

ОТПЕЧАТКИ ПРИКРЕПИТЕЛЬНОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ДЕВОНСКИХ DISCOSORIDA (NAUTILOIDEA) ИЗ ЭКСПОЗИЦИИ МУЗЕЯ ЗЕМЛЕВЕДЕНИЯ

А.А. Мироненко, Е.М. Кирилина

Изучены отпечатки прикрепительной мускулатуры трёх родов позднедевонских головоногих моллюсков – дискосорид (Nautiloidea, Discosorida, Tauceratidae), хранящихся и экспонируемых в Музее землеведения МГУ им М.В. Ломоносова. Система мускульных отпечатков у всех исследованных экземпляров представляет собой пояс рельефных вмятин у основания жилой камеры, которым на внутренней поверхности раковины соответствовали два ряда бугорков: более крупных на границе с фрагмоконом и меньших по размеру полукруглых – перед ними. Кроме того, на стенках жилой камеры располагались продольные гребни и борозды, также интерпретированные как часть системы прикрепления мускулатуры. При едином общем плане строения этой системы обнаружены различия в размерах областей прикрепления, возможно, связанные с образом жизни животных.

ВВЕДЕНИЕ

Отпечатки мускулов, сохраняющиеся на ядрах и на внутреннем перламутровом слое раковин различных головоногих моллюсков, известны у представителей разных геологических эпох и позволяют получить представление об отличиях в организации мускулатуры этих древних животных (Bogdanova, Mikhailova, 2004; Richter, Fischer, 2002 и др.).

Первое детальное исследование отпечатков мускулов раннепалеозойских цефалопод было проведено Х. Мутвеем (Mutvei, 1957). Он описал мускульные отпечатки, обнаруженные на ядрах раковин различных ордовикских и силурийских наутилоидей и считал, что они могут иметь важное таксономическое значение. Позднее У. Свит (Sweet, 1959) описал отпечатки мускулов палеозойских (преимущественно ордовикских) наутилоидей различных отрядов и пришёл к выводу, что их количество и форма имеют адаптивное значение и изменяются в разных эволюционных линиях независимо, что снижает таксономическое значение этого признака. Однако Х. Мутвей (Mutvei, 1964) на основании числа отпечатков мускулов выделил три крупные группы головоногих моллюсков: *Oncoceratomorphi*, *Nautilomorphi* и *Orthoceratomorphi*.

В Музее землеведения МГУ хранится и экспонируется коллекция позднедевонских головоногих моллюсков группы *Oncoceratomorphi* из Центрального девонского поля. Группа включает отряды *Oncocerida* и *Discosorida*; отпечатки мускулов в экспонируемых образцах музея обнаружены только у представителей *Discosorida*. Интересно, что отпечатки мускульной системы у дискосорид с этой территории описываются впервые. Краткие упоминания о них ранее приводились, но без какого-либо описания (Журавлева, 19726).

Все представители этих отрядов наутилоидей имеют от 7 до 25 пар (Журавлева, 1972а) отпечатков мускулов-ретракторов. Места прикрепления мускулов к раковине рельефные, но относительно небольшие по площади. Они образуют своеобразный пояс у самого основания жилой камеры, на границе с фрагмоконом. У многих онкоцератоморфов пара отпечатков мускулов в центре вентральной стороны крупнее остальных.

Ранее отмечалось (Teichert, 1964), что представители отряда Discosorida имеют не только пояс мускулов у основания жилой камеры, но и многочисленные продольные гребни и борозды, тянущиеся от этих мест крепления мускулатуры в сторону устья. Борозды и гребни также были частью крепления мускулатуры.

Однако, несмотря на принципиальное сходство, отдельные представители отряда Discosorida различаются между собой строением мускульной системы на низком таксономическом уровне: представители близких родов могут иметь разное число и размер отпечатков мускулов. Возможно, это различия адаптивного характера (Manda, Turek, 2009).

В данной работе мы представляем результаты изучения отпечатков прикрепительной мускулатуры на раковинах цефалопод позднедевонского семейства *Taxuseratidae* Zhuravleva, 1972 (отряд Discosorida), заметно отличающихся друг от друга формой раковины и строением устья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучены 13 внутренних ядер раковин головоногих моллюсков, собранных в заброшенном карьере у села Крутое (рис. 1) на левом берегу реки Труды (окрестности г. Ливны, Орловская область). Весь материал происходит из верхней части разреза, представленной глинами коричневыми с прослоями известняков желтовато-розовых глинистых тонкоплитчатых. Из фаунистических остатков присутствуют многочисленные ядра головоногих моллюсков, остатки рыб, в известняках – раковины брахиопод и скелеты табулят – аулопорид. Стратиграфически это переходные слои между евлановским и ливенским горизонтами франского яруса верхнего девона. Обоснование возраста подтверждается находками конодонтов, брахиопод и остатков рыб (Кирилишина, 2005; Кирилишина, 2006).

Отпечатки прикрепительной мускулатуры обнаружены на семи ядрах раковин ископаемых головоногих моллюсков, относящихся к трём различным родам и видам, определённых как *Cycloptes abundans* Zhuravleva, 1972 – 5 экз., *Evlanoceras evlanense* (Nalivkin, 1947) – 1 экз. и *Pachtoceras morosum* Zhuravleva, 1972 – 1 экз.

У большинства описанных экземпляров отпечатки мест прикрепления мускулатуры сохранились только на вентральной стороне. Это связано, по-видимому, со спецификой захоронения раковин в данном местонахождении.

Все экземпляры хранятся в Музее землеведения МГУ.

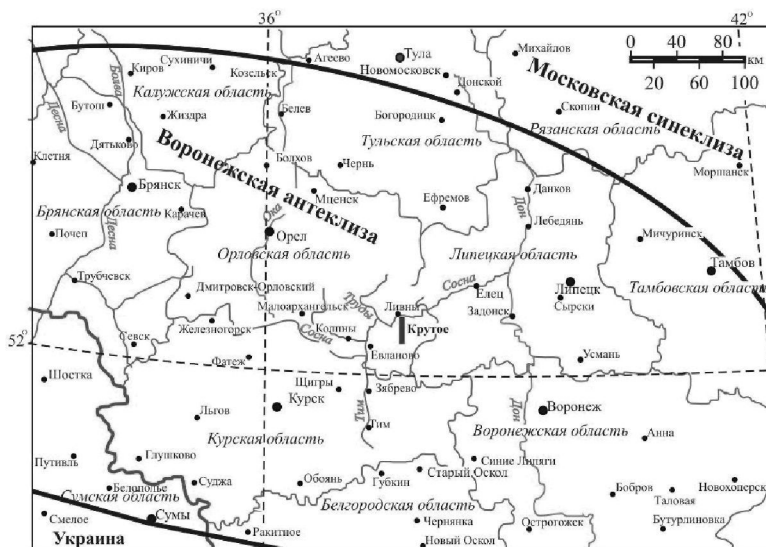


Рис. 1. Схема расположения разреза Крутое

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕННЫХ ДИСКОСОРИД

Морфология ядра и строение отпечатков мускулов у типичных представителей отряда Discosorida показаны на рисунке 2. Далее приводится описание морфологических особенностей изученных экспонатов.

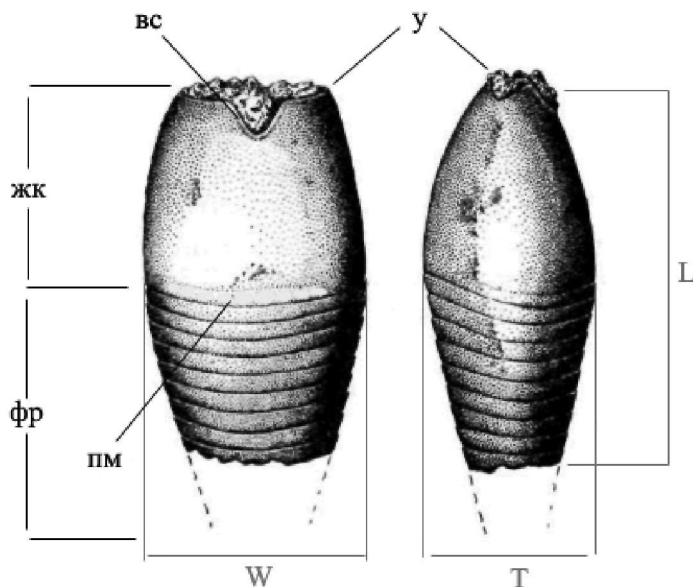


Рис. 2. Схема морфологического строения ядра раковины головоногого моллюска *Cyclopites abundans* из отряда Discosorida (по Журавлевой, 19726, с изменениями): слева – вид с вентральной стороны, справа – вид с латеральной стороны (вентральная сторона справа) жк – жилая камера, фр – фрагмокон, у – устье, вс – вороночный синус, пм – пояс отпечатков прикрепительной мускулатуры. Латинскими буквами обозначены линейные размеры экземпляров: L – высота, W – ширина, T – толщина

Cyclopites abundans Zhuravleva, 1972

Отпечатки мускулов изучены у пяти экземпляров разного размера, у которых общий план строения следов прикрепительной мускулатуры идентичен.

Экземпляр № МЗ ВФ 13821/1 (табл. I, фиг. 1)

Экземпляр представляет собой ядро жилой камеры и трёх камер фрагмокона, хорошо сохранившееся с вентральной стороны и хуже – с дорсальной. Устье не уцелело. Длина образца 57 мм, максимальная ширина 45 мм, максимальная толщина 32 мм. Раковина сжата в дорсо-вентральном направлении. Этот экземпляр можно отнести к взрослой стадии онтогенеза, о чём свидетельствует сближение перегородок фрагмокона: последняя камера фрагмокона перед жилой камерой почти вдвое короче предыдущих.

Отпечатки мускулов образуют пояс у основания жилой камеры, на границе с фрагмоконом. Они видны на вентральной стороне раковины. Можно различить десять пар отпечатков мускулов, представляющих собой рельефные вмятины, разделённые небольшими гребнями. Максимальный размер имеет центральная пара отпечатков на вентральной стороне – 3 x 3 мм, соседние с ними отпечатки меньше – 2 x 2 мм, в дальнейшем размер постепенно убывает к латеральным сторонам жилой камеры. Отпечатки на дорсальной стороне не сохранились.

На раковине моллюска ямкам соответствовали бугорки-выступы, разделённые глубокими бороздками, к бугоркам крепились мускулатура животного.

Сразу под линией отпечатков расположен рельефный пережим. На раковине пережиму соответствовал гребень, но не сплошной, а волнистый, с чередующимися высокими и низкими участками. Видимо, этот гребень также служил для прикрепления мускулов и для улучшения сцепления мускулатуры с раковиной. Общая толщина области прикрепления мускулатуры у основания жилой камеры составляет 6 мм.

На ближайшей к фрагмокону части жилой камеры и на слепках камер фрагмокона видны продольные полосы, соответствовавшие на раковине системе продольных борозд и гребней, тянувшихся от поперечного гребня и отпечатков мест крепления мускулов вперед, к устью. Согласно описанию Ф.А. Журавлевой, раковина *Cyclopites* гладкая, без скульптуры на наружной поверхности (Журавлева, 19726). Следовательно, гребни и борозды располагались на внутренней поверхности раковины.

Как и у большинства представителей *Cyclopites abundans*, у этого экземпляра наблюдается слабозаметное возвышение в центре вентральной стороны – подобие очень пологого киля, проходящего через середину центральной пары отпечатков мускулов.

Экземпляр № МЗ ВФ 13876 (табл. I, фиг. 2)

Этот экземпляр представляет собой ядро жилой камеры, без фрагмокона и устья. Его длина – 32 мм, ширина – 33 мм, толщина – 25 мм. Предполагается, что это ювенильная возрастная форма моллюска.

На хорошо сохранившейся вентральной стороне этого экземпляра виден пояс отпечатков мест прикрепления мускулов на самой границе с фрагмоконом. Различимы 11 пар отпечатков, постепенно уменьшающихся к боковым сторонам раковины.

На дорсальной стороне виден тонкий пояс области прикрепления мускулов, различимы семь отдельных отпечатков.

Толщина пояса отпечатков в центре вентральной стороны составляет 4 мм, на дорсальной – только 1,5 мм.

Пережима перед линией отпечатков не наблюдается, но на передней части этого пояса виден ряд вмятин полулунной формы. Вмятины связаны с основной группой отпечатков: каждая ямка располагается точно под гребнем, разделяющим ямки основного пояса. Выступы на раковине, соответствовавшие этим ямкам, усиливали крепление мускулатуры у основания жилой камеры.

На жилой камере также наблюдаются многочисленные продольные борозды. В центре вентральной стороны находится пологое возвышение, слабозаметный киль, проходящий между отпечатками центральной пары мускулов.

Экземпляр № МЗ ВФ 13877 (табл. II, фиг. 1)

Представляет собой ядро жилой камеры без фрагмокона и устья. Его длина – 33 мм, ширина – 38 мм, толщина в дорсо-вентральном направлении – 28 мм.

У этого экземпляра пара самых крупных отпечатков, в норме расположенная у представителей рода *Cyclopites* по центру вентральной стороны, сильно смещена в сторону от центра. При этом само ядро не деформировано, оно имеет типичную для данного вида форму. Сифон располагается по центру, напротив него по вентральной стороне, также по центру, проходит слабовыраженный киль. Однако этот киль разделяет не самую крупную пару отпечатков, как на остальных образцах, а проходит между третьим и четвёртым отпечатками, считая от самых крупных. С одной стороны от смещенной вбок самой крупной пары отпечатков находится десять отдельных отпечатков прикрепительных мускулов, как и у других представителей данного вида, а с другой стороны заметны только шесть.

Предполагается, что в данном случае мы имеем дело с аномалией развития мускулатуры животного, вызванной какой-то травмой или заболеванием.

Прямо над смещенной в сторону парой наиболее крупных отпечатков мускулов расположено овальное отверстие с округлым дном, его размеры – 1 x 2 мм. На других экземплярах похожих отверстий не обнаружено.

Подобные отверстия известны у палеозойских головоногих моллюсков, в том числе у девонских аммоноидей (House, 1960; De Baets et al., 2011) и наутилоидей из близкого к дискосоридам отряда *Oncocerida* (Manda, Turek, 2009). Отверстия интерпретируются как следы присутствия паразитов. Моллюски, в том числе головоногие, формируют на внутренней стенке жилой камеры перламутровые полусферы – «жемчужины» для изоляции паразитов, обитающих между мантией и стенкой раковины. На ядре от этих жемчужных полусфер остаются заметные округлые ямки. Предполагается, что в данном случае аномалия развития мантии и мускульной системы была вызвана паразитическим заболеванием. Воздействие паразита или необходимость формирования перламутровой полусферы для его изоляции могли привести к смещению в сторону области мантии, отвечающей за формирование прикрепительной мускулатуры. Это первое возможное свидетельство наличия паразитических заболеваний или прижизненных повреждений раковины у представителей отряда *Discosorida* на территории России.

Не исключено, однако, что образование подобного нароста на внутренней поверхности раковины связано с её сквозным повреждением.

Два других экземпляра *Cyclopites abundans*, у которых были обнаружены отпечатки мускулов, представляют собой плохо сохранившиеся ядра жилых камер двух особей разного размера (табл. II, фиг. 2; 3). На них видны

аналогичные вышеописанным отпечатки прикрепительной мускулатуры, но худшей сохранности.

Evlanoceras evlanense Nalivkin, 1947

Экземпляр № МЗ ВФ 13821/2 (табл. III, фиг. 1)

Представляет собой ядро жилой камеры с сохранившимся устьем. Максимальная длина экземпляра составляет 68 мм, максимальная ширина – 64 мм, толщина – 33 мм. Вентральная сторона жилой камеры сохранилась хорошо, дорсальная – уцелела только в районе устья, фрагмокон не сохранился. Передняя часть жилой камеры сжата в дорсо-вентральном направлении по сравнению с остальной частью раковины. Судя по размеру экземпляра и форме его устья, моллюск был на взрослой стадии онтогенеза.

С вентральной стороны устья расположен глубокий вороночный синус. На латеральной стороне устья расположены два направленных вперед выступа, являющиеся, возможно, своеобразными защитными трубками для глаз. Между выступами располагается узкое щелевидное отверстие для рта и щупалец, соединённое с вороночным синусом.

Отпечатки мускулов образуют пояс на вентральной стороне у основания жилой камеры, на границе с фрагмоконом. На вентральной стороне видно девять или десять пар отпечатков мускулов. В целом, пояс отпечатков очень напоминает таковой у представителей *Cycloptites abundans*; размеры мускульных отпечатков также постепенно возрастают к середине вентральной стороны.

Пережима между поясом отпечатков мускулов и жилой камерой у этого экземпляра не наблюдается. Как и у *Cycloptites*, от пояса отпечатков к устью идут чередующиеся борозды и гребни. У *Evlanoceras* была гладкая внешняя поверхность раковины (Журавлева, 19726), поэтому гребни и борозды не могут быть отпечатками скульптуры раковины, они присутствовали только на внутренней поверхности жилой камеры.

Однако, в отличие от *Cycloptites*, у *Evlanoceras* эти гребни выглядят не сплошными, а прерывистыми – с периодическими понижениями и повышениями рельефа. В некоторых местах на стенках жилой камеры система гребней и борозд напоминает сеть с прямоугольными ячейками.

К гребням могли крепиться дополнительные мышцы, значительно увеличивавшие силу мускулов *Evlanoceras*. Таким образом, у этих дискосорид областью крепления мускулов можно считать не только пояс отпечатков у основания жилой камеры, но и большую часть внутренней поверхности вентральной стороны жилой камеры.

У задней части вороночного синуса на ядре раковины виден кольцеобразный отпечаток, соприкасающийся с вороночным синусом. Однозначная интерпретация этого кольца затруднительна. Оно может являться апикальной частью вороночного синуса, а отличие его рельефа от формы боковых стенок объясняется плохой сохранностью. В таком случае вороночный синус имел сложную форму и завершался округлым отверстием практически в центре вентральной стороны жилой камеры. К сожалению, вороночный синус *Evlanoceras* до сих пор не был изображён в литературе, а в описании, приведенном Ф.А. Журавлевой, говорится лишь о том, что он длинный и узкий, широкое отверстие в апикальной части не упоминается. Однако подобная форма вороночных синусов с круглым отверстием на конце известна у многих дискосорид (Журавлева, 19726).

Другой вариант объяснения этой кольцеобразной структуры – она может быть частью мускульной системы *Evlanoceras*, связанной с управлением

воронкой головоногого моллюска. Возможно, там крепились ретракторы воронки.

И наконец, это образование может быть следом вороночного синуса на предыдущем этапе роста раковины. Но такой вариант маловероятен, так как стенки вороночного синуса образуют своеобразный валик, выступающий над поверхностью раковины, в то время как кольцо имеет углубленные края и является не валиком, а бороздой на ядре.

***Pachtoceras morosum* Zhuravleva, 1972**
Экземпляр № МЗ ВФ 13820 (табл. III, фиг. 2)

Представляет собой ядро жилой камеры с частично сохранившимися устьем и фрагмоконом. Длина экземпляра – 87 мм, ширина – 57 мм, максимальная толщина в дорсо-вентральном направлении – 69 мм. Моллюск находился на взрослой стадии онтогенеза – об этом свидетельствует заметное уменьшение длины камер фрагмокона в сторону жилой камеры. В отличие от раковин *Evlanoceras* и *Cyclopites*, раковина *Pachtoceras* сжата с боков, воздушные камеры фрагмокона более объёмные. На вентральной стороне расположен глубокий вороночный синус, доходящий почти до середины жилой камеры. Устье широкое субтреугольное, без заметных выростов. Оно существенно уже, чем основание жилой камеры.

Область прикрепления мускулатуры образует пояс на границе жилой камеры и фрагмокона. Средний размер вмятин-отпечатков, соответствующих бугоркам на раковине, 3 x 3 мм. Центральные отпечатки на вентральной стороне не отличаются по размеру от остальных отпечатков. Всего на вентральной стороне расположено 14 или 15 пар отпечатков мускулов.

У этого экземпляра частично сохранился пояс отпечатков мускулов и на дорсальной стороне. Но степень сохранности не позволяет подсчитать их точное количество. Толщина пояса отпечатков на вентральной и дорсальной сторонах раковины практически одинакова, отпечатки у *Pachtoceras* не уменьшаются на латеральных сторонах раковины.

На вентральной стороне жилой камеры слабо различимы следы продольных гребней.

ДИСКУССИЯ

Исследования современных (Бизиков, 2008) и вымерших (в т.ч. девонских) головоногих моллюсков (Mutvei 1957; Richter, Fischer, 2002) показали, что общий план строения мускульной системы в крупных таксонах изменяется мало. Это утверждение применимо и к изученным наутилоидеям отряда Discosorida. Несмотря на различия в форме раковины и устья (а значит, и в образе жизни животных), общий план строения отпечатков мускульной системы у различных представителей семейства Taхусератidae практически не различается.

О принадлежности ископаемых наутилоидей к определённой жизненной форме можно судить по форме раковины, размерам камер фрагмокона и строению сифона (Барсков, 1989). Среди Discosorida известны представители разных жизненных форм.

Что касается изученных в этой статье моллюсков, то толстая, слегка изогнутая раковина *Pachtoceras* с зауженным, но довольно широким устьем и высокими камерами фрагмокона была адаптирована для плавания в вертикальном или субвертикальном положении (Барсков, 1989). Об этом

свидетельствует и форма раковины, сжатая с боков, как у большинства свободно плавающих морских животных. Скорее всего, обладатель такой раковины наклонно висел в воде головой вниз, но при необходимости мог плыть с помощью воронки дорсальной стороной вперёд. Отпечатков прикрепительной мускулатуры у *Pachtoceras* довольно много, и все они практически одинаковы по размеру.

Раковины *Cyclopites* и *Evlanoceras*, напротив, сжаты в дорсо-вентральной плоскости, камеры их фрагмоконов относительно невысокие, сифоны массивные. Это связано, по-видимому, с тем, что животные плавали в горизонтальном положении недалеко от дна (Барсков, 1989). Мускульная система у этих моллюсков выглядит несколько иначе, чем у *Pachtoceras*. Отпечатки мускулов на вентральной стороне ядер раковин *Cyclopites* и *Evlanoceras* заметно крупнее, чем на дорсальной, и размер отпечатков увеличивается к середине вентральной стороны.

Форма раковины *Cyclopites* напоминает форму тела современных каракатиц, активных придонных хищников. Скорее всего, *Cyclopites*, как и каракатицы, держали раковину почти горизонтально и жили у дна. Ещё более вероятным это предположение выглядит для рода *Evlanoceras* с крупной изогнутой раковинкой. На вентральной стороне устья у них располагается глубокий вороночный синус, а по бокам прямо вперёд смотрят два выступа, служившие, по всей видимости, защитными трубками для глаз. Отверстия этих трубок направлены прямо вперёд, это позволяет предположить, что *Evlanoceras* был донным подкрадывающимся или засадным хищником, обладавшим бинокулярным зрением. Не исключено, что образ жизни *Evlanoceras* мог меняться в процессе взросления: в молодости эти животные держали раковину почти вертикально, а в зрелом возрасте приводили её в горизонтальное положение благодаря весу массивного сифона, и, может быть, изменению баланса жидкости и газа в камерах фрагмокона.

Заметим, что у всех трёх изученных родов дискосорид сохраняется общий план строения мускульной системы с узким поясом многочисленных мускульных отпечатков у основания жилой камеры. Однако сравнение формы раковин и мускульной системы *Pachtoceras*, с одной стороны, и *Cyclopites* с *Evlanoceras*, с другой, показывает, что при переходе от вертикального положения раковины к горизонтальному возрастает роль мускулатуры на вентральной стороне тела. При этом нагрузка на латеральные и дорсальные мускулы, судя по всему, уменьшается, и они редуцируются, но не исчезают совсем.

Отдельного обсуждения заслуживает система продольных и поперечных гребней и борозд, расположенная на вентральной стороне жилых камер *Cyclopites* и *Evlanoceras* между устьем и поясом отпечатков мускулов. Подобные гребни можно увидеть на жилых камерах многих дискосорид и онкоцерид, обладающих как прямой раковинкой с круглым сечением, так и изогнутой или приплюснутой с овальным сечением (Журавлева, 1972б; Журавлева, 1974). Раковина большинства этих моллюсков гладкая, лишённая какой-либо скульптуры, то есть продольные ребра на ядре жилой камеры не могут быть отпечатками внешней ребристости. Гребни, оставившие эти отпечатки, присутствовали только на внутренней поверхности раковины. В 1964 году К. Тейхерт предположил, что эти гребни служили для увеличения площади

крепления и усиления мускулатуры дискосорид (Teichert, 1964). Однако животные, обладавшие таким строением, как правило, имели довольно узкое устьевое отверстие, которое многими исследователями трактовалось как признак пассивного образа жизни.

Вопрос о том, как выглядела и функционировала мускулатура дискосорид, пока остаётся открытым. В самом простом случае она могла представлять собой серию крупных мускульных тяжей, идущих от мест крепления у основания жилой камеры к головному отделу тела моллюсков. В таком случае борозды между гребнями служили всего лишь направляющими для этих волокон.

Но скорее всего сами гребни использовались для прикрепления мышечных волокон. В пользу этой версии свидетельствует и прерывистая структура гребней у *Evlanoceras evlanense*. В таком случае мускулатура дискосорид представляла собой сложноустроенную мускульную сеть и была способна сокращаться не только в продольном (от устья к основанию жилой камеры), но и в поперечном направлении. Подобная система крепления мышц, несомненно, более эффективна, чем набор продольных мускулов. Она могла позволить моллюскам с гораздо большей силой выбрасывать воду мантийной полости через воронку и лучше управлять самой воронкой. Вполне возможно, что именно это позволило относительно примитивным дискосоридам занять огромное количество экологических ниш, в том числе требующих большой подвижности и хорошо работающего реактивно-вороночного аппарата. О том, что воронка у этих моллюсков была развита хорошо, свидетельствуют крупные вороночные синусы на их раковинах.

ВЫВОДЫ

У изученных представителей семейства Taхуссeratidae (отряд Discosorida) отмечается единый общий план строения системы прикрепительной мускулатуры, однако между ними наблюдаются некоторые отличия, связанные, по-видимому, с разным образом жизни.

Кроме пояса бугорков – центров прикрепления мускулатуры у основания жилой камеры, представители отряда Discosorida имели систему продольных борозд и гребней на внутренней поверхности жилой камеры. Эти борозды и гребни могли служить направляющими для продольных мускульных тяжей или для прикрепления мускулатуры, способной сокращаться в поперечном направлении.

Обнаруженная у одного из экземпляров *Cyclopites abundans* асимметрия отпечатков прикрепительной мускулатуры, сочетающаяся с округлым отверстием на ядре жилой камеры, может свидетельствовать об аномалии развития вследствие паразитического заболевания.

Кольцевой отпечаток у основания вороночного синуса *Evlanoceras evlanense* может иметь отношение к прикреплению мускулатуры, связанной с управлением воронкой. Однако это предположение требует дополнительных исследований и уточнений.

Авторы благодарны И.С. Барскову за ценные замечания и рекомендации.

Работа выполнена в рамках проекта IGCP 596.

Литература

- Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: Изд-во МГУ, 1989. 160 с.
- Бизиков В.А. Эволюция раковины головоногих моллюсков. М.: Изд-во ВНИРО, 2008. 448 с.
- Журавлева Ф.А. Отпечатки мускулов-ретракторов у девонских птеноцератид // Палеонтол. журн. 1972 а. № 1. С. 134–136.
- Журавлева Ф.А. Девонские наутилоидеи. Отряд Discosorida // Тр. Палеонтол. ин-та. АН СССР. 1972 б. Т. 134. 320 с.
- Журавлева Ф.А. Девонские наутилоидеи. Oncoceratida, Tarphyceratida, Nautilida. // Тр. Палеонтол. ин-та. АН СССР. 1974. Т. 142. 170 с.
- Кириличина Е.М. Распространение конодонтов в евлановском горизонте Центрального девонского поля (разрезы Крутое и Маланинские Выселки) // Палеобиология и детальная стратиграфия фанерозоя. К 100-летию со дня рождения академика В.В. Меннера. М.: Российская академия естественных наук. 2005. С. 51–63.
- Кириличина Е.М. Конодонты верхнефранских и нижнефаменских отложений Воронежской антеклизы. Автореферат дисс. ... канд. г.-м. наук. М. МГУ. 2006. 24 с.
- Bogdanova T.N., Mikhailova I.A. Origin, evolution and stratigraphic significance of the superfamily Deshayesitaceae Stoyanow, 1949 // Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre. 2004. Vol. 74. P. 189–243.
- De Baets K., Klug C., Korn D. Devonian pearls and ammonoid-endoparasite co-evolution. // Acta Palaeontologica Polonica. 2011. Vol. 56, № 1. P. 159–180.
- House M.R. Abnormal growths in some Devonian goniatites // Palaeontology. 1960. Vol. 3. P. 129–136.
- Manda Š., Turek V. A Silurian oncocerid with preserved colour pattern and muscle scars (Nautiloidea). // Czech Geological Survey, Prague. Bulletin of Geosciences. 2009. Vol. 84, № 4. P. 755–766 (7 figures).
- Mutvei H. On the relations of the principal muscles to the shell in Nautilus and some fossil nautiloids // Arkiv for Mineralogi och Geologi. 1957. Vol. 2. P. 219–254.
- Mutvei H. Remarks on the anatomy of Recent and fossil Cephalopoda // Stockholm Contributions on Geology. 1964. Vol. 11. P. 79–102.
- Richter U., Fischer R. Soft tissue attachment structures on pyritized internal moulds of ammonoids // Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt. 2002. Vol. 57. P. 139–149.
- Sweet W.C. Muscle-attachment impressions in some Paleozoic nautiloid cephalopods // J. Paleontology. 1959. Vol. 33. P. 293–304.
- Teichert C. Nautiloidea – Discosorida. // Treatise on invertebrate paleontology. 1964. P. 320–342.

Объяснения к фототаблицам

Все экземпляры изображены: а – с вентральной стороны, б – с латеральной стороны, вентральная сторона слева; происходят из евлановско-ливенских отложений франского яруса карьера Крутое (Орловская обл.) Длина масштабного отрезка равна 1 см.

Таблица I

Фиг.1 - 2 – *Cyclopites abundans* Zhuravleva, 1972: **1** – экз. № МЗ ВФ 13821/1; **2** – экз. № МЗ ВФ 13876.

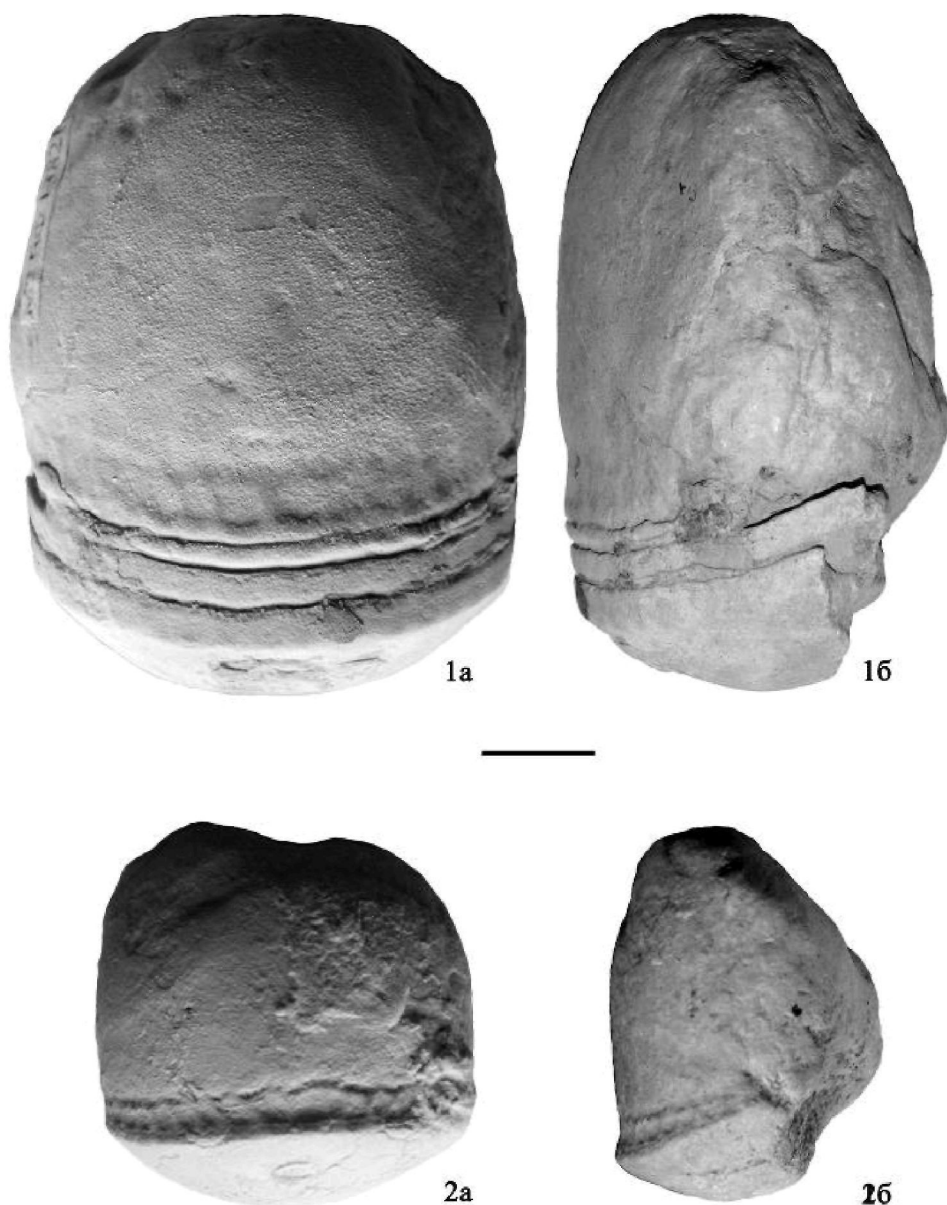
Таблица II

Фиг.1 - 3 – *Cyclopites abundans* Zhuravleva, 1972: **1** – экз. № МЗ ВФ 13877; **2** – экз. № МЗ ВФ 13878; **3** – экз. № МЗ ВФ 13879.

Таблица III

Фиг.1 – *Evlanoceras evlanense* (Nalivkin, 1947), экз. № МЗ ВФ 13821/2.

Фиг.2 – *Pachtoceras morosum* Zhuravleva, 1972, экз. № МЗ ВФ 13820.





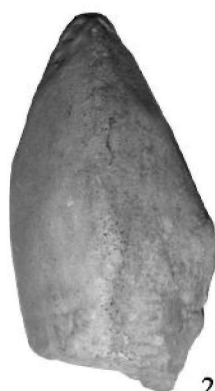
1a



16



2a



26



3a



36



1a



1b



2a



2b