере роста переселиться в более вместительное жилище, бросив старую раковину, ставшую для них тесной. Поэтому, скорее всего, раковины аммонитов использовались ими значительно более активно, чем это можно предположить, подсчитывая на-

* У аммоноидей, как и у других наружнораковинных головоногих моллюсков, мягкое тело было заключено в известковую раковину разнообразной формы. Эта раковина представляет собой, по сути, постепенно расширяющуюся трубку, замкнутую на одном конце и открытую на другом. Тело моллюска помещалось в жилой камере (занимавшей у аммоноидей от 0,5 до 1,5–2 оборотов) и прикреплялось изнутри при помощи мускулов-ретракторов. Задняя часть раковины — фрагмокон — разделена перегородками, или септами, на отдельные камеры, заполненные газом и жидкостью. Через все камеры, сквозь особые отверстия в септах, проходил сифон (вырост задней части тела, содержащий крупные кровеносные сосуды), который служил для регуляции содержания жидкости и газа в камерах. Стенка раковины аммоноидей (за исключением эмбриональной стадии) построена из трех слоев арагонита — двух тонких призматических и заключенного между ними довольно толстого перламутрового. Снаружи раковина покрыта тонким слоем органического периостракума, далеко не всегда сохраняющегося в ископаемом состоянии.

ходки в них панцирей ракообразных. Возможно, в некоторых случаях ракообразные ответственны и за «замусоривание» жилых камер различными фрагментами раковин или скелетов рыб, ведь они могли затаскивать добычу в свои жилища.

Рыбы. Вторыми по численности обитателями раковин мезозойских аммонитов были рыбы. Особенно многочисленны их находки в жилых камерах аммонитов в той же нижней юре Германии, где, как уже отмечалось, тип сохранности раковин позволяет видеть их содержимое [9]. Однако рыбы в жилых камерах аммонитов известны и из других местонахождений [10], в том числе из отложений аптского яруса нижнего мела Ульяновской обл. [11]. Довольно часто в жилых камерах аммонитов селились крупные рыбы, размер тела которых был лишь немного меньше объема их жилища.

Палеонтологи не сразу поверили, что рыбы могли жить в пустых раковинах аммонитов. Высказывались предположения, что животное могло так увлечься поеданием тела аммонита, что тонуло вместе с его раковинкой и попадало в бедные кислородом придонные слои, где и погибало. А однажды рыбу, позвонки которой нашли в жилой камере аммонита рода *Dactyloceras* из нижней юры Великобритании, даже описали в качестве жертвы этого хищного аммонита [12]. Подобное объяснение очевидно ошибочно: головоногие моллюски перетирают добычу при помощи радулы (гибкой хитиновой ленты, несущей не-



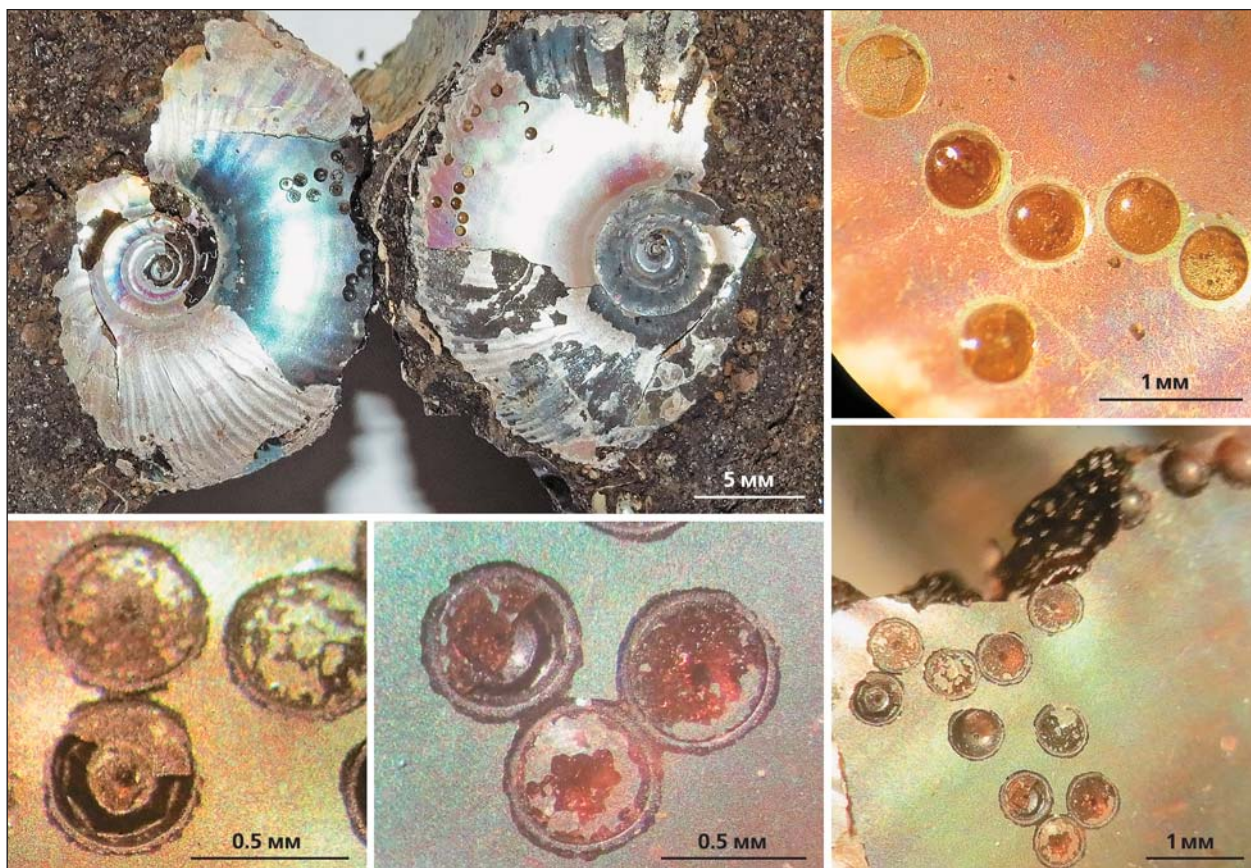
Ископаемые остатки рыбы *Dapedium pholidotum* в жилой камере аммонита *Lytoceras ceratophagum*. Германия, тоарский ярус нижней юры. Экспозиция Музея первобытного мира имени Б. Гауфа (Хольцмаден, Германия).

большие зубы и лежащей на поверхности мускулистого языка на брюшной стенке глотки) и неспособны проглатывать крупные куски пищи. Точно так же питались и аммониты, ископаемые радулы которых хорошо известны, поэтому проглотить рыбу целиком или даже по отдельным позвонкам они никак не могли. Нет никаких сомнений, что рыба либо попала в раковину моллюска после его смерти сама, либо ее остатки занес рак, живший в той раковине.

Но в большинстве случаев хорошая сохранность рыб, найденных в раковинах аммонитов, и их довольно крупные размеры позволяют полностью исключить влияние течений или хищников. Все свидетельствует, что эти рыбы сами заплывали в раковины аммонитов, вероятнее всего для того, чтобы прятаться там от более крупных придонных хищных рыб.

Яйцевые кладки гастропод. Брюхоногие моллюски (гастроподы) имели свои собственные раковины и вряд ли нуждались в дополнительной защите в виде раковин аммонитов. Однако защита требовалась кладкам их яиц. В раковинах аммонитов неоднократно находили остатки яйцевых капсул гастропод [13], впрочем, такие находки известны также и в раковинах двустворчатых моллюс-

ков, и даже в раковинах более крупных гастропод. А несколько лет назад в верхнеюрских отложениях на р.Черемухе в Ярославской обл. в раковинах аммонитов *C.nekrassovi* (к этому же виду относится и упомянутая выше раковина с раком-отшельником) были обнаружены яйцевые капсулы гастропод, принадлежащие к типу, ранее в ископаемом состоянии не встречавшемуся [14]. Точно такие же капсулы чуть позже были найдены в раковинах нижнемеловых (аптских) аммонитов родов *Deshayesites* и *Sinzovia (Aconeceras)* в Саратовской обл. [15]. Капсулы имеют форму полусферы диаметром меньше 1 мм с отверстием в верхней части, через которое новорожденные моллюски могли покинуть капсулу (в каждой из них находилось несколько яиц). Эти ископаемые остатки практически идентичны современным яйцевым капсулам неогастропод, хотя в поздней юре и раннем мелу их могли формировать и другие брюхоногие моллюски, необязательно близкие родственники современных таксонов. На сегодняшний день подобные ископаемые капсулы были найдены только в жилых камерах аммонитов, и вполне возможно, что расселение этих гастропод зависело от наличия пустых раковин аммонитов, служивших защитой для их кладок.



Фосфатизированные яйцевые капсулы гастропод в жилой камере аммонита *Craspedites nekrassovi*. На верхнем левом фото сам аммонит и его отпечаток. Ярославская обл., р.Черемуха; волжский ярус верхней юры.

Двустворчатые моллюски и колпачковые гастроподы.

Раковины аммонитов становились убежищами не только для подвижных донных животных или их кладок, но и для прикрепляющихся или малоподвижных животных, таких как двустворчатые моллюски и колпачковые гастроподы. Хотя двустворчатые моллюски, жившие в камерах аммонитов, были фильтраторами, вылавливавшими питательные частицы из потока воды, они предпочитали защищенные пространства, которые обеспечивают защиту от хищников, пусть даже и ценой меньшей интенсивности течений, переносивших частицы пищи.

В некоторых горизонтах верхней юры раковины двустворчатых определенных видов встречаются исключительно в защищенных местах, таких как раковины аммонитов или других, более крупных двустворчатых моллюсков. Подобная ситуация наблюдается и с маленькими колпачковыми гастроподами, хотя иногда они встречаются и на внешних стенках раковин аммонитов, где могли селиться еще при жизни моллюска [16].

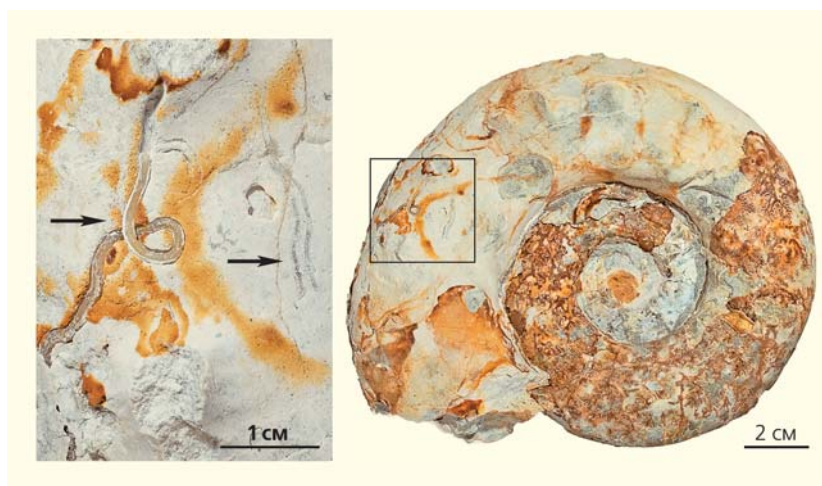
Брахиоподы. Также раковины аммонитов активно использовали в качестве субстрата брахиоподы — морские животные, имеющие двустворчатые раковины. Из-за этого их иногда путают с двустворчатыми моллюсками, но брахиоподы — это отдельный тип вторичноротых животных, дальние родственники мшанок. Большинству из них для роста нужен твердый субстрат, и раковины аммонитов, лежавшие на дне, были очень удобны для них. В экспозиции Палеонтологического музея имени Ю.А. Орлова в Москве есть раковина нижнемелового аммонита рода *Speetoniceras* из Ульяновской обл., сплошь покрытая пиритизированными раковинами брахиопод. Большинство брахиопод прикреплялись к субстрату при помощи мускулистой ножки, но после смерти животных ткани их ножек разлагались, и раковины отделялись от субстрата. Тем не менее, эти ножки оставляли характерные следы на субстрате, палеонтологи называют их *Podichnus*. По таким отпечаткам удается узнать, что брахиоподы жили на раковине аммони-



Миниатюрный след (общий вид, справа, и увеличенный участок) прикрепления ножки брахиоподы (ихнород *Podichnus*) на раковине аммонита *Quenstedtoceras lamberti*. Саратовская обл., карьер Дубки; келловейский ярус средней юры.

та, даже если сами раковины разрушились или были унесены течениями.

Серпулиды. Очень активно использовали раковины аммонитов черви-серпулиды, обитающие в небольших известковых домиках-трубках. Хотя среди серпулид были свободно лежащие формы, способные расти на илистых субстратах, большинству их для нормальной жизни было необходимо прикрепляться к твердой поверхности. Но такие поверхности в мезозойских морях встречались далеко не везде, и раковины аммонитов оказывались для серпулид жизненно важным ресурсом. В некоторых местах каждая лежащая на дне раковина напоминала клумбу, покрытую диковин-



Серпулиды в жилой камере аммонита *Aspidoceras* sp. (общий вид и увеличенный фрагмент слева). Стенка раковина аммонита разрушена, но трубки серпулид (отмечены стрелками), прикрепленные к ней изнутри, сохранились на внутреннем ядре — окаменевшем осадке, заполнившем раковину. Калужская область, д. Липицы; кимериджский ярус верхней юры.

ными цветами, так как венчики ловчих щупалец современных серпулид, улавливающих пищу из потока воды, ярко окрашены и похожи на цветы.

Серпулиды селились не только на поверхности раковин, но и в жилых камерах. Хотя ток воды в полузамкнутом пространстве жилой камеры наверняка был меньше, чем на поверхности, раковина аммонита, вероятно, спасала их от хищников, которые могли и не заглядывать в жилые камеры или просто не могли туда пробраться. Есть свидетельства, что серпулиды часто селились на поверхности раковин и живых аммонитов.

Аммониты помогают палеонтологам

Раковины аммонитов не только служили убежищами для многочисленных донных и придонных животных, они еще и оказались своеобразными мавзолеями, сохранившими остатки этих животных для исследователей. Известны уникальные местонахождения (их называют лагерштеттами), в которых можно найти практически целые скелеты ископаемых рыб с чешуей и отпечатками кожи и даже фосфатизированные ткани таких мягкотелых организмов, как кальмары и их древние родственники. Однако такие захоронения редки. Чаще всего упавшие на дно тела быстро растаскивались падальщиками, разлагались в результате деятельности деструкторов или разносились течениями. Но те животные, которым посчастливилось умереть в раковинах аммонитов, имели больше шансов на сохранение в практически целом виде, чем их сородичи, умершие на открытом месте. Течения не могли разрушить их тела, падальщикам было сложнее до них добраться, а относительно замкнутое пространство раковины способствовало ускоренной фоссилизации мягких тканей. Так что многие хорошие находки ископаемых животных стали известны только благодаря раковинам аммонитов.

Но это не единственная «заслуга» аммонитов. Иногда скелеты рыб и панцири раков в жилых камерах аммонитов находят в слоях, сформировавшихся в бескислородных условиях. Как было отмечено выше, в случае с рыбами высказывалось предположение, что животное могло так увлечься поеданием тела погибшего моллюска в толще воды, что не заметило, как его раковина погрузилась в бедные кислородом (аноксидные) придонные слои, и там погибло, задохнувшись. Однако для раков, ползавших по дну, такое объяснение никак не подходит, они-то никак не могли упасть на дно из толщи воды. Можно предположить, что находки рыб и раков в жилых камерах аммонитов в анакксидных условиях связаны с тем, что подобные условия существовали на дне не постоянно, а периодически, в течение же некоторых, возможно коротких, периодов времени уровень кислорода повышался, позволяя подвижной донной фауне засе-

лять эти участки. Такого времени было недостаточно для формирования нормальных придонных сообществ, которые сохранились бы в ископаемом состоянии, и лишь редкие находки обитателей пустых раковин позволяют нам судить о существовании таких «кислородных оттепелей» [5]. Не будь там раковин аммонитов, служивших убежищами для донной фауны и защищавших ее от хищников, которые обитали в толще воды, мы ничего бы и не узнали об этих коротких перерывах в анакксидных условиях.

Наездники, паразиты и невольные вредители

В некоторых случаях поселенцы-обрастатели не дожидались, пока аммонит погибнет, а его раковина упадет на дно, они селились прямо на раковинах живых моллюсков. Это было выгодно: вокруг плывущего аммонита создавался ток воды, из которого эпибионты (в основном двустворчатые моллюски и черви-серпулиды) вылавливали частицы пищи.

Однако любая выгода имеет и свою оборотную сторону: жить на аммонитах было опасно. Большинство аммонитов имело спирально-закрученную раковину, каждый новый оборот которой крепился к предыдущему и частично (а у некоторых видов и почти полностью) перекрывал его. Когда аммонит, наращивая раковину по мере своего роста, наткнулся на прикрепившегося к его раковине поселенца, то он (если не мог оторвать незваного гостя) просто перекрывал «наездника» своей раковинной и замуровывал его между оборотами [17]. Впрочем, известны находки аммонитов с прикрепившимися серпулидами, которые росли наперегонки друг с другом, в результате чего поселенцы успевали избежать замуровывания [17], а в некоторых случаях даже жили дольше своего «хозяина», ведь если у дна уровень кислорода был достаточным, «наездник» мог продолжать свою жизнь и после смерти хозяина раковины.

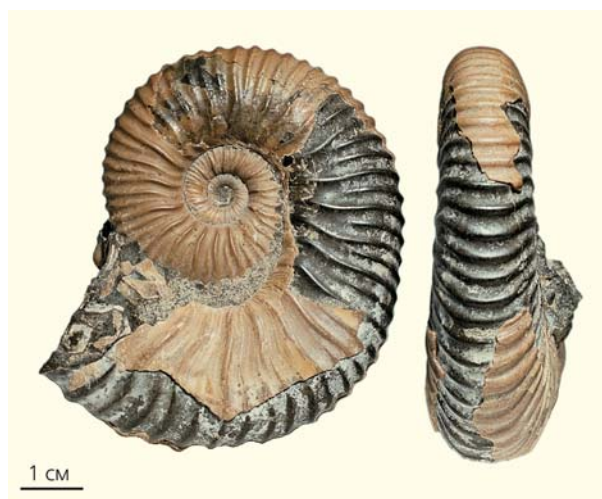
Для аммонитов поселенцы представляли серьезную проблему, так как они ухудшали гидродинамические характеристики раковины, а новые обороты, построенные поверх обрастателей, чаще всего оказывались кривыми, что еще сильнее усугубляло ситуацию. В случае если эпибионт прикреплялся сбоку и рос быстро, аммониту приходилось компенсировать его вес, отклоняя строящуюся часть раковины в противоположную сторону, от чего раковина опять же получалась искривленной [17]. Игнорировать поселенцев могли только крупные аммониты, такие как представители среднеюрского рода *Indosphinctes* или раннемелового рода *Speetonicerias*, диаметр крупнейших раковин которых превышал 50 см, поэтому раковины двустворчатых моллюсков или трубки серпулид длиной 1–2 см не сильно бы им повредила.

Не все животные, прикреплявшиеся к раковинам аммонитов, были мирными фильтраторами. На раковинах верхнеюрских аммонитов *Kachpuri-rites fulgens*, обитавших в море на территории современной Московской обл., поселялись какие-то паразиты (вероятно, мелкие ракообразные), питавшиеся органической частью раковины — периостракумом — или даже мягкими тканями самого аммонита [18]. Похоже, что они могли перемещаться по раковине и в погоне за наиболее свежими частями органического периостракума или за краем мантии, с помощью которой головоногий моллюск строил раковину, заползали на самый ее край. Там они каким-то образом вызвали деформацию мягкого периостракума, а так как он определял форму арагонитовых слоев раковины, ее новые участки тоже оказывались деформированными.

На раковинах меловых аммонитов рода *Placenticerias* жили гастроподы-блюдечки, относящиеся к филогенетической кладе *Patellogastropoda* [19]. В настоящее время эти моллюски обитают на камнях, часто в прибрежной зоне, они питаются водорослями, которые соскребают с субстрата своей радулой. Можно предположить, что на раковинах живых аммонитов селились также и водоросли, которыми питались такие гастроподы. Чтобы их не сносило течением, современные гастроподы-блюдечки прогрызают в субстрате углубление, равное диаметру их раковины, и при усилении волнения закрепляются там. Аналогичные углубления встречаются и на раковинах аммонитов рода *Placenticerias* [19]. Самим аммонитам это, скорее всего, не вредило, так как сквозных отверстий гастроподы не делали. Но подобные углубления создали проблему уже для палеонтологов. Дело в том, что после смерти аммонита и его захоронения в слоях донных осадков участки, источенные гастроподами, оказывались слабым местом на раковине и часто продавливались при уплотнении осадка. В раковине возникали округлые отверстия, очень похожие на следы укусов морских ящеров мозазавров, которые тоже охотились на тех же самых аммонитов рода *Placenticerias*. В итоге одни исследователи, изучавшие отверстия в раковинах, приходили к выводу, что они оставлены мозазаврами [19], а другие — что в их возникновении виноваты гастроподы [20]. Интересно, что палеонтологи, отстаивавшие разные точки зрения, в своих публикациях до сих пор так и не пришли к общему мнению, хотя из представленных ими доказательств вполне очевидно, что в конкретных случаях может быть верным каждое из этих объяснений.

Литература / References

1. Vermeij G.J. The Mesozoic marine revolution: evidence from snails, predators and grazers. *Paleobiology*. 1977; 3(3): 245–258.
2. Davis R.A., Fraaye R.H.B., Holland C.H. Trilobites within nautiloid cephalopods. *Lethaia*. 2001; 34: 37–45.



Аммонит *Acanthohoplites* cf. *A. nolani* (находка О.К.Халисова), раковина которого имеет необычную скафитоидную форму, что вызвано прикреплением обрастателя (его раковина не сохранилась) к поверхности предпоследнего оборота. Дагестан, аптский ярус нижнего мела.

* * *

«Все связано со всем», — гласит первый из четырех экологических законов, сформулированных в форме афоризмов Б.Коммонером — американским физиологом растений. И аммониты полностью подтверждают это высказывание. Не только сами животные, но и их раковины, даже пустые и лежавшие на дне, играли определенную роль в древних экосистемах.

От чего вымерли аммониты (так же, как и белемниты, динозавры, птерозавры и т.д.), до сих пор точно не известно (хотя на этот счет существуют весьма аргументированные гипотезы), но даже вымирание одних только аммонитов наверняка сказалось на морских экосистемах планеты. И дело тут не только в том, что аммонитами питались очень многие животные (рыбы, морские рептилии, другие головоногие, а может быть, и некоторые птицы с птерозаврами), но и в значении их раковин для донных и придонных организмов. Вымирание аммонитов лишило убежищ множество морских ракообразных, рыб и моллюсков, а многочисленные фильтраторы потеряли удобный субстрат для роста. Вряд ли когда-нибудь удастся численно оценить влияние исчезновения аммонитов и их раковин на других морских обитателей, но не приходится сомневаться, что определенную роль в нарушении баланса экосистем оно сыграло. ■

3. Zong R.W., Fan R.Y., Gong Y.M. Seven 365-Million-Year-Old Trilobites Moulting within a Nautiloid Conch. *Scientific Reports*. 2016; 6: 1–7.
4. Fraaije R.H.B., Jager M. Decapods in ammonite shells: examples of inquilinism from the Jurassic of England and Germany. *Palaeontology*. 1995; 38: 63–75.
5. Klompmaker A.A., Fraaije R.H.B. Animal behavior frozen in time: gregarious behavior of Early Jurassic lobsters within an ammonoid body chamber. *PLoS One*. 2012; 7(3): 1–9.
6. Fraaije R.H.B., Krzemicki W., Bakel B.W.M.van et al. The earliest record of pylochelid hermit crabs from the Late Jurassic of southern Poland, with notes on paguroid carapace terminology. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2012; 57(3): 647–654.
7. Fraaije R.H.B. The oldest *in situ* hermit crab from the Lower Cretaceous of Speeton, UK. *Palaeontology*. 2003; 46: 53–57.
8. Landman N.H., Fraaije R.H., Klofak S.M. et al. Inquilinism of a baculite by a dynomenid crab from the Upper Cretaceous of South Dakota. *American Museum Novitates*. 2014; 3818: 1–16.
9. Fraaije R.H.B., Jøge, M. Ammonite inquilinism by fishes: examples from the lower Jurassic of England and Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte*. 1995; 9: 541–552.
10. Vullo R., Cavin L., Clochard V. An ammonite–fish association from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of La Rochelle, western France. *Lethaia*. 2009; 42: 462–468.
11. Стеньшин И.М., Губайдуллов Р.З. О находке необычной формы захоронения костистой рыбы в условиях анакисического палеобассейна аптского яруса нижнего мела. Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов XII межрегиональной научно-практической конференции «Естественно-научные исследования в Симбирском–Ульяновском крае». 2010. Вып.11: 22–25. [Stenshin I.M. Gubaidullov R.Z. The finding of unusual type of burial of bony fish under conditions of an anoxic paleobasin of the Aptian stage of the Lower Cretaceous. The nature of the Simbirsk region. Collection of proceedings of the 12th interregional scientific and practical conference «Natural and scientific research in the Simbirsk-Ulyanovsk region». 2010; 11: 22–25 (In Russ.)]
12. Paul C.R.C. Did *Dactyloceras* eat fish? *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*. 2014; 60(1): 9–17.
13. Kaiser P., Voigt E. Fossil gastropod eggs in ammonite living chambers. *Lethaia*. 1983; 16: 145–156.
14. Zaton M., Mironenko A.A. Exceptionally preserved Late Jurassic gastropod egg capsules. *Palaios*. 2015; 30(6): 482–489.
15. Zaton M., Mironenko A.A., Banasik K. Gastropod egg capsules from the Lower Cretaceous of Russia preserved by calcitization. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2017; 466: 326–333.
16. Landman N.H., Slattery J.S., Harries P.J. Encrustation of inarticulate brachiopods on scaphitid ammonites and inoceramid bivalves from the Upper Cretaceous US Western Interior. *Acta Geologica Polonica*. 2016; 66(4): 645–662.
17. Keupp H. Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden. *Berliner paläobiologische Abhandlungen*. 2012; 12: 1–390.
18. Mironenko A.A. A new type of shell malformation caused by epizoans in Late Jurassic ammonites from Central Russia. *Acta Palaeontologica Polonica*. 2016; 61: 645–660.
19. Kase T., Shigeta Y., Futakami M. Limpet home depressions in Cretaceous ammonites. *Lethaia*. 1994; 27: 49–58.
20. Tsujita C.J., Westermann G.E.G. Were limpets or mosasaurs responsible for the perforations in the ammonite *Placentoceras*? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2001; 169(3–4): 245–270.

Ammonoid shells in Mesozoic ecosystems

A.A.Mironenko
Geological Institute, RAS (Moscow, Russia)

Shells of ancient cephalopods, nautiloids and ammonoids, served not only their owners: after the death of the mollusks they turned into useful shelters and dwellings for various benthic animals, and different attached organisms used them as a substrate. Trilobites began to hide inside nautiloid shells during molting from the Early Ordovician, but the most active usage of cephalopod shells, primarily ammonoid ones, by various marine inhabitants started from the Jurassic period. The diversity and activity of predators increased in the Mesozoic which caused many demersal animals to need reliable shelters. But on the silted bottom of shallow-water continental seas there were practically no natural shelters, except for ammonite shells. Jurassic and Cretaceous ammonite shells were inhabited by various crustaceans and fishes, gastropods laid their eggs inside them, serpulids, bivalves and brachiopods grew attached to their surface. Hermit crabs are well-known inhabitants of the shells of modern gastropods, but they began their evolutionary path from the colonization of ammonite shells. Perhaps it would not be a strong exaggeration to suggest that if the ammonites had had no shells, the evolution of many marine animals could have taken a different direction, and then the modern biosphere would have been somewhat different.

Keywords: ammonoids, shells, crustaceans, fish, ecological interactions, epibionts, Mesozoic, Jurassic.

