

ВСЕСОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ

Рег. № _____

Перевод № Б-7433

УДК _____

Биркелунд Т. и Хансен Х.И.

УЛЬТРАСТРУКТУРА РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ МААСТРИХТСКИХ АММОНОИДЕЙ И КОЛЕОИДЕЙ И ЕЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Перевод с английского языка статьи из журнала

Birkelund T. and Hansen H.J.

Shell ultrastructures of some Maastrichtian Ammonoidea and Coleoidea and their taxonomic implications. - "Muséum de Minéralogie et de Géologie de l'Université de Copenhague", Communications paléontologiques, 1974, No.202, 34 pp., *pl.* 16

Аннотация. Описание ультраструктуры двух родов литоцератид и одного рода филлоцератид; отличие структуры филлоцератид от структуры литоцератид. Сравнение ультраструктуры рода *Groenlandibelus* с таковой других внутреннераковинных цефалопод

Переводчик Л.Ф.Кузина

Редактор _____

Кол-во стр. 91

Кол-во ил. 99

Перевод выполнен 9.IV.79

УЛЬТРАСТРУКТУРА РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ МААСТРИХТСКИХ
АММОНОИДЕЙ И КДЛЕОИДЕЙ И ЕЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ

Тове Биркелунн и
Ханс Иёрген Хансен

Содержание

Введение	4
Материал	6
Подготовка материала к исследованию	7
Основные слои стенки раковины аммонитов	9
<i>Saghalinites wrighti</i> Birkelund, 1965	II
<i>Scaphites</i> (<i>Discoscaphites</i>) sp.	22
<i>Hyrophyilloceras</i> (<i>Neophylloceras</i>)	
<i>groenlandicum</i> Birkelund, 1965	25
Обсуждение и выводы	34
Род <i>Groenlandibelus</i> Jeletzky, 1965	43
<i>Groenlandibelus rosenkrantzi</i> (Birkelund, 1965)	44
<i>Groenlandibelus</i> sp.	48
Оценка таксономического положения <i>Groenlandibelus</i>	49
Список литературы	53

Краткое содержание

Описана ультраструктура представителей двух родов литоцератид - *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*), одного рода филлоцератид - *Hyrophyilloceras* (*Neophylloceras*) и одного рода внутреннеустьевых - *Groenlandibelus*.

Стенка раковины литоцератид и филлоцератид значительно различается по структуре. Раковина литоцератид состоит из тонкого

внутреннего призматического ооя, толстого перламутрового слоя и тонкого наружного призматического слоя. Призматические слои однослойны и состоят из непрерывных призм. Раковина филлоцератид состоит из относительно толстого однослойного внутреннего призматического ооя, из тонкого перламутрового слоя и очень толстого многослойного квазисферулитового наружного призматического слоя. Перламутровый слой волнистый и образует внутреннюю ребристость. Полости между перламутровым и наружным призматическим слоями содержат пигментированное вещество. Наружный призматический слой существенно отличается от аналогичных слоев у других аммонитов, описанных к настоящему времени.

Nurorhylloceras (*Neorhylloceras*) отличается от описанных здесь литоцератидных аммонитов также присутствием хорошо развитого призматического слоя на диотальной стороне перламутровых перегородок и длинными перламутровыми воротничками, соединенными с септальными трубками (ложные септальные трубки).

У всех трех родов аммоноидей соединительные кольца прикреплены аннулярными отложениями к септальным трубкам.

В немногих образцах *Saghalinites* соединительные кольца оифона, по-видимому, состоят из внутренней органической трубки и наружной известковой трубки с призматическим строением.

Вторая перегородка, диотально от просепты, у *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*) гораздо тоньше просепты и, кроме того, перламутровая. Она отличается в этом отношении от "примасепты", описанной у многих других аммонитов.

Ультраструктура *Groenlandibelus*, отнесенного Елецким (Елец-зку, 1966) к *Sepiida*, сравнивается с ультраструктурой других

внутреннераковинных. Кальцитовый ростр, состоящий из радиально расходящихся призм, и перламутровые перегородки объединяют его с *Belemnitida*, в то время как однослойная призматическая стенка фрагмокона сближает его с *Serpida*.

Введение

В последние десять лет ультраструктура раковин аммонитов интенсивно изучается с помощью электронного микроскопа рядом исследователей. Один из авторов (Т.Биркелунн) опубликовала в 1967 г. короткую заметку о ранних стадиях роста *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*); вскоре после этого данная работа была дополнена исследованием структур перегородок и сифонной трубки у *Saghalinites*, *Scaphites* (*Discoscaphites*) и *Neophylloceras* (*Neophylloceras*) (Birkelund and Hansen, 1968). Обе эти работы основаны на исследованиях в трансмиссионном электронном микроскопе. Примерно в это же время Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969) описали ультраструктуру ранних стадий роста большого числа родов аммоноидей, изученную с помощью сканирующего электронного микроскопа, а Друиц и Хиами (1970) описали ранние стадии роста двух нижнемеловых родов аммонитов, изученных также с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Первым и основным автором, детально описавшим строение перламутра аммонитов, был Грегуар (например, Grégoire, 1958, 1959a, 1959b, 1966; Grégoire et Voss-Foucart, 1970; Voss-Foucart et Grégoire, 1971), но многие другие современные работы по перламутру, главным образом в раковинах других моллюсков, проливают свет также на строение перламутра и у аммонитов (напр., Wise, 1969, 1970a; Mutvei, 1970, 1972a, 1972b; Grégoire, 1962, 1967, 1968, 1972;

Erben, 1972a; Towe and Hamilton, 1968; Towe, 1972). В очень немногих современных работах, основанных на электронной микроскопии, рассматривается ультраструктура поздних онтогенетических стадий раковин аммонитов. Так, за исключением работ Эрбена и Рейда (Erben and Reid, 1971) и Эрбена (Erben, 1972 б), структура поздних онтогенетических стадий изучалась в основном в световом микроскопе. Не давая подробного исторического обзора этих ранних работ, следует все же упомянуть о работе Корниша и Кендалла (Cornish and Kendall, 1888), которые констатировали, что раковина аммонитов состоит из арагонита, что позднее было подтверждено в большом числе публикаций (напр., Bøggild, 1930; Grandjean, Grégoire and Lutts, 1964; Palframan, 1967). Еще раньше Хайэтт (Hyatt, 1872, стр.107, табл.4, фиг.2-3) установил наличие трех различных слоев в раковине аммонитов; позднее Бёмерс (Böhmers, 1936) и Хёльдер (Hölder, 1952, стр.25) также упомянули о присутствии трех слоев. Капе (Capeux, 1916, стр.422, табл.54, фиг.4,5) описал структуру наружного призматического слоя и срединного перламутрового слоя (\neq "внутренний пластинчатый слой" у *Aegoceras planicosta*), а Бёггилд (Bøggild, 1930, стр.323, табл.14, фиг.2-4) описал структуру перламутрового слоя у *Naegoceras opalinum* и *Cadoceras elatmae*. Перламутровая структура перегородок была описана Бёггилдом (Bøggild, 1930) и позднее, у *Promicroceras*, Мутвеем (Mutvey, 1967) на основе исследований в световом микроскопе.

В настоящей работе рассматривается ультраструктура всех частей раковины *Saghalinites*, *Scaphites*(*Discoscaphites*) и *Europhylloceras* (*Neophylloceras*) с целью выяснения полного онтогенеза структуры раковины. Проведена также оценка сходств и различий

между представителями консервативных литоцератид, гетероморфных литоцератид и филлоцератид для того, чтобы определить, отражается ли эволюция аммонитов в строении раковины. Детально кристаллографическое описание перламутры аммонитов не входит в рамки этой работы. По этому вопросу подготавливается Х.Микелсенем (Копенгаген) отдельная работа. Следует также упомянуть о том, что Ш.Грегуар (Льеж) исследует сейчас органические остатки раковины *Saghalinites*

Фрагменты *Coleoidea* редко сохраняются настолько хорошо, чтобы можно было бы подробно изучить ультраструктуру. Один род внутреннераковинных, *Groenlandibelus*, был обнаружен в конкрециях вместе с описанными в настоящей работе аммонитами; он отличается необычно хорошей сохранностью. Вопрос о таксономических связях этого рода вызывает большие споры (Jeletzky, 1966). Структуры его раковины сравниваются здесь с таковыми других внутреннераковинных для того, чтобы внести какую-то ясность относительно его таксономического положения.

Материал

Все образцы из Гренландии, описанные в этой работе, происходят из известковых конкреций маастрихтского возраста. Эти конкреции встречаются в виде валунов в датских базальных конгломератах в Агатклёфте на полуострове Нутсоуак в Западной Гренландии. Весь материал был собран в местонахождениях I и II "Устрично-аммонитового конгломерата", по терминологии А.Розенкранца и его коллег (см. Birkelund, 1965, стр.18, рис. в тексте 3). Аммониты были описаны в той же работе, в то время как представитель внутреннераковинных, *Groenlandibelus*, был описан Биркелунд (Birkelund, 1956) и Елецким (Jeletzky, 1965, 1966).

Некоторые из изученных образцов имеют прекрасно сохранившуюся

структуру стенки, в то время как в других она изменена в результате перекристаллизации или вкраплений пирита. Камеры обычно заполнены коричневатым, грубым кристаллическим кальцитом.

Кроме изучения материала из Гренландии для сравнения привлекался следующий материал: современный материал по *Nautilus pompilius* Linné, *Spirula spirula* (Linné) и *Sepia officinalis* Linné; *Spirulirostra* sp. из верхнемиоценовых отложений Карлсгорде, Дания; *Belemnitella bulbosa* Meek et Hayden из маастрихтских песчаников Фокс Хилз, Южная Дакота, США; *Pleuroceras volaris* (Phillips) из плинсбахской зоны *P. spinatum*, Грубе Фредерикс, Бад Харцбург, ФРГ.

Подготовка материала к исследованию

Образцы, заключенные в конкрециях, разрезались и шлифовались до желаемого уровня на влажных карборундовых дисках. Они полировались с помощью последовательных серий алмазных паст и, наконец, протравливались либо 5% раствором соляной кислоты, либо водным насыщенным неравновесным раствором ЭДТК. Время травления менялось в соответствии с толщиной стенки, т.е. чем тоньше стенка, тем короче время травления. Была предпринята попытка воздействовать на образцы ультразвуком, но оказалась неудовлетворительной. Извлеченные из конкреций образцы до изготовления сечений помещались либо в аральдит, либо в элон 812 для того, чтобы предотвратить соскабливание слоев стенки во время процесса шлифования. После травления из образцов изготавливались реплики с помощью коллодия, растворенного в амилацетате. Реплики подвергались воздействию 5% раствором соляной кислоты для удаления прилипших кристаллитов.

Для исследования в сканирующем электронном микроскопе реплики разрезались на маленькие кусочки и прикреплялись к столбикам для

образцов двойной липкой лентой. Они напылялись чистым золотом пленкой толщиной 200 \AA в вакууме вращением. Реплики изучались в сканирующем электронном микроскопе марки Stereoscan МК Па при ускорении от 2 до 30 kv, обычно способом перевернутого изображения для того, чтобы определить первоначальную топографию образца.

Для изучения в трансмиссионном электронном микроскопе реплики напылялись в вакууме углеродом под углом примерно в 45° . Перенос на решетки осуществлялся по методике, описанной Хансеном (Hansen, 1967). Образцы исследовались в трансмиссионном электронном микроскопе марки Hitachi HU II C при ускорениях от 20 до 50 kv. Немного образцов было изучено в трансмиссионном электронном микроскопе марки Phillips 75 при ускорении в 50 kv.

Все микроскопы, использованные в данном исследовании, находятся в Лаборатории электронной микроскопии Геологического института Копенгагенского университета.

Коллодий как материал для изготовления реплик было отдано предпочтение перед ацетатными пленками по двум причинам: 1) ацетатные пленки более легко обугливаются в СЭМе, чем коллодий; 2) когда решетки с формваровыми пленками трансмиссионного электронного микроскопа очищаются, то ацетон, используемый для растворения реплик, часто вызывает образование трещин в формваре. Это случается реже при использовании амилацетата.

После изготовления реплик некоторые из образцов снова полировались, очищались и помещались в зажимы, где они напылялись в вакууме углеродом толщиной в 150 \AA способом вращения для того, чтобы получить непрерывный слой. Эти образцы изучались в анализаторе

электронного микронзонда при ускорении в 20 кV. Конфигурация слоя стенки определялась как в отраженном свете, так и способом электронного отражателя. При увеличениях в 1000-2000 раз положение слоев стенки отмечалось на экране маркирующим карандашом. Это способствовало тому, что светящаяся точка, направляемая вручную, держалась на исследуемом слое.

Электронный микронзонд, использованный в этом исследовании, хранится в Отделе минералогии Геологического института Копенгагенского университета.

Основные слои стенки раковины аммонитов

Структуры раковины ранних стадий роста у аммонитов были описаны Биркелунн (Birkelund, 1967), Биркелунн и Хансеном (Birkelund and Hansen, 1968), Эрбеном, Флайсом и Зилем (Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969) и Друщицем и Хиами (1970).

Наши ранние исследования Saghalinites и Scaphites (Disco-scaphites) можно суммировать следующим образом:

Первая онтогенетическая стадия.
Она состоит из протоконха (включая кромку), состоящего из внутреннего призматического и наружного неправильного слоев.

Вторая онтогенетическая стадия.
В дистальной части протоконха, у первого изменения в росте, появляется новый слой на внутренней стороне, также состоящий из внутреннего призматического и неправильного наружного слоев. Этот новый слой образует просепту и стенку раковины до второго изменения в росте, где он выклинивается.

Третья онтогенетическая стадия.
У второго изменения в росте появляется перламутровый слой и на-

ружный призматический слой третьей онтогенетической стадии и, немного позднее, развивается внутренний призматический слой. Эти три слоя продолжают существовать на протяжении всех более поздних оборотов.

Эти три стадии хорошо согласуются с тремя онтогенетическими стадиями, описанными Эрбеном (Erben, 1964, 1966) на основании морфологических изменений раковины.

Вслед за Стенцелем (Stenzel, 1964) Биркелунн (Birkelund, 1967) назвала слои двух первых онтогенетических стадий и призматические слои третьей онтогенетической стадии "фарфоровидными". Этот термин сейчас отбрасывается. Никаких новых терминов для слоев двух первых онтогенетических стадий не вводится - во избежание путаницы предпочтение отдается чисто описательным терминам. Для трех слоев третьей онтогенетической стадии используется терминология Биркелунн и Хансена (Birkelund and Hansen, 1968) и Эрбена, Флайса и Зилья (Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969) (внутренний призматический слой - перламутровый слой - наружный слой) (табл. I, фиг. 5).

В то время как Биркелунн и Хансен (Birkelund and Hansen, 1968) исследовали только три верхнемеловых рода, Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969) изучили большое число различных видов (38, принадлежащих к 25 различным семействам) каменноугольного, триасового, юрского и мелового возраста. Они обнаружили удивительно постоянные структуры раковины на ранних стадиях, очень сходные с таковыми, описанными Биркелунн и Хансеном, хотя они интерпретируют эти структуры несколько иначе.

Эрбен, Флайс и Зиль высказали мысль о последовательном образовании слоев протоконха (a_1 и A_2 у Erben, Flajs and Siehl, 1969, рис. 5), в то время как мы предполагаем одновременную их секрецию. Образование кромки также интерпретируется по-разному.

Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1969, рис.5, стр.2, 29) предполагают, что кромка образуется поздно - в связи с просептой незадолго до второго изменения в росте - и что, таким образом, она принадлежит ко внутренней вторичной стенке протоконха, которая также образует раннюю наружную часть оборота, следующую за протоконхом (in Erben, Flajs and Siehl, 1969, рис.5). Однако Биркелунн (Birkelund, 1967) и Биркелунн и Хансен (Birkelund and Hansen, 1968) относят эту так называемую вторичную стенку ко второй онтогенетической стадии. С другой стороны, самая поздняя часть оборота вплоть до второго изменения в росте относится Эрбеном, Флайсом и Зилем к наружному призматическому слою третьей стадии роста.

На основании изучения двух нижнемеловых родов аммонитов Друщиц и Хиами (1970) интерпретируют слои раковины на ранних стадиях роста так же, как и Биркелунн с Хансеном.

Эти две различные интерпретации отражены на рис. I и 2 и в дальнейшем будут комментироваться по мере описания видов.

***Saghalinites wrighti* Birkelund, 1965**

Табл. I-5, I6; рис. 2, 3, 5a, 7a-d

Материал. 20 образцов, приготовленных для электронно-микроскопического исследования.

Первая онтогенетическая стадия.

(Табл. I, фиг. I-2; табл. I6; рис. 2).

Стенка большей части протоконха чрезвычайно тонкая, около 4 мкм. В ее наиболее дистальной части толщина быстро возрастает до II-I2 мкм у точки, где появляется слой второй онтогенетической стадии.

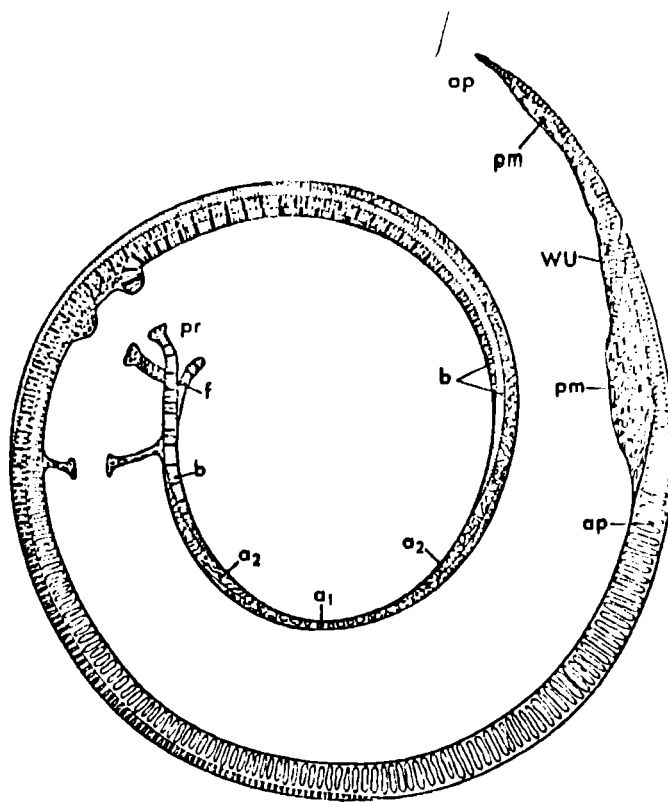


Рис. I. Онтогенез структуры раковины и перегородок на ранних стадиях роста конволютных аммоноидей (по Erben, Flajs and Siehl, 1969, рис. в тексте 5). a_1 и a_2 - первичная стенка раковины; b - вторичная стенка раковины; f - кромка; pr - просепта; ar - наружный призматический слой; pm - перламутровый слой; wu - остановка роста

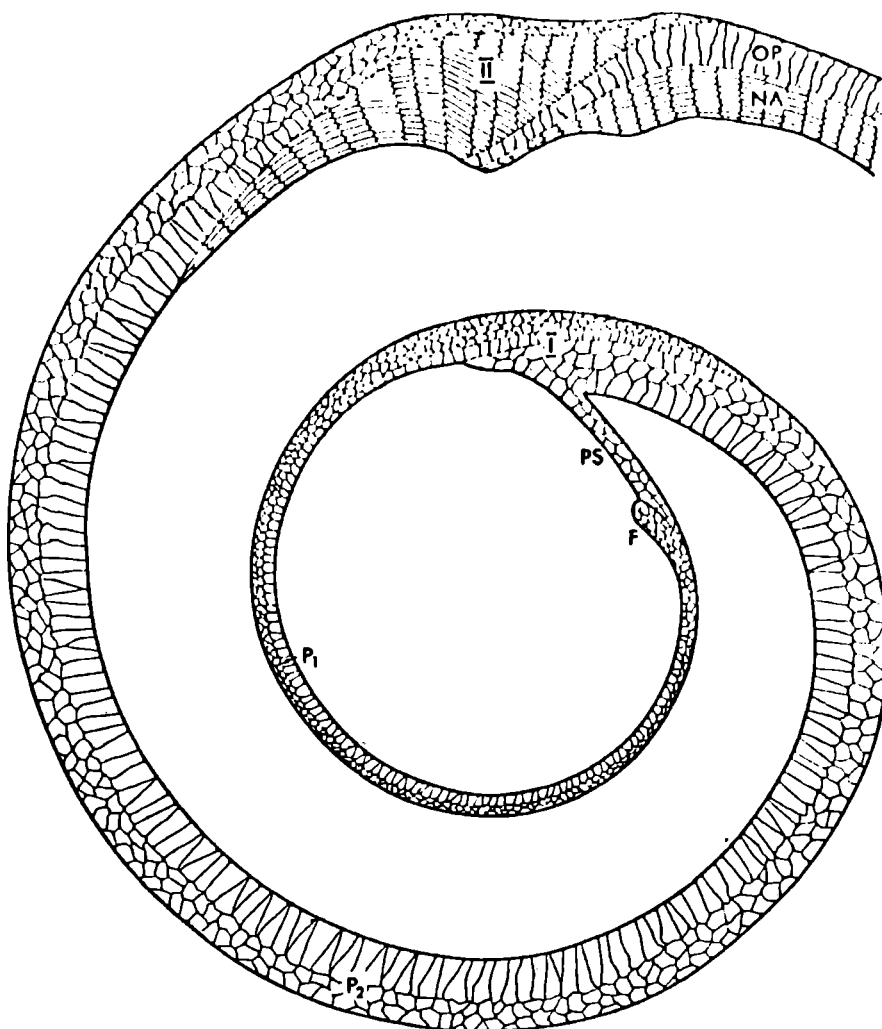


Рис. 2. Онтогенез структуры раковины ранних стадий роста *Saghalinites wrighti* Birkelund. Сечение немного асимметричное и дано не в масштабе (симметричное сечение, показывающее цекум, изображено на табл. 4, фиг.6). P_1 - призматический слой первой онтогенетической стадии, F - кромка, P_2 - призматический слой второй онтогенетической стадии; PS - просепта; I - первое изменение в росте; II - второе изменение в росте; OP - наружный призматический слой третьей онтогенетической стадии; NA - перламутровый слой третьей онтогенетической стадии

Протоконх состоит из двух слоев: внутренний всегда образован более грубыми кристаллическими элементами, чем таковые наружного слоя. В проксимальной части протоконха кристаллы довольно неправильные, но они постепенно становятся более правильными призматическими.

ческими по направлению к дистальной части протоконха. Кристаллические элементы наружного слоя морфологически совершенно неупорядочены и сохраняют тот же внешний вид на протяжении всего протоконха. По направлению к дистальному концу граница между двумя слоями становится постепенно более четкой, но никогда не бывает резкой. Там, где удастся детально изучить эту границу, всегда можно видеть смешивающиеся кристаллы.

Вторая онтогенетическая стадия (табл. I, фиг.3-4; табл.I6; рис.2).

Эта стадия начинается с заметного изменения в росте (I изменение роста, Egebe, 1964). Это ясно видно на внутренней стороне дистальной части стенки протоконха, где очень резко появляется новый слой (табл.I6, фиг.I). Этот слой постепенно утолщается за счет слоя протоконха, который выклинивается вблизи вентральной части просепты на дистальной стороне. Толщина нового слоя здесь составляет 14-16 мкм, и он немного увеличивается (до 18-19 мкм) вплоть до его выклинивания у второго изменения в росте.

Почти с самого начала этот слой подразделяется на два слоя. Внутренний слой всегда состоит из более грубых кристаллических элементов, чем наружный. Кристаллы внутреннего слоя имеют тенденцию образовывать довольно правильные призмы, в то время как наружный слой сохраняет совершенно неправильную структуру. Таким образом, в отношении структуры вторая стадия роста очень схожа с первой. Граница между слоями этих двух стадий роста четкая (табл. 4, фиг.I; табл.I6, фиг.I).

В ранней части два слоя второй онтогенетической стадии плохо обособлены. Позднее они становятся более четкими, но это изменение происходит столь постепенно, что эти слои все еще можно рассматривать как один слой (табл.I, фиг.3,4; табл.I6).

Оба слоя можно различать до тех пор, пока слой не выклинивается у второго изменения в росте (табл. 2, фиг. I; табл. I6).

Просепта относится ко второй стадии роста, причем ее вентральная часть непрерывна со стенкой раковины этой стадии (табл. 4, фиг. I). Дорсальная часть соединена с протоконхом у кромки. Граница между проксимальной частью кромки и просептой ясная, в то время как граница в дистальной части довольно нечеткая (табл. 2, фиг. 4, 5). Неясно, выклинивается ли просепта на наружной стороне протоконха, как предполагали Палфраман (Palframan, 1967) и Биркелунд с Хансеном (Birkelund and Hansen, 1968), или кромка отделена от собственно протоконха, что подтверждает представления Эрбена, Флаяса и Зила (Erben, Flajs and Siehl, 1969) о том, что кромка как структура образуется онтогенетически поздно и принадлежит ко второй онтогенетической стадии (рис. I).

Просепта имеет неправильную призматическую структуру. Она имеет толщину 6 мкм и таким образом значительно толще, чем последующие настоящие перегородки.

Второе изменение в росте (табл. 2, фиг. I; табл. I6; рис. 2, 5а).

Второе изменение в росте у аммонитов было уже замечено и изображено Хайеттом (Hyatt, 1872, табл. 4, фиг. II). Оно было названо "непионическим пережимом" (Erben, Flajs and Siehl, 1968; Birkelund and Hansen, 1968), "первым валиком" (Grandjean, 1910); "первичным пережимом" (Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959); "начальным пережимом" (Böhmer, 1936); "вторым изменением роста" (Erben, 1964; Erben, Flajs and Siehl, 1969) и "первичным валиком" (Друшиц и Хиами, 1970). Керри (Currie, 1942) также отметил ^аизменение в росте на этой стадии. Оно выражено в форме утолщения стенки раковины и отражается на внутреннем ядре в виде заметного пережима.

У *Saghalinites* второе изменение в росте расположено примерно на $\frac{1}{10}$ от протоконха (измерено Друщицем и Хиами, 1970). У его проксимального конца на внутренней стороне появляется перламутровый слой, который постепенно утолщается, в то время как толщина неправильного призматического слоя второй онтогенетической стадии пропорционально уменьшается. Наибольшей толщины перламутр достигает в дистальной части, соответствующей самой глубокой части пережима на внутреннем ядре. Здесь на внутренней стороне появляется тонкий призматический слой и косо проходит к наружной стороне, где он продолжается как наружный призматический слой третьей стадии роста. Как показано на табл.2, фиг.1; табл.16 и рис. 5а структуры очень изменчивы у этого ^{щего} пересекающего призматического слоя, подтверждая этим теорию о важной остановке роста в онтогенезе (Ergen, Flajs and Siehl, 1969, стр.7). Это будет рассмотрено позже, на стр.22.

Третья онтогенетическая стадия.

Стенка раковины (табл.1, фиг. 5-8; табл.2, фиг.2,3; табл.3, фиг. 1-3; табл. 16). Толщина вентральной стенки возрастает от 20-25 мкм в проксимальной части этой стадии до 0,3-0,4 мм при диаметре 25 мм.

Наружный призматический и перламутровый слои хорошо развиты с самого начала этой стадии (табл. 16). На внутренней стороне самой ранней части вентральной стенки на этой стадии может быть развит также зарождающийся призматический слой, или же он появляется немного позднее. Однако хорошо развитый внутренний призматический слой появляется только на расстоянии от пологорота до одного оборота от второго изменения в росте (табл.1, фиг.5-8).

Относительная толщина трех слоев раковины широко варьирует с возрастом. В проксимальной части наружный и внутренний призматический слои имеют примерно одинаковую толщину (наружный немного

толще внутреннего) и оба достигают толщины от $1/2$ до $2/3$ толщины перламутрового слоя (табл. I, фиг. 5). В дистальной части раковины толщина призматических слоев составляет лишь небольшую часть толщины перламутрового слоя, за счет которого главным образом и возрастает толщина раковины (табл. I, фиг. 6). Внутренний призматический слой, который имеет относительно небольшую толщину в проксимальной части, может постепенно стать толще, чем наружный. Местами в некоторых случаях призмы внутреннего призматического слоя могут быть косо деформированы (табл. I, фиг. 7, 8).

У умбиликального края наружный призматический и перламутровый слои выклиниваются, в то время как внутренний призматический слой уменьшается в толщине, но он продолжает оставаться на дорсальной стороне (табл. 2, фиг. 3); в продольном вентро-дорсальном сечении он виден как тонкий призматический слой, покрывающий наружный призматический слой предшествующего оборота. Только в ранней части третьей стадии роста, где внутренний призматический слой отсутствует, дорсальный раковинный слой не развит.

В валиках этого вида (табл. 2, фиг. 2) перламутровый слой показывает значительное возрастание в толщине. Форма этих утолщений имеет много общего со вторым изменением в росте, но в призматических слоях нет никаких неправильностей подобных тем, которые наблюдаются у второго изменения в росте; это указывает на то, что никакой остановки роста у валиков не происходит.

Истинные перегородки (табл. 3, фиг. 6; табл. 4, фиг. 2-6). У *Sagnallites* вторая перегородка, называемая здесь первой истинной перегородкой ("примасепта" по Schindewolf, 1954 и Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969), имеет схожую толщину и структуру со всеми последующими перегородками (табл. 4, фиг. 2, 6). Поэтому она рассматри-

вается здесь вместе с последующими перегородками как истинная перегородка.

Все истинные перегородки образуются позднее, чем примыкающая стенка раковины, и соединение их поэтому всегда резко выражено. Первая истинная перегородка с досальной стороны примыкает к просепте, где последняя выклинивается на протоконхе, в то время как все более поздние перегородки примыкают к протоконху или к стенке раковины более поздних оборотов.

Перегородки ^ивозрастают по толщине от 2-3 мкм у первой истинной перегородки до примерно 0,1 мм у перегородок при диаметре раковины в 25 мм. Первая истинная перегородка примерно вдвое толще просепты и сходна по толщине со второй истинной перегородкой.

Все истинные перегородки построены из перламутра. Очень маленькие самые ранние перегородки редко хорошо сохраняются. Однако несколько образцов показывают довольно хорошо сохранившуюся перламутровую структуру, даже в первой истинной перегородке (табл.4, фиг.2). Перламутр хорошо сохранившихся перегородок собран в пачки, как и в стенке раковины (табл.3, фиг.1-2). Поздние перегородки могут показывать зарождающийся призматический слой на дистальной стороне (табл.3, фиг.6), но этот слой никогда так хорошо не развит, как у *Neorhyolloceras* (*Neorhyolloceras*) (табл.10, фиг.3-6).

Септальные трубки также перламутровые. Нет никаких дополнительных известковых структур (ложных септальных трубок), столь характерных для *Neorhyolloceras* (*Neorhyolloceras*).

Сифон (табл.3, фиг.4-5; табл.4, фиг.3-7; табл.5; рис. 7a-d).

На одном образце виден цекум и ранняя часть сифона (табл.4, фиг.6). Сифон расположен у вентральной стороны с самого начала.

В некоторых образцах соединительные кольца, по-видимому, состоят из двух слоев (табл.4, фиг. 3-5): тонкого внутреннего и значительно более толстого наружного. Внутренний слой интерпретируется как конхиолиновая трубка, сходная с таковой у *Nautilus* (см. Mutvei, 1972 б). Волокнистая структура поверхности трубки, показанная на табл.3, фиг.4, подтверждает ее органическое происхождение. Структуру наружного слоя у большинства образцов распознать нельзя, но у некоторых она, по-видимому, состоит из известковых призматических слоев (табл.4, фиг.7; Birkelund and Hansen, 1968, табл.4).

Биркелунд и Хансен (Birkelund and Hansen, 1968) полагали, что наружный известковый слой имеет первичное происхождение. Однако Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1969) выразили сомнение относительно первичности происхождения, так как ни в одном из изученных ими аммонитов не наблюдалось никаких следов призматического известкового слоя.

Реймент (Reyment, 1956) обнаружил, что некоторые части сифона у *Spreetoniceras versicolor* состоят из карбоната кальция. Он сравнил это, с некоторыми сомнениями, с наружным слоем известковых шпиков в сифоне у *Nautilus*. За исключением этого указания и доказательств наличия фосфатных сифонов, представленных Гранжаном (Grandjean, 1910), Трумэном (Trueman, 1920), Рейментом (Reyment, 1956) и Андалибом (Andalib, 1972) (который приводит доводы в пользу первичного происхождения франколита и кальцита в сифонных трубках), все, по-видимому, считают, что соединительные кольца аммонитов состоят только из органической трубки (Mutvei and Reyment, 1973).

Первичное происхождение известковой трубки доказать чрезвычай-

но трудно. Арагонитовый состав трубки очень решительно подтвердил бы теорию о первичном происхождении известковой трубки, но из-за небольшой толщины ее технически невозможно было определить кристаллографический состав. Вместо этого с помощью электронного микронзонда мы определили относительное содержание стронция в стенке трубки, в кальцитовой матрице соседних камер и в стенке раковины. Оказалось, что содержание стронция в трубке заметно более высокое, чем в кальцитовой матрице камер, но очень сходно с таковым в призматических слоях стенки раковины, а содержание его в перламутровом слое еще выше (рис.3). Продольная серия измерений показывает чрезвычайно низкие стандартные отклонения. Только в одном примере (матричная серия при \bar{x} равном 19,0) s -величина приходится на 1.58, в то время все остальные серии менее 1. Когда были проанализированы средние величины измерений структурных слоев различных стенок, то оказалось, что призматические слои содержат Sr на 25% больше, чем матрица; соединительное кольцо на 27% больше, а измерения перламутра показали содержание стронция на 95% выше, чем матрица. Таким образом, этот анализ решительно говорит в пользу арагонитового состава соединительных колец трубки, указывающего на первичное происхождение. Этот слой можно сравнить с так называемым сферулитово-призматическим слоем соединительных колец у *Nautilus* (Mutvei, 1964, 1972).

Каждое соединительное кольцо соприкасается со следующим у септальных трубок. Эти контакты происходят у дистального конца септальной трубки, где проксимальное соединительное кольцо выклинивается после слабого вздутия, а дистальное ⁶кольцо появляется на внутренней стороне вздутия (табл.5, фиг. 2,3,5). Соединительные ⁶кольца также слегка расширяются в проксимальной области септальных

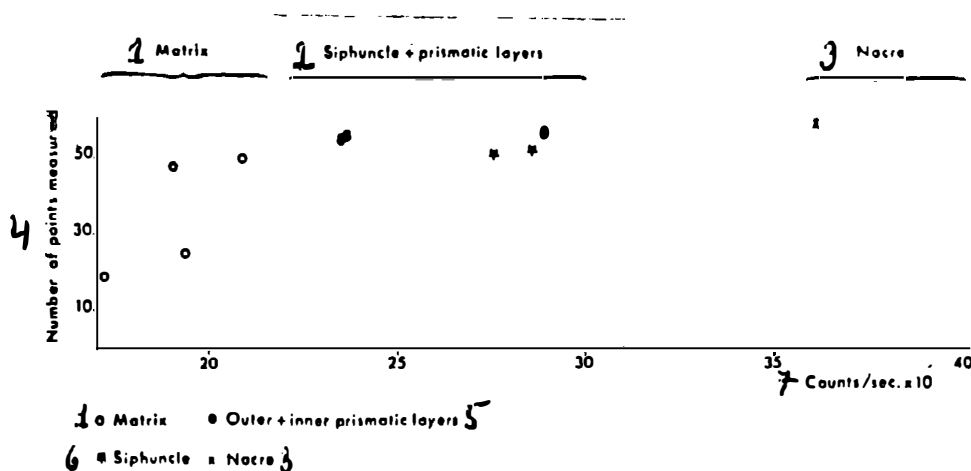


Рис. 3. Диаграмма, иллюстрирующая относительные количества в различных слоях стенки и в матрице у *Saghalinites wrighti* Birkelund. Все измерения были сделаны у одних и тех же стадий образца. ММН 12994:

1 - матрица, 2 - сифон + призматические слои, 3 - перламутр, 4 - количество измеренных точек, 5 - наружный + внутренний призматические слои, 6 - сифон, 7 - единицы подсчета/сек. $\times 10$

трубок, но здесь кольца, по-видимому, продолжают и за пределами этого расширения (табл. 5, фиг. 5). Эти вздутия можно сравнить с так называемыми аннулярными известковыми отложениями у *Promicraseras* sp., описанными Мутвеем (Mutvei, 1967), и с расширением сифонной трубки у *Salfeldiella quettardi*, на которое указывали Друшиц и Хиами (1970, рис. 5). При обозначении вздутий соединительных колец у *Saghalinites* предпочтение отдается термину аннулярные отложения, поскольку никаких особых типов обызвествления не было отмечено. Эти структуры рассматриваются ниже, на стр. 25.

Scaphites (Discoscaphites) sp.

Табл.6-7; рис. 4,5 б

Материал.

4 образца, подготовленные для электронно-микроскопических исследований.

Первая онтогенетическая стадия (Табл. 6, фиг. I-2).

Толщина и форма протоконха сходны с таковыми у *Saghalinites*. Толщина, таким образом, разна 4-5 мкм вплоть до самого дистального конца, где она быстро возрастает до примерно 13 мкм. Структура протоконха сохранилась плохо. Был определен только один слой неправильной структуры, за исключением наиболее дистальной части, где можно различить слабую дифференциацию внутреннего более правильно призматического слоя (табл.6, фиг.2).

Кромка имеет неправильную призматическую структуру и соединена, по-видимому, с протоконхом.

Вторая онтогенетическая стадия (табл.6, фиг.I).

Новый слой раковины, относящийся ко второй стадии роста, появляется менее резко, чем у *Saghalinites* (табл.6, фиг.I). Толщина и структура сходны со второй стадией у *Saghalinites*. Так, наблюдается сходная дифференциация на внутренний слой, построенный из грубых, довольно правильных призматических кристаллов, и наружный слой, состоящий из более мелких и менее правильных кристаллов. Просепта в изученных образцах сохранилась плохо.

Второе изменение в росте (рис. 5 б).

Второе изменение в росте отмечается на расстоянии 260° от

протоконха. Оно похоже на таковое у *Saghalinites* как в отношении формы, так и структуры раковины. В изображенном образце в дистальной части неправильного призматического слоя второй онтогенетической стадии господствующее положение занимает внутренний призматический слой. Перламутровый с самого начала состоит из собранных в пачки пластин.

Третья онтогенетическая стадия

Стенка раковины (табл.6, фиг.3-8; табл.7, фиг.1-3). Толщина вентральной стенки возрастает от примерно 12 мкм непосредственно вслед за вторым изменением в росте до 0,2-0,3 мм при диаметре раковины в 20 мм.

На расстоянии одного оборота от второго изменения в росте можно различить зарождающийся призматический слой; немного позднее он становится хорошо дифференцированным (табл.6, фиг.3-4). На расстоянии двух оборотов от второго изменения в росте внутренний призматический слой толще наружного призматического и сохраняет немного большую толщину и на более молодых оборотах. В этой части оборотов призматические слои составляют меньшую часть стенки раковины, и доминирующее положение занимает перламутровый слой (табл.6, фиг.6). В одном образце призмы наружного призматического слоя раковины местами имеют наклонную ориентировку (табл.6, фиг.7-8). На структуру раковины не влияет ровный ребристый рисунок, появляющийся примерно на расстоянии трех оборотов от второго изменения в росте (табл.7, фиг.3).

Связь между собранным в пачки перламутром и призмами внутреннего призматического слоя видна на табл.7, фиг.1-2. Эти изображения указывают на то, что призмы образуются как продолжение собранного в пачки перламутра. Видно также неправильное многоуголь-

ное поперечное сечение призм.

На дорсальной стороне наружный призматический слой и перламутровый слой выклиниваются, а внутренний призматический слой образует покрытие различной толщины (табл.6, фиг.4,5), за исключением первого оборота после второго изменения в росте, где внутренний призматический слой еще не развит.

Истинные перегородки (табл.7, фиг.3-5). Перегородки возрастают по толщине от 3 мкм в первой истинной перегородке до примерно 0,2 мм при диаметре раковины в 25 мм. Первая истинная перегородка чрезвычайно тонкая, как у *Saghalinites*, и также, по-видимому, состоит из перламутра. Все более молодые перегородки состоят из собранного в пачки перламутра и никаких призматических слоев, по-видимому, нет. Структура перегородок у этого рода хорошо согласуется с таковой перегородок других описанных родов аммоноидей (Erben, Flaß and Siehl, 1969).

Сифон (табл.7, фиг. 6-7; рис.4). В двух образцах сохранился ~~но~~ Один из них, по-видимому, имеет два или три просифона (Birkelund and Hansen, 1968, рис.1), прикрепляющие цекум к стенке второй стадии роста.

Сифон имеет вентральное положение с самого начала. Он сужается у септальных трубок в результате утолщений соединительных колец (табл.7, фиг.6,7). Эти утолщения могут иметь текстуру, отличающуюся от таковой соседнего соединительного кольца, но никакого обызвествления, похожего на описанные ниже дополнительные структуры (ложные септальные трубки), не наблюдается. Эти утолщения предположительно связывают последовательные соединительные кольца.

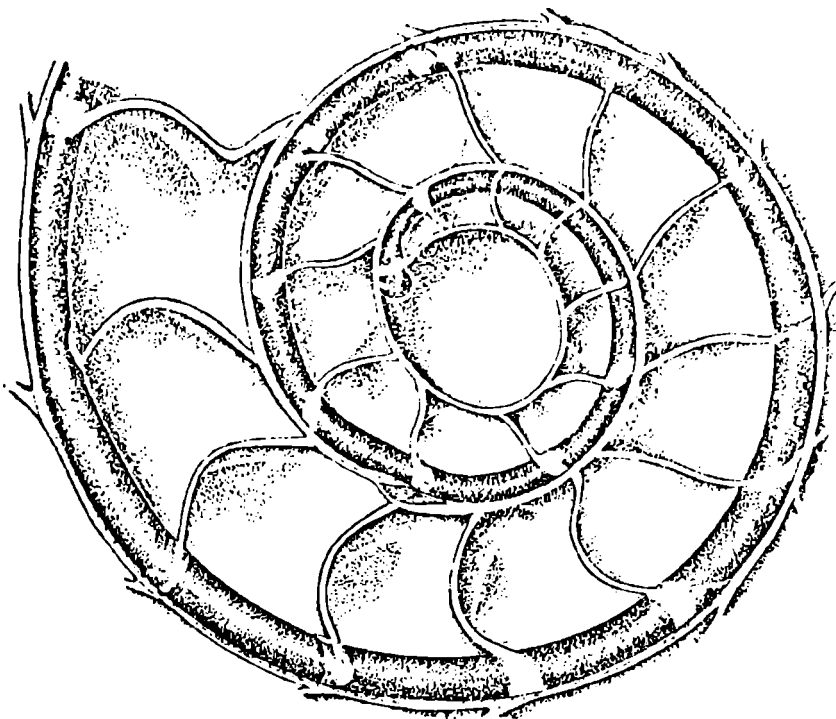


Рис. 4. Ранние стадии роста Scaphites (Discoscaphites) вр.
Пришлифованное сечение.
(Сквозь прозрачное кальцитовое заполнение видны цекум и сифон.
x 60. MMH I2997

Hyrophylloceras (*Neophylloceras*) *groenlandicum* Birkelund, 1965

Табл.8-12; рис. 5с, 6а-д, 7е

Материал.

5 образцов, подготовленных для электронно-микроскопического исследования.

Первая онтогенетическая стадия.

Стенка протоконха плохой сохранности и очевидно никаких первичных структур не сохранилось.

Вторая онтогенетическая стадия (табл.8, фиг. I).

Вторая онтогенетическая стадия также довольно плохо сохрани-

лась. По табл.8, фиг. I ясно, что структура более правильно призматическая, чем у *Saghalinites*.

Второе изменение в росте (рис. 5с).

Призматический слой второй стадии роста уменьшается по толщине пропорционально возрастанию толщины перламутра, но довольно нерегулярно (рис.5с). Перламутр собран в пачки с самого начала. Там, где перламутр достигает наибольшей толщины, на внутренней стороне появляется призматический слой и проходит, пересекая косо перламутр, к наружной стороне, где он продолжается в качестве наружного призматического слоя третьей онтогенетической стадии.

Третья онтогенетическая стадия.

Стенка раковины (табл.8, фиг.2-8; табл.9; табл.II, фиг.I,2; рис.6а-d). Толщина стенки с вентральной стороны, непосредственно сразу после второго изменения в росте, равна примерно II мкм. Спустя $3/4$ оборота она возрастает до примерно 26 мкм, через оборот до 3I мкм, а через два оборота до 82 мкм. При диаметре раковины в 15 мм раковина на вентральной стороне имеет толщину около 0,4 мм.

Непосредственно после второго изменения в росте раковина состоит из относительно толстого наружного призматического слоя, чрезвычайно тонкого перламутрового слоя и, по-видимому, зарождающегося внутреннего призматического слоя; через $3/4$ оборота внутренний призматический слой уже заметно развит.

С начала третьей онтогенетической стадии становится видимым квазисферулитовое расположение призм наружного призматического слоя. Примерно на расстоянии одного оборота от второго онтогенетического изменения в росте появляются полости между перламутровыми

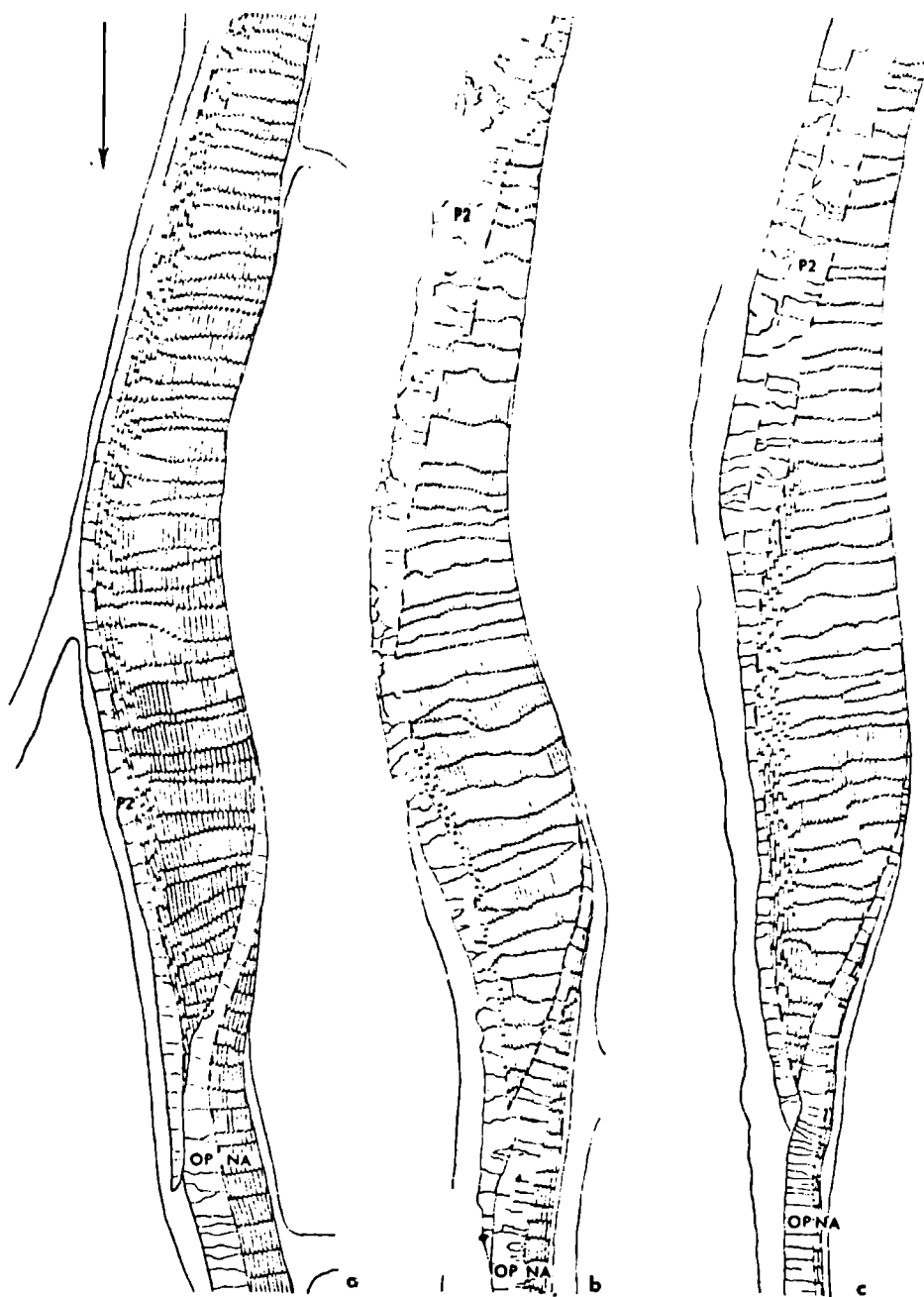


Рис. 5. Несколько схематичные изображения второго изменения в росте: а - *Saghalinites wrighti* Birkelund; x 500; MMH I2933; б - *Scaphites* (*Discoscaphites*) sp.; x 640; MMH I2996; в - *Neophylloceras* (*Neophylloceras*) *groenlandicum* Birkelund; x 620; MMH I2988
P₂ - призматический слой второй онтогенетической стадии; ОР - наружный призматический слой третьей онтогенетической стадии;
НА - перламутровый слой третьей онтогенетической стадии

и наружным призматическим слоями (табл.8, фиг.2). Примерно полутора оборотами позднее перламутровый слой начинает образовывать волнистость и полости между этим слоем и квазисферулитовым наружным призматическим слоем становятся более четкими. Волнистость перламутрового слоя и промежуточные полости компенсируются изменяющейся толщиной внутреннего и наружного призматических слоев, так что внутренняя и наружная поверхности раковины совершенно гладкие (табл.8, фиг.7; рис. 6а- д).

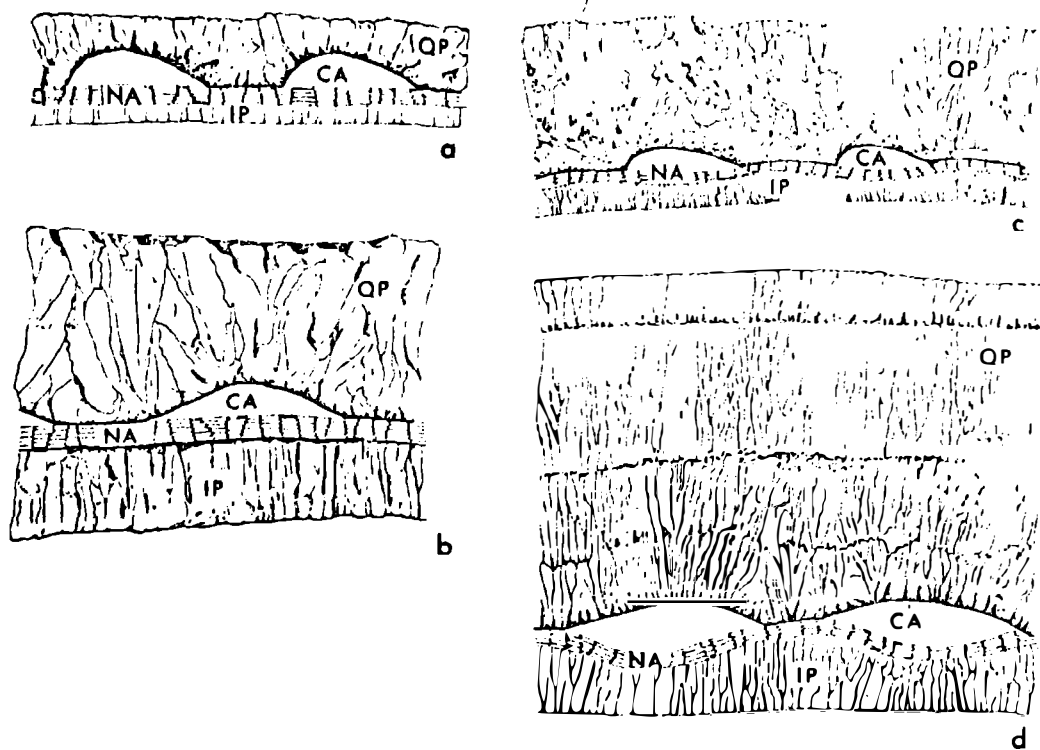


Рис. 6. Схематичное изображение вентральной стенки *Neorhynchoceras* (*Neorhynchoceras*) *groenlandicum* Birkelund, а и б представляют собой увеличенные в 2-3 раза изображения с и d: а - на расстоянии одного оборота от второго изменения в росте, б - двух оборотов от второго изменения в росте, с - 2,5 оборотов от второго изменения в росте, д - поздний оборот. OP - квазисферулитовый наружный призматический слой, NA - перламутровый слой IP - внутренний призматический слой, CA - полости

На втором и третьем оборотах толщина внутреннего призматического слоя составляет от $1/3$ до $1/5$ толщины квазисферулитового наружного призматического слоя. Перламутровый слой чрезвычайно тонкий и составляет только очень небольшую часть стенки раковины. Далее квазисферулитовый наружный призматический слой все более возрастает в толщине как по отношению к перламутровому, так и внутреннему призматическому слою; можно различить уже ряд смешивающихся слоев о квазисферулитовым расположением призм (табл. 9, фиг. 3). Таким образом, в увеличении толщины раковины играет роль в основном квазисферулитовый наружный призматический слой, а не перламутр, как у других описанных здесь аммонитов.

Взаимоотношения между перламутровым внутренним призматическим и наружным призматическим слоями показаны на табл. 9, фиг. I. Перламутр имеет четкую собранную в пачки структуру, а призмы внутреннего призматического слоя являются продолжением этих пачек. Никакой тесной связи перламутра с квазисферулитовым наружным призматическим слоем не наблюдается.

Тонкий ребристый рисунок у *Neorhyolloceras* (*Neorhyolloceras*), показанный Биркелунд (Birkelund, 1965, табл. I, фиг. I-4) и здесь на табл. II, фиг. 2, связан с волнистостью перламутра. Раковины с сохранившимися наружным и внутренним призматическими слоями совершенно гладкие.

Вся толщина вентральной стенки раковины у *Neorhyolloceras* немного больше, чем в раковинах *Saghalinites* и *Scaphites* (*Disco-scaphites*) при таких же диаметрах. Факт частого предположения о наличии у филлоцератид чрезвычайно тонкой раковины вполне можно объяснить тем, что толстый квазисферулитовый наружный призматический слой часто не сохраняется. На дорсальной стороне квази-

оферулитовый наружный призматический слой и перламутровый слой выклиниваются, в то время как внутренний призматический слой либо образует тонкую оболочку (табл.8, фиг.5), либо полностью выклинивается вместе с другими раковинными слоями (например, табл.8, фиг.6; табл.II, фиг.4).

В полостях между волнистым перламутровым слоем и наружным квазисферулитовым призматическим слоем было обнаружено вещество с темной окраской (табл.II, фиг.2). С.О.Андерсен из Копенгагена сделал химический анализ этого вещества. Оно было извлечено из раковины путем препаровки вручную. В остатке после удаления карбоната никакой реакции, указывающей на какую-либо пигментацию органического происхождения, не было получено. Темное вещество скорее всего представляет пирит. Однако после растворения этого предполагаемого пирита небольшое количество этого темного вещества все еще осталось нерастворимым. Вполне вероятно, что этот материал также имеет неорганическую природу, поскольку он имеет плотность более 3,3 (определенную с помощью тяжелых жидкостей).

Истинные перегородки (табл.9, фиг.2; табл.I0; табл.I2). Самые ранние перегородки сохранились плохо. В первом и втором обороте они состоят исключительно из собранного в пачки перламутра (табл.I0, фиг.I). На расстоянии 2,5 оборотов от второго изменения в росте отмечается зарождение призматического слоя на дистальной стороне перегородок (табл.I0, фиг.2), а в промежутке, находящемся на расстоянии от 2,5 до 3 оборотов от второго изменения в росте, этот призматический слой становится более четким (табл.I0, фиг.3). Призмы образуются как прямое продолжение пачек перламутра, подобно тому, как это происходит в стенке раковины, но граница

здесь нечеткая. Толщина призматического слоя представляет только от $1/3$ до $1/7$ толщины перегородки. На табл.9, фиг.2 показана связь перегородки с хорошо развитым призматическим слоем с вентральной стенкой раковины.

Биркелунн и Хансен (Birkelund and Hansen, 1968) считают призматический слой первичным по происхождению, в то время как Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1969) и Эрбен и Рейд (Erben and Reid, 1971) полагают, что призматический слой — это результат перекристаллизации перламутрового слоя, частично потому, что все изученные ими перегородки были исключительно перламутровыми. На первичность происхождения призматического слоя указывает постепенное его появление в последовательных перегородках и полное отсутствие призматического слоя на проксимальной стороне, чего нельзя было бы ожидать, если происхождение его было связано с диагенезом.

Ложные септальные трубки (табл. II, фиг.3-5; табл.I2; рис.7е).

Термин "ложные септальные трубки" вводится здесь для обозначения воротничков, развитых у *Neorhynchoceras* (*Neorhynchoceras*) в тесной связи с истинными септальными трубками. Похожие воротнички у других филлоцератид были названы Гранжаном (Grandjean, 1910) "задними удлинением" и "соединительными кольцами" Друщицем и Хиами (1970). В 1968 г. настоящие авторы называли их ауксилярными отложениями. Новый термин вводится для того, чтобы избежать путаницы с другими ауксилярными структурами (например, аннулярными отложениями соединительных колец) и с термином соединительные кольца.

Ложные септальные трубки построены из перламутра (Birkelund

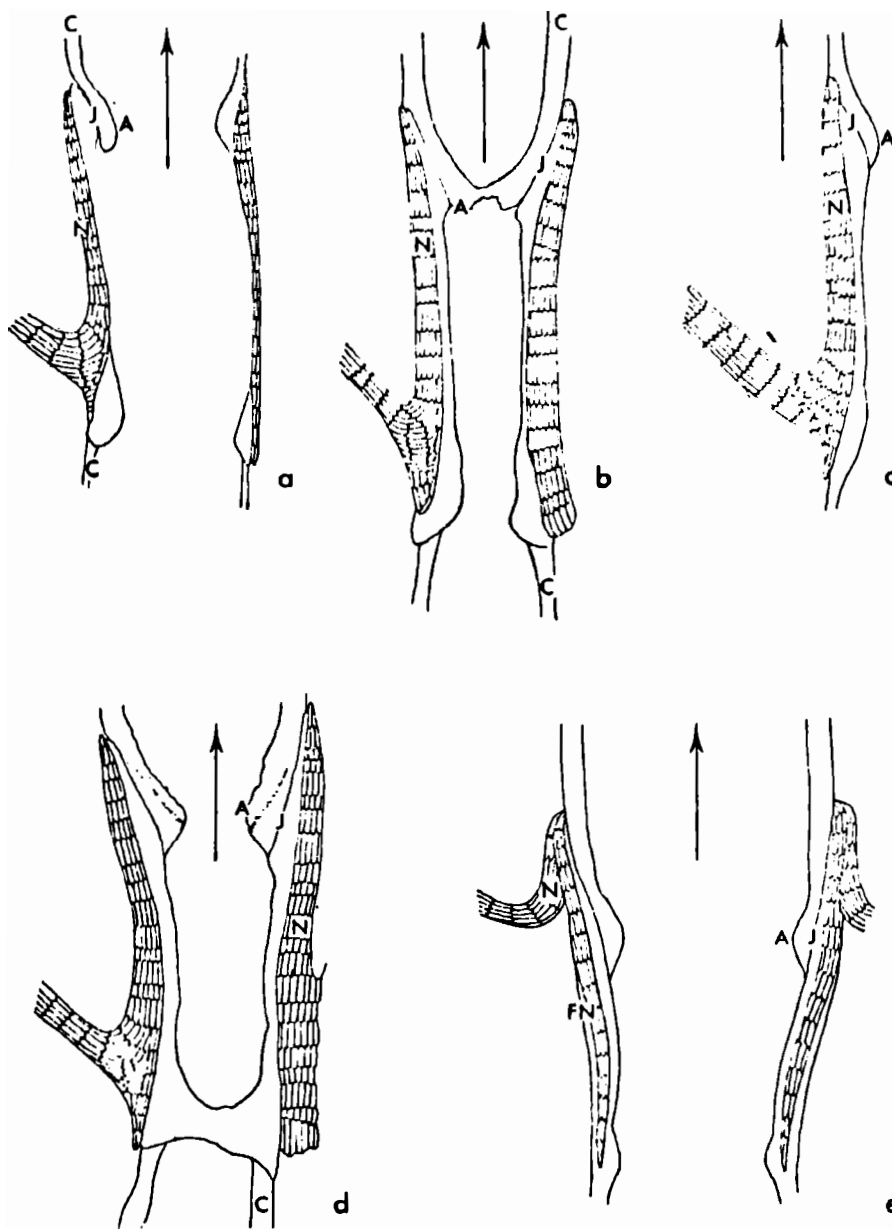


Рис. 7. Схематичные изображения септальной трубки и сифона у *Saghalinites wrighti* Birkelund (a-d) и *Neophylloceras* (*Neophylloceras*) *groenlandicum* Birkelund (e). Сечения образцов сделаны на несколько различных уровнях. N - трубка, C - соединительное кольцо, J - контакт двух соединительных колец, A - аннулярные отложения. Стрелки указывают адоральное направление

and Hansen, 1968, табл.3; здесь табл.I2, фиг.4). Они образуют воротнички, тесно связанные с истинными септальными трубками в проксимальной части, в то время как дистальная часть свободна. Четкая граница между септальными трубками и ложными септальными трубками видна на табл.I2, фиг.4.

Сифон (табл.II, фиг.3-5; табл.I2; рис.7е). Наш материал не показывает цекума. В одном хорошо сохранившемся образце самая ранняя часть сифона расположена более центрально, чем у *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*) (табл.I2, фиг.2).

Ни одно из исследованных соединительных колец не показывает призматической структуры. В одном образце стенка, по-видимому, заполнена вторичным кальцитом.

Сифон немного сужается там, где он проходит сквозь ложные септальные трубки. Проксимальные и дистальные соединительные кольца, по-видимому, соединены у аннулярных отложений (табл.II, фиг.4), как у *Saghalinites*. Интерпретация связи ложной септальной трубки и соединительных колец с аннулярными отложениями, показанная на рис. 7е, сходна с интерпретацией сифона у *Salfeldiella*, данной Друщицем и Хиами (1970). Друщиц и Хиами (1970) подчеркивают тот факт, что ложные септальные трубки (их "соединительные кольца") охватываются органической мантией. Органическая мантия, покрывающая наружную сторону ложных септальных трубок, обычно не сохраняется в гренландском материале. Однако в образце, изображенном на табл.I2, фиг.I, можно различить наружную мантию; кроме того также и органическая трубка, показанная на табл.I2, фиг.2-3, может представлять наружную мантию, по-видимому, с сохранившимися отпечатками кровеносных сосудов.

Обсуждение и выводы

Первая и вторая онтогенетические стадии

Ранние стадии роста лучше всего сохранились у *Saghalinites*. Как первая, так и вторая стадии роста (протоконх и первый оборот) характеризуются довольно правильной призматической структурой внутреннего слоя и более неправильной структурой других слоев. у *Scaphites* (*Discoscaphites*) можно также различить похожую дифференциацию раковинной структуры двух ранних стадий роста. В нашем материале по *Neorhynchoceras* (*Neorhynchoceras*) структура первой стадии роста сохранилась плохо. Структура второй стадии роста более правильно призматическая, чем у *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*).

Рост протоконха пока еще полностью объяснить нельзя. Составные снимки ряда полных протоконхов *Saghalinites*, сделанные в электронном микроскопе, показывают, что протоконх наиболее тонк вблизи кромки и что слои протоконха постепенно дифференцируются по направлению к первому изменению роста. Поэтому, как и в 1969 году, мы больше всего склоняемся к тому, чтобы интерпретировать кромку как самое начало протоконха; это представление было поддержано Друщицем и Хиами (1970). Однако имеющийся материал не дает полного представления о том, является ли кромка непрерывной с протоконхом или она обособлена, как ее интерпретируют Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1969).

Как указывали Биркелунд (Birkelund, 1967) и Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969) просепта относится ко второй стадии роста, будучи непрерывной со стенкой раковины этой стадии. Первая истинная перегородка у *Saghalinites* и, возможно, также у *Scaphites* (*Discoscaphites*), сходна с последующими перего-

родками как по структуре, так и по толщине. Так как она имеет перламутровую структуру, считается, что она образовалась в начале третьей стадии роста, поскольку перламутровый слой стенки раковины не появляется до этой стадии. У *Hyporhynchoceras* структура первой истинной перегородки сохранилась плохо. У многих других аммонитов первая истинная перегородка ("примасепта" по Schindewolf, 1954; вторая перегородка Друщица и Хиами, 1970) значительно толще последующих перегородок и, кроме того, отличается от них наличием призматической структуры (Erben, Flajs and Siehl, 1969, 1970).

Из-за ее структуры Эрбен, Флайс и Зиль предположили, что она была образована во второй стадии роста. Различие в морфологии первой истинной перегородки у родов, исследованных Эрбеном, Флайсом и Зилем (наиболее убедительно у юрских родов *Xiphoceras*, *Androgynoceras*, *Eleganticeras*, *Quenstedtoceras* и *Pavlovina*), и у исследованных здесь, может быть связано с каким-нибудь различием в онтогенезе.

Второе изменение роста построено очень сходным образом у трех исследованных здесь родов, лишь слегка различаясь по форме и по расстоянию от протоконха. Это подтверждает исследования Эрбена, Флайса и Зилья (Erben, Flajs and Siehl, 1969) и показывает, что это характерное изменение в росте удивительно постоянно у всех аммонитов.

Первое и второе изменение в росте подробно было рассмотрено Эрбеном (Erben, 1964), который дал также обзор более ранних наблюдений, сделанных, например Хайэттом (Hyatt, 1889), Гранжаном (Grandjean, 1910), Бёмерсом (Böhmers, 1936) и Керри (Currie, 1944).

Ранние стадии роста интерпретировались очень различно. Бранко (Bracco, 1879) высказал предположение, что эмбриональная раковина

состояла, возможно, только из части протоконха. Шиндевольф (Schindewolf, 1929) включил протоконх, а также просепту в эмбриональную стадию. Спат (Spath, 1933) предполагал изменение в образе жизни после того как животное покидало стадию протоконха, т.е. когда оно переставало дрейфовать как планктонная личинка. Аркелл (Arkell, 1957, стр. 1101) высказал мысль о том, что протоконх относится к личиночной стадии, и что второе изменение в росте представляет конец первой постличиночной стадии. Шиманский (1954), Эрбен (Erben, 1962, 1964, 1966) и Эрбен, Флайс и Зиль (Erben, Flajs and Siehl, 1969) предполагали, что протоконх эмбриональный и что первый оборот (до второго изменения в росте) относится к личиночной стадии. Гранжан (Grandjean, 1910), Бодылевский (1926), Бёмерс (Böhmer, 1936), Керри (Currie, 1944), Балашов (1953), Друщиц (1956), Друщиц и Хиами (1969, 1970) и Захаров (1972) включили раковину до второго изменения в росте в эмбриональную стадию. Далее здесь будут рассматриваться только самые последние взгляды, высказанные с одной стороны Эрбеном и Эрбеном, Флайсом и Зилем и с другой - Друщицем и Хиами.

Эрбен (Erben, 1964, 1966) обосновывал свою интерпретацию раннего онтогенеза детальными исследованиями бактритид и ранних гониатитов. Его концепцию эмбриональной стадии, включающей протоконх, и личиночной стадии, включающей первый оборот до второго изменения в росте, была основана частично на двух характерных изменениях роста и частично на отсутствии вентрального видоизменения устья в первой стадии роста, в то время как во второй стадии роста на вентральном крае устья развивается широкий синусоидный изгиб. Он предполагал, что и здесь уже должна была существовать собственная ограниченная подвижность, скорее всего с помощью вентрального вельума (Erben, 1966, стр. 651). Эта стадия сравнивалась со стадией велигер у гаст-

ропод и двустворок. Присутствие эмбриональной и личиночной стадий, согласно Эрбену, Флайсу и Зилу (1969), подтверждается, кроме того, удивительными изменениями структуры раковины у первого и второго изменений в росте. Еще одно доказательство их точки зрения дает раннее появление парламутрового слоя у изученных наутилоидей, при одновременном отсутствии какого-либо метаморфоза в морфологии раковины наутилоидей. Это согласуется с отсутствием свободных личиночных стадий у наутилоидей (Etben, 1964; Eichler and Ristedt, 1966a, 1966b).

Друщиц и Хиами (1969, 1970) предполагают наличие двух основных онтогенетических стадий у аммонитов: эмбриональной и постэмбриональной. Эмбриональная раковина состоит из протоконха и первого оборота (до второго изменения в росте); эта часть раковины названа аммонителлой. Животное в стадии аммонителлы предположительно имело длинное червеобразное тело, отделенное от протоконха просептой, Друщиц и Хиами находят подтверждение их взгляда в следующем:

1) в маленьком размере аммонителлы (0,6–1,1 мм у меловых аммонитов, до 2,0 мм у девонских аммонитов); 2) в совершенно гладком протоконхе и первом обороте исследованных ими форм; 3) в том, что линии роста, наблюдавшиеся Эрбеном на первом обороте, в равной степени могли развиваться и в течение эмбрионального роста, поскольку доказательством этого является ювенильная скульптура, наблюдаемая на первом обороте раковины свернутых наутилоидей; 4) в обнаружении большого числа эмбрионов в нижнеаптских отложениях Ульяновска, состоящих из протоконха, просепты, просифона и цекума и 5) в большей вероятности того, что аммониты скорее имели прямое развитие, без личиночной стадии, подобно всем другим цефалоподам, а не проходили стадии трохофоры или велигер, характерные для морских гастропод.

Друщиц и Хиами упомянули о том, что вторая перегородка (первая истинная перегородка) вполне могла быть построена в течение эмбриональной стадии. После приспособления к новым условиям среды аммониты начинали быстро расти после второго изменения в росте.

Мы придерживаемся основных точек зрения Друщица и Хиами. Кроме того, следует подчеркнуть, что у современных внутреннераковинных размер яиц сильно варьирует у различных видов. Формы с мелкими яйцами после вылупления проходят неактивную планктонную стадию (Mangold-Wirz, 1963), в течение которой животное часто немного видоизменяется по сравнению с более поздними стадиями. "Аммонителла" очень хорошо соответствует по размеру этим маленьким яйцам (это также подчеркивал Захаров, 1972), и вполне возможно, что аммониты проходили подобную неактивную планктонную "личиночную" стадию, которая могла соответствовать второму изменению в росте. Тесная связь аммонитов с внутреннераковинными, которую предполагал Цейсс (Zeiss, 1968) на основании числа рук у гониатитов и Леманн (Lehmann, 1971) на основании типа радулы, также подтверждает эту теорию.

Третья онтогенетическая стадия

У описанных здесь литоцератид и филлоцератид существуют заметные различия в структуре стенки раковины и перегородок. Структура стенки раковины у *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*), по-видимому, хорошо согласуется со структурой описанных к настоящему времени стенок других аммонитов и состоит из относительно тонких внутреннего и наружного призматических слоев, заключающих между собой толстый перламутровый слой. Призмы как внутреннего, так и наружного призматических слоев ориентированы δ -образно перпен-

дикулярно поверхности раковины, а не параллельно поверхности, как во внутреннем призматическом слое ортоцеридных наутилоидей (согласно Ristedt, 1971, стр.174). Во внутреннем призматическом слое с-ось кристаллитов может отклоняться на 5° от перпендикуляра (H.Micheelsen, личное сообщение). У исследованных здесь форм призматические слои однослойные, а ребристость у Scaphites (Discoscaphites) не влияет на структуру раковины. У других форм с более резкой скульптурой последняя может оказывать влияние на структуру раковины, особенно у форм, которые показывают заметное различие между скульптурой внутренней и наружной поверхностей стенки раковины. Такой пример был приведен Эрбеном (Erben, 1972), который показал, что внутренний призматический слой у *Elegantisceras elegantulum* разделен на два слоя, один из которых образует вершину, а другой основание полого кия.

Структура перегородок у *Saghalinites* и *Scaphites* (Discoscaphites) также хорошо согласуется с таковой у других описанных аммонитов; они полностью перламутровые или, самое большее, имеют только зарождающийся дистальный призматический слой. Только первая истинная перегородка значительно отличается, будучи перламутровой, а не призматической.

Структура стенки раковины у *Neorhyolloceras* (Neorhyolloceras) отличается от таковой других описанных до сих пор аммонитов тем, что имеет чрезвычайно тонкий перламутровый слой и толстый наружный призматический слой, состоящий в поздних онтогенетических стадиях из многих слоев. Призмы наружного призматического слоя квазисферулитовые, придающие этому слою удивительное сходство с призматической частью призматически-сферулитового слоя современного наутилуса (Erben, Flajs and Siehl, 1969, табл.2, фиг.1;

Wise, 1969, рис. 13). Однако отсутствует какой-либо слой, сходный с наружной сферулитовой частью раковины наutilusа. Он также близко напоминает внутренний призматический слой у *Aturia aturia* (Ergen, Flajs and Siehl, 1969, табл.2, фиг.6). Пигментированное вещество в промежутках между волнистым перламутровым слоем и наружным призматическим слоем также характерно для *Neorhyolloceras* (*Neorhyolloceras*). Тонкий ребристый рисунок у многих филлоцератид наводит на мысль о том, что особая структура стенки раковины этой формы развита также и у других родов подотряда *Phylloceratina*.

Для сравнения была исследована окраска у амальтеид. Окраска раковины *Amaltheus* была описана Квенштадтом (Quenstedt, 1858, стр.166, табл.20, фиг.1; см. также Quenstedt, 1851, стр.204) как "пунктирные полосы наружной раковины". У исследованного здесь *Pleuroceras solaris* (Phillips) темные точки связаны с наружной частью перламутрового слоя, но, по-видимому, не влияют на структуру. Желтоватый пигмент раковины современного наutilusа связан с наружной сферулитовой частью и также никак не влияет на структуру.

Попытка интерпретации функционального значения структуры раковины у филлоцератид — дело рискованное, но заманчивое. Их раковина, по-видимому, менее прочная, чем у литоцератид вследствие того, что доминирующую роль в ее строении играют призматические слои. Чрезвычайно сложные лопастные линии филлоцератид, укрепляющие раковину, могли развиться в качестве компенсации этого недостатка. Пигментация рассматривается как важный признак, служащий целям маскировки, подобно пигменту у современного наutilusа (Coven, Gertman and Wiggett, 1973). Она могла компенсировать отсутствие скульптуры на раковине, которая, как считают, также служила целям маскировки у аммонитов (Coven, Gertman and Wiggett, 1973). Маскирующий

рисунок должен был быть особенно функционально значимым в ранней части третьей онтогенетической стадии, когда полости в раковине занимали доминирующее положение, а наружный квазисферулитовый слой был все еще тонким. Структура стенки, если ее рассматривать по отношению к самой раковине, при случайном воздействии на нее света, очевидно функционировала в качестве линзы, квазисферулитовый слой которой способствовал концентрации света преимущественно на пигментированных заполнениях, ~~на~~ внутренней стороне которых имеется отражающий свет тонкий перламутровый слой. Многие авторы подчеркивали, что филлоцератидные аммониты (а также некоторые литоцератиды) имели образ жизни, отличавшийся от такового у других аммонитов, поскольку они связаны с глубоководными фациями (особенно в Тетической области). Циглер (Ziegler, 1967, стр.452) указывает, что они могли быть нектонными, но связанными с глубоководными областями.

Развит ли призматический слой, наблюдаемый в перегородках у *Нурорфиллоцерас* (*Neorhynchoceras*), также и у других филлоцератид, неизвестно.

Сифон у *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*) простой, состоящий из соединительных колец, соприкасающихся у септальных трубок в аннулярных отложениях. Соединительные кольца, возможно, обызвествлены, но следует все же предполагать, что газ и жидкость могли выделяться сквозь стенки, как у современного наутилуса, соединительные ^{кольца} которого также обызвествлены (см. Mutvei, 1972 b). Особого обызвествления аннулярных отложений, по-видимому, нет.

В противоположность *Saghalinites* и *Scaphites* (*Discoscaphites*) у *Нурорфиллоцерас* (*Neorhynchoceras*) развиты длинные перламутровые воротнички (называемые здесь/ ложными септальными трубками, связанные с септальными трубками. У этого рода соединительные

кольца также соприкасаются у аннулярных отложений.

Бёмерс (Böhmers, 1936) и Миллер и Анклезбэй (Miller and Unklesbay, 1943) детально описали сифон у многих палеозойских аммоноидей, но о характере сифона у мезозойских аммонитов была опубликована лишь отдельная разбросанная информация, например, Гранжане (Grandjean, 1910), Труменом (Trueman, 1920), Мутвеем (Mutvei, 1967), Друщицем и Хиами (1970), Вестерманом (Westermann, 1971) и Мутвеем и Рейментом (Mutvei and Reymont, 1973).

Из работы Миллера и Анклезбэя следует, что у палеозойских аммоноидей признаки сифона очень изменчивы. У большинства прокоанитовых форм на внутренней стороне септальных трубок, по-видимому, развиты ауксилярные отложения. У немногих форм эти ауксилярные отложения состоят из простых колец, но у других они относительно сложные и состоят из нескольких частей. Соединительные кольца прикрепляются к ауксилярным отложениям, там где они сохранились. В некоторых случаях соединительные кольца проходят через септальные трубки, в других они прерываются. У некоторых форм, например у *Neodimorphoceras texanum*, длинный дополнительный воротничок обызвествлен, и строение этого отложения, по-видимому, очень сходно с таковым ложных септальных трубок у описанного здесь *Euphyloceras* (*Neophyloceras*). В некоторых случаях соединительные кольца утолщаются у трубок, например у *Medlicottia burckhardti* (Miller and Unklesbay, 1943, рис. 6E), *Stacheoceras toumanskyae* (рис. 9 H-L) и у *Perrinites hilli* (рис. 9 N). Эти утолщения можно сравнивать с аннулярными отложениями соединительных колец у наших форм.

У мезозойских аммонитов Мутвей (Mutvei, 1967) описал аннулярные известковые отложения у септальных трубок у *Promicroceras*

вр. в месте контакта соединительных колец, а Друщиц и Хиами (1970) изобразили сифон у одного вида *Zurcherella*, также показывающего дополнительное обызвествление у септальных трубок. Мутвей и Реймент (Mutvei and Reymont, 1973) рассмотрели вопрос о росте и функциональном значении сифона у прохоанитовых аммонитов и сравнили его строение с очень отличающейся организацией сифона у современного наutilus, но не добавили никаких новых данных по морфологии сифона у аммонитов.

Описания мезозойских филлоцератид Гранжаном (Grandjean, 1910), Бёмерсом (Böhmer, 1936) и Друщицем и Хиами (1970) (*Salfeldiella*, *Ptychophylloceras*, *Phyllorachyceras*) показывают, что у всех этих форм имеется длинные обызвествленные воротнички, сходные с ложными септальными трубками у описанных здесь *Нурорфиллоцерас* (*Neophylloceras*). Протяжение в дистальном направлении прохоанитовых перегородок, осуществленное с помощью ложных септальных трубок, должно было значительно укрепить проксимальную часть соединительных колец.

Как морфология сифона, так и структура стенки раковины и перегородок у филлоцератид подчеркивают их отличие от литоцератидного ствола и могут оказаться полезными признаками, в добавление к лопастной линии, при филогенетических исследованиях.

Род *Groenlandibelus* Jeletzky, 1965

Род *Groenlandibelus* Jeletzky известен только из маастрихтских отложений Западной Гренландии. Этот род характеризуется уникальной комбинацией морфологических признаков, вызвавшей большие споры относительно его таксономического положения.

Биркелунн (Birkelund, 1965) поместила его в род *Belemniteut-*

his из-за большого сходства его ростра с таковым представителей этого рода. Елецкий (Jeletzky, 1965) выделил эти формы в новый род *Groenlandibelus* и поместил его в новый подотряд *Diplobelina* с единственным семейством *Diplobelidae* Naef, 1926. Согласно Елецкому, *Diplobelina* отличаются от *Belemnitina* и *Belemnopsina* чрезвычайно узким, заостренным в передней части проостракумом, более глубоко рассеченной перегородочной линией с дорсальным седлом и вентральной лопастью и изогнутой вентрально осью фрагмокона. Наконец, в 1966 г. Елецкий отнес род *Groenlandibelus*, вместе со слабо изученным родом *Naefia*, к новому семейству *Groenlandibeliidae* на основании морфологии фрагмокона. Это семейство было отнесено к отряду *Sepiida* и, таким образом, этот род был изъят из *Belemnitida*.

Морфология рода очень подробно рассматривалась Биркелунн (Birkelund, 1956, стр.17-26) и Елецким (Eletzky, 1966, стр. 92-103). Поэтому здесь достаточно будет привести краткое описание и, кроме этого, дать обзор противоречивых взглядов относительно его таксономического положения, иллюстрируя его новой информацией по ультраструктуре фрагмокона и ростра.

***Groenlandibelus rosenkrantzi* (Birkelund, 1956)**

Табл.13, фиг.1-5; табл.14, фиг.1-5

1956. *Belemnoteuthis rosenkrantzi*: Birkelund, стр.17, табл.1, фиг. 9a-g.

1965. *Groenlandibelus rosenkrantzi* (Birkelund): Jeletzky, стр.76.

1966. *Groenlandibelus rosenkrantzi* (Birkelund): Jeletzky, стр.92, табл.18, фиг. 3 A-D ; табл.20, фиг. 1 A-D ; табл. 21, фиг.1 A-D ; табл.22, фиг.1 A-F ; табл.23, фиг.1 A-E.

Материал.

4 образца, 2 из них подготовлены для электронно-микроскопических исследований.

Описание.

Маленький ростр продольно расщепленного типового образца (Birke Lund, 1956, табл. I, фиг. 9a- b) состоит из призматических кристаллов светло-коричневого кальцита, радиально расходящихся от осевой линии. В ювенильных образцах ростр покрывает фрагмокон в виде тонкой оболочки и никакой осевой линии не видно (Jeletzky, 1966, табл. I8, фиг. 3 A- D ; табл. 20, фиг. I A).

Ультраструктура показана на табл. I3, фиг. I-5. Юнощеский ростр имеет очень тонкую призматическую структуру с четкими пластинами ростра. Собственно ростр состоит из более правильных грубых призм. Тонкая оболочка, покрывающая фрагмокон, имеет сходную грубую призматическую структуру.

Фрагмокон у *G. rosenkrantzi* имеет апикальный угол в 12° - 15° , а длину камер равную 0,24-0,47 их ширины. Перегородочные линии слегка наклонны по отношению к продольным осям фрагмокона, причем дорсальная часть расположена более адорально, чем вентральная. На вентральной стороне перегородочные линии образуют маленькую узкую лопасть, а на дорсальной стороне широкое низкое седло. Внутренняя сторона стенки фрагмокона слегка сжимается у перегородочных линий, а между ними вздувается. Эти ундуляции отражаются только слабо или совсем не отражаются на наружной поверхности стенки фрагмокона благодаря соответствующим изменениям в толщине стенки. Сифон имеет краевое положение во всех камерах (табл. I4, фиг. 3). Он широкий, составляет 20-28% ширины камер в вентро-дорсальном направлении и несколько менее в латеральном направлении. Сбоку

он асимметричен (Jeletzky, 1966, табл.20, фиг. I A), так как у вентральной стороны соединительные кольца между перегородками расширяются. Дорсально соединительные кольца с проксимальной стороны связаны с дистальным концом септальных трубок, а с дистальной — следующее соединительное кольцо охватывает короткую трубку (Jeletzky, 1966, табл.20, фиг. I A; табл.21, фиг. I A, ID). Вентральное первое соединительное кольцо с проксимальной стороны примыкает к кончику трубки, в то время как следующее кольцо выстилает дистальную поверхность перегородки, становясь свободным только у мурального окончания перегородки (Jeletzky, 1966, табл.21, фиг. ID). Ранние соединительные кольца, до 5-ой перегородки, имеют одинаковое строение. Однако в более молодых перегородках соединительное кольцо примыкает не только к дистальной поверхности перегородки, но также и к вентральной поверхности фрагмокона (Jeletzky, 1966, табл.21, фиг. I A; табл.23, фиг. ID-F) (табл. I4, фиг. 3-4). Перегородки характеризуются тем, что имеют ахоанитовые или слабо ретроахоанитовые булавовидные трубки (Jeletzky, 1966, табл.20, фиг. I A, I C; табл. 21, фиг. I A, I B, ID ; табл.22, фиг. IA, IE, IF ; табл.32, фиг. IE (табл. I4, фиг. 3).

На дистальных окончаниях некоторых более поздних перегородок могут быть развиты направленные орально короткие тупые выпуклости (Jeletzky, 1966, табл.20, фиг. IA; табл.22, фиг. ID ; табл.23, фиг. ID). Муральные части перегородок сильно утолщены (табл. I4, фиг. I-2). Они образуют длинный, направленный вперед борт (1/4-1/5 длины соответствующей камеры) и значительно более короткий, направленный назад борт. Отгиб стенки фрагмокона покрывает вентральную сторону направленного вперед борта (Jeletzky, 1966, табл.22, фиг. IC табл.23, фиг. IA) (табл. I4, фиг. I).

Ультраструктура стенки ффрагмокона грубо призматическая и очень сходна с таковой ростра (табл. I3, фиг. 5). Она четко однослойная, на что указывал Елецкий (Jeletzky, 1966).

Хотя структура перегородок всегда немного изменяется, лучше всего сохранившиеся образцы показывают ясное сходство с перламутровой структурой, состоящей из собранных в пачки кристаллов (табл. I4 фиг. 5). Обызвествленные перегородки имеют одну и ту же структуру на всем протяжении. Септальные трубки всегда бесструктурны, возможно потому, что перламутровая структура вторично изменена. Направленный вперед борт перегородки образуется как прямое продолжение перламутровой перегородки, в то время как борт, направленный назад, представляет ауксилярное отложение, состоящее из упорядоченного, возможно все еще перламутрового, материала (табл. I4, фиг. 2). Граница между перегородками и стенкой ффрагмокона резкая.

Сифонная трубка у исследованных образцов сохранилась плохо, за исключением одного ювенильного образца, описанного Елецким (1966), который показывает наличие цекума и просифона (Jeletzky, 1966, табл. 20, фиг. IA, IB; табл. 21, фиг. IC).

Согласно исследованиям Елецкого соединительные кольца состоят из двух слоев - относительно толстого внутреннего слоя и тонкого наружного слоя. Эти два слоя резко отграничены и оба рассматриваются в большей своей части или целиком органическими .

Проостракум состоит из очень узкого срединного поля, ограниченного несколько более широкими гиперболярными зонами (Birkelund, 1956, табл. I, фиг. 9a-e, g).

Groenlandibelus sp.

Табл. I3, фиг. 6; табл. I5, фиг. I-3, 6

1956. *Belemnoteuthis* ? sp.: Birkelund, стр. 23, табл. I, фиг. IOa-a, II, I2a,b, I3a,b.

Материал.

9 образцов, 4 из которых подготовлены для электронно-микроскопических исследований.

В 1956 г. Биркелунн описала несколько фрагмоконов, найденных вместе с *Groenlandibelus rosenkrantzi*, под названием *Belemnoteuthis* sp., потому что они отличались от *G. rosenkrantzi*, например, более широким альвеолярным углом (до 20^0 - 24^0 с дорсальной стороны, и обычно меньшим соотношением длины и ширины камер (0,21-0,28). Дополнительный материал показывает, что сифон занимает менее краевое положение, и что в более молодых частях фрагмокона развиты четкие ретрохоанитовые септальные трубки (Birkelund, 1956, табл. I, фиг. II) (табл. I5, фиг. 3). По менее краевому положению сифона, возможно, можно судить о том, что вряд ли вентральная часть соединительных колец могла примыкать к стенке фрагмокона, как у *G. rosenkrantzi*. По другим признакам эти фрагмоконы похожи на фрагмокон *G. rosenkrantzi*: форма слегка изогнутая вентрально; стенка фрагмокона со слабыми сжатиями у перегородочных линий и вадута между ними; наклонные перегородочные линии с вентральной лопастью и дорсальным седлом; очевидно такой же проостракум и сходные структуры стенки фрагмокона и перегородок (табл. I3, фиг. 6; табл. I5, фиг. I-2, 6).

Сходство по ряду признаков, которые довольно уникальны для *Groenlandibelus*, говорит о том, что данные фрагмоконы относятся

к этому же роду. Их можно отнести к новому виду или рассматривать как половые диморфы. вида *G. rosenkrantzi*.

Оценка таксономического положения *Groenlandibelus*

Елецкий (Jelezki, 1966, стр. 103) подчеркивал факт наличия у *Groenlandibelus rosenkrantzi* ряда диагностических признаков, которые отсутствуют у всех других изученных ими представителей *Belemnitida* и *Aulacocerida*. Это присутствие цекума и просифона; заметное сжатие и расширение ранних частей стенки фрагмокона; необычно широкий сифон; однослойное строение стенки фрагмокона и перегородок; экстремально краевое положение сифона уже в ранних сегментах и заметная асимметрия. Ряд других признаков уникальны для *Groenlandibelus rosenkrantzi*: сильное утолщение дистальных и муральных концов части перегородок, примыкающей к дорсальной стороне; сильное утолщение части перегородок, примыкающей к вентральной стороне; включение адорально направленных бортов перегородок в стенку фрагмокона (что предполагает одновременное образование перегородок и стенок фрагмокона); общий ахоанитовый вид септальных трубок; примыкание оральных концов соединительных колец скорее к апикальным поверхностям перегородок, чем к кончикам их септальных трубок; выстилание адоральных поверхностей вентральной части перегородок утолщенными соединительными кольцами, что имело своим результатом сильное уменьшение вентральных частей камер. Большое сходство ростра *Groenlandibelus rosenkrantzi* с таковым у *Belemnoteuthis* и большое сходство проостракума этого вида с таковым у диплобелид рассматривается как результат гомеоморфии.

Более тщательное сравнение ультраструктуры ростра *Groenlandibelus* и ростра *Belemnitida* подчеркивает это сходство. Для

сравнения на табл.15, фиг.4 показана ультраструктура представителя *Belemnitella*. Структура юношеского ростра также сходна с таковой у *Belemnitida* (сравните, например, *Somalibelus somaliensis* Jeletzky, 1972, табл.36, фиг. 1а с табл.13, фиг.3 в этой же работе). С другой стороны, пластинчатая ультраструктура у *Sepiida* (*Sepia* и *Spirulirostra*) заметно отличается.

Елецкий подчеркивал тот факт, что однослойность стенки фрагмокона и перегородок является диагностическим признаком сепиид. Стенка фрагмокона определенно более похожа на внутренний "полу-призматический" слой стенки *Spirula* (Mutvei, 1964a), чем на стенку фрагмокона у *Belemnitida*, которая, по-видимому, всегда состоит из более чем одного слоя. Однако существует много различных мнений в отношении точного числа слоев в стенке фрагмокона у *Belemnitida* и структуры этих слоев (суммированных Барсковым, 1972). В более поздних работах Мутвей (Mutvei, 1964b) выделил два общеизвестных слоя (внутренний призматический слой и наружный перламутровый слой) и два неизвестных слоя в стенке фрагмокона *Megateuthis*. Елецкий (Jeletzky, 1966) различал три слоя у того же самого рода: относительно толстые хорошо известные внутренний и наружный слои и гораздо более тонкий более или менее "затемненный" промежуточный слой, который иногда не совсем ясно различим. На основании исследований в сканирующем электронном микроскопе Спэт (Spaeth, 1971) и Барсков (1972) выделили два слоя в стенке фрагмокона *Neohibolites*, *Mesohibolites*, *Rathyeuthis* и *Conobelus* — внутренний призматический слой и наружный перламутровый слой.

Мы исследовали фрагмоконт *Belemnitella* и также обнаружили, что он состоит из двух слоев. Однако в этом случае неожиданно

наружный слой, по-видимому, призматический, в то время как во внутреннем слое не сохранилось никакой различимой структуры (табл. I5, фиг. 4). Поскольку это, видимо, противоречит данным Спэ-^ата и Брскова, следует подчеркнуть, что наши исследования основаны на единственном образце.

Сравнение перегородок *Groenlandibelus* с перегородками *Sepiida* и *Belemnitida* не подтверждает сепиидного характера перегородок у *Groenlandibelus*.

Блестящий глянец перегородок *Sepiida* связан с тонкой пластинчатой структурой (табл. I4, фиг. 6), очень отличающейся от настоящего перламутра, поскольку таблитчатые многоугольные арагонитовые кристаллы полностью отсутствуют в горизонтальных минеральных пластинах. Мутвей (Mutvei, 1970, стр. 49) отнес эту структуру к перламутру "типа 2", а Эрбен (Erben, 1972a, стр. 28) назвал ее пластинчато-волокнистой структурой.

Структура перегородок *Belemnitida* известна плохо. Гранжан (Grandjean, 1910), Кристенсен (Christensen, 1925) и Мюллер-Штолль (Müller-Stoll, 1936) выделяли от пяти до семи слоев, некоторые из них двойные, так как они встречаются как на дистальной, так и на проксимальной сторонах каждой перегородки. Елецкий (Jeletzki, 1966) выделил только два основных слоя в перегородках белемнитид: внутренний хорошо обызвествленный слой и наружный, который охватывает внутренний, и таким образом подразделяется на дистальный и проксимальный отделы, за исключением муральных окончаний и ранних септальных трубок. Мутвей (Mutvei, 1971, табл. I, фиг. 3) изобразил перегородку *Megateuthis gigantea*, которая, по-видимому, не всем протяжении имеет перламутровую структуру. Мутвей отнес этот перламутр к тому же структурному типу, к какому принадлежит и перламутр у современной *Spirula* (тип 2).

Мы изучили перегородки *Belemnitella bulbosa* (табл. I5, фиг. 5). Ни перегородка *Megateuthis*, ни перегородка *Belemnitella* не показывают хорошо сохранившихся структур. В перегородке *Megateuthis* наблюдается струйчатость, перпендикулярная к поверхности, а в перегородке *Belemnitella* - неправильные кристаллы, собранные в пачки. Структура перегородок *Belemnitella* может быть сходна с таковой перегородок *Groenlandibelus*, которые лучше сохранились и явно напоминают собранный из пачек перламутр с таблитчатыми многоугольными кристаллами.

Обызвествленная перегородка у *Megateuthis*, *Belemnitella* и *Groenlandibelus* показывает одну и ту же структуру на всем протяжении. Наружный слой перегородки, описанный Елецким (Eletzky, 1966), скорее всего присутствует и в нашем материале по *Belemnitella* и *Groenlandibelus* (табл. I5, фиг. 6, 7). Его структура неизвестна, но она может быть органической.

В заключение следует подчеркнуть, что прежде всего однослойная стенка фрагмонта и наличие цекума и просифона являются серьезными доводами в пользу отнесения *Groenlandibelus* к *Sepiida*, но что структура ростра и перегородок этого рода, наряду с морфологией его прооостракума, неизвестны у *Sepiida*. Таким образом, таксономическое положение этой очевидно aberrантной боковой ветви все еще остается неясным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ANDALIN, F. 1972: Mineralogy and preservation of siphuncles in Jurassic cephalopods. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 110, 1, 33-48.
- ARKELL, W. J. 1957: Introduction to Mesozoic Ammonoidea. In Moore, R. C. (Ed.): Treatise on Invertebrate Paleontology L, Mollusca 4, 81-129. Kansas.
- BALASHOV, Z. G. 1953: Über die Frage der Entwicklung der Anfangskammern bei den Nautiloidea. Vestnik Leningradskogo Univ. Seriya biol. geogr. geol. 10, 19, 173-179. (In Russian).
- BANSKOV, I. S. 1972: Microstructure of the skeletal layers of belemnites compared with external shell layers of other mollusks. Paleont. 4, 492-500.
- BIRKELUND, T. 1956: Upper Cretaceous belemnites from West Greenland. Meddr Grønland 137, 9, 28 pp.
- BIRKELUND, T. 1965: Ammonites from the Upper Cretaceous of West Greenland. Meddr Grønland 179, 7, 192 pp.
- BIRKELUND, T. 1967: Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*). Meddr dansk geol. Foren. 17, 1, 95-101.
- BIRKELUND, T. & HANSEN, H. J. 1968: Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. Meddr dansk geol. Foren. 18, 1, 71-78.
- BODYLEVSKY, V. 1926: The development of *Cadoceras elaimae* Nizn. Soc. Paleont. Russie 1, 61-94. (In Russian).
- BOGOSLOVSKAYA, M. F. 1959: The internal structure of certain Artinskian ammonoid shells. Paleont. Zhur. 1, 49-57. (In Russian).
- BRANCO, W. 1879: Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Palaeontographica 26, 15-50.
- BOGGILD, O. B. 1930: The shell structure of the mollusks. Nat. Mat. Skr. Dan. Vid. Selsk. 8, rk. II, 2, 233-326.
- BÖRMEIS, J. CH. A. 1936: Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoideen. Diss. Amsterdam, Appeldoorn.
- CAYEUX, L. 1916: Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaire. Mem. Carte Géol. détaillée France, 524 pp.
- CHRISTENSEN, E. 1925: Neue Beiträge zum Bau der Belemniten. Neues Jb. Miner. Geol. Paläont. Beil. Bd. 51, 118-158.
- CORNISH, V. & KENDALL, P. F. 1888: On the mineralogical constitution of calcareous organisms. Geol. Mag. 5, 66-73.
- COVEN, R., GERTMAN, R. & WIGGETT, G. 1973: Camouflage patterns in *Nautilus*, and their implications for cephalopod paleobiology. Lethaia 6, 201-214.
- CURRIE, E. D. 1942: Growth stages in the ammonite *Promicroceras marstonense* SPATH. Proc. R. Soc. Edinb., sect. B, 61, 25, 344-367.
- CURRIE, E. D. 1944: Growth stages in some Jurassic ammonites. Trans. R. Soc. Edinb. 61, 171-198.
- DRUSHITS, V. V. 1956: Lower Cretaceous ammonites from the Crimea and northern Caucasus. Moscow University Press. 150 pp. (In Russian).
- DRUSHITS, V. V. & KHAMIS, N. 1969: Distinctive features in the early stages of ontogeny in certain early Cretaceous ammonites. Mosk. obshch. Ispytateley Prirody. Byuli. Otdel. Geol. 2, 156-157. (In Russian).

- DRECHTS, V. V. & KIRAMI, N. 1970: Structure of the septa, protoconch walls and initial whorls in early Cretaceous ammonites. *Paleont. J.* 1, 26-38.
- EICHLER, R. & RISTEDT, H. 1966a: Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). *Paläont. Z.* 40, 173-191.
- EICHLER, R. & RISTEDT, H. 1966b: Isotopic evidence on the early life history of *Nautilus pompilius* (LINNÉ). *Science* 153, 734-736.
- ERDEN, H. K. 1962: Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. *Paläont. Z.* 36, 99-108.
- ERDEN, H. K. 1961: Die Evolution der ältesten Ammonoidea. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 120, 107-212.
- ERDEN, H. K. 1966: Über den Ursprung der Ammonoidea. *Biol. Rev.* 41, 641-658.
- ERDEN, H. K. 1972a: Über die Bildung und das Wachstum von Perlmutt. *Biom mineralisation* 4, 15-46.
- ERDEN, H. K. 1972b: Die Mikro- und Ultrastruktur abgedeckter Hohl-elemente und die Conellen des Ammoniten-Gehäuses. *Paläont. Z.* 46, 1-2, 6-19.
- ERDEN, H. K., FLAJS, G. & SIEHL, A. 1968: Ammonoids: Early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. *Nature* 219, 396-398.
- ERDEN, H. K., FLAJS, G. & SIEHL, A. 1969: Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectoconchleater Cephalopoden. *Palaeontographica* 132, Abt. A, 54 pp.
- ERDEN, H. K. & REID, R. E. II. 1971: Ultrastructure of shell, origin of conellae and siphuncular membranes in an ammonite. *Biom mineralisation* 3, 22-31.
- GRANDJEAN, F. 1910: Le siphon des ammonites et des bélemnites. *Soc. géol. France Bull., sér. 4*, 10, 496-519.
- GRANDJEAN, J., GRÉGOIRE, C. & LUTTS, A. 1964: On the mineral components and the remnants of organic structures in shells of fossil molluscs. *Bull. Acad. r. Belg. Cl. Sci.* 50, 562-595.
- GRÉGOIRE, CH. 1958: Essai de détection au microscope électronique des dentelles organiques dans les nacrés fossiles (ammonites, nautilides, gastéropodes et pélécy-podes). *Arch. internat. Physiol. Biochim.* 66, 674-676.
- GRÉGOIRE, CH. 1959a: A study on the remains of organic components in fossil mother of pearl. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 35, 13, 14 pp.
- GRÉGOIRE, CH. 1959b: Conchiolin remnants in mother-of-pearl from fossil Cephalopoda. *Nature* 184, 1157-1158.
- GRÉGOIRE, CH. 1962: On submicroscopic structure of the *Nautilus* shell. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 38, 49, 71 pp.
- GRÉGOIRE, CH. 1966: On organic remains in shells of Paleozoic and Mesozoic cephalopods (nautiloids and ammonoids). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 42, 39, 36 pp.
- GRÉGOIRE, CH. 1967: Sur la structure des matrices organiques des coquilles de mollusques. *Biol. Rev.* 42, 653-688.
- GRÉGOIRE, CH. 1968: Experimental alteration of the *Nautilus* shell by factors involved in diagenesis and metamorphism. Pt. I: Thermal changes in conchiolin matrix of mother-of-pearl. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 44, 25, 69 pp.
- GRÉGOIRE, CH. 1972: Experimental alteration of the *Nautilus* shell by factors involved in diagenesis and metamorphism. Pt. III: Thermal and hydrothermal changes in the organic and mineral components of the mural mother-of-pearl. *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 48, 6, 85 pp.
- GRÉGOIRE, CH. & VOSS-FOUCART, M. F. 1970: Proteins in shells of fossil cephalopods (nautiloids and ammonoids) and experimental simulation of their alterations. *Arch. int. Physiol. Biochim.* 78, 191-203.
- HANSEN, H. J. 1967: A technique for depiction of grind sections of Foraminifera by aid of compiled electronmicrographs. *Meddr dansk geol. Foren.* 17, 1, 128-129.

- HYATT, A. 1872: Fossil cephalopods of the Museum of Comparative Zoology: Embryology. Harv. Coll. Mus. Comp. Zool. 3, 59-111.
- HYATT, A. 1883: Genera of fossil Cephalopoda. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 22, 253-338.
- HYATT, A. 1889: Genesis of the Arietidae. Smithsonian Contr. Knowl. 20, 238 pp.
- HÖLDER, H. 1952: Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten. Palaeontographica 102, Abt. A, 18-48.
- JELETSKY, J. A. 1965: Taxonomy and phylogeny of fossil Coleoidea (Dibranchiata). Geol. Surv. Pap. Can. 65 2, 72-76.
- JELETSKY, J. A. 1966: Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea. Paleont. Contr. Univ. Kans. 7, 162 pp.
- JELETSKY, J. A. 1972: Morphology and taxonomic status of the Jurassic belemnite "*Rhopalotenthis*" *somaliensis* SPATH 1935. Palaeontology 15, 1, 158-183.
- LEHMANN, U. 1971: New aspects in ammonite biology. Proc. N. Am. Pal. Convent. 1969, 1, 1251-1269.
- MANGOLD-WINZ, K. 1963: Biologie des céphalopodes benthique et nectoniques de la Mer Catalane. Suppl. 13 à "Vie et Milieu", 285 pp.
- MILLER, A. K. & UNSKESDAY, A. G. 1943: The siphuncle of late Paleozoic ammonoids. J. Paleont. 17, 1, 25 pp.
- MUTVEI, H. 1964a: On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod Mollusca. Ark. Zool. 16, 14, 221-278.
- MUTVEI, H. 1964b: Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda. With description of the minute shell structure of belemnoids. Stockholm Contr. Geol. 11, 4, 79-102.
- MUTVEI, H. 1967: On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 129, 2, 157-166.
- MUTVEI, H. 1970: Ultrastructure of the mineral and organic components of molluscan nacreous layers. Biomineralisation 2, 48-72.
- MUTVEI, H. 1971: The siphonal tube in Jurassic Belemnitida and Aulacocerida (Cephalopoda: Coleoidea). Bull. Geol. Instn. Univ. Uppsala 3, 3, 27-36.
- MUTVEI, H. 1972a: Ultrastructural relationships between the prismatic and nacreous layers in *Nautilus* (Cephalopoda). Biomineralisation 4, 80-84.
- MUTVEI, H. 1972b: Ultrastructural studies on cephalopod shells. Pt. 1: The septa and siphonal tube in *Nautilus*. Bull. Geol. Instn. Univ. Uppsala 3, 8, 237-261.
- MUTVEI, H. & REYMENT, R. A. 1973: Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. Palaeontology 16, 3, 623-636.
- MÜLLER-STOLL, H. 1936: Beiträge zur Anatomie der Belemninoidea. Nova Acta Leopoldina 4, 20, 159-226.
- NAEF, A. 1926: Nomenklatorische Notiz betreffend die Gattung "*Diploconus*" Zittel, 1868. Staz. Zool. Napoli 7, 4 pp.
- PALFRAMAN, D. F. B. 1967: Mode of early shell growth in the ammonite *Promicroceras marsionense* SPATH. Nature 216, 1128-1130.
- QUENSTEDT, F. A. 1851: Das Flözgebirge Württembergs. Mit besonderer Rücksicht auf den Jura. 2. Aufl. 580 pp. Tübingen.
- QUENSTEDT, F. A. 1858: Der Jura. 842 pp. Tübingen.
- REYMENT, R. 1956: Über den Bau von *Speetoniceras versicolor* (TRANTSHOLD) aus dem Neokoms Russlands. N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1956, 101-105.
- RISTEDT, H. 1971: Zum Bau der orthoceriden Cephalopoden. Palaeontographica 137, Abt. A, 155-195.
- SHIMANSKIY, W. N. 1954: Orthocone Nautiloideen und Bactritiden aus der Sakmare- und der Artinsk-Stufe des Süd-Urals. Trudy paleont. inst. Akad. nauk SSSR 44. (In Russian).
- SCHINDEWOLF, O. H. 1929: Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. Abh. preuss. geol. Landesanst. 115, 102 pp.

- SCHINDEWOLF, O. H. 1951: On development, evolution, and terminology of ammonoid suture line. *Bull. Mus. comp. Zool.* 112, 3, 217-237.
- SHUT'GA-NESTERENKO, M. J. 1926: Internal structure of the shell in Artinskian ammonites. *Mosk. Obsheh. Ispytateley Prirody Byull., otdel. Geol.* 4, 1-2, 81-100. (In Russian).
- SPAETH, C. 1971: Untersuchungen an Belemniten des Formenkreises um *Neohibolites minimus* (MILLER, 1826) aus dem Mittel- und Ober-Alb Nordwestdeutschlands. *Beih. geol. Jb.* 100, 127 pp.
- SPATH, L. F. 1933: The evolution of the Cephalopoda. *Biol. Rev.* 8, 4, 418-462.
- STENZEL, H. B. 1961: Living *Nautilus*. In Moore, R. C. (Ed.): *Treatise on Invertebrate Paleontology K, Mollusca* 3, 59-93.
- TOWE, K. M. 1972: The structure of some bivalve shell carbonates prepared by ion-beam thinning. *Calc. Tiss. Res.* 10, 38-48.
- TOWE, K. M. & HAMILTON, G. H. 1968: Ultrastructure and inferred calcification of the mature and developing nacre in bivalve molluscs. *Calc. Tiss. Res.* 4, 306-318.
- TRUEMAN, A. E. 1920: The ammonite siphuncle. *Geol. Mag.* 57, 26-32.
- VOSS-FOUCART, M. F. & GRÉGOIRE, CH. 1971: Biochemical composition and microscopic structure of matrices of nacreous conchiolin in fossil cephalopods (nautilus and ammonoids). *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.* 47, 41, 12 pp.
- WESTERMANN, G. E. G. 1971: Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. *Life Sci. Contr. R. Ontario Mus.* 78, 39 pp.
- WISE, S. W. 1969: Study of Molluscan shell ultrastructures. *Proc. 2nd Ann. Scan. Elec. Micro. Symp. IIT Research Institute, Chicago*, 205-216.
- WISE, S. W. 1970a: Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in pelecypods, gastropods and cephalopods. *Eclog. geol. Helv.* 63, 775-797.
- WISE, S. W. 1970b: Microarchitecture and deposition of gastropod nacre. *Science* 167, 1186-1188.
- ZAKHAROV, Y. D. 1972: Formation of the caecum and prosiphon in ammonoids. *Paleont. J.* 6, 2, 201-206.
- ZEISS, A. 1968: Fossile Cephalopoden mit Weichteilen. *Natur Mus.* 99, 10, 418-424.
- ZIEGLER, B. 1967: Ammoniten Ökologie am Beispiel des Ober Jura. *Geol. Rdsh.* 56, 439-464.

Таблицы

Сокращения

Аммоноидеи

A - аннулярные отложения

C - соединительное кольцо

CA - полости в межреберных интервалах (*Eurorhyolloceras*)

CAE - цекум

CA - обызвествленное соединительное кольцо

F - кромка

FN - ложные септальные трубки (*Eurorhyolloceras*)

IP - внутренний призматический слой третьей онтогенетической
стадии

J - контакт двух соединительных колец

N - септальная трубка

NA - перламутровый слой стенки раковины

O - органическая трубка соединительного кольца

OP - наружный призматический слой третьей онтогенетической
стадии

PI - призматический слой первой онтогенетической стадии

P2 - призматический слой второй онтогенетической стадии

PS - просепта

PSE - призматический слой перегородки (*Eurorhyolloceras*)

QP - квазисферулитовый наружный призматический слой третьей
онтогенетической стадии (*Eurorhyolloceras*)

SE - перегородка

Стрелки указывают адоральное направление

Внутреннераковинные

C - соединительное кольцо

G - ростр

PG - юношеский ростр

PH - стенка фрагмента

S - перегородка

Номера с предшествующими им буквами "MMH" относятся к коллекции типов Минералогического Музея Копенгагенского университета.

Все изображения представляют собой снимки, сделанные в сканирующем электронном микроскопе, за исключением особо указанных

Таблица I

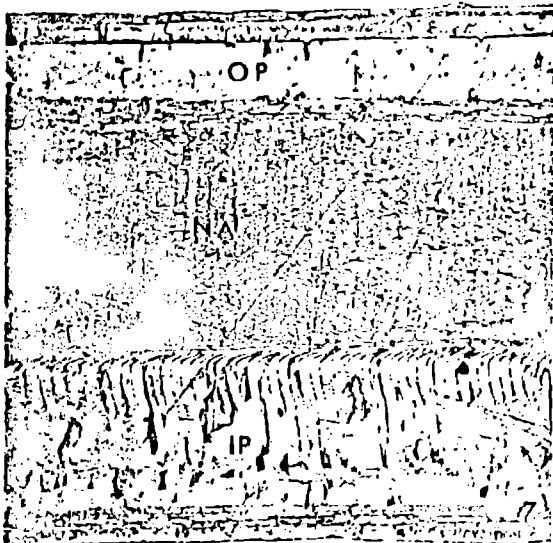
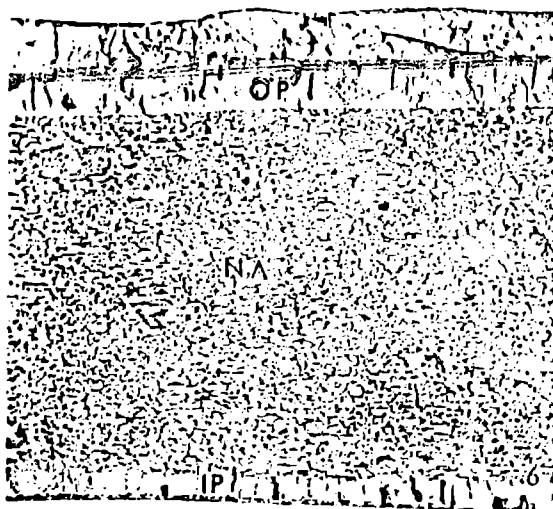
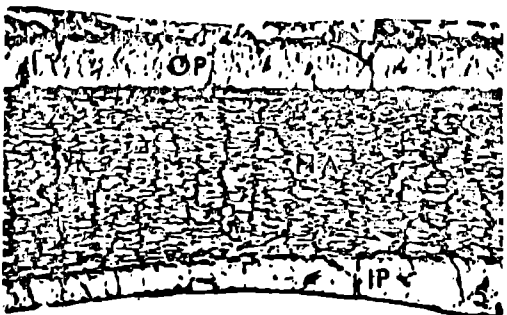
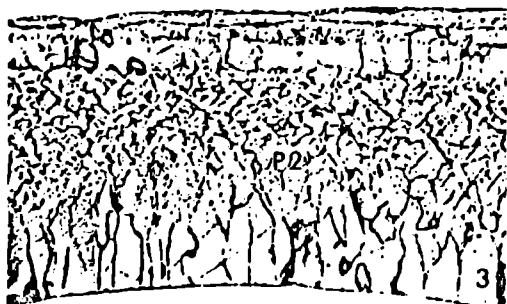
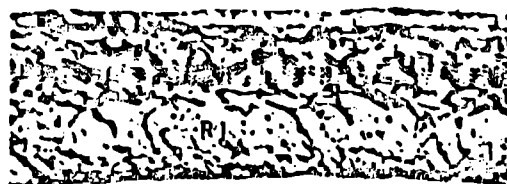


Таблица I

Saghalinites wrighti Birkelund. Продольные дорсо-вентральные сечения

1. Ранняя часть протоконха. х 4310. MMH I2989
2. Поздняя часть протоконха. х 2760. MMH I2989
3. Ранняя часть I-го оборота. х I725. MMH I2989
4. На расстоянии I/2 оборота от протоконха. х I725. MMH I2989
5. На расстоянии I оборота от второго изменения в росте. х 985.
MMH I2989
6. На расстоянии 2 оборотов от второго изменения в росте. х 860.
MMH I2989
- 7-8. Стенка раковины с косо деформированными призмами во внутреннем призматическом слое. 7: х 430; 8: х I740. MMH I2989

Таблица 2

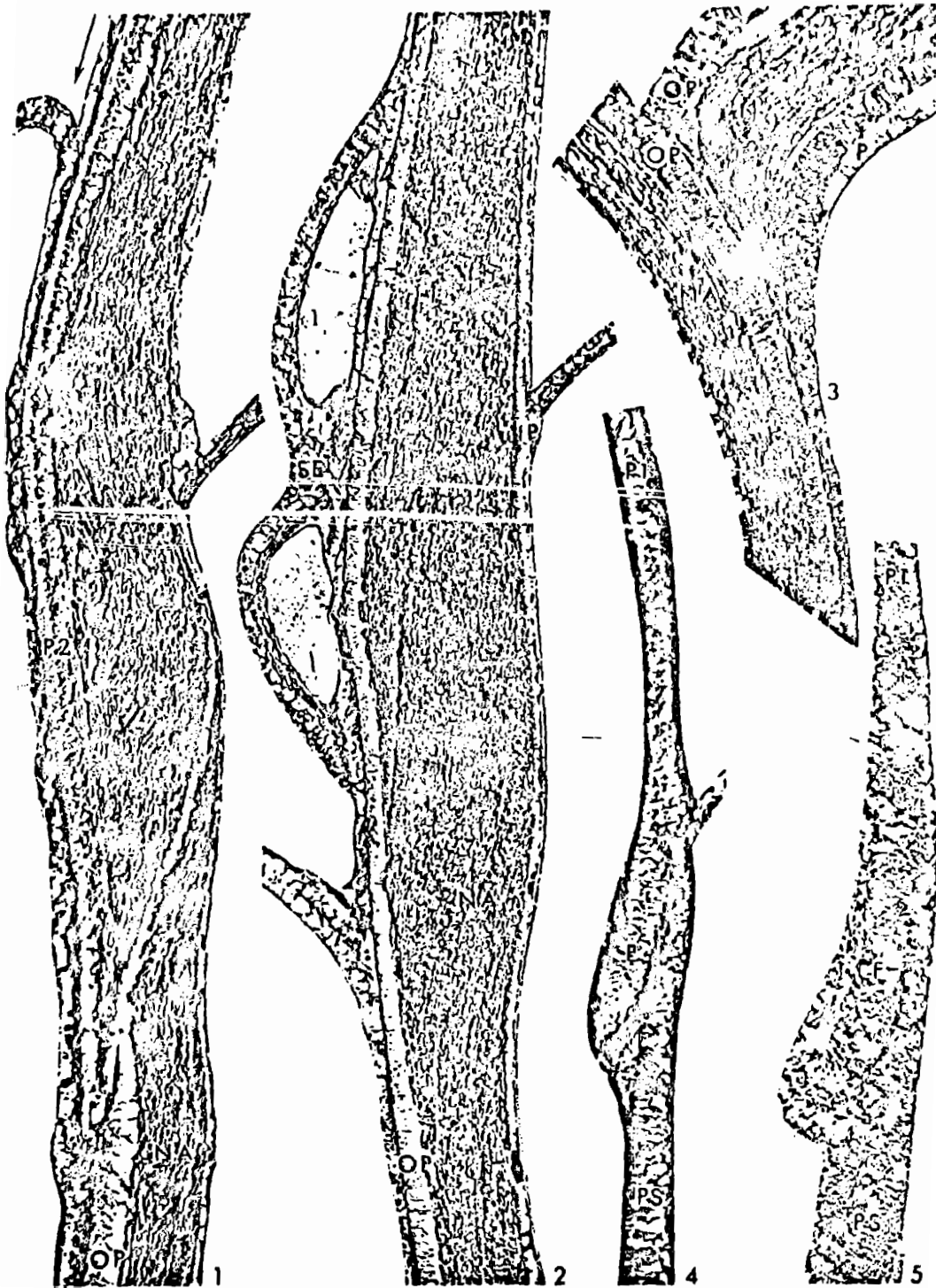


Таблица 2[✓]

Saghalinites wrighti Birkelund

- I. Второе изменение в росте. Продольное дорсо-вентральное сечение. х 650. MMH I2990
2. Третий валик. Продольное дорсо-вентральное сечение. х 500. MMH I2990
3. Умбиликальный край. Наружный призматический слой и перламутровый слой выклиниваются к дорсальной стороне. Поперечное дорсо-вентральное сечение. х 490. MMH I2991
- 4-5. Кромка, просепта и ранняя часть протоконха (PI). Продольные дорсо-вентральные сечения. 4: х I3I5. MMH I2990. 5: х I430. MMH I2989

Таблица 3

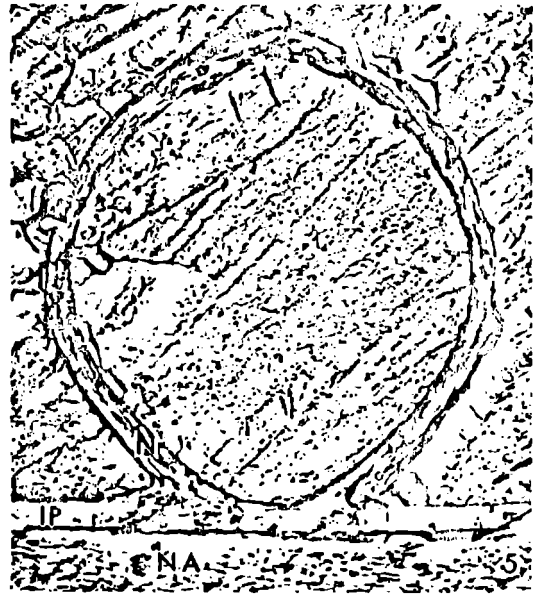
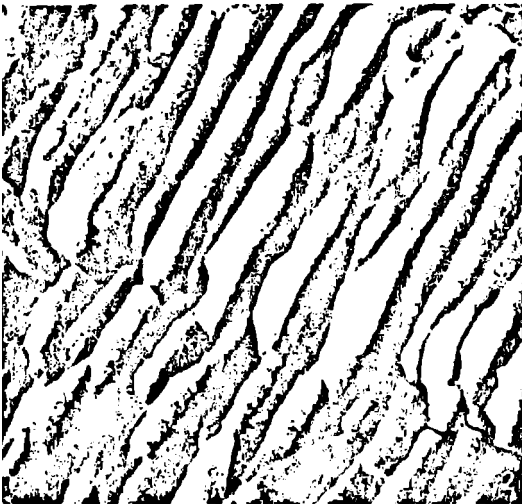
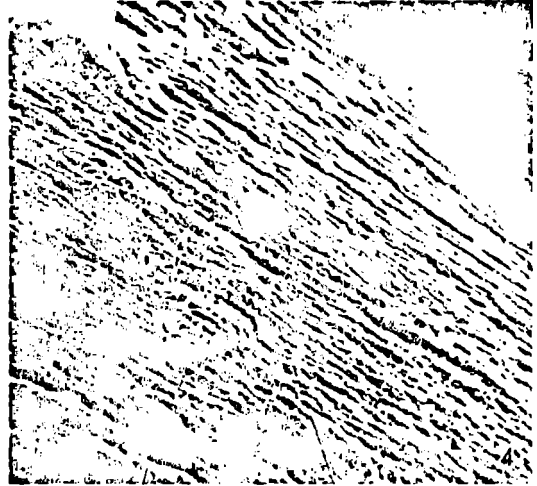


Таблица 3

Saghalinites wrighti Birkelund

- I-2. Поверхность скола перламутра стенки раковины, собранного из пачек. I: x 3750; 2: x 10830 MMH I2992
3. Поверхность скола внутреннего призматического слоя и перламутрового слоя стенки раковины. x 2300. MMH I2992
4. Внутренняя поверхность органической трубки соединительного кольца. x 4640. MMH I2993
5. Поперечное дорсо-вентральное сечение септальной трубки, тесно связанной с внутренним призматическим слоем стенки раковины. x 1480. MMH I2991
6. Поздняя перегородка, показывающая зарождающийся призматический слой на дистальной стороне. Продольное дорсо-вентральное сечение. x 985. MMH I2990

Таблица 4

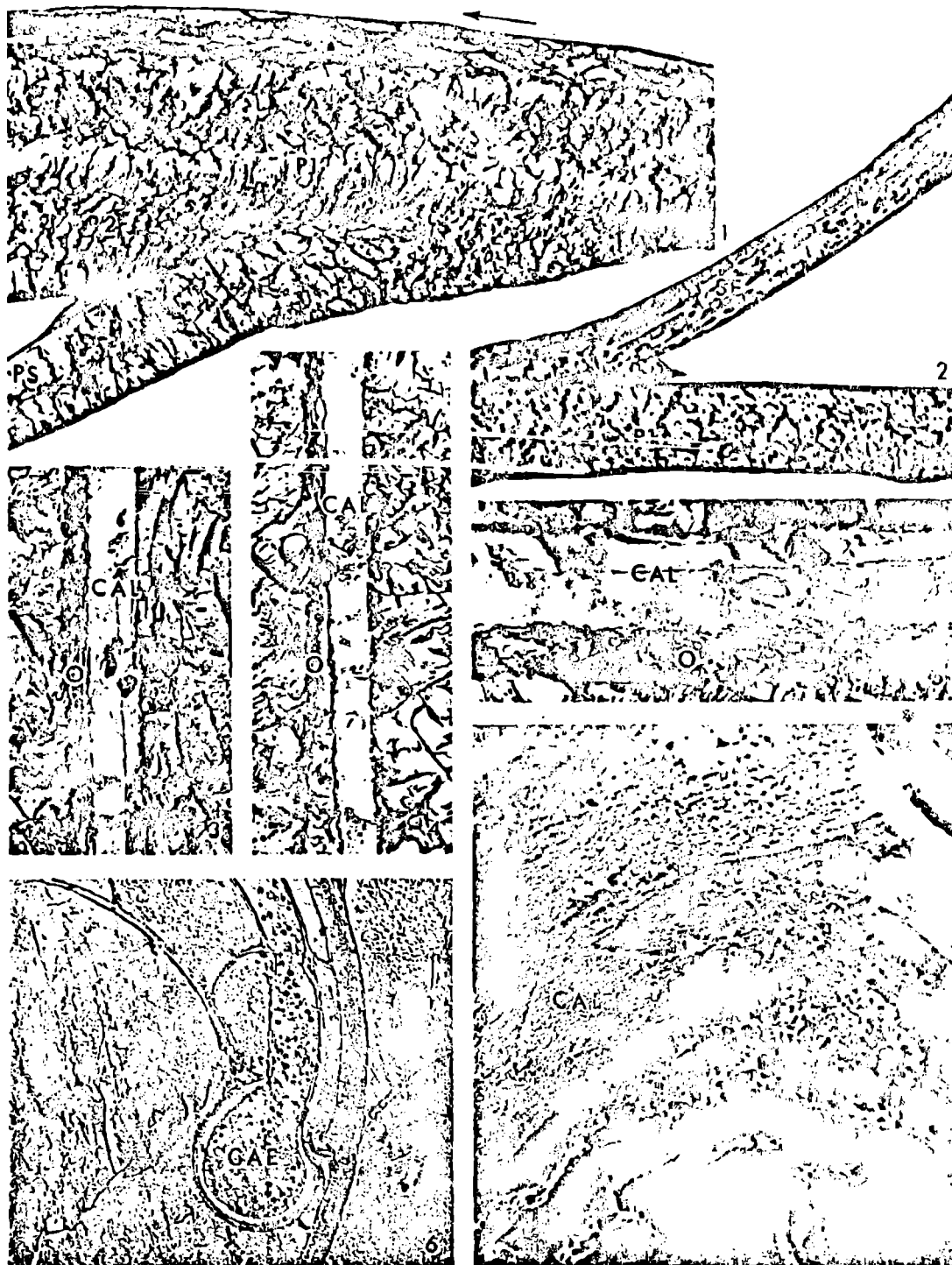


Таблица 4

Saghalinites wrighti Birkelund. Продольные дорсо-вентральные сечения.

- I. Вентральная часть просепты и ее связь с призматическим слоем второй онтогенетической стадии. х I275. ММН I2990
2. Первая истинная перегородка, показывающая перламутровую структуру, и ее контакт с призматическим слоем раковины первой онтогенетической стадии. х 3255. ММН I2989
- 3-5. Соединительное кольцо, состоящее из внутренней органической трубки и наружной известковой трубки. На фиг.4 органическая трубка немного удалена с известковой. 3-4: х 820; 5: х I630. ММН I2993
6. Цекум и сифон начального оборота. х I90. ММН I2989
7. Соединительное кольцо, показывающее первичную (?) известковую трубку с призматической структурой. х 785. ММН I2993

Таблица 5

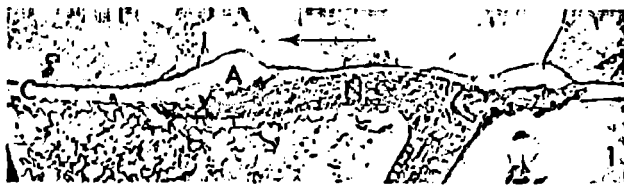


Таблица 5

***Saghalinites wrighti* Birkelund**

- I. Септальная трубка и соединительное кольцо. Продольное дорсо-вентральное сечение. х 335. MMH I2989
- 2-3. Септальная трубка и контакт двух соединительных колец. Продольные дорсо-вентральные сечения. 2: х 365; 3: х 335. MMH I2989.
4. Соединение септальной трубки и внутреннего призматического слоя стенки раковины. Поперечное дорсо-вентральное сечение. х 5920. MMH I299I
5. Септальная трубка и контакт двух соединительных колец. Продольное дорсо-вентральное сечение. х 495. MMH I2990

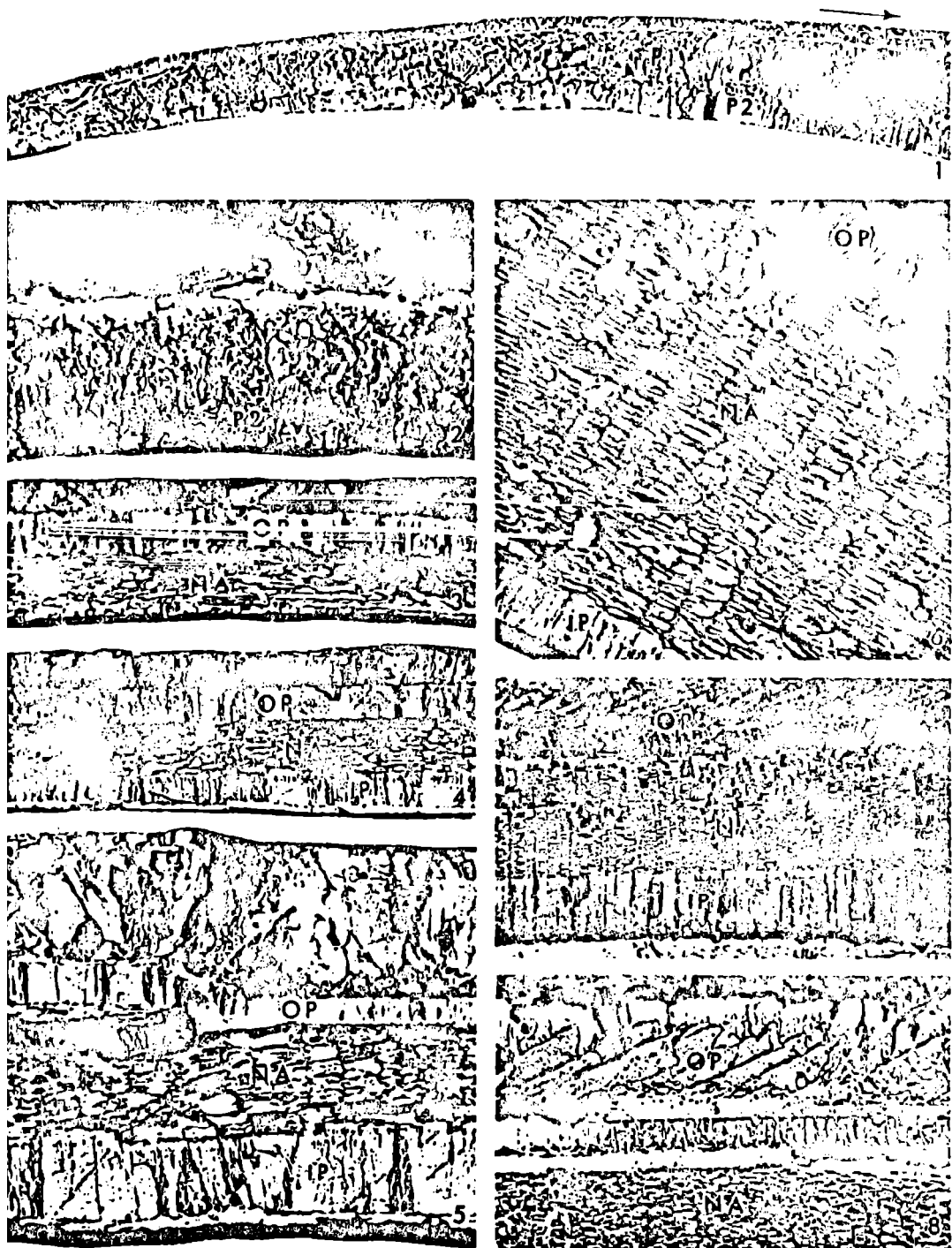


Таблица 6

Scaphites (Discoscapites) sp. Продольные дорсо-вентральные сечения.

1. Граница между первой и второй онтогенетической стадиями.
х I400. ММН I2995
2. Ранняя часть первого оборота. х I560. ММН I2996
3. На расстоянии одного оборота от второго изменения в росте.
х I235. ММН I2996
4. На расстоянии $I^I/3$ оборота от второго изменения в росте.
х I250. ММН I2996.
5. На расстоянии двух оборотов от второго изменения в росте.
х I250. ММН I2996 ✓
6. Поздняя часть третьей стадии роста. х I340. ММН I2996
- 7-8. Поздняя часть третьей стадии роста. Обратите внимание на наклонно ориентированные призмы в наружном призматическом слое. 7: х 385; 8: х I540. ММН I2996

Таблица 7

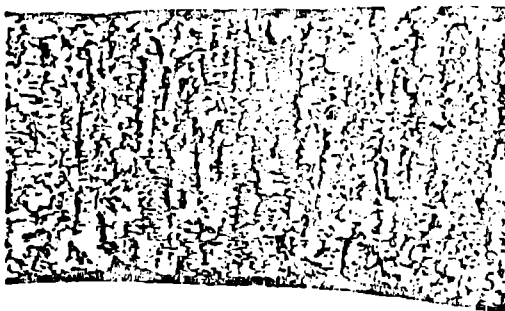
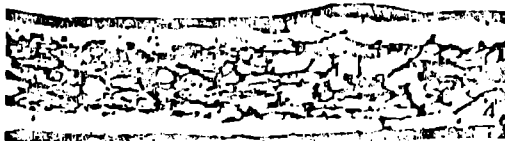
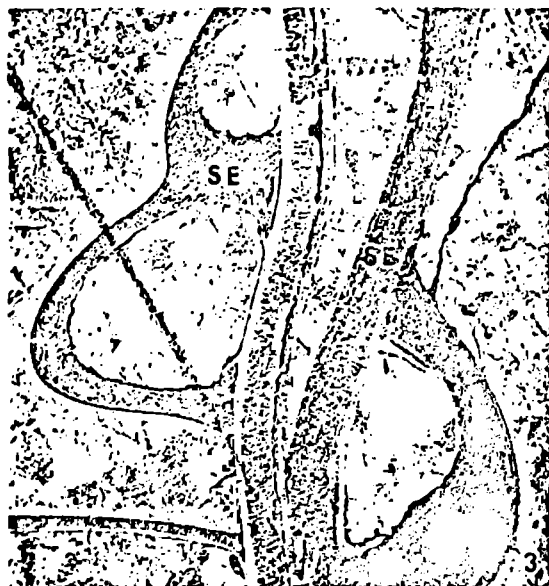
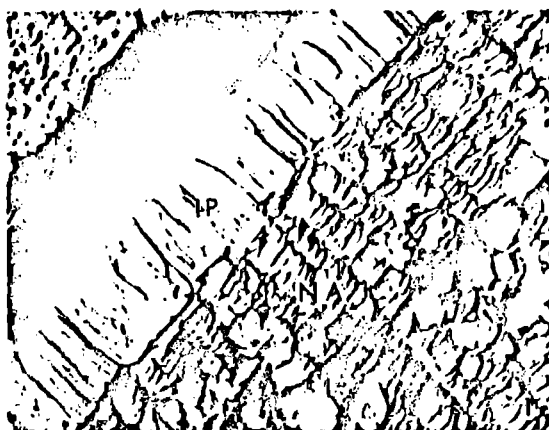


Таблица 7

Scaphites (Discoscaphites) sp. Продольные дорсо-вентральные сечения.

- I-2. Перламутровый слой и внутренний призматический слой позднего оборота. Отметьте многоугольное поперечное сечение призм. I: x I480; x 3695. MMH I2995
3. Ребристая вентральная стенка и перегородки. x 78.
MMH I2996
4. Перегородка в первом обороте, расположенная дистально от второго изменения в росте. x 2780. MMH I2996.
5. Поздняя перегородка. x 905. MMH I2995
- 6-7. Септальная трубка и сифон с аннулярными отложениями.
x I80. MMH I2995

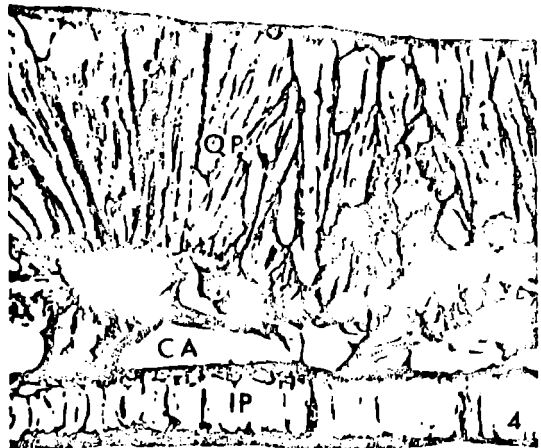
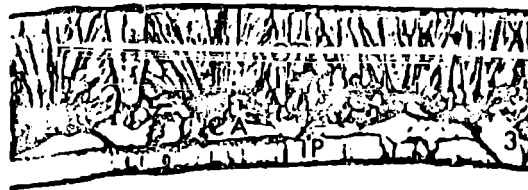
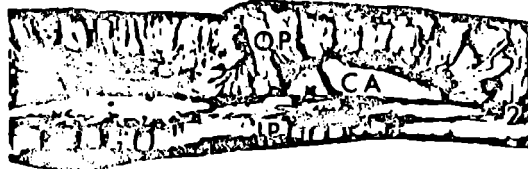


Таблица 8

***Neorophylloceras* (*Neorophylloceras*) *groenlandicum* Birkelund.**

Продольные дорсо-вентральные сечения.

- I. Первый оборот. х I985. ММН I2998
2. На расстоянии одного оборота от второго изменения в росте.
х 500. ММН I2999
- 3-4. На расстоянии двух оборотов от второго изменения в росте.
3: х I90; 4: х 475. ММН I2999
5. На расстоянии $2\frac{I}{2}$ оборотов от второго изменения в росте.
х I95. ММН I2999
6. Поздний оборот. х I95. ММН I2999
- 7-8. Внутренняя часть стенки раковины позднего оборота. Обратите
внимание на вторичные заполнения полостей. 7: х 2I5; 8: х490.
ММН I2998



Таблица 9

***Eurorhyllloceras* (*Neorhyllloceras*) *groenlandicum* Birkelund.**

Продольные дорсо-вентральные сечения.

- I. Детали стенки раковины с частью внутреннего призматического слоя, перламутровым слоем и частью квазисферулитового наружного призматического слоя у края вторично заполненной полости. х II25. ММН I2998
2. Внутренняя часть стенки раковины и примыкающая перегородка. Обратите внимание на призматический слой на дистальной стороне перегородки. х 555. ММН I2998
3. Стенка раковины позднего оборота только со внутренней частью квазисферулитового наружного призматического слоя. х 555. ММН I2998

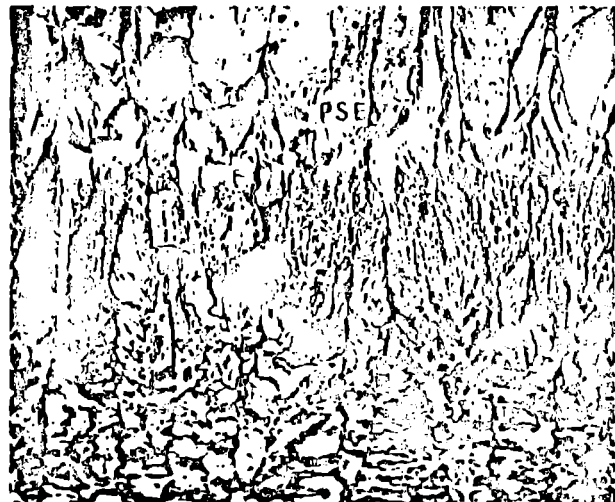
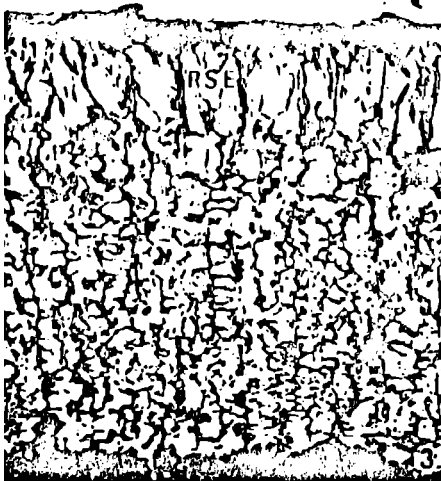
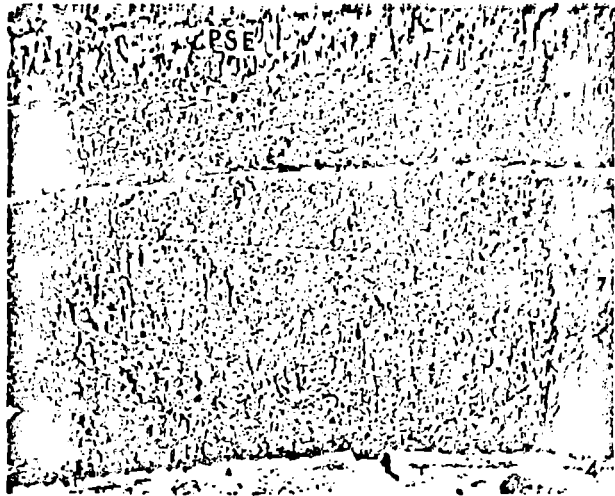
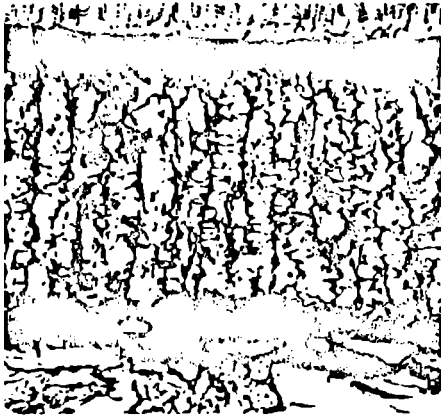


Таблица 10

***Hyrophylloseras* (*Neophylloseras*) *groenlandicum* Birkelund.**

Продольные дорсо-вентральные сечения перегородок.

1. Перегородка на расстоянии $2^I/4$ оборота от второго изменения в росте. х 960. MMH I2999
2. Перегородка на расстоянии двух с половиной оборотов от второго изменения в росте. Обратите внимание на зарождающийся призматический слой. х 1010. MMH I2999
3. Перегородка на расстоянии $2^3/4$ оборота от второго изменения в росте. х 1020. MMH I2999
4. Поздняя перегородка. х 100. MMH I2999
- 5-6. Детали призматического слоя перегородки, изображенных на фиг. 4. 5: х 510; 6: х 985. MMH I2999

Таблица II

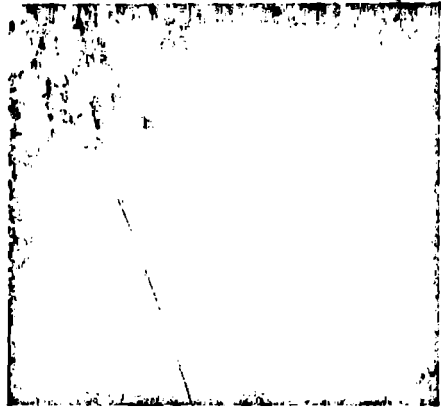


Таблица II

Hyrophylloceras (*Neophylloceras*) *groenlandicum* Birkelund.

- I. Детали стенки раковины, показывающие связь между внутренним призматическим слоем, перламутровым слоем и вторичным заполнением полости. Продольное дорсо-вентральное сечение.
x I560. MMH I2998
2. Тип внутренней ребристости стенки раковины, оказавшейся на поверхности в результате удаления внутреннего призматического слоя. Обратите внимание на темноокрашенное вещество в межреберных полостях. Фотография в световом микроскопе.
x I3. MMH I2998
3. Септальная трубка и ложная септальная трубка. На расстоянии двух оборотов от второго изменения в росте. Продольное дорсо-вентральное сечение. x I90. MMH I2999
4. Септальная трубка, ложная септальная трубка и соединительное кольцо. На расстоянии двух оборотов от второго изменения в росте. Продольное дорсо-вентральное сечение. x I00. MMH I2999
5. Септальная трубка и ложная септальная трубка (измененные в результате диагенеза ?). Продольное дорсо-вентральное сечение. x I00. MMH I2999



Таблица I2

***Neorhynchoceras* (*Neorhynchoceras*) *groenlandicum* Birkelund.**

Продольные дорсо-вентральные сечения.

- I. Септальная трубка, ложная септальная трубка и часть соединительного кольца. х I05. MMH I2999
2. Сифон первого оборота с длинной ложной септальной трубкой. х 390. MMH I2998
3. Органическая трубка, покрывающая ложную септальную трубку, изображенную на фиг.2. Обратите внимание на отпечатки, которые, вероятно, можно рассматривать как таковые кровеносных сосудов. х I57. MMH I2998
4. Деталь фиг. I. х 5I0. MMH I2999

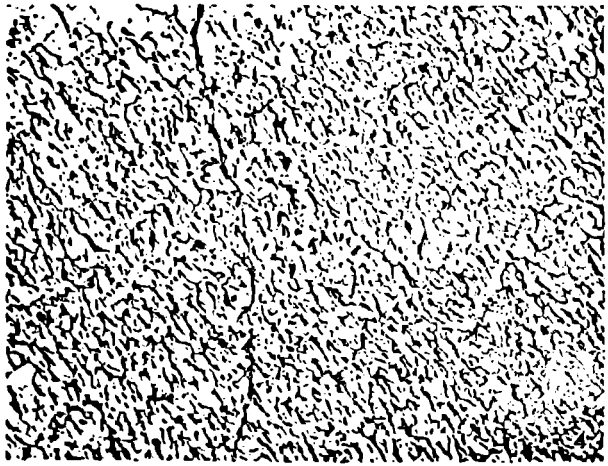
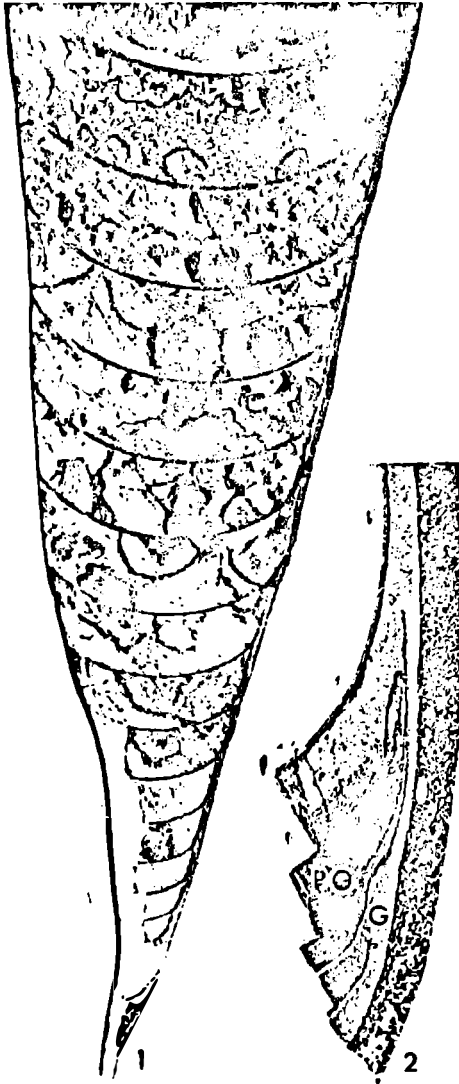


Таблица I3

Groenlandibelus rosenkrantzi (Birkelund). Продольные сечения.

I. Фрагмokon и ростр. x I8. MMH I3000.

2-4. Ростр образца, изображенного на фиг. I. Обратите внимание на различие структуры у юношеского ростра и собственно ростра. 2: x I25; 3: x I2I5; 4: x 2455. MMH I3000

5. Ростр и стенка фрагмoкoна. x 905. MMH I300I

Groenlandibelus sp.

6. Продольное сечение стенки фрагмoкoна, показывающее направ-
ленный вперед борт перегородки (5). x 6I5. MMH I3002

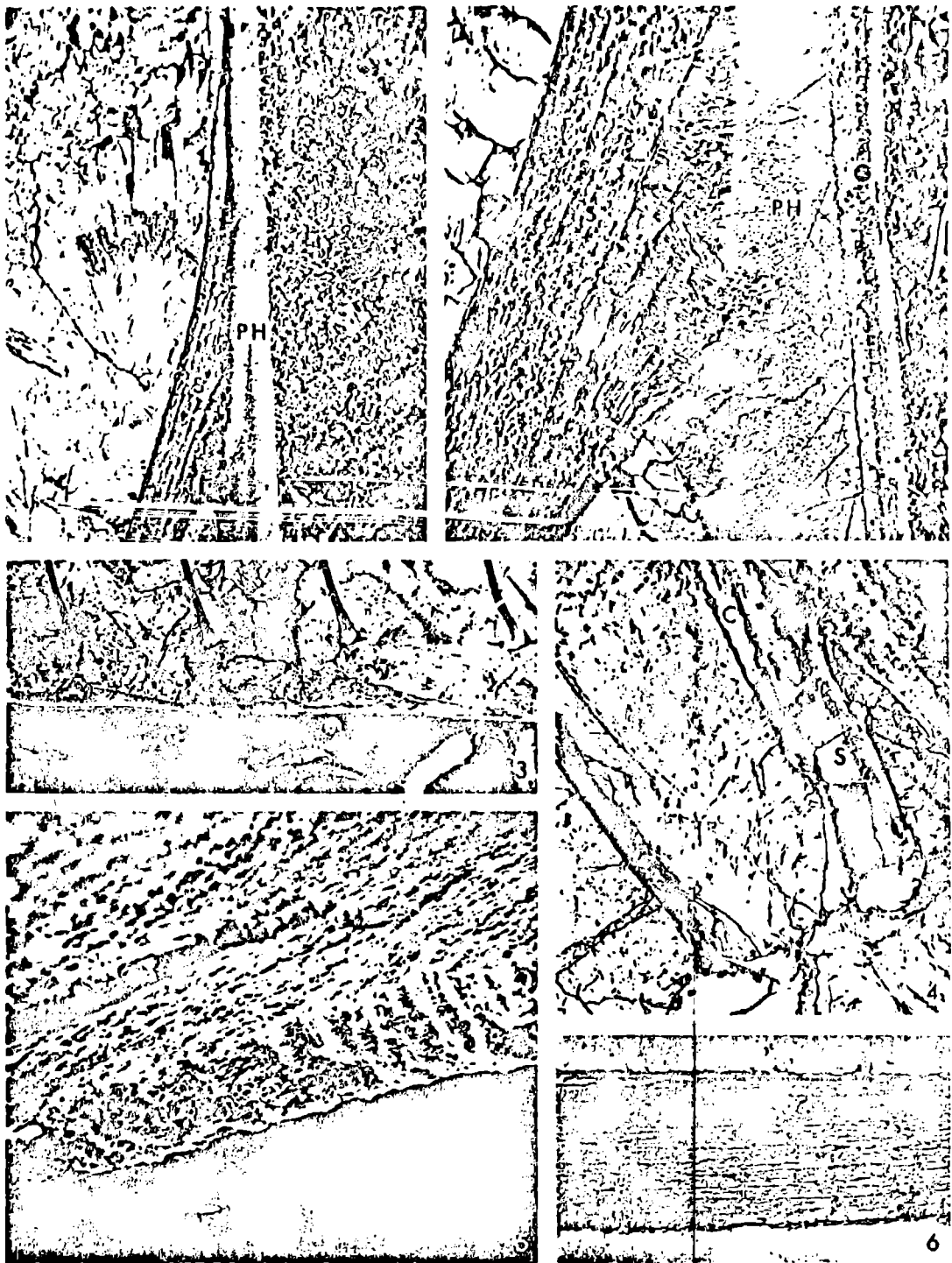


Таблица I4

Groenlandibelus rosenkrantzi (Birkelund).

- I-2. Контакт перегородки со стенкой ффрагмокона. Обратите внимание на включение адорального борта перегородки в стенку. Продольное сечение. I: x I40; 2: x 450. MMH I3000
3. Адоральная часть сифона с частями сохранившихся соединительных колец. Продольное дорсо-вентральное сечение. x I8. MMH I300I
4. Соединительное кольцо и перегородка в адоральной части ффрагмокона. Обратите внимание на выстиланье вентральной части перегородки соединительным кольцом. Продольное дорсо-вентральное сечение. x 82. MMH I300I
5. Скол самой молодой перегородки, показывающий остатки перламутровой структуры. x 5I0. MMH I300I

Spirula spirula (Linné)

6. Перегородка первого оборота. Продольное дорсо-вентральное сечение. x 935. MMH I3004

Таблица 15

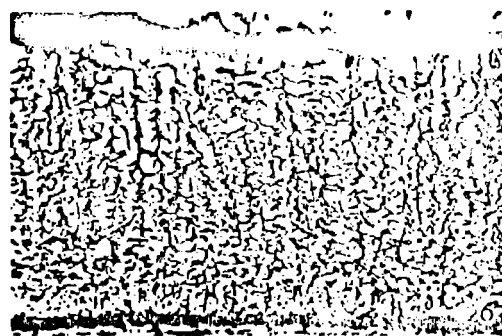
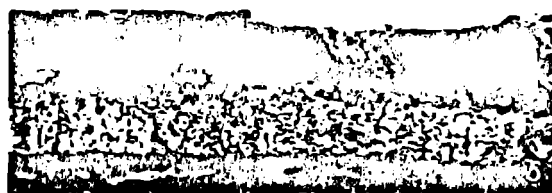
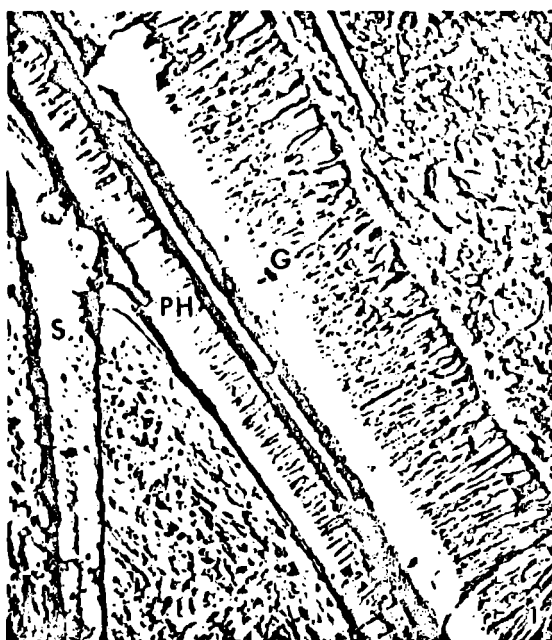


Таблица 15

Groenlandicus sp. Продольные сечения.

- 1-2. Дорсальная сторона фрагмента, показывающая перегородку, стенку фрагмента и ростр. 1: x 430; 2: x 860. ММН 13002
3. Фрагмент с ретрохонитовыми септальными трубками. x 26. ММН 13002

Belemnitella bulbosa Meek et Hayden. Продольные сечения.

4. Двухслойная стенка фрагмента и ростра. x 1820. ММН 13003.
5. Перегородка, показывающая небольшие остатки перламутровой структуры. x 1845. ММН 13003

Groenlandibelus sp. Продольное сечение.

6. Поздняя перегородка с остатками перламутровой структуры. x 840. ММН 13002

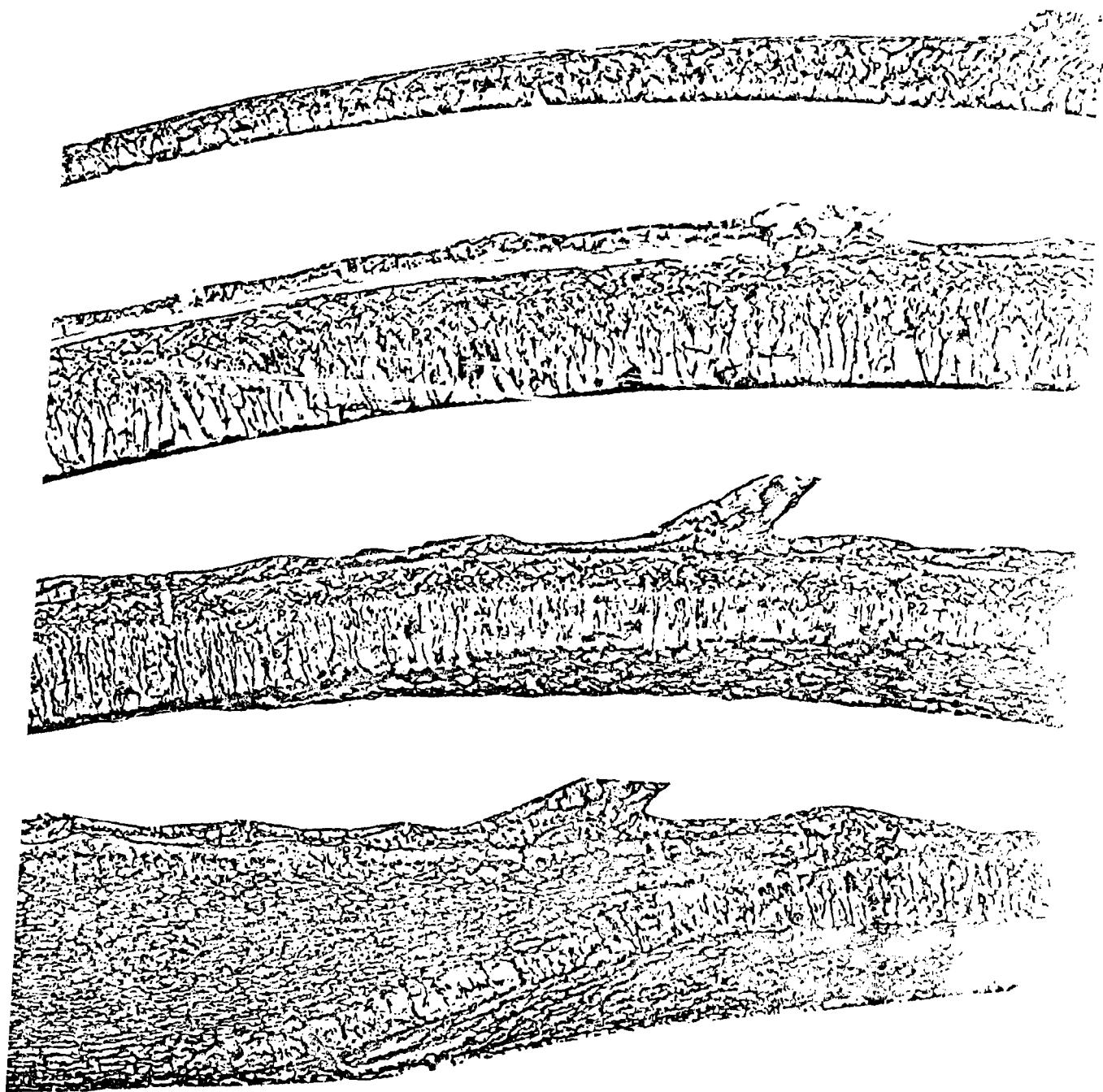


Таблица I6 (продолжение)

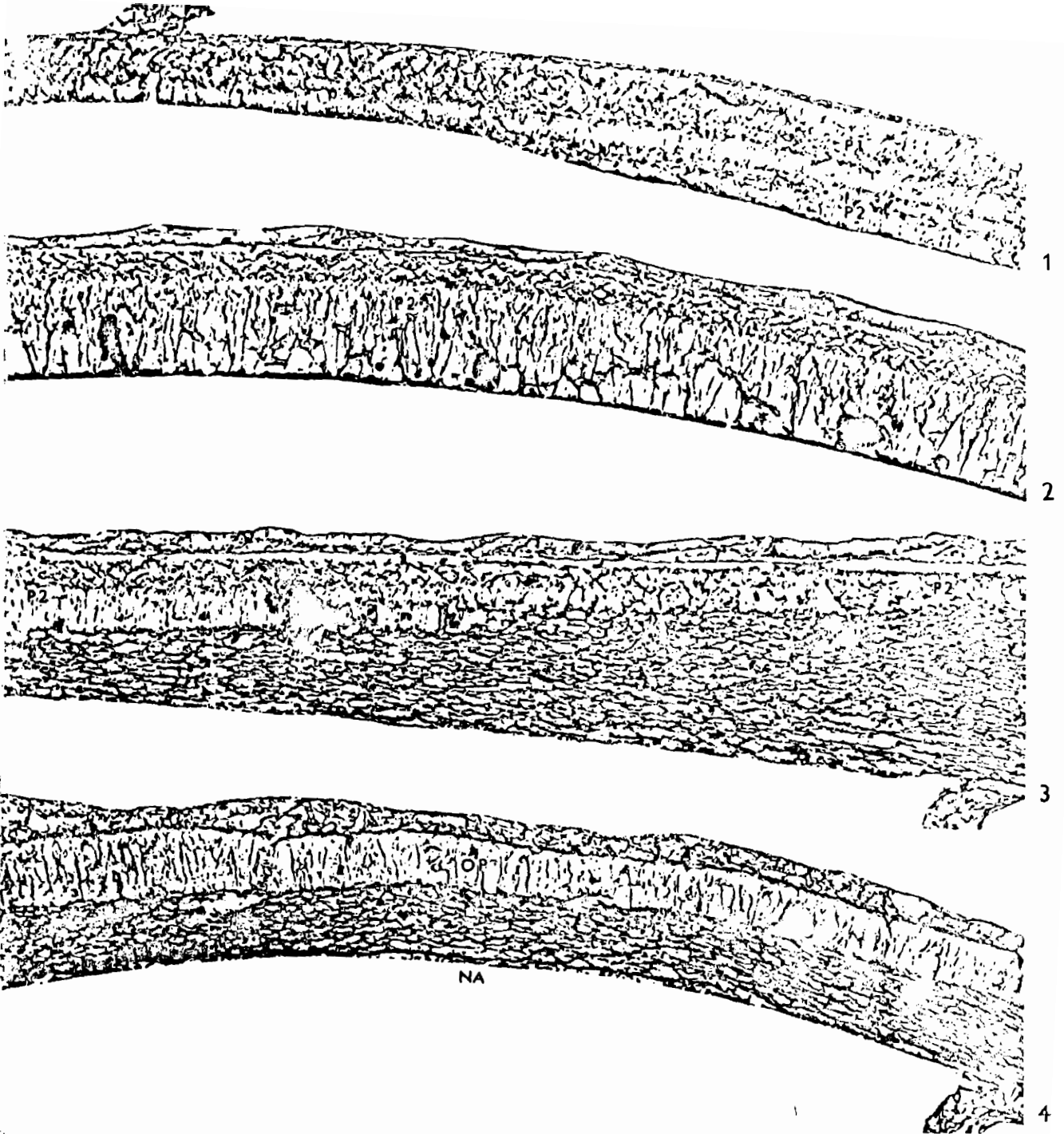


Таблица I6

Saghalinites wrighti Birkelund. Продольное дорсо-вентральное сечение. $\times 1500$. MMH I2994. ТЭМ.

1. Поздняя часть протоконха, показывающая первое изменение в росте
2. Первый оборот, показывающий постепенную дифференциацию на два слоя второй онтогенетической стадии
3. Ранняя часть второго изменения в росте
4. Поздняя часть второго изменения в росте и ранняя часть третьей онтогенетической стадии.

Адоральное направление направо