

Р. А. РЕЙМЕНТ

**ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯВШИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ РАКОВИН
ГОЛОВОНОГИХ В ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ПРОШЛОМ ***

Предположение о том, что раковины цефалопод могут распространяться посмертно, не является новым. Так, например, Г. Линдстрем (Lindström, 1890) и Дж. Вальтер (Walther, 1897) принимали во внимание возможность такого распространения. Хорошо известно, что многие морские животные имеют приспособления, облегчающие их плавучесть. В последнее время было проведено много исследований, задачей которых являлось выяснение ряда вопросов, связанных с механизмом действия этих приспособлений. Например, английский биофизик Е. Дентон (Denton, 1960) показал, что плавучесть сепии контролируется механизмом, действие которого напоминает подводную лодку: у сепии пустоты щитка (сепиолита) заполняются жидкостью.

Иной способ контроля плавучести наблюдается у других цефалопод, как, например, у представителей семейства Cranchidae. Плавучесть этих крупных глубоководных форм обусловлена наличием в теле аммиачной жидкости, которая легче воды и количество которой достигает $\frac{2}{3}$ объема тела животного.

Рассмотрим камерные цефалоподы. У этих форм разделенная на камеры раковина представляет поплавок (плавучий бак), позволяющий животному передвигаться в воде с минимальной затратой усилий. В настоящее время эта группа представлена лишь немногими видами рода *Nautilus*. Раковины *Spirula* и *Seria* во многом ведут себя так же, как раковины камерных четырехжаберных головоногих моллюсков.

Что касается аммонитов, то они, как известно, часто имеют широкое географическое распространение. Именно этим частично объясняется их большая ценность как руководящих ископаемых. В литературе можно найти много предположений об образе жизни ископаемых камерных цефалопод. Обычно эти предположения основываются на условиях накопления осадков. В действительности основной проблемой является вопрос о том, что происходит с пустой раковиной после смерти животного и распада мягких частей тела.

Наши исследования, проведенные в 1956—1958 гг., были направлены на выяснение условий, в которые попадают раковины цефалопод после их смерти, и на возможность приложения полученных данных для палеоэкологических и палеогеографических реконструкций.

Обзор проблемы

Вопрос о распространении ископаемых головоногих в той или иной мере интересовал многих исследователей. Ядром всей проблемы является вопрос о том, плавают или тонет пустая раковина. Обзор литературы показывает, что большинство палеонтологов открыто или молчаливо при-

* Перевод с английского выполнен Д. П. Найдным.

держиваются того взгляда, что раковины ископаемых камерных цефалопод посмертно ведут себя во многом так же, как и раковины гастропод. Некоторые придерживаются того мнения, что пустые раковины переносятся подобно раковинам современных двужаберных *Spirula spirula*, которые широко разносятся океаническими течениями и затем скапливаются вдоль побережий, далеко от области обитания животных (Bruun, 1943, 1955).

Помимо того что ископаемые цефалоподы распространяются как некропланктон, необходимо принять во внимание при изучении их распространения следующие факты.

Во-первых, многие виды могли мигрировать сезонно. *Loligo vulgaris* является мигрирующей формой, что обусловлено ее местообитанием (Tinbergen and Verwey, 1945).

О миграциях средиземноморских кальмаров ничего не известно, тогда как северные кальмары мигрируют. Имеются также некоторые данные о возможности сезонных передвижений наутилусов (Talavara and Faustino, 1931).

Пустые раковины наутилусов переносятся на большие расстояния. Т. Кобаяси (Kobayashi, 1954) указывает, что раковины наутилусов переносятся от Филиппин к берегам Японии. Опыты, проведенные с пустыми в воду бутылками, показывают, что они проплывают это расстояние за два-три месяца.

Для того чтобы составить совершенно ясную картину некропланктонного распространения раковин камерных цефалопод, мы предприняли несколько опытов с целью выяснения плавучести различных типов раковин цефалопод.

Для определения плавучести камерных цефалопод важными оказываются следующие факторы:

- 1) форма раковины — прямая, согнутая, свернутая в спираль с соприкасающимися или несоприкасающимися оборотами, а также очертание поперечного сечения — сжатое в дорсовентральном или латеральном направлениях, т. е. узкое или широкое;
- 2) размеры жилой камеры;
- 3) влияние солености, давления и температуры;
- 4) толщина стенки раковины.

Меньшее значение имеют число и толщина перегородок и толщина сифона у свернутых цефалопод, хотя у прямых наутилоидей, как, например, эндоцеросов, сифон играет важную роль при некропланктонном перемещении их раковин.

Экспериментальные наблюдения

Удельный вес раковинного вещества. Изучение карбоната кальция раковин цефалопод с помощью рентгеновых лучей было впервые предпринято в 1932 г. Майром, который сделал несколько порошкограмм *Pluogoceras* и *Leioceras* из верхнего лейаса и доггера. Р. Реймент и О. Эккstrand (Reyment and Eckstrand, 1957) рентгеноскопически исследовали раковины аммонитов из нижнего лейаса. Оказалось, что раковины аммонитов состоят из арагонита. Г. Свитцер и А. Букот (Switzer and Boucot, 1955) на основании порошкограммы вещества раковины каменноугольного наутилоида, заключенного в битуме, обнаружили, что и в этом случае вещество представлено арагонитом. Насколько нам известно, это пока единственное указание о наличии арагонита у таких древних форм. Все это ставит интересные проблемы, связанные с переходом арагонита в кальцит.

Чистый арагонит обладает удельным весом 2,93—2,95. Рентгеноскопический анализ вещества раковин видов рода *Nautilus* показал, что оно представлено арагонитом. Определение удельного веса, проведенное не-

сколькими опытными минералогами в различных шведских институтах, дает значение 2,62—2,63. Мы полагаем, что снижение удельного веса обусловлено наличием более легкого органического материала, пронизывающего карбонат кальция раковины. Удельный вес арагонитовой раковины *Speetonicerias versicolor* (Trautschold) из неокома Волгоградской обл. СССР дал значение 2,82—2,83, что может быть вызвано потерей части органического материала или присутствием органического материала иного веса. В этой связи следует упомянуть, что изучение шведских верхнемеловых белемнитов, проведенное А. Гротом на факультете технической органической химии Королевского технического университета в Стокгольме, показало присутствие в рострах белемнитов вполне ощутимых количеств органического материала.

Метод исследования. Чтобы выяснить характер поведения различных раковин, из пластического материала такого же удельного веса, как и арагонит ископаемых цефалопод, было изготовлено несколько моделей раковин различных типов.

Эндоцеросоподобные раковины

Были изготовлены модели раковин эндоцеросоподобного типа с диаметром сифонных дудок около одной трети общего диаметра раковины. Прежде всего был проведен опыт с раковиной, лишенной жилой камеры. В этом случае раковина плавала с обращенной вниз наполненной водой сифонной трубкой, слегка возвышающейся над водой несколькими последними воздушными камерами и с остальными камерами, погруженными в воду. Наблюдения над эндоцероидными раковинами, захороненными в известковистом иле, подтвердили экспериментальные данные.

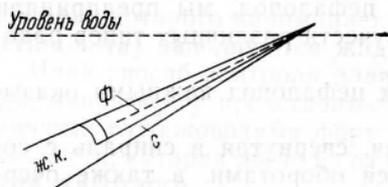


Рис. 1. Положение плавающей раковины эндоцеросоподобного типа с жилой камерой почти максимальной длины: ϕ —часть раковины, разделенная на камеры; c —сифон; $ж. к.$ —жилая камера

Затем было изучено поведение раковин, у которых имелись камерные отложения. В этом случае проникновение воды через сифонную трубку было достаточным для затопления раковин. Однако было установлено, что если сифон непроницаем для воды, то раковина сохраняет плавучесть.

Было также исследовано влияние добавления жилой камеры к раковине (рис. 1). Длина жилой камеры постепенно увеличивалась до тех пор, пока раковина не начинала тонуть. Было установлено, что для раковин эндоцеросоподобного типа затопление имеет место в тех случаях, когда ее длина жилой камеры превышает 26% всей длины раковины. Раковина плавает под углом около 45°. При сокращении длины жилой камеры достигалась длина, при которой раковина с жилой камерой плавала в горизонтальном положении. Дальнейшее укорочение раковины приводило к тому, что вершина раковины при плавании располагалась ниже жилой камеры.

Ортоцеросоподобные раковины

Эта модель была основана на типе раковины, характерном для рода *Rhynchorthoceras*. Сифон у раковин этого типа развит относительно незначительно, составляя не более 12% всего диаметра раковины. Для того чтобы раковина затонула, жилая камера должна иметь длину, несколько превышающую половину общей длины раковины, и, таким образом, превышать длину камерной части раковины.

Было обнаружено, что при этих условиях раковина плавала вертикально, жилой камерой вниз (рис. 2). Уменьшение длины жилой камеры приводит к тому, что раковина выводится из вертикального положения и приобретает различный наклон вплоть до горизонтального, когда жилая камера очень короткая. У этого типа раковины оказывается не существенным, наполнен сифон водой или пуст.

Спиральносвернутые раковины

Положение *Spirula* при плавании. Раковина *Spirula* разделена на камеры, не свернута в спираль и не имеет жилой камеры. Раковина плавает на боковой стороне с горизонтально расположенной медиальной плоскостью; примерно $\frac{1}{3}$ раковины возвышается над уровнем воды. Раковина сложена арагонитом. Чтобы раковина *Spirula* затонула, она должна претерпеть сильное разрушение (Вгунн, 1943, 1955).

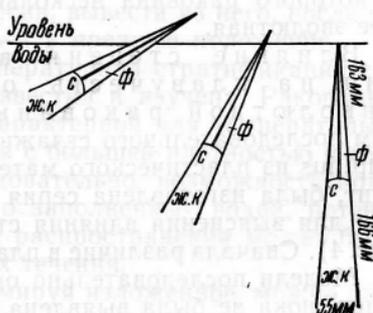


Рис. 2. Влияние возрастающей длины жилой камеры на положение плавающей раковины ортоцеросоподобного типа. Условные обозначения те же, что к рис. 1

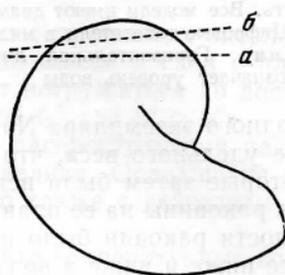


Рис. 3. Раковина *Nautilus pompilius*: а — уровень воды в начале эксперимента; б — уровень воды спустя 32 дня

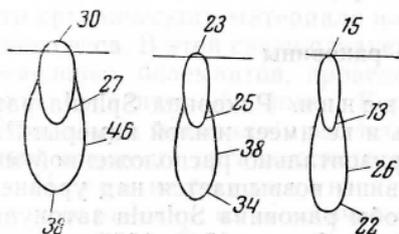
Наутилу́сный тип раковины. Неповрежденная раковина *Nautilus pompilius* плавает с возвышающейся над водой небольшой частью (около 16% диаметра). Экземпляр этого вида был помещен в экспериментальный бассейн, вода которого подвергалась значительному волнению в течение 32 дней. Оказалось, что раковина сохранила плавучесть, но над водой возвышалась лишь очень небольшая ее часть, составлявшая всего лишь 8% диаметра (рис. 3). Дальнейшее пребывание в воде со значительным волнением не привело к потоплению раковины. Было установлено, что сифонная трубка в значительной степени разрушилась и это привело к проникновению воды в камеру. Однако этим путем в раковину может проникнуть лишь ограниченное количество воды.

Подобному же испытанию была подвергнута неповрежденная раковина *Nautilus umbilicatus*. Вначале над водой возвышалась значительно большая ее часть, чем у *N. pompilius*, но вскоре раковина погрузилась. Значительное волнение воды, в которой находилась раковина *N. umbilicatus*, привело к тому, что последняя набрала воду в таком количестве, что утонула. Сифонная трубка оказалась сломанной в нескольких местах. Дело в том, что для *N. umbilicatus* характерно более эволютное завивание, поэтому у него большее число камер оказывается уязвимым и они вследствие этого могут терять воздух. Кроме того, у раковины этого вида относительно более широкая сифонная трубка, что облегчает проникновение воды. Раковина более инволютного *N. pompilius* способна лучше удерживать воздух в камерах выше уровня перегородочных тру-

бок. Наконец, необходимо упомянуть, что затонувшие раковины *N. umbilicatus* располагались на дне сосуда, в котором проводились испытания, в вертикальном положении. Для того чтобы раковина затонула, требовалось увеличение ее веса на 11%. Экземпляр *Nautilus pompilius* из Новой Каледонии, у которого прекрасно сохранились мягкие части тела, в 80%-ном растворе спирта остается в вертикальном положении уже в течение 75 лет (хранится на факультете зоологии Стокгольмского университета).

Весьма инволютный тип раковины у *N. pompilius*, вероятно, обуславливает то, что этот вид распространяется как некропланктон более широко по сравнению с *N. umbilicatus*, у которого раковина несколько более эволютная.

Рис. 4. Влияние степени вздутия раковины свернутых цефалопод на их плавучесть. Все модели имеют диаметр 176 мм. Цифровые показатели в миллиметрах (мм). Горизонтальная линия означает уровень воды



боков одного экземпляра *Nautilus pompilius* из пластического материала того же удельного веса, что и арагонит, была изготовлена серия моделей, которые затем были использованы для выяснения влияния степени вздутия раковины на ее плавучесть (рис. 4). Сначала различие в плавучей способности раковин было небольшое. Модели последовательно опускались все ниже и ниже в воду, до тех пор, пока не была выявлена такая модель, которая сразу затонула. Она была весьма сжатая, относительно вздутая, сфенодискоидного типа. На дне экспериментального бассейна она расположилась вертикально.

Влияние степени вздутия на плавучесть очень инволютной раковины. Путем последовательного сглаживания

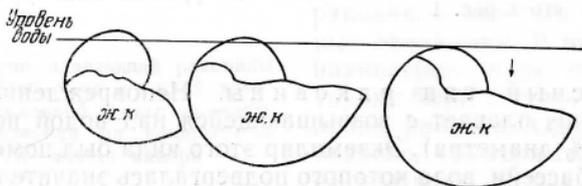


Рис. 5. Влияние увеличения длины жилой камеры на плавучесть у *Nautilus pompilius*

Опыты показали, что при выяснении посмертной плавучести камерных цефалопод размеры жилой камеры так же существенны, как и степень вздутия раковины. Например, увеличение жилой камеры у *N. pompilius* оказывается достаточным, чтобы привести к ее потоплению, когда последняя камера наполняется водой (рис. 5). При увеличении длины жилой камеры у этого вида до $\frac{2}{3}$ оборота раковина тонет, даже не подвергаясь воздействию волнения воды.

В экспериментах, которые были рассмотрены выше, жилая камера составляла одну и ту же длину, а именно $\frac{15}{36}$ оборота, как и у *N. pompilius*. Поэтому, если длина жилой камеры была немного больше, то для обеспечения плавучести раковины нужно было сделать ее немного более вздутой, и наоборот.

Кроме того, были проделаны опыты для выяснения способа погружения свернутых раковин и захоронения их в прибрежных осадках, для выяснения значения толщины раковины, значения сплошных и полых

бугров, а также перегородок и сифона. Весь этот материал не рассматривается в настоящем сообщении, так как он опубликован в другой нашей статье (Reyment, 1958).

Влияние температурных колебаний

Был проведен опыт для выяснения возможного влияния колебаний температуры воды на плавучесть камерных раковин. Раковины *Nautilus pompilius* и *N. umbilicatus* были помещены в воду, нагретую до 35°, которая накануне вечером была охлаждена до 14°. Обе раковины все еще плавали, хотя они набрали в себя определенное количество воды; раковина *N. umbilicatus* плавала на уровне поверхности воды. При вторичном подобном испытании раковина *N. umbilicatus* погрузилась спустя 10 мин., на дне вмещающего сосуда она расположилась вертикально.

Только что погруженная раковина очень чувствительна к воздействию легких течений, которые могут раковину, находящуюся почти в равновесии, вывести из него, после чего она лишь очень медленно может вернуться в прежнее положение.

Температурная стратификация толщи воды современных океанов хорошо известна и изучена. Раковины, погружающиеся в слои с плотностью, характерной для температуры t_1° , будут погружаться до достижения слоя с большей плотностью и температурой t_2° , где $t_1^\circ > t_2^\circ$.

Следовательно, возможность подводного распространения раковин, частично заполненных водой, потенциально велика. Осложнение в характере распространения может быть связано также с действием реакционных течений.

Суммируя изложенное, можно заключить, что температурные колебания влияют на затопление плавающих камерных раковин: теплая вода, если сифонные трубки повреждены, вытесняет воздух в течение дня, а холодная вода замещает потерю воздуха, когда температура падает, в течение ночи.

Влияние колебаний солености

Воздействие температуры и солености во многом одинаково, поскольку колебания обоих факторов отражаются на плотности воды.

Был проведен опыт с раковинной *Nautilus pompilius*, частично наполненной водой, которая погружалась в воду, обладавшую определенной соленостью. Раковина погружалась до слоя воды большей плотности, в котором она могла удерживаться почти стабильно.

Другие факторы

Обычно у раковин ископаемых цефалопод отсутствуют сифонные оболочки (Sheath) в нескольких воздушных камерах. Полагают, что в некоторых случаях это результат воздействия волн, которые разрушают камеры, лежащие вблизи жилой камеры. В тех случаях, когда наблюдается разрушение сифонных оболочек внутри раковин, оно может быть обусловлено давлением воды на глубине. Во многих подобных случаях камеры раковин были заполнены тонкозернистым осадком, проникшим в камеры уже на дне, еще в полужидком состоянии.

Аптихи. То обстоятельство, что раковины аммонитов и аптихи в ископаемом состоянии встречаются раздельно, может быть объяснено тем, что аптихи отделяются от плавающих раковин. Скопления аптихов объясняются механической сортировкой водой в приливно-отливной зоне или другими условиями прибрежной полосы. Те же случаи, когда аптихи встречаются вместе с раковинами, по-видимому, свидетельствуют о спокойных условиях седиментации.

Применение полученных данных для решения вопросов палеогеографии

Согласно результатам, полученным после проведения описанных выше опытов, большая часть плавающих раковин цефалопод в конце концов выбрасывается на берег, и тем самым по их находкам возможно наметить положение древней береговой линии. Таким образом, ассоциации головоногих моллюсков могут содействовать выяснению определенных условий седиментации.

Раковины цефалопод также могут оказать помощь при решении некоторых других палеогеографических проблем, как, например, направление основных океанических течений, расположение участков суши и т. п. (палеофлюменология). Попытка проведения реконструкций подобного рода уже была предпринята Кобаяси (Kobayashi, 1954).

ЛИТЕРАТУРА

- Berry E. W. 1928. Cephalopod adaptations — the record and its interpretations. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 3, p. 92—108.
- Bruun A. 1943. The biology of *Spirula spirula* (L.). *Dana-rept.*, No. 24, p. 44. C. A. Reitzels Forlag, Copenhagen.
- Bruun A. 1955. New light on the biology of *Spirula*; a mesopelagic cephalopod. *Ess. Nat. Sci. in honor of Capt. Allan Hancock. Univ. Sth. California, Los Angeles*, p. 61—72.
- Denton E. 1960. The buoyancy of marine animals. *Scient. Amer.*, vol. 203, No. 1, p. 119—128.
- Kobayashi T. 1954. A contribution towards paleoflumenology, science of the oceanic currents of the past, with a description of a new Miocene *Aturia* from central Japan. *Japan. J. Geol. and Geogr.*, vol. 25, No. 1, p. 35—56.
- Kobayashi T. and Masatani K. 1955. On the occurrences of *Aturia* in Provinces of Etchu and Iwami and their bearing on the paleoflumenology in the Miocene of Japan. *Trans. and Proc. Palaeontol. Soc. Japan, N. S.*, No. 17, p. 1—4.
- Lindström G. 1890. Ascoceratidae and Lituitidae of the Upper Silurian formation of Gotland. *Handl. kgl. sv. Vetenskapsakad.*, N. F., Bd. 23, N. 12, p. 54.
- Mayer F. K. 1932. Über die Modifikation des Calciumkarbonats in Schalen und Skeletten rezenter und fossiler Organismen. *Chemie der Erde*, vol. 7, p. 346—350. Jena.
- Reyment R. A. 1958. Some factors in the distribution of fossil cephalopods. *Stockh. Contrib. Geol.*, vol. 1, Pt. 6, p. 97—184.
- Reyment R. A. and Eckstrand O. R. 1957. X-ray determinations of some cephalopod shells. *Stockh. Contrib. Geol.*, vol. 1, No. 5, p. 91—96.
- Stenzel H. B. 1952. Living *Nautilus*. *Treat. Invert. Paleontol.* Pt. 4. Cephalopoda, Nautiloidea, p. 19. Kansas.
- Switzer G. and Boucot A. J. 1955. The mineral composition of some microfossils. *J. Paleontol.*, vol. 29, No. 3, p. 525—533.
- Talavera F. and Faustino A., 1931. Industrial shells of the Philippines. *Philippines J. Sci.*, No. 3, p. 321—350.
- Tinbergen L. and Verwey J. 1945. Zur Biologie von *Loligo vulgaris* LAM. *Arch. néerl. zool.*, Bd. 7, livr. 1, 2, p. 213—286.
- Walther J. 1897. Über die Lebensweise fossiler Meeresthiere. *Z. Dtsch. geol. Ges.*, Bd. 49, H. 2, S. 209—273.