

SUBMICROSCOPIC SHELL STRUCTURES IN EARLY GROWTH-STAGES OF MAASTRICHTIAN AMMONITES (*SAGHALINITES* AND *SCAPHITES*)

A preliminary note

by

TOVE BIRKELUND

Geological Institute of the University of Copenhagen

Abstract

Remarkable successive changes of the shell structure in early ontogenetic stages of the Upper Cretaceous ammonites *Saghalinites* WRIGHT & MATSUMOTO and *Scaphites* (*Discoscaphites*) MEEK have been found. The protoconch is composed of a thin porcellaneous layer. At the beginning of the first whorl this is gradually replaced by another porcellaneous layer. At the constriction about one volution from the apex a prominent nacreous layer gradually appears and the porcellaneous layer of the first whorl gradually wedges out. Finally at the edge of this nacreous layer the porcellaneous and nacreous layers of the later part of the shell wall appear. The changes in shell structure between the protoconch and the first whorl and at the constriction about one volution from apex confirm that these mark important stages in the development of ammonites.

ACKNOWLEDGEMENTS

In 1963 Professor H. K. ERBEN, Bonn, and the author discussed the possibility that the shell structures of the early whorls of some Maastrichtian ammonites from West Greenland might be so well preserved that they could throw further light on the early growth-stages of ammonites.

The present work shows that certain changes in shell structure of the early whorls of these ammonites do occur, and the author is greatly indebted to Professor ERBEN for stimulating discussion of the problem.

The practical part of the electron-microscopy was carried out by mag. scient. H. J. HANSEN. The author is most indebted to him for his careful work and helpfulness.

The drawings were prepared by Mr. O. KJÆRGAARD, and T. C. R. PULVERCRAFT, B.A., corrected the English manuscript.

MATERIAL

Saghalinites wrighti BIRKELUND and *Scaphites* (*Discoscaphites*) sp., the shell structures of which are described in the present paper, are from the Maastrichtian of West Greenland. The material was collected by Professor A. ROSENKRANTZ and described by the author (1965, p. 30–37, pp. 116–129). The species occur in great numbers in a Danian basal conglomerate (Oyster-ammonite Conglomerate) exposed in Agatdalen, Nûgssuaq. The

ammonites are derived from Maastrichtian deposits. They are enclosed in calcareous concretions and the aragonitic shell material (compare BØGGILD, 1930, pp. 323–324) is excellently preserved and suitable for submicroscopic investigations.

PREPARATION

Carbon replicas of polished and etched median dorso-ventral sections and cross sections of the two species have been investigated by electron-microscope. The technique, described by HANSEN (1967, p. 130), made it possible to prepare composite photographs of the protoconch and the first and second whorls. By means of these it is possible to demonstrate all the successive changes of the shell structure of the outer shell wall during the early growth stages.

THE SHELL STRUCTURES OF *SAGHALINITES*

The protoconch (text-fig. 1; pl. 1, figs. 1,2).

The protoconch is thin, about 5 micron. It is composed of a porcellaneous layer, the inner part of which is made up of elongated crystals set at right angles to the inner face. The outer part is composed of crystals without any apparent orientation. In the latest part of the protoconch the outer irregular part gradually becomes thicker, and the outermost part acquires an irregular prismatic structure.

The first whorl (text-fig. 1; pl. 2, figs. 3,4).

At the beginning of the first whorl a new porcellaneous layer appears on the inner side of the porcellaneous layer of the protoconch (pl. 1, fig. 2). This layer gradually grows thicker and replaces the porcellaneous layer of the protoconch, which wedges out.

The porcellaneous layer of the first whorl is thicker than that of the protoconch, about 15 micron, but very similar in structure, being composed of an inner prismatic part and an outer part with crystals showing no particular orientation. In the later part of the first whorl the boundary between the two different parts of the porcellaneous layer becomes sharper.

Changes in shell structure between first and second whorl (text-figs. 1–2; pl. 3, figs. 5,6).

At the constriction, which seems to occur in all ammonites about one revolution from apex, the most remarkable changes in shell structure occur. At this stage a nacreous layer gradually appears. It shows the brick-wall configuration of mother-of-pearl and looks very similar to the nacreous layer of living *Nautilus* described by GREGOIRE (1962). This nacreous layer rapidly grows thicker and simultaneously the porcellaneous layer of the first whorl wedges out. The inner prismatic part of the porcellaneous layer wedges out more rapidly than the outer part. At the stage where

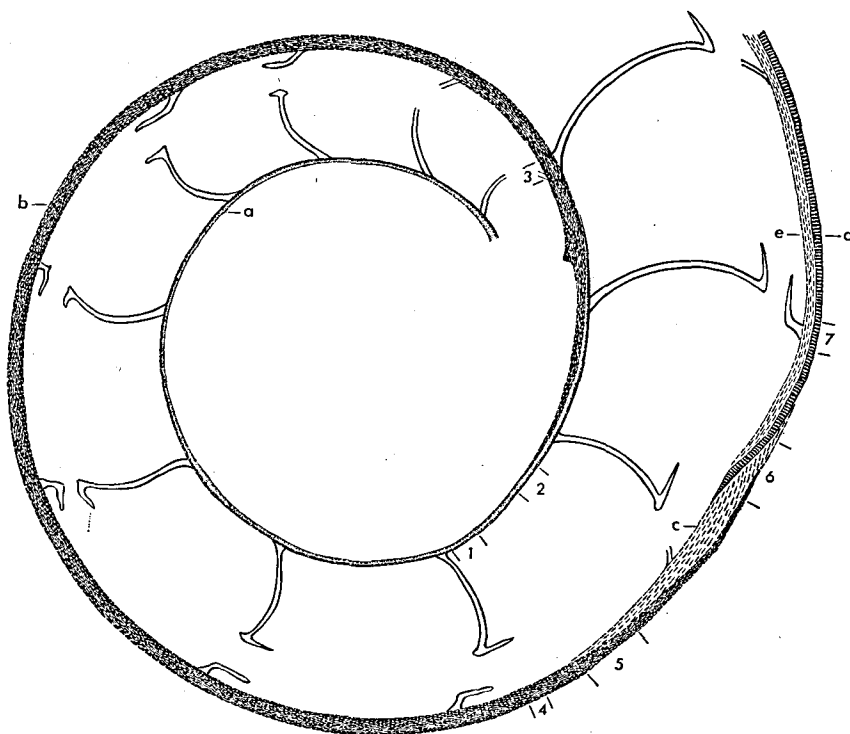


Fig. 1. *Saghalinites wrighti* BIRKELUND. Median dorso-ventral section of the adapical portion of the shell, showing diagrammatically the various structures of the shell wall. $\times 85$.

- a: Porcellaneous layer of the protoconch.
- b: Porcellaneous layer of the first wall.
- c: Nacreous layer of the constricted area.
- d: Porcellaneous layer of the later whorls.
- e: Nacreous layer of the later whorls.

the nacreous layer attains its greatest thickness, corresponding to the deepest part of the constriction mentioned above, the final porcellaneous layer of the outer ostracum appears at the inner surface of the nacreous layer and crosses to the outer side. The final nacreous layer of the outer ostracum develops along the inner surface of the final porcellaneous layer*).

The second whorl (text-figs. 1,2; pl. 4, fig. 7).

The porcellaneous layer of the outer ostracum is composed of elongated crystals generally disposed in palisades at right angle to the outer face.

*) In the present paper the provisional terminology of the shell layers recommended by STENZEL (1964, p. K78) in 'Treatise on Invertebrate Paleontology' has been used.

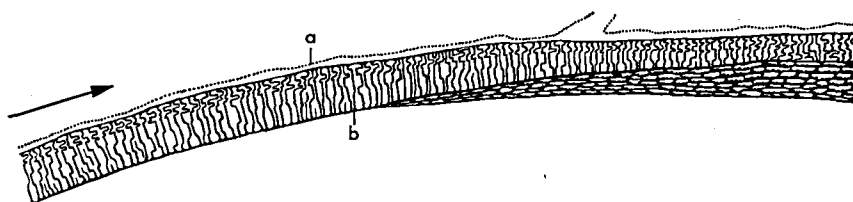


Fig. 2. *Saghalinites wrighti* BIRKELUND. Median dorso-ventral section of the constricted area about one volution from the apex, showing diagrammatically the various structures of the shell wall. $\times 450$.

- a: Outline of the dorsal shell wall of the succeeding volution.
- b: Porcellaneous layer of the first wall.
- c: Nacreous layer of the constricted area.
- d: Porcellaneous layer of the later whorls.
- e: Nacreous layer of the later whorls.

It is less complicated than the porcellaneous layer of living *Nautilus* as described by MUTVEI (1964, pp. 257–258) and GREGOIRE (1962, pp. 7–8). The structure is more similar to the inner prismatic part of the porcellaneous layer of *Nautilus*, whereas the outer “spherulitic” part (MUTVEI, 1964, p. 257) is absent in this ammonite at least in the early whorls. The nacreous layer of the outer ostracum is slightly thicker than the porcellaneous layer and shows the usual brick-wall configuration. Within the adoral part of the whorl the hypostracum can be recognized.

Later whorls.

The shell wall of later whorls of *Saghalinites* gradually grows thicker and the hypostracum grows more prominent.

Closer examination of the sub-microscopic structures of the walls of the later whorls, the septa and the siphuncle has not yet been carried out.

THE SHELL STRUCTURES OF *SCAPHITES* (*DISCOSCAPHITES*) SP.

The inner whorls of *Scaphites* (*Discoscaphites*) (text-fig. 3) show similar shell patterns as the inner whorls of *Saghalinites*. It thus looks as if the changes in shell structures described here occur generally in lytoceratid ammonites. Non-lytoceratid ammonites have not yet been closely investigated.

DISCUSSION

ERBEN (1964a, pp. 161–162) gave a short historical review of the most important interpretations of the early ontogenetic stages in ammonites and described in detail (pp. 162–164) the ontogenetic phases of primitive Ammonoidea. The first phase comprises the protoconch, the second phase reaches from the protoconch to the shell constriction about one volution from the apex. The third phase includes all the later part of the shell.

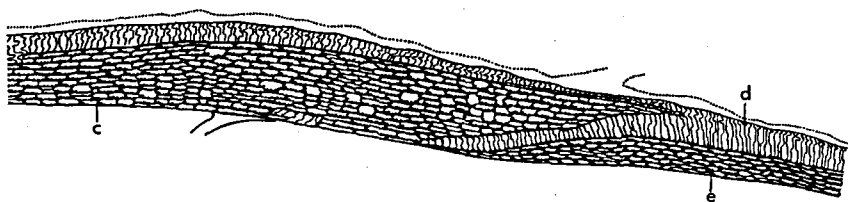


Fig. 2. (continued)

The phases are expressed by shell constrictions and changes of the configuration of growth-lines. ERBEN points out that several characters in the two first phases pass through an evolution completely unlike that of their evolution in the third phase, for example the growth lines and presumably the sutures. The different stages of development of the suture, of course, cannot be exactly correlated with the three phases, for each septum is formed at a later stage than the corresponding part of the conch in which it appears. According to ERBEN (1964b, p. K494) it seems as if the first septum appeared in the late stages or at the end of the second ontogenetic phase.

Early ontogenetic stages of Mesozoic ammonites have been investigated in Jurassic forms by CURRIE (i. a. 1942, 1944). In these ammonites the transition from the second to the third ontogenetic phase can be recognized by a remarkable change in growth rate between 2nd and 3rd half-whorl. In the ammonites investigated here the change in growth rate between these ontogenetic phases is also very distinct (text-figs. 1, 3). Unfortunately the growth lines of the early phases of Mesozoic ammonites are unknown.

In living *Nautilus* a constriction can be distinguished about 1.25 volution from the apex. This constriction may be analogous to the constriction near the adoral end of the first volution in ammonites (MILLER & UNKLESBAY, 1943, p. 3), but it is much weaker. At this stage of growth the shell of *Nautilus* is 25 to 27 mm in diameter. As described by STENZEL (1964, p. K82, figs. 64,65) certain changes take place at this stage and originally WILEY (1896, p. 225) interpreted this constriction or line of discontinuous growth ("nepionic line") as the end of the embryonic stage. However, the changes are by no means so radical as in ammonites and the main structures of the shell wall seem to be established at a much earlier stage in *Nautilus* (compare APPELLÖF (1893) and MUTVEI (1964)).

On the basis of morphologic and isotopic evidence EICHLER & RISTEDT (1966) suggested that living *Nautilus*, when it hatches from the egg, has a shell diameter of about 12 mm and that the constriction about 1.25 volution from the apex marks migration from warm to cooler water.

ERBEN (1964a, p. 177) suggested, as did WILEY (1896) and many later authors, that *Nautilus* has no larval stages outside the egg, whereas ammonites, according to ERBEN, might pass through a metamorphosis similar to that of gastropods with free-swimming larvae. This opinion is

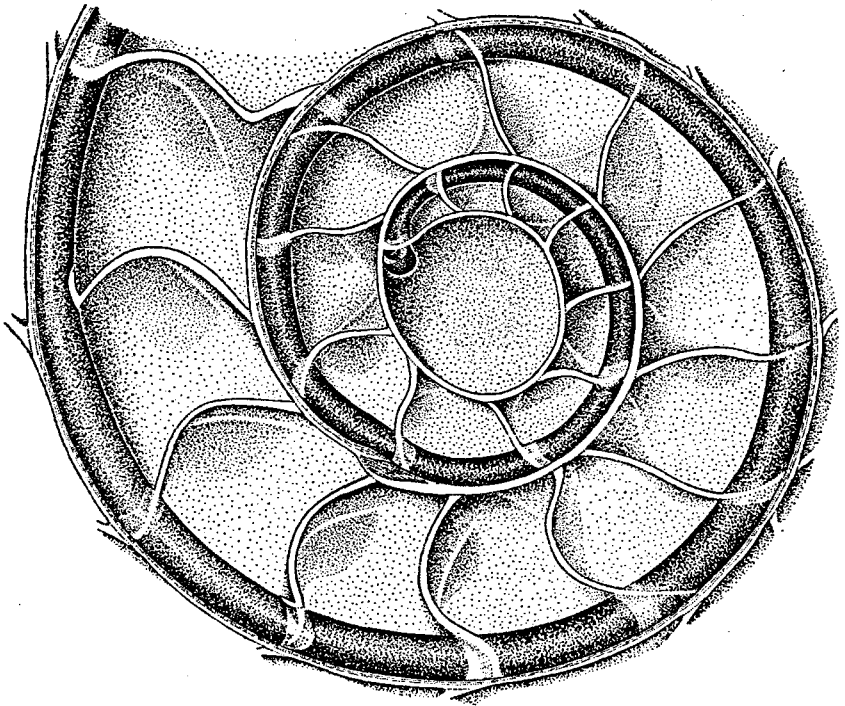


Fig. 3. *Scaphites* (*Discoscaphites*) sp. Polished dorso-ventral section of the adapical portion of the shell, showing the constriction about one volution from the apex. The nacreous shell layer is dotted. The caecum and the siphuncle are visible through the transparent calcite filling. $\times 60$.

based on the distinct changes in growth lines and sutures between the second and the third phase in ammonite ontogeny. The small size of the early ontogenetic stages of ammonites in comparison with those in *Nautilus* also supports this suggestion. ERBEN (1964a, p. 167) interprets the first ontogenetic phase in ammonites as an embryonic stage, while the second may be correlated with larval and the third one with post larval development.

The remarkable changes of shell structure at the constriction between the second and third ontogenetic phase in the ammonites here investigated, accentuate the difference in ammonoid and nautiloid development and support ERBEN's conclusion.

In order to be able to make a closer comparison of the shell structures of early ontogenetic stages of gastropods and ammonites, the author has begun an examination of the structures of the termination of gastropod protoconchs.

REFERENCES

- APPELLÖF, A., 1893. Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachsthum.—K. svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 25, No. 7, pp. 1–106, 3 text-figs., 7 pls. Stockholm.
- BIRKELUND, T., 1965. Ammonites from the Upper Cretaceous of West Greenland.—Medd. Grønland, Bd. 179, Nr. 7, pp. 1–194, 125 text-figs., 49 pls. København.
- BØGGILD, O. B., 1930. The shell structure of the mollusks.—K. danske Vidensk. Selsk., Skr., Nat.-Mat. Afd., 9 Rk. Bd. 2, pp. 231–325, 10 text-figs., 15 pls. København.
- CURRIE, E. D., 1942. Growth stages in the ammonite *Promicroceras marstonense* SPATH.—Proc. roy. Soc. Edinb., Sect. B, Vol. 61, Part 3, No. 25, pp. 344–367, 13 textfigs., Edinburgh.
- EICHLER, R. & RISTEDT, H., 1966. Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläont. Zeitschr., Bd. 40, pp. 173–191, 4 text-figs., 2 pls. Stuttgart.
- ERBEN, H. K., 1964 a. Die Evolution der ältesten Ammonoidea.—Neues Jb. Geol. Paläont., Abh., Bd. 120, Nr. 2, pp. 107–212, 15 text-figs., pl. 7–10. Stuttgart.
- 1964 b. Bactritoidea.—In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, pp. K491–K505. Kansas.
- GREGOIRE, Ch., 1962. On submicroscopic structure of the Nautilus shell.—Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Tome 38, no. 49, pp. 1–71, 8 text-figs. 24 pls. Bruxelles.
- HANSEN, H. J., 1967. A technique for depiction of grind sections of Foraminifera by aid of compiled electromicrographs.—Medd. Dansk Geol. Foren. Bd. 17, p. 128, 2 pls. København.
- MILLER A. K. & UNKLESBAY, A. G., 1943. The siphuncle of Late Paleozoic ammonoids.—J. Paleont., Vol. 17, No. 1, pp. 1–25, 9 text-figs., 5 pls. Tulsa.
- MUTVEI, H., 1964. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs.—K. svenska Vetensk. Akad. Handl., Ark. Zool., Bd. 16, nr. 14, pp. 221–278, 30 text-figs., 22 pls. Stockholm.
- STENZEL, H. B., 1964. Living Nautilus.—In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, pp. K59–K93. Kansas.
- WILLEY, A., 1896. Zoological observations in the South Pacific.—Quart. J. micro. Sci., new ser., Vol. 39, no. 154, pp. 219–231, pl. 13. London.

Plates 1-4. *Saghalinites wrighti* BIRKELUND. Electron micrographs of dorso-ventral median sections of the adapical portion of the shell wall. The arrow at the outer face of the shell wall indicates the adoral direction. The position of the sections is shown in text-fig. 1.

Pl. 1. Fig. 1: Protoconch, $\times 3750$. Fig. 2: Adoral part of protoconch, showing the beginning of the porcellaneous layer of the first whorl, $\times 3750$.

Pl. 2. Fig. 3: Adapical part of first whorl, $\times 3750$. Fig. 4: Adoral part of first whorl; this part shows a sharper boundary between the inner and the outer part of the porcellaneous layer than does the adapical part, $\times 3750$.

Pl. 3. Fig. 5: Adapical part of the constricted area, showing the beginning of the nacreous layer of the constriction and the beginning of the reduction of the porcellaneous layer of the first whorl, $\times 1875$. Fig. 6: Adoral part of the constricted area, showing the nacreous layer of the constriction, the wedging out of the porcellaneous layer of the first whorl and the appearance of the porcellaneous and nacreous layers of the later whorls, $\times 1875$.

Pl. 4. Fig. 7: Adapical part of the second whorl, showing the final nacreous and porcellaneous layers.



Fig. 1



Fig. 2

Fig. 3

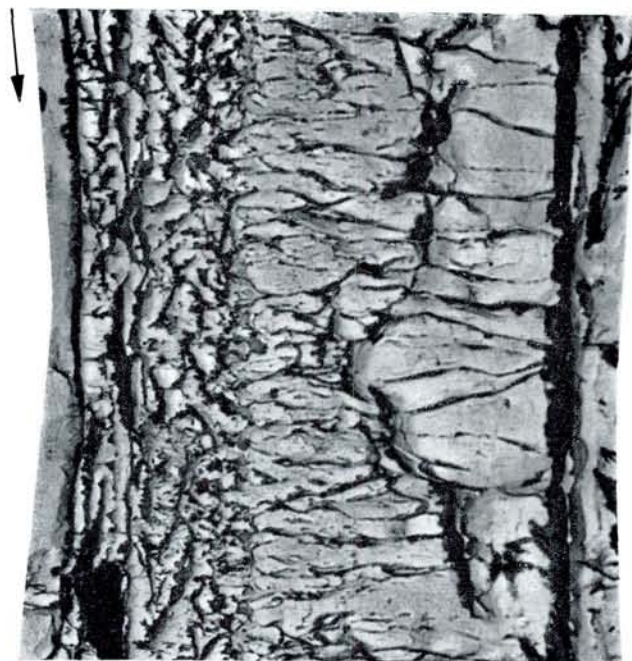
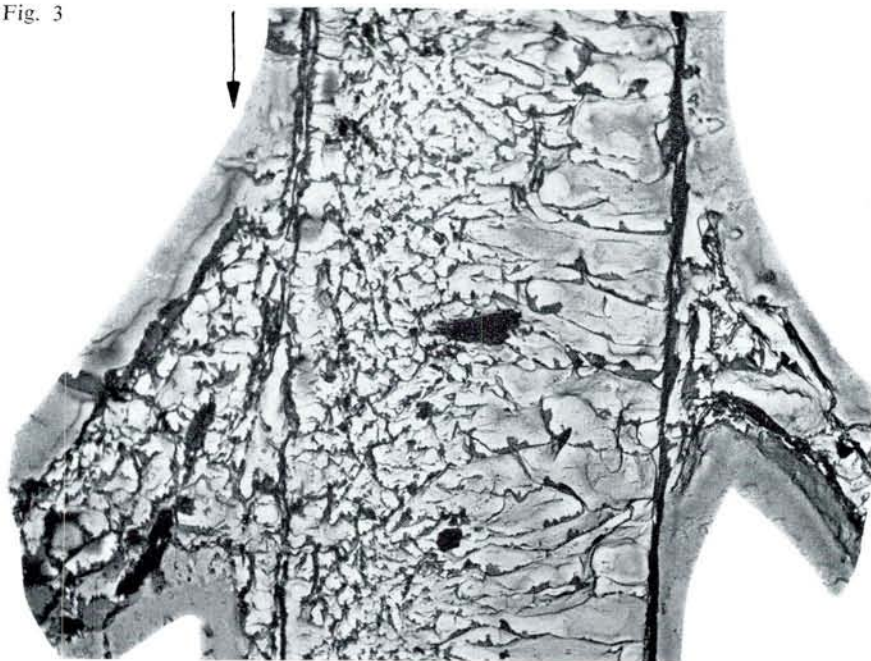


Fig. 4

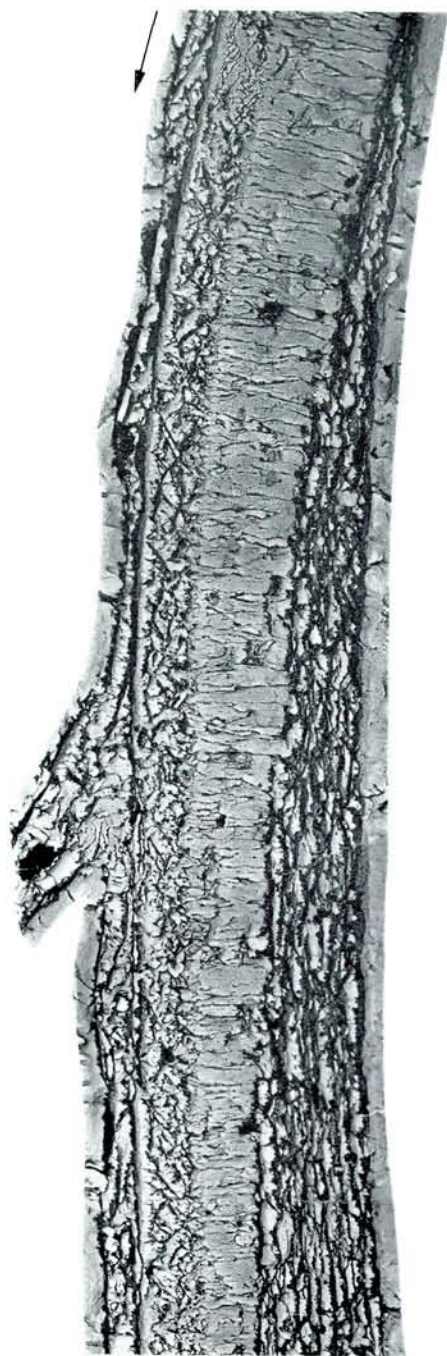


Fig. 5



Fig. 6

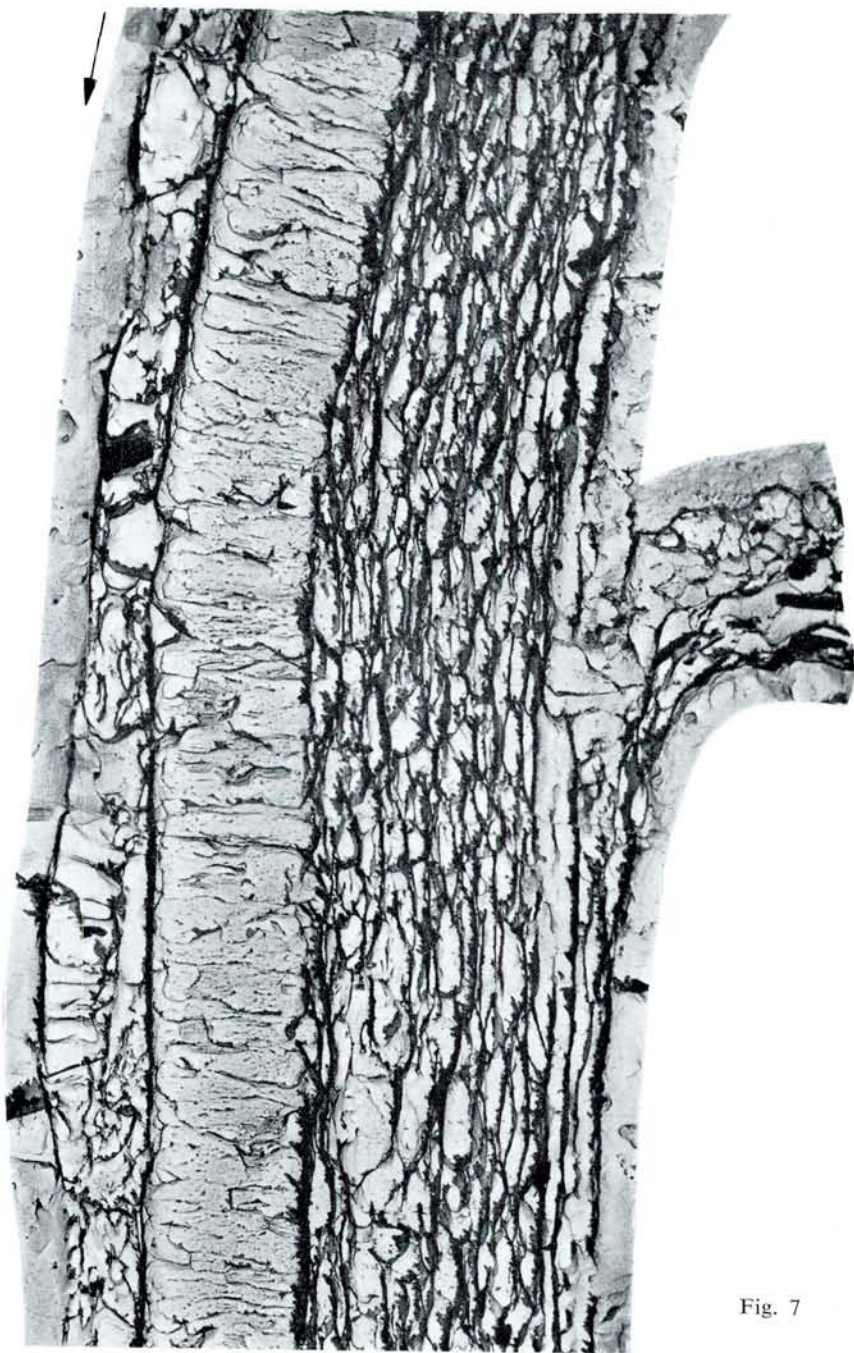


Fig. 7

ВСЕСОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ

Рег. № _____

Перевод № Б-7434

УДК _____

Биркелунд Т.

СУБМИКРОСКОПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РАКОВИН НА РАННЕЙ СТАДИИ РОСТА
МААСТРИХТСКИХ АММОНИТОВ (*Saghalinites* и *Scaphites*)

Перевод с английского языка статьи из журнала

Birkelund T.
Submicroscopic shell structures in early
growth-stages of Maastrichtian ammonites
(Saghalinites and Scaphites). — "Meddelelser
fra Dansk Geologisk Forening", 1967 vol 17,
N 1 pp 95-106, text-figs 3, pl 4.

Аннотация. Изменения структуры раковин на ранней стадии роста
маастрихтских аммонитов подчеркивают различие в
развитии аммоноидов и наутилоидов.

Переводчик И.Л.Стучевская

Редактор

Кол-во стр. 15

Кол-во ил. 10

Перевод выполнен 20.3.79

СУБМИКРОСКОПИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РАКОВИН НА РАННЕЙ СТАДИИ РОСТА МААСТРИХТСКИХ АММОНИТОВ (*Saghalinites* & *Scaphites*)

Биркеленд Т.

Краткое содержание

На ранних онтогенетических стадиях верхнемеловых аммонитов *Saghalinites Wright & Matsumoto* и *Scaphites* (*Disco-scaphites*) Meek обнаружены значительные последовательные изменения структуры раковины. Протоконх состоит из тонкого фарфорового слоя. В начале первого оборота он постепенно замещается другим фарфоровым слоем. В пережиме около одного оборота от апекса постепенно появляется основной перламутровый слой, а фарфоровый слой первого оборота постепенно выклинивается. Наконец, на краю этого перламутрового слоя появляются фарфоровый и перламутровый слои последней части стенки раковины. Изменения в структуре раковины между протоконхом и первым оборотом и в пережиме около одного оборота от апекса подтверждают, что эти изменения характеризуют важные стадии в развитии аммонитов.

Материал исследований

Saghalinites wrighti Birckelund и *Scaphites* (*Disco-scaphites*) sp. , структура раковин, которая^{ых} описана в данной статье, извлечена из маастрихтских отложений Западной Гренландии. Материал собран профессором А. Розенкранцем и описан автором (1965, стр. 30-37, II 6-II 29). Эти виды встречаются в больших количествах в Датском базальном конгломерате (устрично-аммони-

говый конгломерат, выходящем на поверхность в Агатуалене,^А
Наксев. Аммониты извлечены из маастрихтских отложений.
Они находятся в известковых конкрециях и арагонитовый материал
раковины (сравните у Богилда³, 1930, стр.323, 324) отлично со-
хранился и годен для субмикроскопических исследований.

Методика исследований

С помощью электронного микроскопа были изучены угольные
реплики отполированных и вытравленных срединных дорсо-вент-
ральных и поперечных сечений этих двух видов.

Методика, описанная Тансеном (1967, стр.130), позволила
сделать сложные фотографии протоконха и первого и второго обо-
ротов. С их помощью можно продемонстрировать все последова-
тельные изменения структуры раковины наружной стенки раковины
на начальных стадиях роста.

Структура раковин *Saghalinites*

Протоконх (текст рис. I; илл. I, рис. I, 2)

Протоконх тонкий, около 5 микрон. Он состоит из фарфоро-
вого слоя, внутренняя часть которого образована из ряда про-
долговатых кристаллов, расположенных под прямым углом к внут-
ренней грани. Внешняя часть образована из кристаллов без ка-
кой-либо определенной ориентации. В самой последней части про-
токонха наружная неправильная часть постепенно утолщается, а
самая дальняя от центра часть приобретает неправильную призма-
тическую структуру.

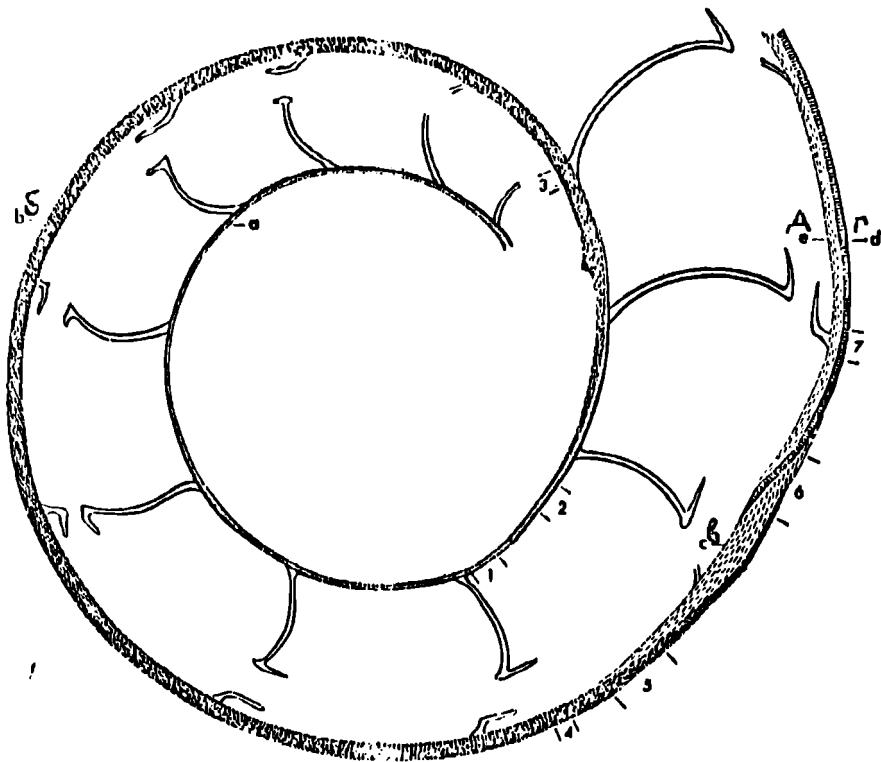


Рис. I. *Zaghalinites wrighti* Birkenlund

Срединный дорсо-вентральный разрез адапикальной части раковины, схематически показывающий различное строение стенки раковины. X 85.

а: Фарфоровый слой протоконха.

б: Фарфоровый слой первой стенки.

в: Перламутровый слой в области пережима.

г: Фарфоровый слой поздних оборотов.

д: Перламутровый слой поздних оборотов

Первый оборот (текст.рис. I ; илл. 2, рис. 3, 4)

В начале первого оборота на внутренней стороне фарфорового слоя протоконха появляется новый фарфоровый слой (илл. I,

рис.2). Этот слой постепенно утолщается и замещает фарфоровый слой протоконха, который выклинивается.

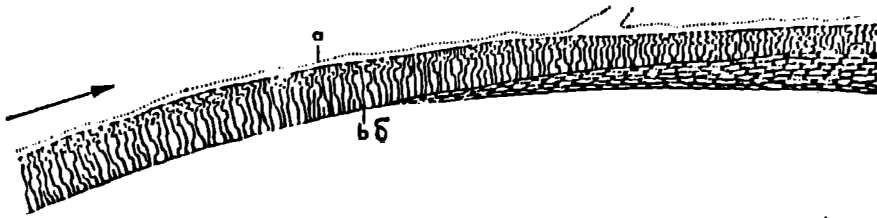


Рис.2. *Saghalinites wrighti* Birkenlund

Срединный дорсо-вентральный разрез области пережима около одного оборота от апекса, схематически показывающий различное строение стенки раковины. X 450.

а: Контур дорсальной стенки раковины следующего оборота.

бб: Фарфоровый слой первой стенки.

в: Перламутровый слой области пережима.

г: Фарфоровый слой поздних оборотов.

д: Перламутровый слой поздних оборотов

Фарфоровый слой первого оборота толще, чем фарфоровый слой протоконха, около 15 микрон, но очень похож по структуре, так как состоит из внутренней призматической части и наружной части с кристаллами, не имеющими определенной ориентации. В последней части первого оборота граница между двумя разными частями фарфорового слоя становится более резко выраженной.

Изменения в структуре раковины между первым и вторым оборотом (текст.рис.1-2, илл.3, рис.5, 6)

В пережиме, который наблюдается у всех аммонитов около

одного оборота от апекса, происходят самые значительные изменения в структуре раковины. На этой стадии постепенно появляется перламутровый слой. Он имеет конфигурацию кирпичной стенки

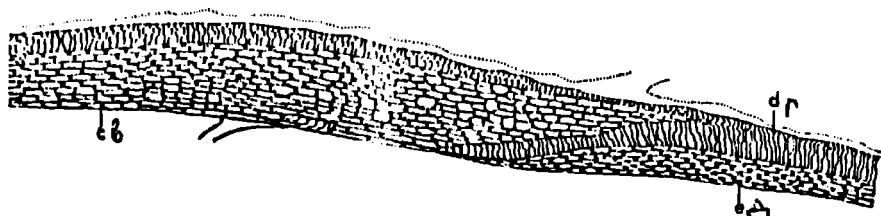


Рис.2 (продолжение)

и по внешнему виду очень напоминает перламутровый слой современного *Nautilus*, описанного Грегуаром (1962). Этот перламутровый слой первого оборота одновременно выклинивается.

Внутренняя призматическая часть фарфорового слоя выклинивается быстрее чем наружная часть. На той стадии, где перламутровый слой достигает наибольшей толщины соответственно самой глубокой части вышеупомянутого порожка, последний фарфоровый слой наружного остракума подвигается на внутренней поверхности перламутрового слоя и проходит к наружной боковой стенке. Последний перламутровый слой наружного остракума развивается вдоль внутренней поверхности последнего фарфорового слоя^{х)}.

х) В данной статье используется временная терминология слоев раковины, предложенная Штенцелем (1964, стр.К78) в кн. "Основы палеонтологии беспозвоночных".

Второй оборот (текст.рис. I,2 ; илл.4, рис.7).

Фарфоровый слой наружного остракума состоит из продолговатых кристаллов, обычно расположенных рядами под прямым углом наружной поверхности. Он менее сложен чем фарфоровый слой современного *Nautilus*, как это описано Мутвеи (1964, стр.257-258) и Грегуаром (1962, стр.7-8). Его структура больше похожа на внутреннюю призматическую часть фарфорового слоя *Nautilus*, тогда как наружная "сферолитовая" часть (Мутвеи, 1964, стр.257), у этого аммонита отсутствует, по крайней мере в ранних оборотах. Перламутровый слой наружного остракума несколько толще фарфорового слоя и имеет обычную конфигурацию кирпичной стенки. В пределах адоральной части завитка можно обнаружить гипостракум.

Поздние обороты

Стенка раковины поздних оборотов *Saghalinites* постепенно утолщается и гипостракум становится более выпуклым. Более тщательное исследование субмикроскопических структур стенок поздних оборотов, септ и сифонных дудок еще не проводилось.

Структура раковин *Scaphites (Discoscaphites)* sp.

Рисунок раковины внутренних оборотов *Scaphites (Discoscaphites)* (текст.рис.3) похож на рисунок раковины внутренних оборотов *Saghalinites*. Таким образом, описанные здесь изменения в структуре раковин, видимо, обычно имеют место в литоцератитовых аммонитах. Нелитоцератитовые аммониты еще не были тщательно изучены.

Обсуждение

Эрбсен (1964a, стр.161-162) дал краткий исторический об-

зор наиболее важных толкований ранних онтогенетических стадий у аммонитов и детально описал (стр.162-164) онтогенетические фазы примитивной *Ammonoidea*. Первая фаза охватывает протоконх, вторая фаза проходит от протоконха до пережима раковины около одного оборота от апекса. Третья фаза включает всю последнюю часть раковины. Фазы выражены пережимами раковин и изменениями конфигурации линий нарастания. Эрбен указывает, что некоторые части раковины в двух первых фазах проходят эволюцию абсолютно не похожую на эволюцию в третьей фазе, например, линии нарастания и шовные линии. Различные стадии развития шовных линий, конечно, не могут точно коррелироваться с тремя фазами, так как каждая септа образована на более поздней стадии, чем соответствующая часть конха, в котором она появляется. Согласно Эрбену (1964 стр.494) первая септа появляется на поздних стадиях или в конце второй онтогенетической фазы.

Курри (1942, 1944) изучил ранние онтогенетические стадии мезозойских аммонитов в юрских формах. У этих аммонитов переход от второй онтогенетической фазы к третьей можно определить по значительному изменению в скорости нарастания между вторым и третьим полуоборотом. У исследованных здесь аммонитов изменение в скорости нарастания между этими онтогенетическими фазами также очень отчетливо (текст.рис.1,3). К сожалению, линии нарастания на ранних фазах мезозойских аммонитов неизвестны.

В современном *Nautilus* (пережим) может быть различие около 1,25 оборота от апекса. Этот пережим аналогичен пережиму около адорального конца первого оборота у аммонитов (Миллер и Анклсбей, 1943, стр.3), но он значительно слабее. На этой

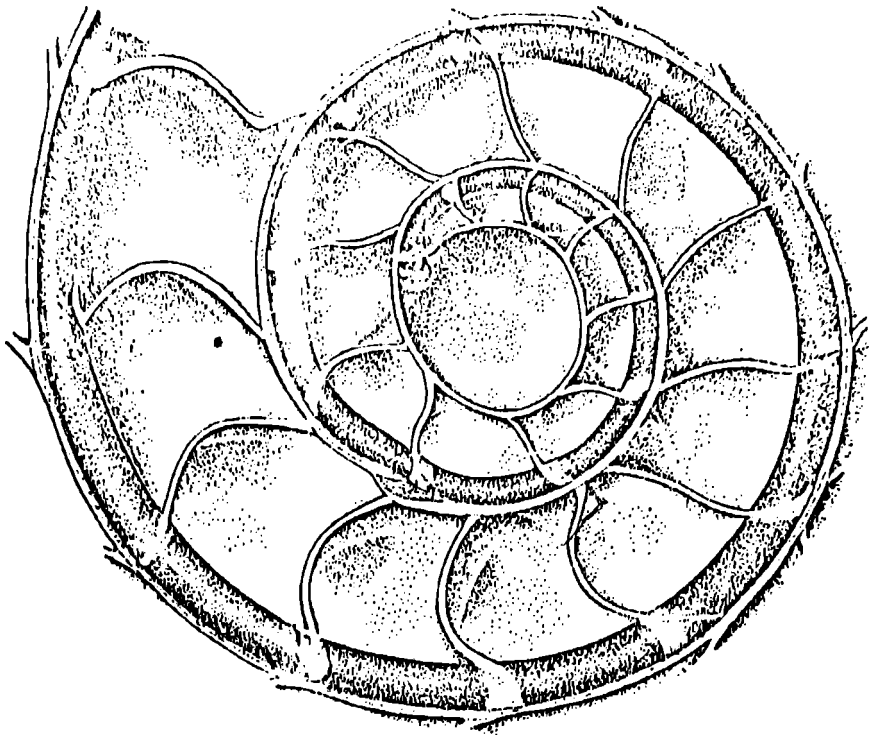


Рис.3. *Scaphites (Discoscapites)* sp.

Полированный дорсо-вентральный разрез адапикальной части раковины, показывающий пережим около одного оборота от апекса. Перламутровый слой раковины отмечен точками. Через прозрачный кальцитовый наполнитель видны цекум и сифонная дужка. X60

стадии роста раковина *Nautilus* имеет диаметр 25-27 мм. Как отмечает Штенцель (1964, стр.К82, рис.64, 65) на этой стадии происходят некоторые изменения. Первоначально Вилей (1896, стр.225) трактовал этот пережим или линию непрерывного нарастания ("непхоническая линия") как конец эмбриональной стадии. Однако, эти изменения ни в коем случае не являются такими же радикальными, как у аммонитов. Основная структура стенки раковины у *Nautilus* образуется, как видно, на гораздо более ранней стадии (сравните Апелле^I (1893) и Мутвеи (1964)).

На основе морфологических и изотопных данных Эйхлер и Риштедт (1966) предположили, что современный *Nautilus*, когда он появляется из яйца, имеет диаметр раковины около 12 мм и что пережим около 1,25 оборота от апекса отвечает миграции из теплой воды в более прохладную. Эрбен (1964а, стр.177) также, как и Вилей (1896), и многие другие авторы предположил, что *Nautilus* не имеет стадии личинки вне яйца, тогда как аммониты согласно Эрбену, как видно, проходят через метаморфоз подобно тому, как гастроподы через стадии свободно плавающей личинки. Это мнение основано на четких изменениях в линиях нарастания и шовных линиях между второй и третьей фазой в онтогенезе аммонитов. Это предположение также подкрепляется маленьким размером ранних онтогенетических стадий аммонитов по сравнению с ранними онтогенетическими стадиями у *Nautilus*. Эрбен (1964а, стр.167) интерпретирует первую онтогенетическую фазу у аммонитов как эмбриональную стадию, тогда как вторая фаза может коррелироваться с личиночной стадией, а третья - с постличиночным развитием.

Значительные изменения структуры раковины в пережиме между второй и третьей онтогенетической фазой у исследованных здесь аммонитов подтверждают различие в развитии аммонитов и наутилоидов и подтверждают заключение Эрбена.

Чтобы иметь возможность более тщательно сравнить структуру раковин ранних онтогенетических стадий гастропод и аммонитов, автор начал изучение структур протоконхов гастропод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1 APPERTÖF, A., 1893. Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachstum.—K. svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd. 25, No. 7, pp. 1-106, 3 text-figs., 7 pls. Stockholm.
- 2 BRUGGUND, T., 1965. Ammonites from the Upper Cretaceous of West Greenland.—Medd. Grönland, Bd. 179, Nr. 7, pp. 1-194, 125 text-figs., 49 pls. København.
- 3 BRUGGUND, O. B., 1930. The shell structure of the mollusks.—K. danske Vidensk. Selsk., Skr., Nat.-Mat. Afd., 9 Rk. Bd. 2, pp. 231-325, 10 text-figs., 15 pls. København.
- 4 CURRIE, E. D., 1942. Growth stages in the ammonite *Promicroceras marstonense* SPATH.—Proc. roy. Soc. Edinb., Sect. B, Vol. 61, Part 3, No. 25, pp. 344-367, 13 text-figs., Edinburgh.
- 5 EICHER, R. & RISTEDT, H., 1966. Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläont. Zeitschr., Bd. 40, pp. 173-191, 4 text-figs., 2 pls. Stuttgart.
- 6 ERGUN, H. K., 1964 a. Die Evolution der ältesten Ammonoidea.—Neues Jh. Geol. Paläont., Abh., Bd. 120, Nr. 2, pp. 107-212, 15 text-figs., pl. 7-10. Stuttgart.
- 7 — 1964 b. Bactritoidea.—In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, pp. K491-K505. Kansas.
- 8 GREGOIRE, Ch., 1962. On submicroscopic structure of the Nautilus shell.—Inst. roy. Sci. nat. Belgique, Tome 38, no. 49, pp. 1-71, 8 text-figs. 24 pls. Bruxelles.
- 9 HANSEN, H. J., 1967. A technique for depiction of grind sections of Foraminifera by aid of compiled electromicrographs.—Medd. Dansk Geol. Foren., Bd. 17, p. 128, 2 pls. København.
- 10 MILLER, A. K. & UNKLESBAY, A. G., 1943. The siphuncle of Late Paleozoic ammonoids.—J. Paleont., Vol. 17, No. 1, pp. 1-25, 9 text-figs., 5 pls. Tulsa.
- 11 MUTVEI, H., 1964. On the shells of Nautilus and Spirula with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs.—K. svenska Vetensk. Akad. Handl., Ark. Zool., Bd. 16, nr. 14, pp. 221-278, 30 text-figs., 22 pls. Stockholm.
- 12 STENZEL, H. B., 1964. Living Nautilus.—In: MOORE, R. C. (ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology, Part K, Mollusca 3, pp. K59-K93. Kansas.
- 13 WILLEY, A., 1896. Zoological observations in the South Pacific.—Quart. J. micro. Sci., new ser., Vol. 39, no. 154, pp. 219-231, pl. 13. London.

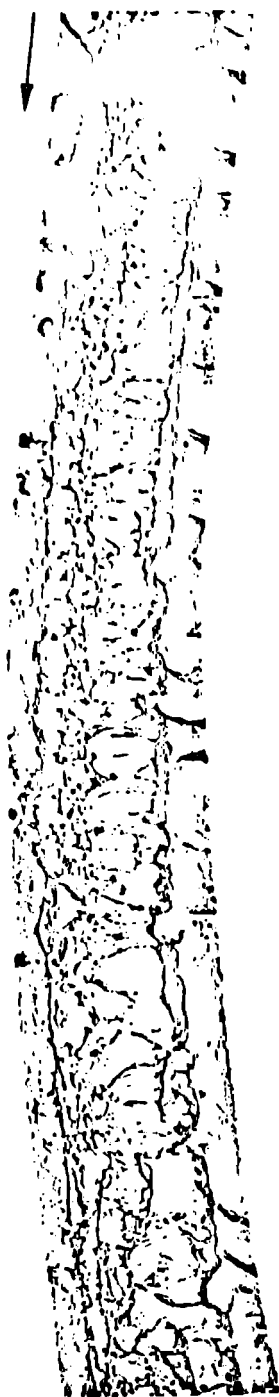


Рис. 1

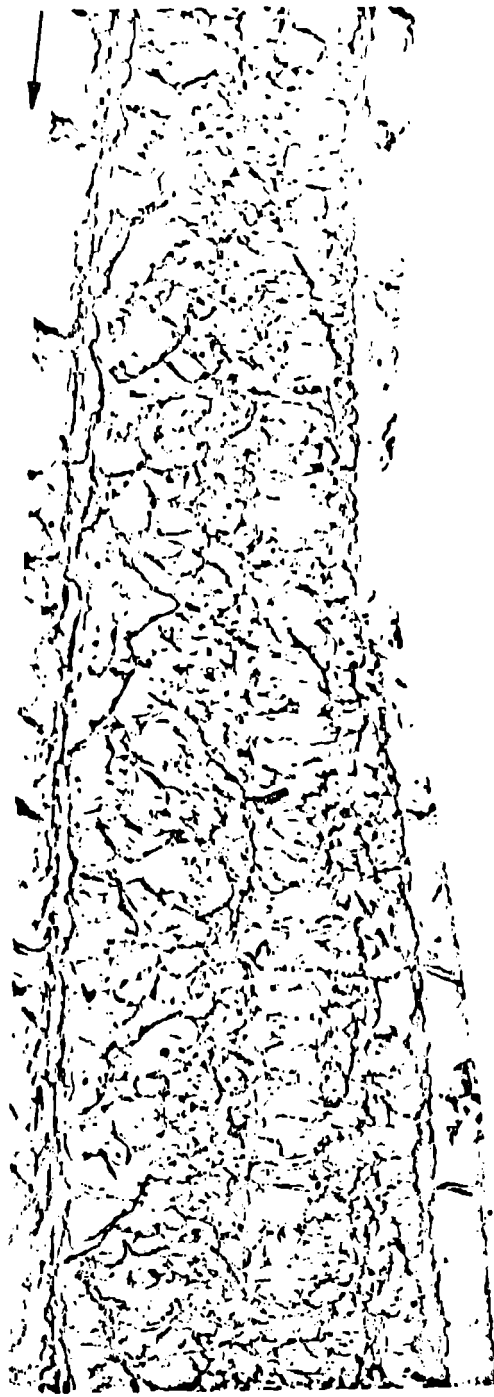


Рис. 2

Ил. I-4 *Saghalinites wrighti* Birckelund.

Электронные микрографические снимки дорсо-вентральных срединных сечений адапикальной части стенки раковины. Стрелка на наружной части стенки раковины показывает адоральное направление. Положение сечений¹ показано на текст. рис. I.

Ил. I. Рис. I: Протоконх, X3750. ^{Рис 2:} Адоральная часть протоконха, показывающая начало фарфорового слоя первого оборота, X3750.

Рис. 3

Fig. 3

17

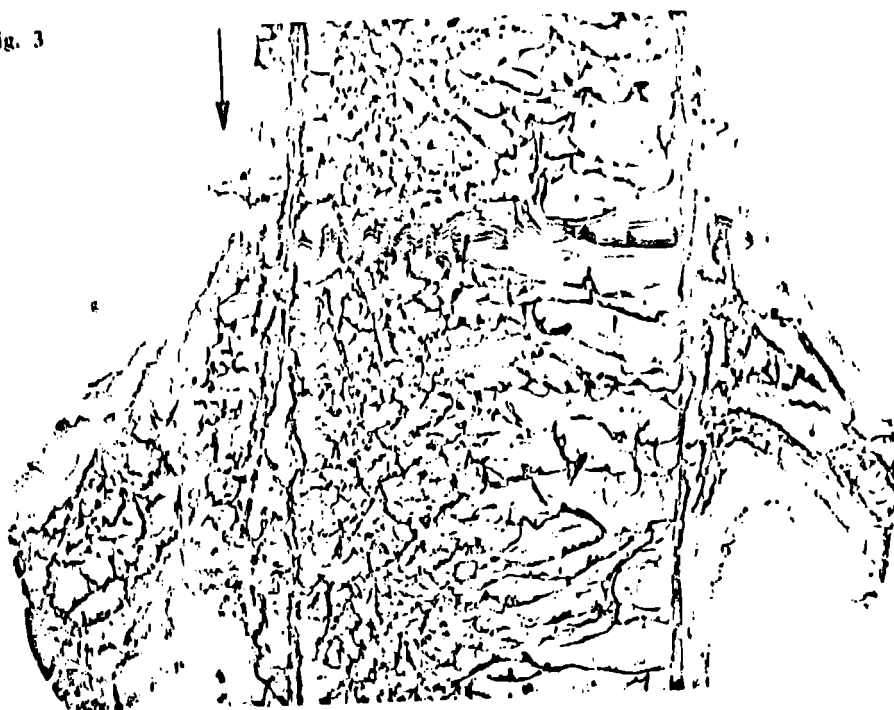


Рис. 4

Fig. 4



Ил.2. Рис.3. Адапикальная часть первого оборота, X3750.
Рис.4: Адоральная часть первого оборота ; эта часть показывает более резко границу между внутренней и наружной частью фарфорового слоя, чем адапикальная часть, X3750.



Рис. 5

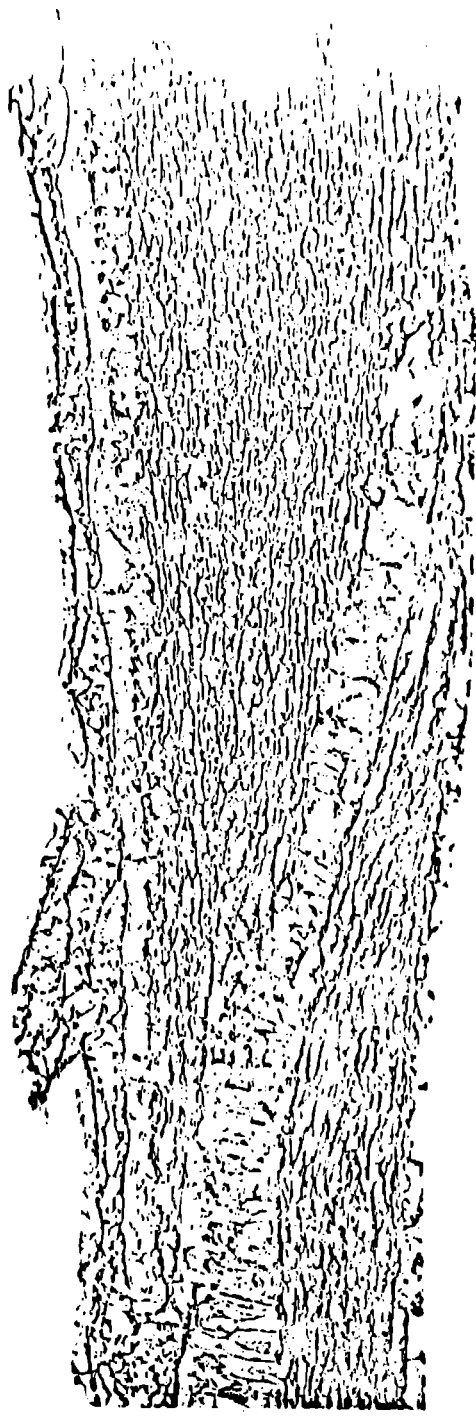


Рис. 6

Ил.3. Рис.5: Адапикальная часть области пережима, показывающая начало перламутрового слоя в пережиме и начало уменьшения фарфорового слоя первого оборота, XI875. Рис.6: Адоральная часть области пережима, показывающая перламутровый слой пережима, выклинивания фарфорового слоя первого оборота и появление фарфорового и перламутрового слоев поздних оборотов, XI875.

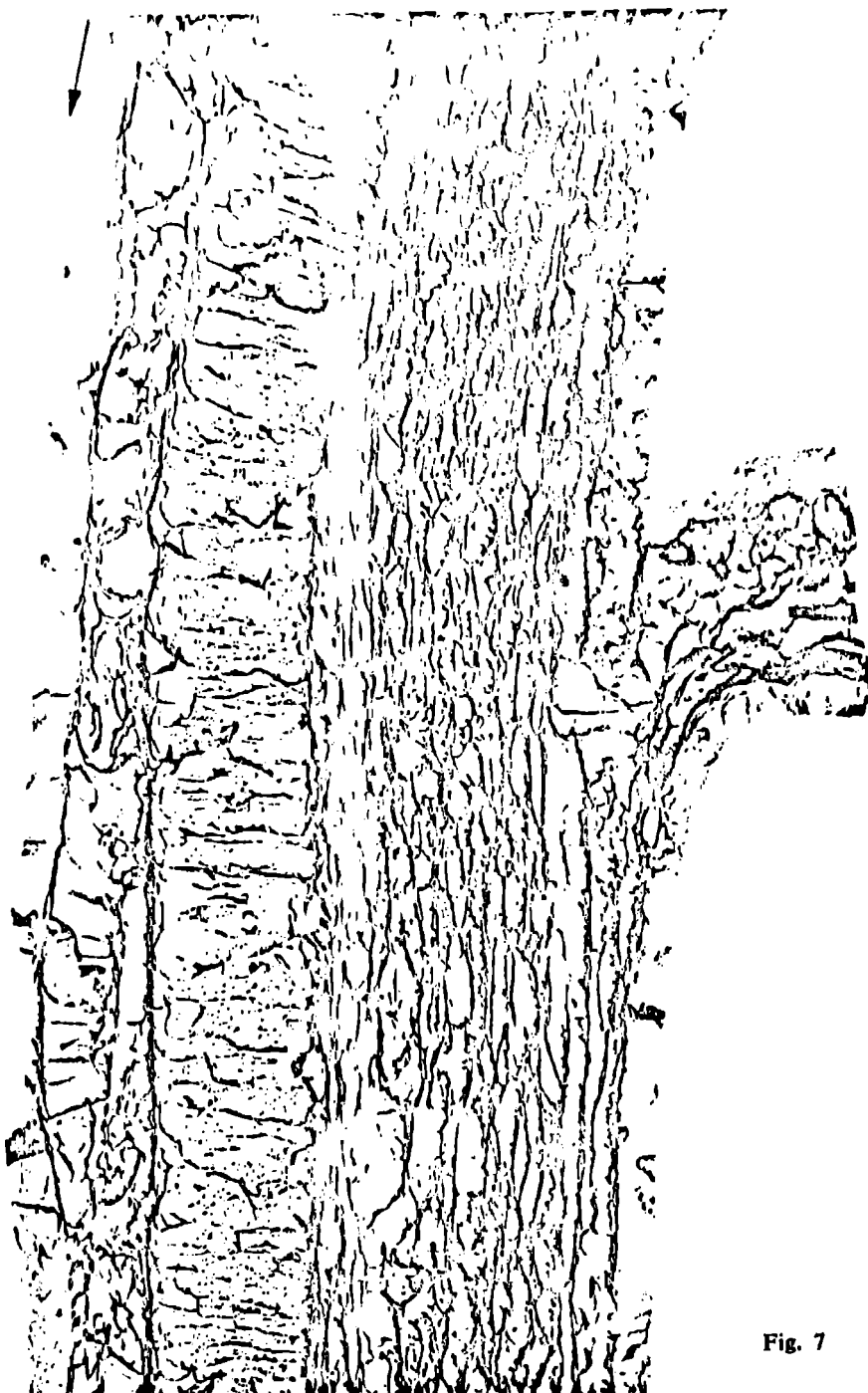


Fig. 7

Рис. 7

Ил.4. Рис.7. Адапикальная часть второго оборота, показывающая последние перламутровый и фарфоровый слои.