

ЗАХАРОВ Ю. Д., ГРАБОВСКАЯ В. С.

СТРОЕНИЕ РАКОВИНЫ И СТАДИИ РАЗВИТИЯ РОДА ZELANDITES (LYTOCERATIDA)

Впервые под электронным микроскопом изучена структура скелетных образований аммоноидей рода *Zelandites* (Lytoceratida). В стенке фрагмокона присутствуют четыре слоя, в том числе морщинистый. Обнаружена трехслойная структура септ, предполагается первичность такого строения. Прослежены периоды роста и стадии развития *Zelandites*.

Пионером электронно-микроскопического изучения внутреннего строения раковины аммоноидей является Т. Биркелунд [14], впервые изучившая с помощью СЭМ стенки раковины маастрихтских *Saghalinites* и *Scaphites* Гренландии. Последующие достижения в электронно-микроскопическом изучении скелета у представителей различных групп аммоноидей связаны с работами В. В. Друщица, И. С. Барскова, Л. А. Догужаевой, Т. А. Ломинадзе, И. А. Михайловой и Н. Хиами [3–7], Т. Биркелунд и Х. Хансена [15, 16], Х. Эрбена, Г. Флайса, А. Зиля и Р. Рейда [17, 18], Ц. Кулицкого [21], К. Танабе с соавторами [28].

В последние годы проводится изучение морщинистого слоя ископаемых цефалопод [1, 2, 22, 25, 26, 29], впервые исследованного А. Кейзерлингом [20]. Отмечаются трудности гомологизации морщинистого слоя со сравнимым образованием в раковине современного наутилуса. Одни исследователи [21, 25, 29] придерживаются представления Г. Зандбергера, согласно которому морщинистый слой дорсальной части раковины гомологичен черной пленке наутилуса, обволакивающей только участок поверхности молодого оборота, примыкающий к устью раковины. Другие [1, 19, 27, 30] считают, что этот слой имеет более широкое распространение – от дорсальной стенки до вентральной. Судя по данным Догужаевой [2], морщинистый слой выстилает жилую камеру, в проксимальной ее части он перекрывает внутренним призматическим слоем. Такое же положение занимает тонкий конхиолиновый слой раковины современного наутилуса.

Вещественный состав и микроструктура морщинистого слоя недостаточно изучены. В. Насичук [25] обнаружил в морщинистом слое раковины гониатита из каменноугольных отложений Канады черный углистый материал – возможный продукт превращения и распада органического вещества. Темно-коричневая окраска этого слоя наблюдалась также у *Holcophylloceras zignodianum* Orbigny из байоса Дагестана [3]. По данным Догужаевой [2, 3], морщинистый слой вентральной стенки *Megaphyllites prometeus* Shevyrev из среднего триаса Северного Кавказа и *Damesites* sp. из верхнего мела Сахалина имеет призматическую структуру. Первичная структура морщинистого слоя дорсальной стенки аммоноидей, где он наиболее надежно выделяется в поперечном срезе, никем не наблюдалась.

В настоящее время нет единого представления о структуре септ аммоноидей. Биркелунд и Хансен [13, 15] считают, основываясь на данных по позднемеловому *Hyporhylloceras* (*Neophylloceras*) *groenlandicus* Birkelund, что септы по крайней мере некоторых из аммоноидей имеют двухслойное строение. Ранние септы исследованных ими экземпляров плохо сохранились. Прочие септы двух начальных оборотов образованы исключительно перламутровым слоем. В начале четвертого оборота в дистальной стороне септ были обнаружены первые признаки призматического слоя, который получил наибольшее развитие в пределах последующего полуоборота.

Большинство исследователей, однако, считают, что септы всех известных групп аммоидей сложены только одним перламутровым слоем, а призматический слой, описанный Биркелунд и Хансеном, имеет вторичную природу.

Полемизируя с Эрбеном, Флайсом и Зилем [18], Биркелунд и Хансен [16] приводят следующие данные о прижизненном происхождении призматического слоя септ *H. groenlandicum*: 1) толщина призматического слоя постепенно увеличивается по направлению от ранних септ к более поздним, 2) призматический слой в наружных оборотах обнаруживается всегда в дистальной части каждой септы. Наличие призматического слоя в септах предполагается также у *Saghalinites*, *Kostmoceras*, *Quenstedtoceras* и представителей *Dactylioceratidae*.

В настоящей работе впервые приведены сведения о морщинистом слое представителя отряда *Lytoceratida*, обсуждается возможность сложной структуры септ у некоторых представителей позднемеловых аммоидей, рассмотрены особенности роста и развития *Zelandites*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ

В 1974–1976 гг. во время изучения опорного разреза верхнего мела Сахалина по р. Найба нами была собрана коллекция аммоидей, включающая два вида рода *Zelandites*: *Z. matsumotoi* Grabovskaya из средней части быковской свиты (конъяк) – 7 экз. и *Z. japonicus* Matsumoto из средней части красноярковской свиты (нижний маастрихт) – 10 экз. Рентгеноструктурный анализ, выполненный В. О. Худоложкиным (Дальневосточн. геол. ин-т ДВНЦ АН СССР), показал, что в раковине одного из экземпляров *Z. japonicus* сохранился первичный арагонит, составляющий около 99% раковинного вещества (анализировался материал боковой стенки всего наружного оборота). Этот экземпляр был использован для изучения структуры раковины. Исследования в медиальном сечении проводились с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM U3, обслуживаемого Б. В. Дакусом и А. В. Шапошниковым (Биолог.-почвенный ин-т ДВНЦ АН СССР). Этот же анишлиф (БПИ, № 952/61) был использован для подтверждения данных о росте раковины *Z. japonicus*, полученных на основе изучения трех прозрачных шлифов [8, 10]. Поверхность морщинистого слоя в сравнительных целях изучалась также у некоторых представителей *Desmophyllites*, *Damesites* и *Tetragonites* из сенонских отложений Сахалина, однако вследствие перекристаллизации раковинного вещества они оказались непригодными для исследований с помощью СЭМ. Онтогенез лопастной линии *Z. matsumotoi* исследован с целью сравнения с соответствующими данными по *Z. japonicus* [11].

При подготовке рукописи к печати консультации по морфологии морщинистого слоя ископаемых цефалопод были получены у Л. А. Догужаевой (ПИН АН СССР). Всем лицам, способствовавшим выполнению данной работы, авторы выражают свою признательность.

ВНУТРЕННЕЕ СТРОЕНИЕ И СТРУКТУРА РАКОВИНЫ *ZELANDITES JAPONICUS MATSUMOTO*

Эмбриональные образования. К моменту выклева из яйца раковина достигала в диаметре 1,19–1,24 мм. Она представлена протоконхом, жилой камерой, составляющей неполный оборот ($\alpha=320$ – 336°), и, по-видимому, одной септой. Протоконх крупный яйцевидный (диаметр 0,67–0,68 мм, ширина 0,89 мм). Цекум чашевидный (76×80 мкм), оболочка его состоит из двух слоев – тонкого (2,3 мкм) наружного и толстого (16 мкм) внутреннего (рис. 1, а, б). Во внутреннем слое обнаружен канал (рис. 1, в, г), соединяющийся с внутренней полостью цекума, которая заполнена таким же материалом. Функциональное значение канала неясно. Он может быть связан с размещением кровеносных сосудов в отдельных участках внутреннего слоя цекума. Просифон (фиксатор) весьма короткий (59 мкм).

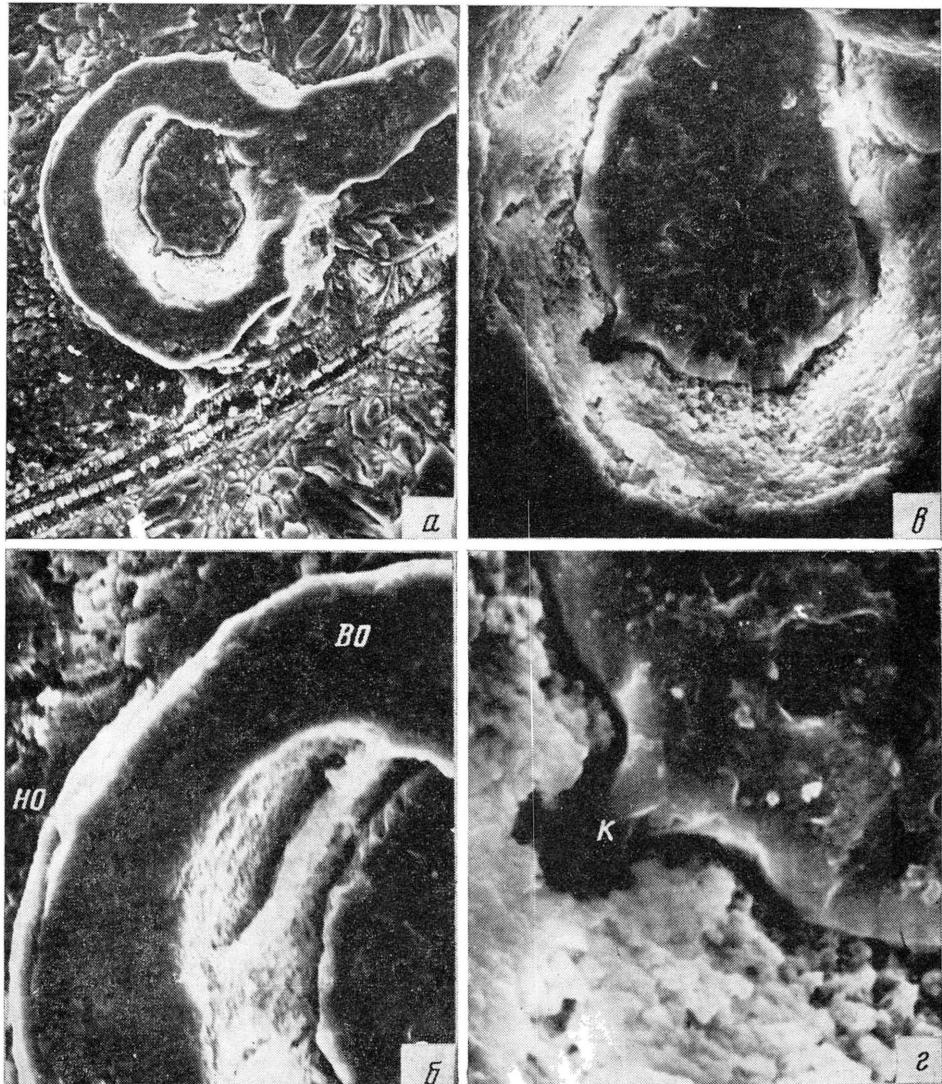


Рис. 1. *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 952/61: *а* — цекум и стенка ироксимальной части протоконха ($\times 470$), *б* — оболочки цекума ($\times 1580$), *в* — полость цекума ($\times 1580$), *г* — полость цекума и канал во внутренней оболочке ($\times 4740$); Сахалин, р. Найба; нижний маастрихт, слои с *Zelandites japonicus*. Обозначения: *во* — внутренняя оболочка цекума, *к* — канал, *но* — наружная оболочка цекума

Структура стенки протоконха, как и начальных оборотов раковины, плохо сохранилась. Судя по наиболее сохранившимся участкам, стенка протоконха представлена несколькими слойками с призматической структурой (рис. 1, *а*), толщина ее в дистальной части около 11 мкм.

Наружный призматический слой значительно уступает по толщине прочим карбонатным слоям (табл. 1). Он сложен кристаллами призматической формы (шириной 0,5—2,5 мкм в фреквентальный период роста), ориентированными нормально к поверхности раковины. На отдельных участках кристаллы распираются вентральном направлении. В пределах двух первых оборотов фрагмокона наружный призматический слой имеет ровные поверхности, но начиная с середины(?) третьего оборота он волнообразно изогнут (рис. 2). Расстояние между гребнями складок, представляющими собой скульптуру наружной поверхности, составляет 30—60 мкм. Наружный призматический слой отсутствует на дорсальной стороне раковины.

Перламутровый слой столбчатого типа. Толщина таблеток составляет 0,06—0,13 мкм. В конце фреквентального периода (конец четвертого обо-

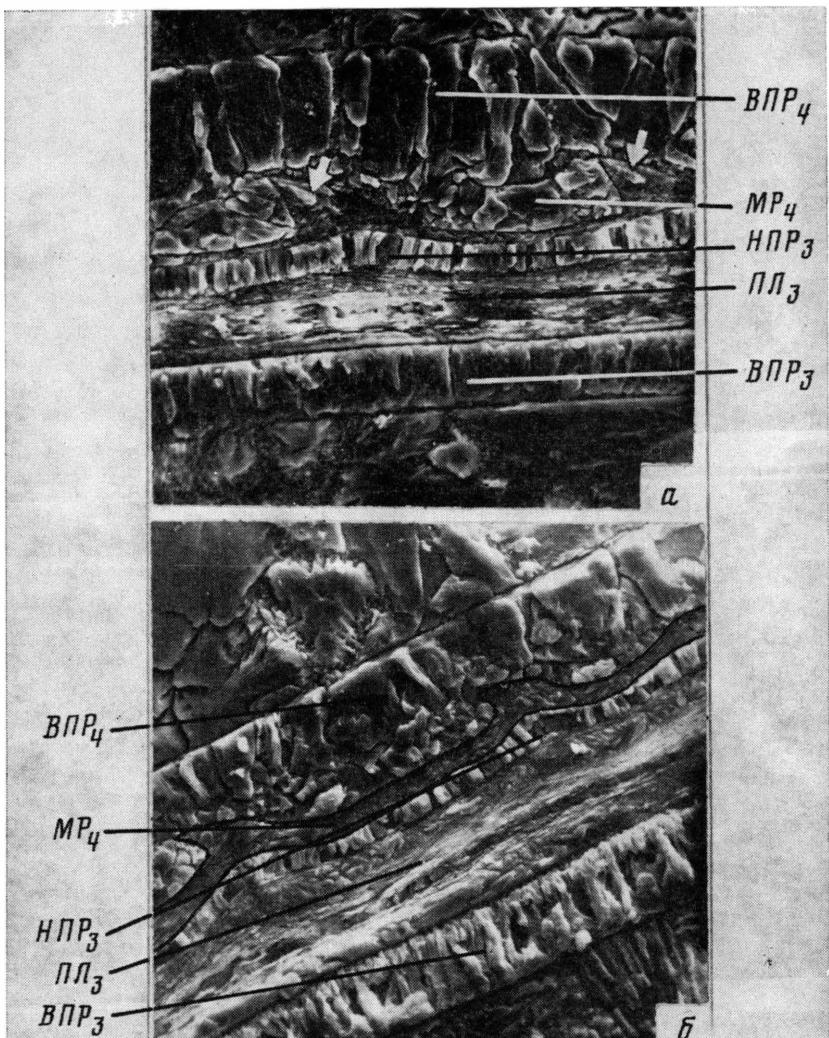


Рис. 2. *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 952/61, структура раковины на стыке смежных оборотов: *а* — у середины третьего и четвертого оборотов ($\times 1580$); *б* — у конца третьего и четвертого оборотов ($\times 790$); Сахалин, р. Найба; нижний маастрихт, слои с *Zelandites japonicus*. Обозначения: *впр* — внутренний призматический слой, *мр* — морщинистый слой, *нпр* — наружный призматический слой, *пл* — перламутровый слой; *впр₃*, *нпр₃*, *пл₃* — слои вентральной стенки третьего оборота, *впр₄*, *мр₄* — слои дорсальной стенки четвертого оборота; стрелками показаны морщины

рота) их размеры в поперечнике составляют 1,5–2,5 мкм. Таблетки сгруппированы в виде столбцов, ориентированных поперек слоистости и размещенных на продолжении кристаллов наружного призматического слоя. Перламутровый слой крайне изменчив по толщине (табл. 1). Наружная поверхность его волнистая, повторяет неровную поверхность предшествующего слоя; внутренняя поверхность ровная. Перламутровый слой отсутствует на дорсальной стороне раковины.

Морщинистый слой дорсальной стенки в поперечном сечении отчетливо различается из-за своеобразной поверхности, обращенной внутрь камеры. Она образована морщинами, каждая из которых имеет в поперечном сечении форму клюва, изогнутого в адоральном направлении (рис. 2). В пределах фрагмокона эта поверхность перекрывается внутренним призматическим слоем. Расстояние между морщинами в медиальном сечении составляет 30–60 мкм. Наружная поверхность морщинистого слоя волнистая, повторяет очертания скульптуры наружной поверхности предшествующего оборота. Слой изменчив по толщине.

Микроструктура морщинистого слоя пластинчатая (рис. 3). Она обнаружена в пределах отдельных участков слоя в дорсальной стенке наружного оборота. В прозрачных шлифах морщинистый слой хорошо сохранившихся участков этой части раковины окрашен в черный цвет. Вещественный состав морщинистого слоя не определен; не исключено, что первичный его состав преимущественно органический.

Морщинистый слой вентральной стенки *Zelandites japonicus* в сечении раковины не выявлен; отпечаток его удалось обнаружить на поверхности, по-видимому, внутреннего призматического слоя на вентральной стороне предпоследней камеры фрагмокона. Рисунок рассматриваемого слоя представлен здесь весьма слабо выраженными морщинами и желобками, радиально пересекающими вентральную сторону. Морщины извилистые, изредка пересекающиеся. Расстояние между ними колеблется в широких пределах (10–40 мкм). Выявление морщинистого слоя в медиальном сечении вентральной стенки раковины аммоноидей осложняется, видимо, вследствие наименьшей выраженности его скульптуры в вентральной части раковины. Это подтверждается наблюдениями морщинистого слоя на различных участках раковины у некоторых видов турон-кампанских аммоноидей Сахалина (*Tetragonites glaber* (Jimbo), *Desmophyllites diphylloides* (Forbes), *Damesites* sp.), выполненным в сравнительных целях.

Полученные данные свидетельствуют в пользу представлений о том, что морщинистый слой вместе с внутренним призматическим входит в состав стенки оборота раковины по всему периметру. Различие в микроструктуре морщинистого слоя *Megaphyllites prometheus* и *Damesites* sp. [2], с одной стороны, и *Zelandites japonicus* — с другой, не

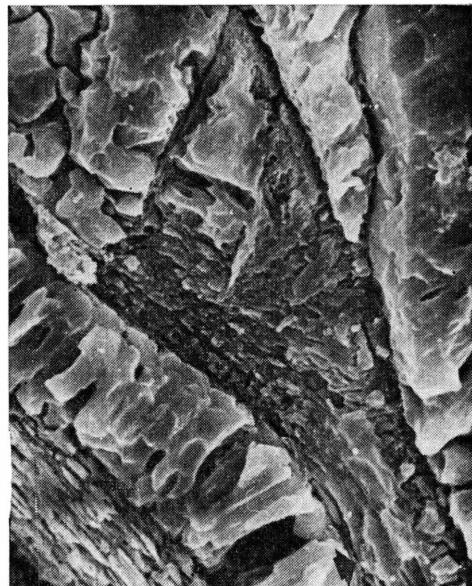


Рис. 3. *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 952/61, структура морщинистого слоя дорсальной стенки наружного оборота ($\times 6000$); стрелкой отмечены сохранившиеся элементы пластинчатой структуры; Сахалин, р. Найба; нижний маастрихт, слой с *Zelandites japonicus*

Таблица 1

Толщина слоев стенки раковины *Zelandites japonicus*, мкм

Участок раковины	Наружный призматический слой	Перламутровый слой	Морщинистый слой дорсальной стенки *	Внутренний призматический слой	
				вентральная стенка	дорсальная стенка
Протоконх (проксимальная часть)	3	—	—	—	—
Протоконх (дистальная часть)	11	—	—	—	—
Конец первого оборота	1	10	—	1,8	5,5?
» второго »	1	11,5	5,0	2,8	7,5
» третьего »	1,8	17	2,0	14,0	8,5
» четвертого »	4,5–6	20	4,9	5,5?	20,3
» пятого »	—	—	2,3	—	32,0

* Замеры выполнены между морщинами. Морщинистый слой вентральной стенки не установлен. Толщина перламутрового слоя вентральной стенки, видимо, завышена за счет морщинистого слоя.

совсем ясно. Оно может объясняться специфическими особенностями сравниваемых групп триасовых и меловых аммоноидей, которые могли отличаться способом секреции отдельных частей раковины, или перекристаллизацией слоя вентральной стенки *Megaphyllites prometheus* и *Damesites* sp., сопоставляемого с морщинистым слоем дорсальной части раковины.

Внутренний призматический слой, как и перламутровый, появляется в постэмбриональную стадию развития. Первые его признаки обнаружены в конце первого оборота. В ходе онтогенеза внутренний призматический слой дорсальной стенки существенно утолщается, достигая толщины перламутрового слоя или даже превышая ее (табл. 1). Внутренний призматический слой в дорсальной части раковины значительно толще, чем в вентральной. Во внутреннем призматическом слое различаются две модификации. Ранняя модификация представлена короткими кристаллами, нередко изометрической формы (до 1–5 мкм в поперечнике в фреквентальный период). Ею обычно заполняются неровности поверхности морщинистого слоя. Поздняя модификация представлена крупными, более или менее правильными кристаллами таблитчатой формы (рис. 2), шириной до 15 мкм в иррегулярный период роста. Кристаллы несут отчетливо выраженную слоистость — следы роста. Ориентированы кристаллы как нормально к поверхности слоя, так и под некоторым углом к ней.

Септы постэмбриональной стадии. В септах наружных оборотов раковины *Zelandites japonicus*, как и в соответствующих образованиях *Nyrophylloceras* из верхнего мела Гренландии [15, 16], обнаружен призматический слой. Фрагмокон исследованного нами экземпляра состоит из 67 септ:

Обороты фрагмокона	1	2	3	4	5	6
Порядковые номера септ	1–12	13–24	25–36	37–48	49–64	65–67
Число септ	12	12	12	12	16	3

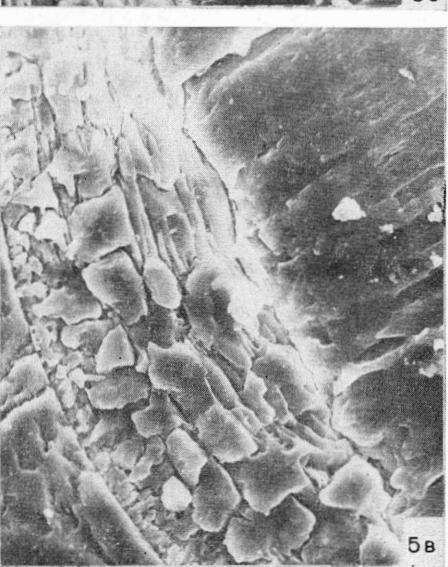
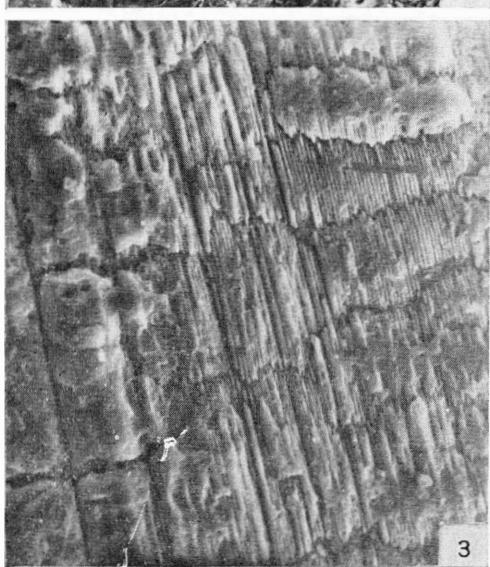
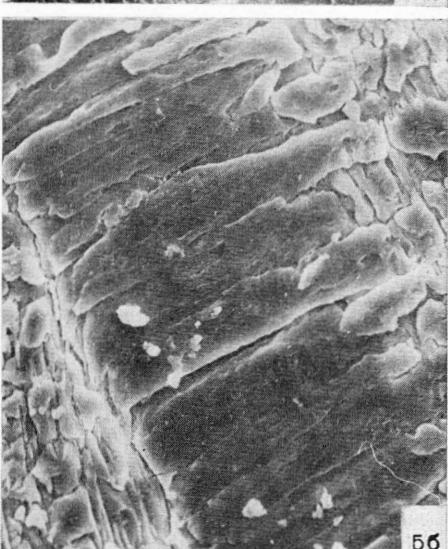
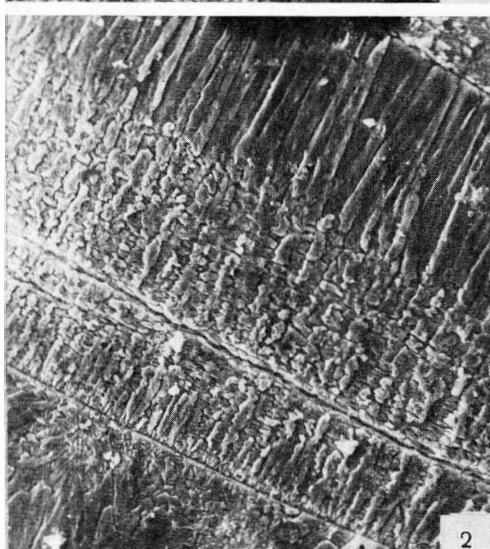
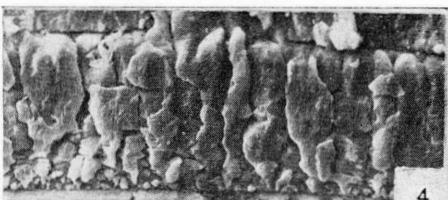
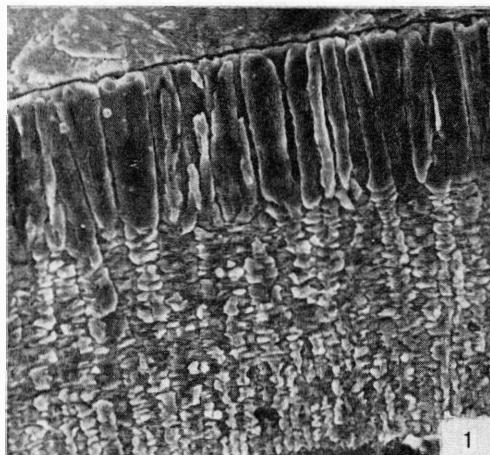
За 67-й септой следует жилая камера. Септы молодых оборотов и некоторые участки последующих септ частично или полностью перекристаллизованы (табл. III, фиг. 4). Призматический слой отчетливо различается в наиболее хорошо сохранившихся участках. Он обнаружен в 20 септах четвертого — шестого оборотов, начиная с 42-й септы, за исключением 53–55-й септ. Во всех случаях призматический слой размещается однотипно — дистально по отношению к перламутровому слою. Однаковое размещение призматического слоя в септах *Nyrophylloceras* и *Zelandites* свидетельствует, очевидно, в пользу гипотезы Биркелунд и Хансена [13, 14], согласно которой этот слой возникает при жизни моллюска, а не является результатом перекристаллизации.

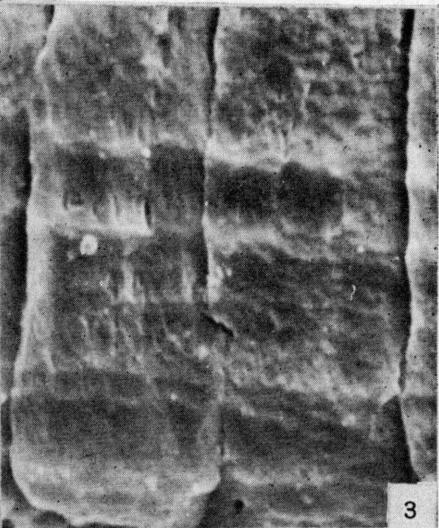
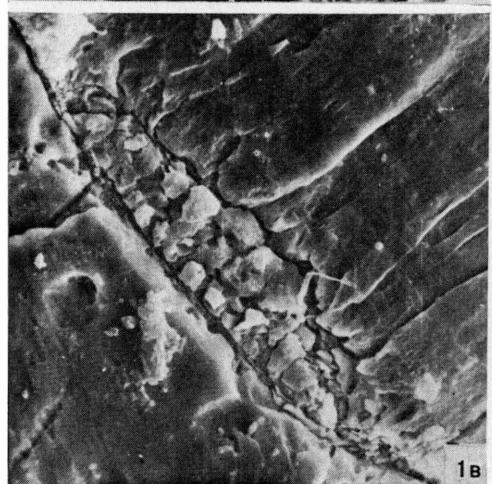
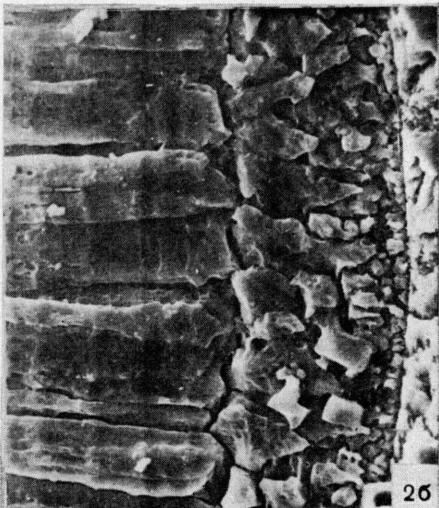
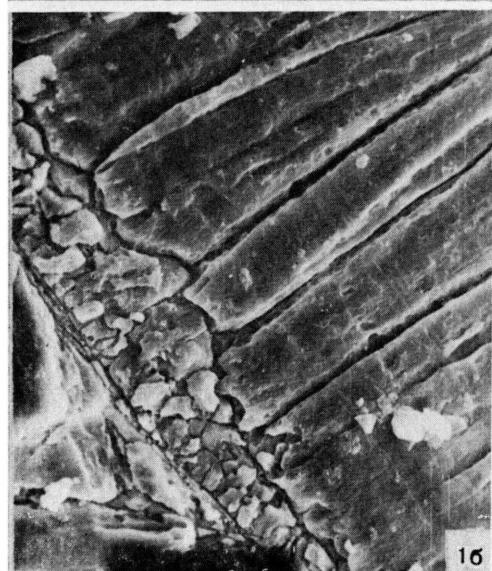
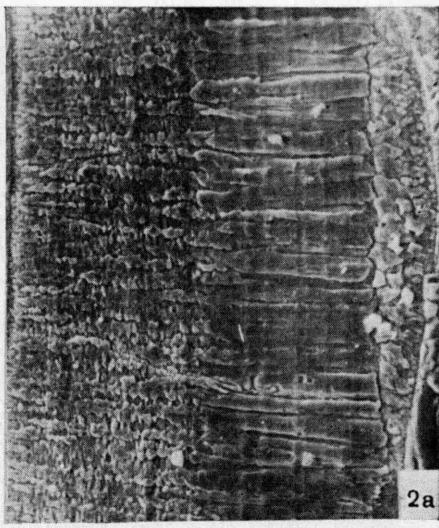
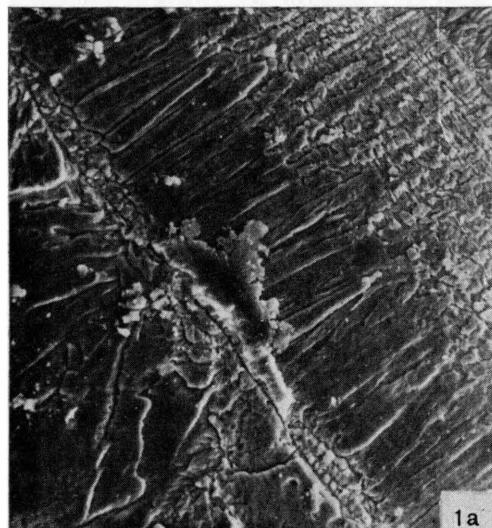
Призматический слой развит лишь в центральной, наиболее толстой части септы, и выклинивается по ее периферии. Привентральная часть септ и септальные трубы сложены исключительно перламутровым слоем (рис. 4). Такое же строение имеют, очевидно, и придорсальные участки септ (табл. III, фиг. 3).

Отмечаются отчетливые изменения в структуре септ разных оборотов раковины. Последние септы раковины *Zelandites japonicus* в конце пятого и начале шестого оборотов становятся трехслойными за счет появ-

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–5. *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 952/61: 1 — проксимальный перламутровый и призматический слои 60-й септы ($\times 474$); 2 — проксимальный перламутровый и призматический слои 66-й септы ($\times 394$); 3 — однослоинное строение дорсальной части септы на пятом обороте ($\times 1300$); отдельные участки септы перекристаллизованы (дистальная часть септы слева); 4 — перекристаллизованный участок септы в начале четвертого оборота ($\times 790$); 5 — слой 59-й септы: 5а — проксимальный перламутровый (внизу), призматический и дистальный перламутровый слои ($\times 394$); 5б — то же, деталь, дистальный перламутровый слой слева ($\times 948$); 5в — то же, призматический и дистальный перламутровый слои ($\times 1270$); Сахалин, р. Найба; нижний маастрихт, слой с *Zelandites japonicus*.





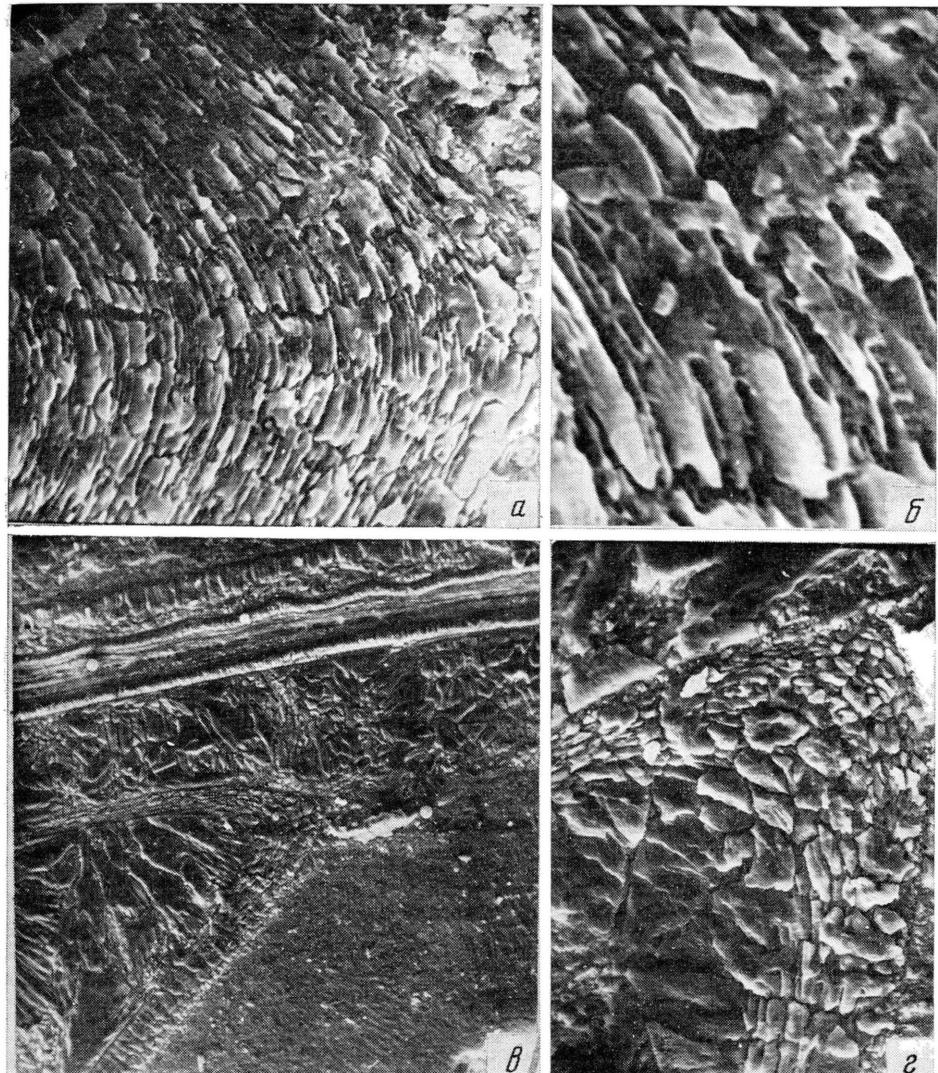


Рис. 4. *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 952/61; *а, б* — однослоиняя вентральная часть септы на пятом обороте, перламутровый слой: *а* — $\times 1580$, *б* — $\times 4740$; *в, г* — септальная трубка четвертого оборота, перламутровый слой: *в* — $\times 237$, *г* — $\times 790$; Сахалин, р. Найба; нижний маастрихт, слои с *Zelandites japonicus*

ления в дистальной их части коротких линз перламутрового вещества (табл. III, фиг. 5; табл. IV, фиг. 1—3).

Перламутровый слой проксимальной части септы (проксимальный перламутровый слой) столбчатого типа (табл. III, фиг. 1). Таблетки имеют обычно 6—8 мкм в поперечнике и 0,6 мкм в толщину на взрослой стадии развития. Максимальная толщина слоя в начале четвертого оборота составляет 30,4 мкм при толщине септы 57 мкм, в начале шестого оборота — 91 мкм при толщине септы 155 мкм.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1—3. *Zelandites japonicus* Matsumoto; экз. № 952/61: 1 — слой 63-й септы: 1а — проксимальный перламутровый (справа), призматический и две липзы дистального перламутрового слоя ($\times 948$); 1б — верхняя липза дистального перламутрового слоя ($\times 1270$); 1в — нижняя липза дистального перламутрового слоя ($\times 1270$); 2 — слои 62-й септы: 2а — проксимальный перламутровый (слева), призматический и дистальный перламутровый слои ($\times 396$); 2б — призматический и дистальный перламутровый слои ($\times 1110$); 3 — поперечная полосчатость (линии роста) кристаллов призматического слоя на пятом обороте ($\times 2370$); Сахалин, р. Найба; нижний маастрихт, слои с *Zelandites japonicus*.

Призматический слой септы состоит из удлиненных кристаллов призматической формы, ориентированных нормально к поверхности, размещенных на продолжении столбцов таблитчатых кристаллитов перламутрового слоя. На взрослой стадии кристаллы составляют 6–14 мкм в поперечнике. Рассматриваемый слой, имеющий линзовидную форму, покрывает около 60% поверхности предыдущего слоя септы в ее центральной части. Максимальная толщина призматического слоя в начале четвертого оборота составляет 26,6 мкм при толщине септы 57 мкм, в начале шестого оборота — 64 мкм при толщине септы 155 мкм.

В расположении таблеток перламутрового слоя, обнаруженного в дистальной части септы (дистальный перламутровый слой), не отмечается выраженных столбцов. Слой сложен таблетками толщиной до 0,5 мкм при поперечнике до 6,5 мкм (табл. III, фиг. 5в). Этот слой в виде мелких линзовидных участков (одна-две линзы на септу) располагается в центральной, наиболее выпуклой части септ. Длина линз колеблется от 44 до 81 мкм, толщина их достигает 10,7–24,6 мкм при толщине септы 70–140 мкм. Расстояние между смежными линзами не превышает 80 мкм. В одних случаях рассматриваемые линзы представляют собой как бы нашлепку на поверхности призматического слоя (табл. III, фиг. 5), в других — они не выделяются резко на поверхности призматического слоя (табл. IV, фиг. 1, 2). Граница между призматическим и дистальным перламутровым слоями четкая, но крайне неровная, повторяющая очертания призматических кристаллов. Противоположная поверхность линз ровная. Отчетливая выраженность в рельефе поверхности септ отдельных линз дистального перламутрового слоя может служить косвенным признаком первичного происхождения данного слоя.

Выделение слоев стенки раковины *Zelandites japonicus*, как и соответствующих образований современных беспозвоночных [23, 24, 31, 32], происходило в разных секреторных зонах (краевой, перистальной, «миоадгезивной»). Учитывая, что у представителей всех отрядов аммоноидей присутствует морщинистый слой, располагающийся между перламутровым и внутренним призматическим слоями, секреция их раковины осуществлялась, вероятно, еще и в пределах зоны, располагающейся между перистальной и «миоадгезивной» зонами.

Если верна интерпретация о первичном происхождении призматического слоя септ некоторых аммоноидей, соответствующего, по-видимому, полупризматическому слою септ современного наутилуса, то можно говорить о присутствии «миоадгезивной» секреторной фазы в септальном отделе эпителия и у аммоноидей.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ZELANDITES

Исследование размещения септ в фрагмоконе представителей рода *Zelandites* в прозрачных шлифах и пришлифовках позволило выявить у них три периода постэмбрионального роста. Рассмотрению данной проблемы посвящены специальные работы [8, 9].

Первый период (торпидальный), характеризующийся замедленным ростом, завершается у *Zelandites* в момент, когда число оборотов в фрагмоконе достигает $1\frac{1}{2}$, а в полной раковине (с учетом длины жилой камеры) — около $2\frac{1}{3}$. В этот период, соответствующий началу постэмбриональной стадии, эпителиальные клетки приобрели возможность неоднократно менять свой секреторный режим, в результате чего в стенке раковины сформировалось по крайней мере четыре слоя. Три из этих слоев в предшествовавший период не секретировались. Заметных прогрессивных изменений в строении лопастной линии, начиная с развития примасуры, не происходит (рис. 5):

Вид	Примасура	$\frac{1}{2}$ -оборота	$\frac{3}{4}$ -оборота	1 оборот	$\frac{1}{4}$ -оборота	$\frac{1}{2}$ -оборота
<i>Zelandites japonicus</i>	VUU ¹ : U ² ID	VUU ¹ : (U ²)ID				
<i>Z. matsumotoi</i>	VUU ¹ : U ² ID	VUU ¹ : ID	VUU ¹ : ID	VUU ¹ : (U ²)ID	VUU ¹ : U ² ID	VUU ¹ : U ² ID

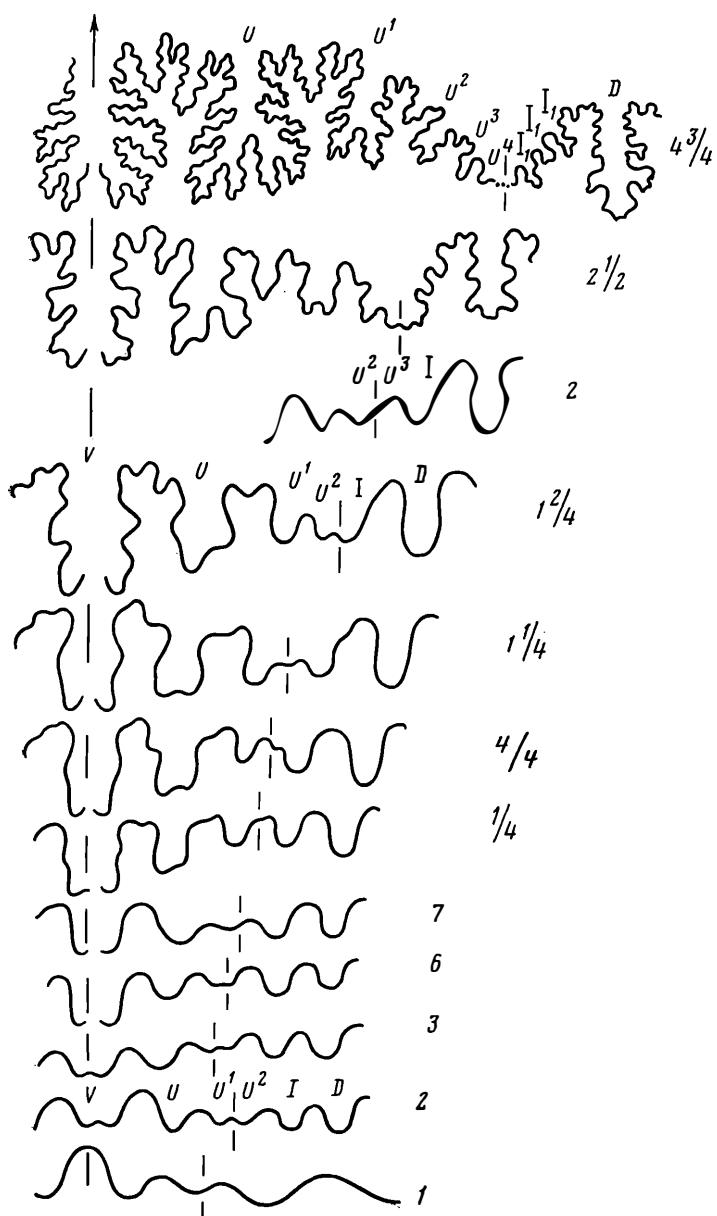


Рис. 5. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Zelandites matsumotoi* Grabovskaya; экз. № 952/62; Сахалин, р. Найба; конъяк, слои с *Jimboiceras mihoense*. Обозначения: 1–7 – номер септы, $1/4$ – $4\frac{3}{4}$ – номер оборота

Вместе с тем наблюдается редукция умбиликальной лопасти U^2 у *Z. jarpicus* и полное ее исчезновение у *Z. matsumotoi* в середине первого оборота. К концу торпидального периода эта лопасть восстанавливается; у вида *Z. matsumotoi* намечаются первые признаки усложнения внутренней боковой и дорсальной лопасти.

Второй период (фреквентальный), отличающийся ускоренным ростом, завершается у *Zelandites* формированием $4\frac{1}{4}$ оборотов фрагмокона или пяти оборотов полной раковины. Период ускоренного роста раковины совпадает со значительным утолщением стенки раковины за счет внутреннего призматического слоя и в меньшей степени за счет перламутрового слоя. Не исключено, что клетки, формирующие септы, приобретают способность к неоднократному физиологическому изменению и секрецируют последовательно три карбонатных слоя, из которых доминирует перла-

мутровый. В данный период усложняются все элементы лопастной линии, внутренняя боковая лопасть приобретает трехраздельность [9, 11, 12]:

Вид	$\frac{3}{4}$ оборота	$\frac{1}{2}$ оборота	$\frac{1}{2}$ оборота	$\frac{3}{4}$ оборота
Zelandites	—	VUU ¹ U ² :	—	VUU ¹ U ² U ³ U ⁴ ...
japonicus		: (I ₁ I ₁ I ₁)D		... (I ₁ I ₁ I ₁)D
Z. matsumotoi	VUU ¹ : U ² U ³ (I ₁ I ₁ I ₁)D	VUU ¹ U ² U ³ U ⁴ : (I ₁ I ₁ I ₁)D	VUU ¹ U ² U ³ U ⁴ : (I ₁ I ₁ I ₁)D	—

Третий период (иррегулярный), соответствующий, очевидно, взрослой стадии развития, отличается крайне неравномерным ростом. Отмечается появление дополнительных элементов в приумбиликальной части лопастной линии и усложнение основных структур. Стенка раковины существенно утолщается за счет внутреннего призматического слоя. Биркелунд и Хансен [15] предполагали, что толстый внутренний призматический слой свойствен только филлоцератидам. Новые данные, однако, свидетельствуют о том, что данный признак развивался параллельно в разных отрядах аммоноидей.

ВЫВОДЫ

1. В привентральной части стенки раковины *Zelandites japonicus* обнаружено четыре слоя: наружный призматический, перламутровый, морщинистый (слабоскульптированный) и внутренний призматический, в дорсальной — два: морщинистый (с отчетливо ребристой поверхностью) и внутренний призматический. Наружный призматический и перламутровый слои выклиниваются по умбиликальному шву.

2. Септа *Zelandites japonicus* представлена тремя карбонатными слоями — проксимальным перламутровым, призматическим и дистальным перламутровым. Первичность двух последних слоев требует подтверждения.

3. В постэмбриональную стадию развития *Zelandites japonicus* происходили заметные изменения в структуре раковины и строении лопастной линии. В торпидальный период роста, приходящийся на начало постэмбриональной стадии, эпителиальные клетки, секретировавшие раковину, обладали способностью неоднократно менять режим секреции. В строении лопастной линии, начиная с развития примасутуры, заметных прогрессивных изменений не произошло (зафиксирована редукция одного из приумбиликальных элементов). Во фреквентальный период происходило утолщение стенки раковины за счет внутреннего призматического, в меньшей степени перламутрового слоя; предполагается, что септальный отдел эпителия, как и у современного наутилуса, приобрел способность к изменению режима секреции. Все элементы лопастной линии усложняются, внутренняя боковая лопасть становится трехраздельной. Иррегулярный период роста, соответствующий в значительной мере репродуктивному периоду, характеризуется существенным утолщением стенки раковины за счет внутреннего призматического слоя, усложнением основных элементов лопастной линии, появлением дополнительных приумбиликальных структур.

ЛИТЕРАТУРА

1. Догужаева Л. А. Новые данные о строении стенки раковины аммонитов. — Докл. АН СССР, 1980, т. 254, № 3, с. 745—747.
2. Догужаева Л. А. Морщинистый слой раковины аммоноидей. — Палеонтол. ж., 1981, № 1, с. 38—48.
3. Друшцик В. В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. — Палеонтол. ж., 1970, № 1, с. 35—47.
4. Друшцик В. В., Барков И. С., Хиами Н. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zurcherella*, *Salfieldiella*). — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1969, № 2, с. 157—158.
5. Друшцик В. В., Догужаева Л. А. Аммониты под электронным микроскопом (внешнее строение раковины и систематика мезойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитов). М.: Изд-во МГУ, 1981. 240 с.

6. Друшциц В. В., Догужаева Л. А., Ломинадзе Т. А. Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов. — Палеонтол. ж., 1977, № 3, с. 16—29.
7. Друшциц В. В., Догужаева Л. А., Михайлова И. А. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. — Палеонтол. ж., 1977, № 2, с. 57—69.
8. Захаров Ю. Д. Раннетриасовые аммоноиды Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
9. Захаров Ю. Д., Грабовская В. С., Калишевич Т. Г. Сукцессионный ряд морских организмов найбинской и быковской свит в опорном разрезе верхнего мела Сахалина. — В кн.: Эволюция организмов и биостратиграфия середины мелового периода. Владивосток, 1981, с. 47—85.
10. Захаров Ю. Д., Кривошапкина В. С. Особенности роста и продолжительность формирования раковины свернутых аммоноидей. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1976, т. 38(141), с. 34—71.
11. Кривошапкина В. С. Об онтогенезе лопастной линии *Zelandites*. — Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1976, т. 38(141), с. 72—78.
12. Кривошапкина В. С. Онтогенез лопастной линии позднемеловых тетрагонитид Сахалина. — Палеонтол. ж., 1978, № 1, с. 69—77.
13. Birkelund T. Submicroscopic shell structures in early growth-stages of Maastrichtian ammonites (*Saghhalinites* and *Scaphites*). — Medd. Dansk. geol. forening, 1967, B. 17, № 1, S. 95—101.
14. Birkelund T. Ammonoid shell structure. — In: House M. R. and Senior J. R. (eds). The Ammonoidea. Spec. vol. System. Assoc., 1980, № 18, p. 177—214.
15. Birkelund T., Hansen H. J. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. — Medd. Dansk. geol. forening, 1968, v. 18, № 1, p. 71—78.
16. Birkelund T., Hansen H. J. Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications. — Kong. danske vidensk. selsk. biol. skrift., 1974, v. 20, № 6, p. 1—34.
17. Erben H. K., Reid R. E. H. Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonites. — Biomineralisation, 1972, v. 4, p. 16—37.
18. Erben H. K., Flajs G., Siehl A. Die Frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden. — Paläontographica A, 1969, B. 132, S. 1—54.
19. House M. R. The goniatite wrinkle-layer. — Smiths. Contribs Palaeobiol., 1971, v. 3, p. 23—32.
20. Keyserling A. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land in Jahre 1843. St.-Petersb., 1846. 467 S.
21. Kulicki C. The ammonite shell: its structure, development and biological significance. — Acta palaeontol. polon., 1979, № 39, p. 97—142.
22. Mapes R. H. Carboniferous and Permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America. — Contribs Univ. Kansas Paleontol., 1979, Art. 64. 75 p.
23. Mutvei H. On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in noncephalopod molluscs. — Arkiv. zool., 1964, B. 16, № 14, p. 221—278.
24. Mutvei H. Ultrastructural studies on cephalopod shells. Pt I: The septa and siphonal tube in *Nautilus*. — Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, N. S., 1972, v. 3, № 8, p. 237—261.
25. Nassichuk W. W. A morphologic character new to ammonoids portrayed by *Clistoceras* gen. nov. from the Pennsylvanian of Arctic Canada. — J. Paleontol., 1967, v. 41, p. 237—242.
26. Ristedt H. Zum Bau der Orthoceriden Cephalopoden. — Palaeontographica A, 1971, B. 137, Lief. 4—6, S. 155—195.
27. Senior J. R. Wrinkle-layer structures in Jurassic ammonites. — Palaontology, 1971, v. 14, № 1, p. 107—113.
28. Tanabe K., Obata I., Fukuda Y., Futakami M. Early shell growth in some Upper Cretaceous ammonites and its implications to major taxonomy. — Bull. Nat. Sci. Museum, Ser. C (Geol. and Paleontol.), 1979, v. 5, № 4, p. 153—176.
29. Tozer E. T. Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. — Palaeontology, 1972, v. 15, № 4, p. 637—654.
30. Walliser O. H. Über die Runzelschicht bei Ammonoidea. — Göttinger Arb. Geol. Paläontol., 1970, B. 5, S. 116—126.
31. Williams A. A history of skeletal secretion among articulate brachiopods. — Lethaia, 1968, v. 1, p. 268—289.
32. Williams A. Evolution of the shell structure of articulate brachiopods. — Spec. Papers Palaeontol., 1968, № 2, p. 1—55.

Биологический институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Поступила в редакцию
13.V.1981