

УДК 564.53

В. В. ДРУЩИЦ, Л. А. ДОГУЖАЕВА И И. А. МИХАЙЛОВА
НЕОБЫЧНЫЕ ОБЛЕКАЮЩИЕ СЛОИ АММОНИТОВ

У вида *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe из быковской свиты (верхний мел) Сахалина обнаружены дополнительные слои, названные облекающими, перекрывающие вначале первые 3 оборота, а затем повторно 4-й и 5-й. Слои возникали, по-видимому, за счет отворотов мантии в приустевой части и охватывали раковину. Строение стенки раковины и облекающих слоев изучалось при помощи ацетатных пленок и в сканирующем электронном микроскопе.

В верхнемеловых отложениях Южного Сахалина встречаются многочисленные и разнообразные раковины аммонитов, среди которых преобладает род *Gaudryceras*. У аммонитов этого рода нами установлены неизвестные ранее слои, перекрывающие раковину. Обнаруженные слои,

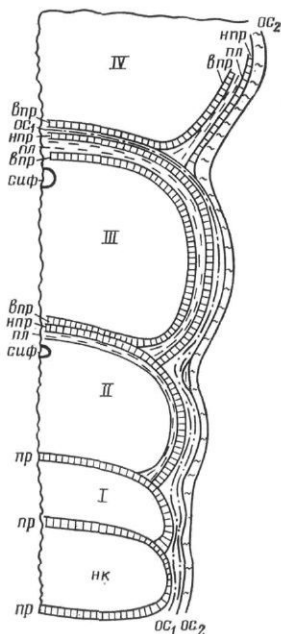


Рис. 1. Взаимоотношение стенки раковины и облекающих слоев *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe ($\times 40$). Обозначения: *впр* — внутренний призматический слой, *нк* — начальная камера, *ос1*, *ос2* — первый и второй облекающие слои, *нпр* — наружный призматический слой, *пл* — пластинчатый слой, *пр* — призматический слой, *сиф* — сифон; I—IV — обороты раковины

для которых предлагается название «облекающие», представляют большой интерес и заставляют уделить их рассмотрению самое пристальное внимание (табл. V, фиг. 1, 3, рис. 1). Как и когда могли образоваться эти слои, не связано ли их появление с диагенетическими процессами, особенностями захоронения, т. е. являются ли они первичными или вторичными, не связанными с жизнедеятельностью аммонитов?

Общеизвестно, что современные головоногие моллюски обладают наружной или внутренней раковиной. Некогда обширная группа наружно-раковинных цефалопод в современных морях представлена единственным родом *Nautilus* с 5–6 видами, а внутреннераковинные головоногие, или колеоидеи, — 600 видами, среди которых выделяются 3 крупные группы: осьминоги, кальмары и каракатицы. Долгое время в основу разделения класса ставилось наличие и положение раковины и класс головоногих моллюсков рассматривался в составе 2 подклассов — *Ectocochlia* и

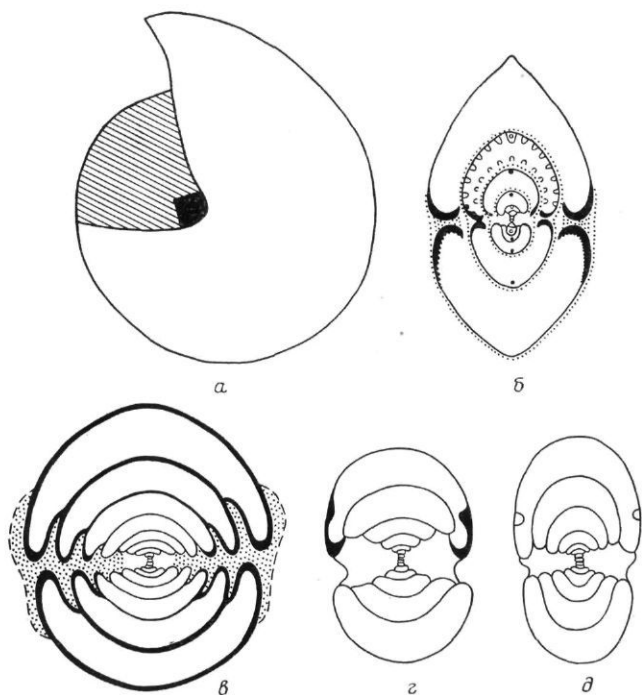


Рис. 2. а, б — *Nathorstites* (Tozer, 1972), морщинистый слой раковины: а — раковина с боковой стороны, заштрихованная часть соответствует предполагаемому положению морщинистого слоя, зачерненная — его сохранившейся части; б — поперечное сечение раковины, пунктиром показано местоположение морщинистого слоя, точками покрыта область умбиликальных отложений; в — *Clistoceras* (Nassichuk, 1967); поперечное сечение раковины с геликолатеральными отложениями; г, д — *Prolobites* (Богословский, 1969), поперечное сечение раковины с известковой перепонкой, закрывающей пупок

Endocochlia. Наличие 2 жабр у современных внутреннераковинных и 4 жабр у наутилуса обусловило выделение зоологами подклассов *Dibranchiata* и *Tetrabranchiata*, при этом число жабр наутилуса априорно переносилось на аммонитов, бактритов и других вымерших наружно-раковинных головоногих.

Находки радулы с 7 зубчиками в ряду (Lehmann, 1971) и отпечатков некоторых частей мягкого тела аммонитов, а именно: немногочисленных щупалец (Zeiss, 1968), черпильного мешка, остатков скорее 2, чем 4, жабр (Lehmann und Weitschat, 1973) — выявили черты существенного сходства аммонитов с современными внутреннераковинными. Анализ

данных о строении мягкого тела аммонитов послужил толчком к пересмотру систематики головоногих. А. Цейсс (Zeiss, 1969) предложил объединить колеоидей, бактриоидей и аммоноидей в подкласс Coleoidea, а наутилоидей рассматривать в качестве второго подкласса Nautiloidea. В отличие от колеоидей современные представители наутилоидей имеют многочисленные щупальца, 4 жабры, их радула содержит до 13 зубчиков в каждом ряду и у них отсутствует чернильный мешок. У современной спиралы и вымерших аммонитов имеется цекум с просифоном (фиксатором, по предложению В. В. Друщица, 1976) и сифон на взрослой стадии занимает краевое положение (вентральное или дорсальное). У наутилоидей цекум и просифон не обособлены, сифон занимает центральное или субцентральное положение.

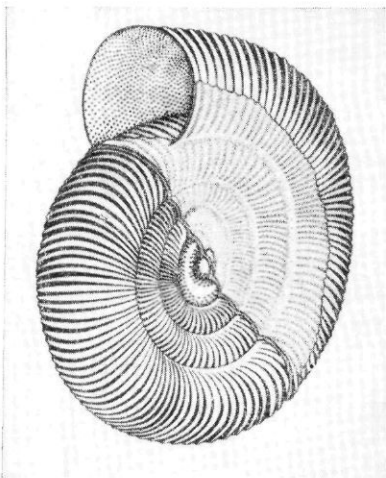


Рис. 3. Положение облекающих слоев на раковине *Gaudryceras* ($\times 18$)

скопических отпечатков. У девонского рода *Prolobites* (рис. 2, г, д) обнаружена известковая перепонка, перекрывающая пупок на 6–7-м оборотах (Богословский, 1969). Микроструктура известковой пленки и ее взаимоотношение со слоями стенки раковины не описаны. У кампаноугольного рода *Clistoceras* установлены геликолатеральные отложения, заполняющие пупок (Nassichuk, 1967).

Материалом для нашего исследования послужила коллекция раковин *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe, собранная И. А. Михайловой на Сахалине в бассейне р. Найбы из отложений быковской свиты (турон — кампан). Выбор для изучения раковин данного рода из всего многообразия меловых форм, встречаемых в быковской свите, не является случайным. При препарировании образцов для онтогенетического изучения Михайлова обратила внимание на необычный облик начальных оборотов раковины. Под бинокулярным видом, что между оборотами исчезает четкий шов, который, оказывается, перекрыт темной «коркой» (рис. 3). Только после удаления этой «корки» раковина приобретает обычный облик и появляется возможность подсчета оборотов. Подобные образования при внимательном рассмотрении можно увидеть и на ранних оборотах *G. tenuiliratum*, изображенных Х. Хирао (Hirano, 1975; табл. 26, фиг. 1, 6, 10).

Раковины изучались при помощи продольных и поперечных медиальных пришлифовок, изготовленных Л. А. Догужаевой. Догужаева пришлифовала 15 раковин, находящихся в породе, изучила облекающие слои методом ацетатных реплик и сфотографировала их через микроскоп МББ-1. Ацетатные реплики были получены путем размягчения в диоксане ($C_4H_8O_2$) рентгеновской пленки и наложения ее на пришлифованную раковину, протравленную 1–2%-ным раствором соляной кислоты.

Реплики сняты на контрастную фотопленку «Микрат-200». В. В. Друщиц исследовал стенку раковины и облекающие слои в сканирующем электронном микроскопе с помощью инженера-оператора Р. А. Конишевой.

СТРОЕНИЕ СТЕНКИ РАКОВИНЫ АММОНИТОВ

Формирование раковины аммонитов, по-видимому, происходило также, как у большинства моллюсков, и в первую очередь у современного *Nautilus pompilius*. Раковина аммонитов, по-видимому, секретировалась эпителием переднего края мантии, образующей у современных моллюсков трехраздельную складку. В периостракальной борозде наружной складки формировался периострак; в ней шло выделение призматических кристаллов арагонита, образующих внешний призматический слой у аммонитов и сферулитово-призматический (Mutvei, 1964) у современного наутилуса. За зоной формирования призматического слоя расположена зона, в которой шло образование органической матрицы и пластинчатых кристаллов арагонита, слагающих перламутровый слой раковины. Далее следовала зона, в которой происходило формирование внутреннего призматического слоя.

В отличие от современного наутилуса, раковина которого имеет с самого начала спирали трехслойную стенку, у аммонитов, как уже неоднократно описывалось, стенка протоконха построена из одного или нескольких субпризматических и призматических слоев, последний из которых выклинивается у просепты. Новый призматический слой, возникший изнутри, образует стенку 1-го оборота до первичного валика и около последнего также выклинивается. Первичный валик формируется на первой стадии постэмбрионального развития и представляет значительное утолщение раковины, возникшее за счет перламутрового слоя (Друщиц и Хиамп, 1970); впервые в онтогенезе после выхода из яйцевой оболочки мантия аммонита приобретает способность секретировать около устьевого края пластинчатые кристаллы.

После первичного валика, всегда сопровождаемого первичным, или непнионическим, пережимом, стенка раковины строится из 2 слоев: наружного призматического и внутреннего пластинчатого. Позднее, в конце 2-го или на 3-м обороте, появляется внутренний призматический слой. Как показали наблюдения, в течение онтогенеза существенно изменялось соотношение толщины слоев, в первую очередь за счет утолщения среднего перламутрового слоя. Перламутровый слой, по-видимому, обладал большой пластичностью и прочностью при изгибе септ и поэтому шел на постройку сложной изогнутых перегородок. У юрских родов *Kosmoceras* и *Pseudocadoceras*, раковина которых была изучена в сканирующем микроскопе JSM-2a, отношение толщины 3 слоев составляет на 3—5-м оборотах 1:3:1 (Друщиц и др., 1977). У *Gaudryceras tenuiliratum* на 3-м обороте соотношение этих слоев равно 2:6:3 (табл. V, фиг. 2б). Изнутри полость раковины выстлана органическим слоем, подобно тому как снаружи раковина покрыта органическим, или конхиолиновым, слоем.

При постройке новой части оборота мономорфной раковины в области сочленения ее с предыдущим оборотом установлено, что около умбиликального шва наружный призматический и перламутровый слои выклиниваются, а внутренний призматический слой перекрывает вентральную стенку предыдущего оборота. Эту особенность впервые отметил Р. Кейси (Casey, 1961). Позднее Т. Биркелунд и Х. Хансен (Burkelund and Hansen, 1968) при изучении строения раковины в электронном микроскопе обнаружили это явление у позднемелового рода *Saghalinites*. Выклинивание 2 слоев стенки около умбиликального шва наблюдалось также у *Aconoceras* и *Protetragonites* (Друщиц и Хиами, 1970) и у рассматриваемого вида *Gaudryceras tenuiliratum* (табл. VI, фиг. 2, 3). В результате

этого стенка на внутренней части спирали в месте соприкосновения двух соседних оборотов состоит из 4 известковых слоев: внутреннего призматического, перламутрового, наружного призматического предыдущего оборота и внутреннего призматического последующего оборота (табл. V, фиг. 2б). Последний образует дорсальную стенку нового оборота. Зона секреции дорсальной стенки располагалась в задней части тела. Этот вывод сделан на основании наблюдаемого выклинивания рассматриваемого слоя в задней части жилой камеры у родов *Phylloporachyceras* и *Ptychophylloceras* (Друщиц и Догужаева, 1975).

На раковинах аммонитов, принадлежащих отряду *Lytocera*tida, кроме первичного валика наблюдаются периодические утолщения раковинного слоя с образованием характерных валиков, которым на ядре соответствуют пережимы. Валики формируются за счет резкого, в 1,5–4 раза, утолщения перламутрового слоя. Обычно задний конец валика плавный, т. е. утолщение перламутрового слоя происходит постепенно, а передний край более резкий. У раннемелового рода *Tetragonites* насчитывается до 10–12 валиков на одном обороте. У изученного рода *Gaudryceras* на 3–5-м оборотах наблюдается по 3 валика, причем внутренний призматический слой около валика утоняется. На раковине наблюдаются своеобразные образования, получившие названия воротников (табл. V, фиг. 2а). Воротники впервые были изображены А. Орбини у рода *Lytoceras* и подробно описаны у юрских литоцератид Н. В. Безносковым (1958). Последний выделил несколько типов воротников. У исследованного вида они появляются вскоре после первичного пережима и имеют вид ленты, охватывающей внешнюю часть оборота от одного умбиликального шва до другого (рис. 4). По мере нарастания раковины аммонит растворял часть воротника в месте соприкосновения нового оборота с предыдущим; на боковой стороне и умбиликальной стенке сохранялась часть воротника.

ОБЛЕКАЮЩИЕ СЛОИ *GAUDRYCERAS TENUILIRATUM*

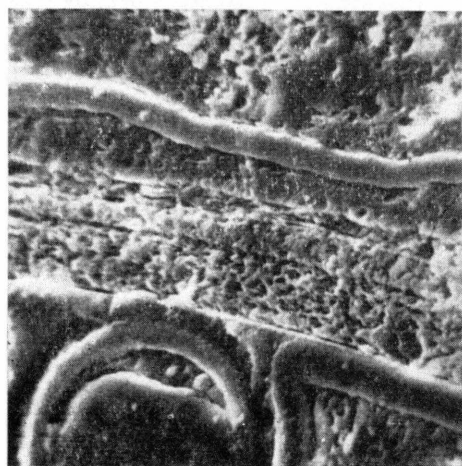
Известковые отложения, перекрывающие примерно первые 5 оборотов, наблюдаются на некоторых раковинах *G. tenuiliratum*. Подойти к объяснению природы облекающих слоев можно было путем выяснения их микроструктуры и взаимоотношения со стенкой раковины.

Изучение раковин *G. tenuiliratum* при помощи ацетатных реплик, снятых с продольных и поперечных пришлифовок, позволило установить, что облекающие слои в 3–7 раз превышают по толщине стенку раковины (табл. V, фиг. 1б, 3б, 3в). Их толщина либо выдержана на протяжении перекрываемых оборотов, либо заметно изменяется. У исследованных экземпляров эти слои состоят из 2 частей. На одной раковине замечено, что внутренняя часть слоя переходит на поверхность 3-го оборота, а наружная продолжается вдоль боковой стенки 4-го оборота. Обе части облекающих слоев, видимо, имеют одинаковую перламутровую микроструктуру; они неотличимы от перламутрового слоя стенки рако-

Объяснение к таблице V

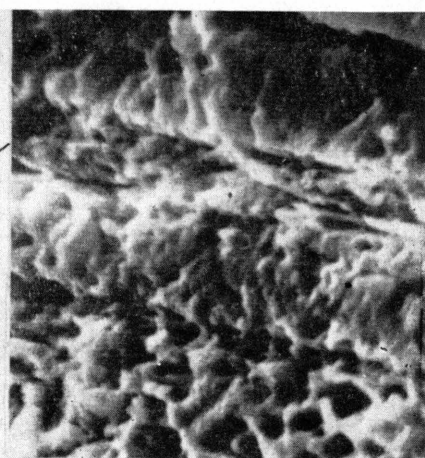
Снято с ацетатных пленок

Фиг. 1–3. *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe; 1 — экз. № 1118/189; 1а — поперечное сечение через начальную камеру и первые 3 оборота ($\times 90$), 1б — облекающие слои 2-го и 3-го оборотов ($\times 180$); 2 — экз. № 1116/189; 2а — следы воротника на 2-м обороте ($\times 90$), 2б — строение вентральной стенки на 4-м обороте ($\times 180$); 3 — экз. № 1115/189; 3а — облекающие слои на 2-м обороте ($\times 90$), 3б — поперечное сечение через начальную камеру и первые 3 оборота ($\times 90$), 3в — облекающие слои 2-го и 3-го оборотах ($\times 180$); о. Сахалин, р. Найба; турон — сантоп, быковская свита. Обозначения те же, что на рис. 1

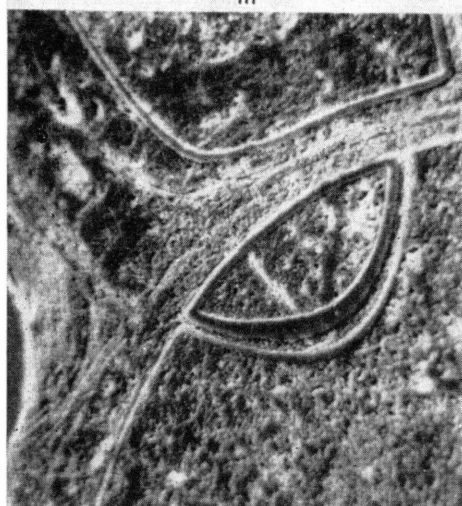


III

1а



1б



II

2а

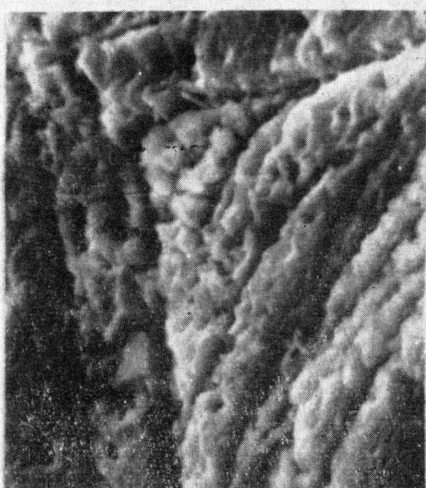


2б



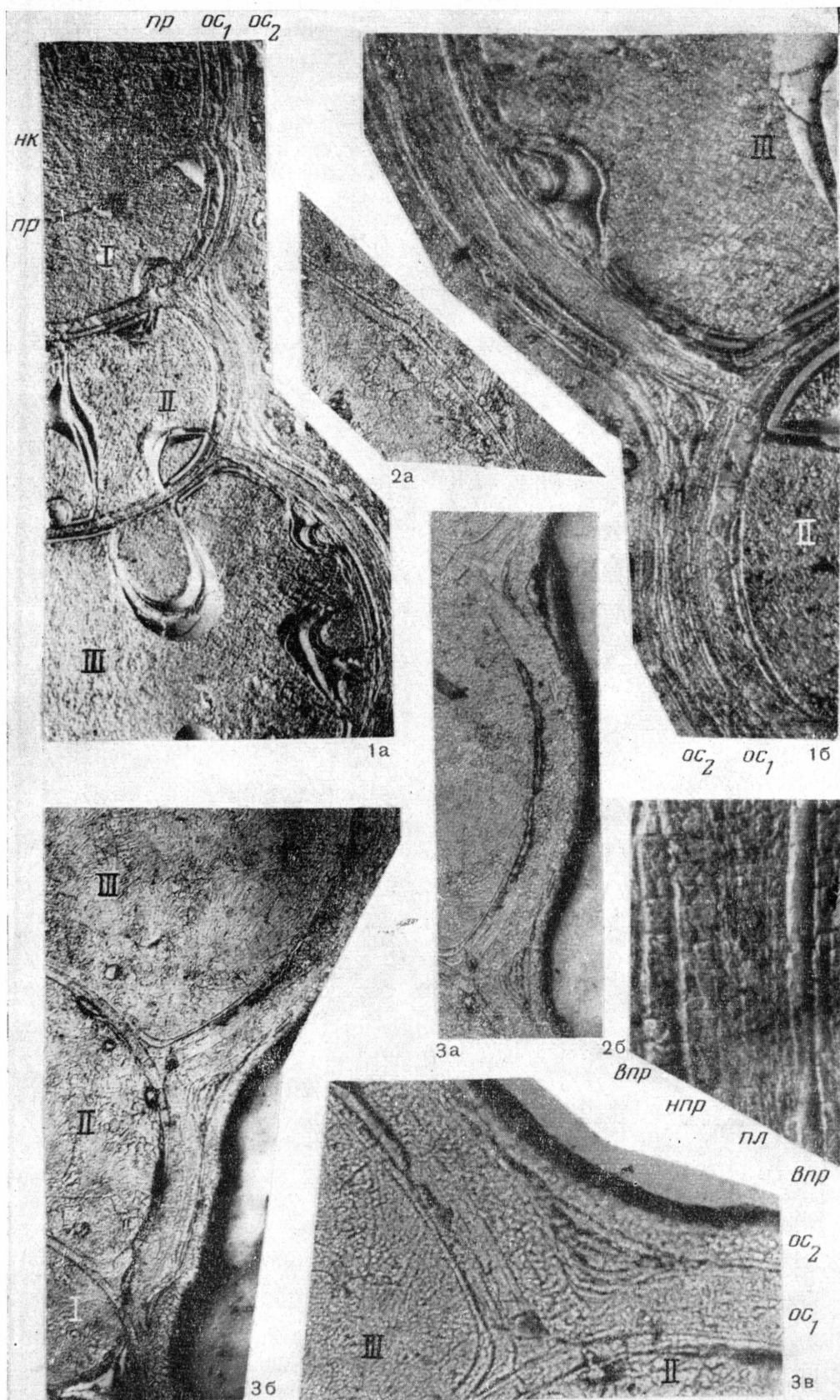
нпр ос1

3а



нпр ос1

3б



вины. В местах umbilикальных швов облекающие слои не повторяют полностью очертаний оборотов и оставляют небольшие зазоры (рис. 1). Полые промежутки в местах umbilикальных швов наблюдаются также между 2 частями рассматриваемых слоев. Здесь же происходит расслоение наружной части слоев (табл. V, фиг. 3в).

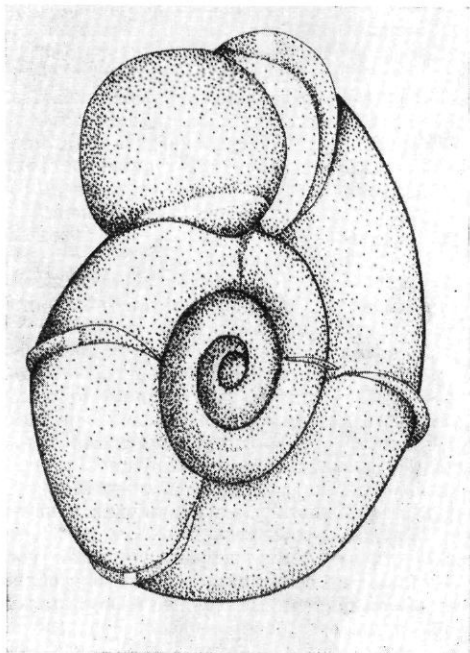


Рис. 4. Строение воротников на ранних оборотах раковины *Gaudryceras* ($\times 30$)

Двойное строение рассматриваемых слоев, один из которых одевает в «чехол» протококс и первые 3 оборота, а второй перекрывает зачехленную раковину и переходит на 4-й оборот, является свидетельством образования их в 2 фазы секреции. Первая наступала после построения 3-го оборота, а вторая — позже. Точное время второй фазы пока не установлено, так как не выявлен оборот, на который переходит этот подслой.

Всестороннее обложение раковины известковыми слоями после 3-го оборота и позже (возможно, после 4-го или 5-го) могло возникнуть лишь в том случае, если отвороты мантии охватывали раковину снаружи полностью или частично. Таким образом, на наружную (по способу образо-

Объяснение к таблице VI

Снято в сканирующем электронном микроскопе

Фиг. 1—3. *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe; экз. № 1118/189: 1 — вентральная стенка 3-го и дорсальная 4-го оборотов: 1а — $\times 1000$, 1б — $\times 3000$; 2 — сочленение 2-го и 3-го оборотов (2а — $\times 300$, 2б — $\times 1000$); 3 — сочленение 2-го и 3-го оборотов (3а — $\times 1000$, 3б — $\times 3000$); о. Сахалин, р. Найба; турон — сантон, быковская свита. Обозначения те же, что на рис. 1

вания) раковину рода *Gaudryceras* в процессе онтогенеза дважды накладываются облекающие слои (внутренние по способу образования).

Образование облекающих слоев в какой-то степени напоминает формирование умбиликальной пробки у современного *Nautilus pompilius*. Как пишет В. Н. Шиманский (1962), первоначально полуинволютная раковина наутилоидей в некоторых случаях с возрастом превращается в псевдоинволютную благодаря заполнению умбилика раковиным веществом, откладываемым отворотами мантии. Умбиликальные отложения наутилуса имеют призматическую микроструктуру (Grégoire, 1962). Подобным способом, вероятно, возникли известковая перепонка у девонского рода *Prolobites*, геликолатеральные умбиликальные отложения у каменноугольного рода *Clistoceras*, морщинистая эпитека у одиночных ругоз, умбиликальный каллус у гастропод (натид), многослойная стенка раковины бактритов. Микроструктура стенки раковины бактритов не изучена, но ее многослойность, по мнению Шиманского, есть следствие разнофазового образования: внутренние по положению слои секретировались как наружная раковина, а наружные по положению — как внутренние по происхождению (Шиманский, 1954).

Таким образом, наружный (по способу образования) скелет у некоторых моллюсков облекался в той или иной степени мантией и становился частично или полностью внутренним. Этот процесс достаточно четко наблюдается у белемнитов в момент перехода от построения фрагмокона к образованию ростра. Стенка фрагмокона белемнитов, по данным И. С. Барскова (1973), состоит из внутреннего призматического и наружного перламутрового слоев, а ростр образован перламутровыми слоями, т. е. при облекании фрагмокона мягкими тканями разрастался отдел мантийного эпителия, секретировавший в наружной раковине перламутровый слой стенки. «У белемнитид эндостракальный отдел разделяется на две части — одну в „нормальном“ положении, как у наружнораковинных (она секретирует наружный слой стенки фрагмокона), и другую в „отвернутом“ положении. Эта часть секретирует слой ростра» (Барсков, 1973, стр. 11). Обращает на себя внимание, что при облекании раковины рода *Gaudryceras* мягкими тканями также, вероятно, разрастался отдел мантийного эпителия, который секретировал перламутровый слой.

Схема образования стенки раковины рода *Gaudryceras* представляется следующим образом.

1. На протяжении первых 3 оборотов аммонит строил наружную раковину с образованием всех присущих ей слоев.

2. После этого наряду с наращиванием раковины снаружи она облекалась мантией полностью или частично. В случае полного облекания образование 1-го облекающего слоя происходило одновременно на всей поверхности раковины. Секретия, вероятно, была достаточно интенсивной, судя по толщине этого слоя, в 3–7 раз превосходящей толщину стенки 1-го — 3-го оборотов. В эту фазу образование раковины происходило в двух направлениях; продолжалось наращивание раковины и строились дополнительные слои, являющиеся по способу образования внутренними. В результате этого «наружная» раковина первых 3 оборотов оказалась «погребенной» под 1-м дополнительным слоем.

3. 4-й оборот строился обычным путем, как у всех наружнораковинных.

4. Позднее (конец 4-го — 5-й оборот) происходило повторное частичное или полное облекание раковины и образование 2-го верхнего покровного слоя.

5. Следующие обороты строились обычным путем.

Нам кажется, что облекание было полным с утонением мантии к брюшной стороне, хотя частичное облекание раковины представить значительно проще. Оно могло осуществляться за счет отворотов мантии в приустьева части с перекрыванием предыдущего оборота в области

пушка (в виде сектора). Образование облекающих слоев, безусловно, связано с перекрыванием раковины мантией. В пользу полного облекания свидетельствует то, что толщина облекающих слоев не увеличивается с ростом раковины, в то время как по мере перехода от первых оборотов к последующим толщина раковины заметно возрастает. К тому же на поверхности облекающих слоев отсутствуют какие-либо радиальные элементы, которых следовало бы ожидать при частичном облекании раковины.

Облекание раковины аммонитов мягкими тканями могло происходить для достижения одной из двух целей: либо для секреции слоев, защищавших наиболее уязвимую часть раковины — первые эволютивные обороты с относительно тонкими стенками, либо для создания большей обтекаемости животного, когда тонкая внешняя оболочка мантии снижала по сравнению с жесткой известковой раковиной сопротивление встречному потоку жидкости. Отсутствие данных об образе жизни *Gaudryceras tenuiliratum* не позволяет отдать предпочтение одному из этих вариантов. Таким образом, на наружную (по способу образования) раковину аммонита в процессе развития дважды накладываются облекающие слои (внутренние по способу образования).

Описанные необычные слои выходят за рамки привычных представлений о строении и формировании раковины аммонитов. Необычность встреченных образований порождает вопрос о том, а не возникают ли они при фоссильзации в результате диагенетических процессов? В пользу первичной, а не вторичной природы облекающих слоев прямо и косвенно могут свидетельствовать следующие моменты. Самым существенным является пластинчатая микроструктура рассматриваемых слоев, тогда как при кристификации в подавляющем большинстве случаев наблюдается радиальная призматическая структура.

Весьма показательно также то, что в пришовных участках имеется неполное прилегание облекающих слоев. При вторичном заполнении промежутков следовало бы ожидать образования более крупных кристаллов при отсутствии продольной закономерности в их расположении. Если исходить из первичной природы облекающих слоев, неполное их прилегание представляется вполне закономерным, естественно, что мантия, переходя с одного оборота на другой, может и не заходить полностью в пришовные участки.

Верхний облекающий слой обычно сохраняет более темную поверхность окраску. На поперечных шлифках наблюдается резкая граница облекающих слоев с вмещающей породой. При возникновении их в результате диагенеза естественно появление постепенного перехода. Немаловажным является и тот факт, что у других родов, встречающихся совместно с родом *Gaudryceras* в быковской свите Сахалина, облекающие слои не встречены. Наконец, присутствие у исследованных экземпляров именно двух облекающих слоев достаточно постоянной толщины вряд ли объяснимо, если исходить из признания вторичной природы их формирования.

Авторы искренне признательны сотрудникам геологического факультета МГУ Н. В. Ивановой и Б. П. Назаревичу за консультации и помощь при выяснении и установлении первичной природы облекающих слоев, а также Ц. Кулицкому (Польская академия наук), В. В. Меннеру, И. С. Барскову (геологический факультет МГУ), Б. И. Богословскому, В. Е. Руженцеву, В. Н. Шиманскому и А. А. Шевыреву (Палеонтологический институт АН СССР) за ценные советы и критические замечания при рассмотрении различных аспектов описываемого явления.

- Барская И. С. 1973. Микроструктура слоев скелета сепии и спираулы и их сопоставление со слоями раковины других моллюсков. Палеонтол. ж., № 3, стр. 3—13.
- Безносков Н. В. 1958. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Гостоптехиздат, стр. 1—118.
- Богословский Б. И. 1969. Девонские аммоноидеи. I. Агоннатиты. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 124, стр. 1—328.
- Друщиц В. В. 1976. Строение раковины и стадии онтогенеза аммонитов по данным электронной микроскопии. В сб.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток, стр. 57—59.
- Друщиц В. В. и Догужаева Л. А. 1975. Строение элементов скелета раннемеловых аммонитов в сканирующем микроскопе и их систематическое значение. V Всес. совещ. по изуч. моллюсков. Автореф. докладов, сб. 5, стр. 174—176.
- Друщиц В. В., Догужаева Л. А. и Ломинадзе Т. А. 1977. Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов. Палеонтол. ж., № 3, стр. 16—29.
- Друщиц В. В. и Хиам Н. 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 1, стр. 35—47.
- Шиманский В. Н. 1954. Прямые наутилоидеи и бактриоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 44, стр. 1—156.
- Шиманский В. Н. 1962. Подотряд Nautiloidae. Наутилоидеи. Общая часть. В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. Изд-во АН СССР, стр. 33—72.
- Birkelund T. and Hansen H. J. 1968. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. Medd. Dansk. Geol. Foren., Bd 18, H. 1, p. 71—78.
- Casey R. 1961. The Ammonoidea of the Lower Greensand. Palaeontogr. Soc., pt 3, p. 119—216.
- Grégoire Ch. 1962. On submicroscopic structure of Nautilus shell. Bull. Inst. sci. nat. Belg., t. 38, № 49, p. 1—12.
- Hirano H. 1975. Ontogenetic study of Late Cretaceous Gaudryceras tenuiliratum. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., ser. D, geol., vol. 22, № 2, p. 165—192.
- House M. 1971. The goniatite wrinkle-layer. Smiths. Contribs. Paleobiol., № 3, p. 23—32.
- Lehmann U. 1971. Jaws, radula and crop of Arnioceras (Ammonoidea). Palaeontology, vol. 14, pt 2, p. 338—341.
- Lehmann U. and Weitschat W. 1973. Zur Anatomie und Oekologie von Ammoniten: Funde von Kropf und Kiemen. Paläontol. Z., Bd 47, № 1/2, S. 69—76.
- Mutvei H. 1964. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in noncephalopod molluscs. Arkiv. Zool., Bd 16, № 14, p. 221—278.
- Nassichuk W. W. 1967. A morphological character new ammonoids portrayed by Clitoceras gen. nov. from Pennsylvanian of Arctic Canada. J. Paleontol., vol. 41, № 1, p. 237—242.
- Tozer E. T. 1972. Observations on the shell structure of Triassic ammonoids. Paleontology, vol. 15, pt 4, p. 637—654.
- Zeiss A. 1968. Fossile Cephalopoden mit Weichteilen. Natur und Museum, Bd 98, № 10, S. 418—424.
- Zeiss A. 1969. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung. Paläontol. Z., Bd 43, № 1/2, S. 13—27.

Московский государственный
университет

Статья поступила в редакцию
31 V 1977