

## Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen

WOLFRAM BLIND, Gießen\*

Mit Tafel 20—21 und 3 Abbildungen im Text

**Zusammenfassung:** Da einerseits die Septen auf den Muralleisten (= sutural infillings) angelegt sind, andererseits die Subepithelial-Muskulatur an der Muralleiste verankert ist, ist diese Muskulatur verantwortlich für die Lage und die Ausformung des neuen Septums. Die Morphogenese der Septalfläche erfolgt durch Verspannung des Mantel-Epithels in der durch die Subepithelial-Muskulatur gegebenen Verankerung.

**Abstract:** Since the septa are laid upon the sutural infillings and the subepithelial muscles anchored at the mural ridge, these muscles are responsible for the situation and forming of the suture.

### Vorwort

Das Ergebnis der vorliegenden Untersuchungen leitet sich von der Erkenntnis ab, daß die verschieden strukturierten Schichten der Schale von *Nautilus pompilius* in funktioneller Abhängigkeit von bestimmten Abschnitten des Mantel-Epithels ausgeschieden werden. Dies trifft sowohl für die Außenschale als auch vor allem für die septalen Einlagerungen zu. Da die Schalen von Ammonoideen einen vergleichbaren Aufbau mit entsprechenden Strukturdifferenzierungen zeigen, wurde von der Struktur auf bestimmte Epithelien und damit auf deren Funktion im Laufe der Absonderung der Septen geschlossen.

Daß Untersuchungen der Schalenstruktur nur an hervorragend erhaltenem Fossilmaterial durchgeführt werden können, versteht sich von selbst. Dies aber verdanke ich zu einem guten Teil Herrn DIETL vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart und Herrn Prof. Dr. SEILACHER, Tübingen, mit dem ich außerdem mehrfach und befruchtend über das vorliegende Problem diskutierte.

### A. Einleitende Betrachtungen

Der Lebensbereich des rezenten *Nautilus* zeigt uns, daß zwei wesentliche, von physikalischen Faktoren bestimmte Funktionen seines Gehäuses darin liegen, einmal dem hydrostatischen Druck zu widerstehen, zum anderen den Auftrieb zu regulieren. Versuche (DENTON & GILPIN-BROWN 1966) ergaben, daß das *Nautilus*-Gehäuse erst bei einem Druck von 70 atü implodiert. Diese Beobachtungen gaben den Ausschlag, die Funktionen seiner septalen Einlagerungen unter vorwiegend statischen Gesichtspunkten zu sehen. E. PFAFF (1911), der erstmals Versuche und Berechnungen an *Nautilus*-Septen durchführte, übertrug diese Ergebnisse auch auf das Ammonoideen-Gehäuse. Er unterzog es damit erstmalig einer funktionellen Betrachtung.

\* Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. WOLFRAM BLIND, Geologisch-Paläontologisches-Institut der Universität Gießen, 63 Gießen, Landgraf-Philipp-Platz 4—6.

Vorbehaltlich der Annahme, daß die Ammonoideen in nicht so tiefe Regionen abgestiegen sind, ökologische wie biofazielle Beobachtungen sprechen dafür, stellt das Gehäuse des rezenten *Nautilus* das einzige Objekt dar, um zu statischen Erkenntnissen von Gehäusen mit dieser Architektur zu kommen. Eine gewisse Voreingenommenheit gegenüber dem rezenten *Nautilus* und den zu ziehenden Vergleichen mit Ammonoideen-Gehäusen geht im wesentlichen auf die konservative Formgestaltung seiner septalen Einlagerungen zurück. Da wir vom *Nautilus* aber mit Sicherheit wissen, daß er in Wassertiefen von mindestens 600 m vordringt, scheinen seine zum Apex hin gewölbten und peripher nur schwach differenzierten Septen ausreichend dimensioniert zu sein, um dem in großen Wassertiefen herrschenden hydrostatischen Druck widerstehen zu können. Eine so elementarme Lobenlinie, wie sie der *Nautilus* zeigt, finden wir nur noch bei den ältesten Ammonoideen. Eine orthogenetisch gerichtete Entwicklung innerhalb der Ammonoidea hat aber zu einer beträchtlichen Vermehrung der Loben- und Sattелеlemente geführt. Diese reichen mit ihrem morphologischen Gepräge bis weit in die Septalflächen hinein, verbinden sich größtenteils mit korrespondierenden Elementen und erzeugen so ein Wellblechmuster. Solche Muster werden vor allem von WESTERMANN (1956, 1958, 1965, 1971), entsprechend ihrer Achsenverteilung, in Beziehung gesetzt zu ihren Windungsquerschnitten und damit statisch interpretiert. Sowohl SCHINDEWOLF (1972) wie auch WIEDMANN (1972) zeigen, daß zwischen der Anzahl und der Orientierung der Achsen auf bestimmten Windungsquerschnitten keine Beziehungen bestehen, vielmehr genetisch fixierte Verteilungsmuster bei entsprechend morphologischen Veränderungen erhalten bleiben.

Vermutet man in der wellblechartigen Ausformung der Septalfläche, entsprechend WESTERMANN (1956, 1958, 1971) und RUZHENCEV (1946, 1962) eine statische Verbesserung, so erhebt sich gleichzeitig die Frage nach dem Wofür. Wie wir für den größten Teil der Ammonoidea annehmen können, haben diese Formen in wesentlich geringeren Wassertiefen gelebt als der rezente *Nautilus*. Zweifel an einer vorwiegend statischen Funktion dieser wellblechartigen Verbiegungen werden durch eine Beobachtung unterstützt, die WESTERMANN (1971) beschrieb und die durch eigene Untersuchungen bestätigt werden kann. Entgegen den statischen Erkenntnissen nimmt die Dicke der Septen zur Lobenlinie hin nicht etwa zu, sondern ab. Bei entsprechender Druckbelastung, und zwar sowohl der Gehäusewand als auch der Septalfläche, vermittelt durch den Weichkörper, sind vor allem die peripheren Teile des Septums entweder durch Druck oder Zug belastet. Ziehen wir die weitgreifende Differenzierung der Lobenlinie in Form ihrer zusätzlichen Zerschlitzung noch in Betracht, so wird auch in ihr ein funktionseller Vorteil gesehen. SCHINDEWOLF (1972) und MUTVEI (in diesem Heft) sehen ihn darin, daß die Septenränder dadurch inniger an der Gehäusewand befestigt sind und sich damit die Widerstandsfähigkeit des Gehäuses erhöht.

Sollte durch die Zerschlitzung der statische Nachteil einer zur Peripherie hin ausdünnenden Septalwand kompensiert werden?

Mit diesen Überlegungen soll nun nicht der Eindruck erweckt werden, als ob den septalen Einlagerungen eine nur untergeordnete hydrostatische Funktion zukommt. Es kann kein Zweifel bestehen, daß der vom Weichkörper auf das Septum übertragene hydrostatische Druck aufgefangen werden muß. Darin dürfte die Hauptfunktion des jeweils letzten Septums liegen. Fraglich erscheint nur, ob mit der Loben- und Sattelbildung und ihrer sogar noch weitergehenden Differenzierung tatsächlich eine statische Verbesserung gegen einen auf der Gehäusewand lastenden Druck erreicht werden sollte. Haben die Ammonoideen tatsächlich in der Tiefsee gelebt, wie MUTVEI (dieses Heft) zu beweisen versucht? Weshalb haben die Ammonoideen nicht auch ihre Gehäusewand dem hohen Druck entsprechend verstärkt? Weshalb ist die Außenschale der Ammonoideen

bei etwa gleicher Gehäusegröße nur halb so dick wie die des *Nautilus*? Oder sollte sich bei den Ammonoideen der physiologische Steuermechanismus geändert haben? Die Dickenentwicklung einzelner Schichten der Nautilusschale, und zwar die äußere Prismenschicht wie auch die Perlmuttertschicht, folgt exakt den schrittweisen Veränderungen des Isotopenverhältnisses  $O_{18}/O_{16}$  (EICHLER & RISTEDT 1966) in der Schale. Diese Änderungen zeigen den im Laufe der ontogenetischen Entwicklung in Stufen erfolgten Abstieg in größere Wassertiefen an. Physiologisch gesteuert paßt sich die Dicke einzelner Schalenschichten dem steigenden hydrostatischen Druck an.

Daß die Formgestaltung der Septen, insbesondere der der Ammonoideen, nicht nur von dieser Funktion bestimmt wird, sondern sich hier eine implizierte genetische Komponente durchpaust, zeigen einerseits die orthogenetische Entwicklung der Loben, zum anderen die nachfolgend beschriebenen Untersuchungen.

## B. Die Struktur des *Nautilus*-Septums

Die im folgenden beschriebene Deutung über die Entstehung der Lobenlinie leitet sich von sehr umfangreichen Untersuchungen ab, die ich an zahlreichen Schalen des rezenten *Nautilus* durchführte. Dabei galt das Interesse vor allem der Differenzierung der Schale und ihrer verschiedenen Schichten bzw. den verschiedenen Strukturänderungen, die die Schichten an jeweils bestimmten Stellen zeigen. Die beim *Nautilus* noch gegebene Möglichkeit, bestimmte Mantel-Epithelabschnitte den verschiedenen strukturierten Schichten zuzuordnen, führte zu der weitreichenden Schlußfolgerung, daß sämtliche prismatisch strukturierten Schichten, sowohl in der Gehäusewand als auch in den septalen Einlagerungen, von myo-ädhäsiven Epithelabschnitten ausgeschieden wurden. Von der Funktion her bedeutet dies, daß jeweils im Bereich der prismatisch strukturierten Schichten eine feste Verbindung von Muskel-Epithel an der Schale vorliegt. Diese Beziehungen lassen sich sehr genau im hinteren Wohnkammerbereich nachweisen, da dort die großflächig ausgebildeten Retraktormuskelfelder und die schmalen Ansatzbänder der Subepithelial-Muskulatur und der Longitudinal-Muskulatur entwickelt sind.

Die beiden letztgenannten Epithelien setzen jeweils an einer prismatisch strukturierten Leiste an, die von MUTVEI (1955) mit "ventral annular ridge" bzw. "mural ridge" bezeichnet wurde.

Daß diese beiden Epithelien an diesen Leisten angeheftet sind, weisen auch die histologischen Untersuchungen von M. RAUTHER in M. SCHMIDT (1925) nach. Die Subepithelial-Muskulatur, die von SCHMIDT mit Septal-Muskulatur bezeichnet wurde, inseriert am hinteren Haftband, welches seinerseits der Muralleiste aufliegt. In seiner Fig. 24 liegt dieses Haftband und damit auch die Muralleiste sehr dicht beim Septum. Dies ist kennzeichnend für adulte Exemplare, deren letzte Septen einen vergleichsweise kurzen Muralteil haben. Die Folge davon ist die bekannte Septendrängung.

Besondere Aufmerksamkeit verdient die apikal liegende Leiste (= mural ridge), da diese, gewissermaßen als Anschwellung, am adoral ausdünnenden Muralteil des letzten Septums liegt. Die strukturelle Differenzierung im Grenzbereich von Septum und Leiste läßt dorsalseitig erkennen, daß die auskeilende Perlmuttertschicht des Septums von der zu einer Leiste verdickenden inneren Prismenschicht überlagert wird. Ventralseitig, wo der Muralteil entsprechend länger ausgebildet ist, geht die vom freien Teil des Septums kommende Perlmuttertschicht allmählich in eine prismatisch strukturierte Schicht über, die ihrerseits der inneren Prismenschicht der Gehäusewand aufgelagert ist. Beide prismatisch strukturierten Schichten lassen sich als solche einwandfrei bis hin zum nächsten Septum verfolgen. Kurz davor verdickt die Prismenschicht des Septums zunächst langsam, dann aber

doch sehr kräftig zu der Muralleiste (Taf. 20, Fig. 1). Diese ist, wie das Bild zeigt, durchgehend prismatisch strukturiert. Etwa ab der Mitte lagert ihr zunächst die Sphärolitschicht des nächsten Septums und daran anschließend ein prismatisch strukturiertes Kissen auf. Diese Leiste nun, die ich mit Muralleiste bezeichnet habe, ist bei sämtlichen ontogenetisch jüngeren Septen zu beobachten. Sie liegt, abgesehen vom frühontogenetischen Dorsalbereich, ausnahmslos im Anlagerungswinkel des jeweils nächstfolgenden Septums. Außer im Anlagerungswinkel konnte ich diese Muralleiste, besonders ausgeprägt bei jugendlichen Exemplaren, im hinteren Teil der Wohnkammer beobachten. Sie befindet sich dort, genau einem Septenabstand entsprechend, vor dem letzten Septum und zeichnet als durchgehende Leiste exakt den Verlauf der Lobenlinie vor. Zwischen der Muralleiste und dem Septum ist die »helle Schicht« entwickelt, die die schon oben erwähnte Prismenschicht darstellt. Dieser mir in 3 Exemplaren vorliegende Entwicklungszustand einerseits sowie vor allem die strukturelle Differenzierung andererseits gibt zu erkennen, daß die Muralleiste zu dem vorhergehenden Septum gehört und damit gleichzeitig angelegt wird. Ontogenetisch zeigt dies an, daß jeweils das nächstfolgende Septum auf dieser Muralleiste angelegt wird.

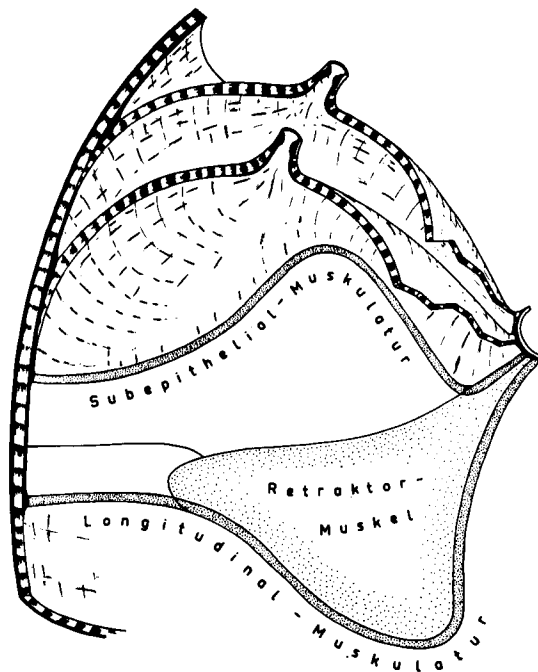


Abb. 1. Dargestellt ist der apikale Wohnkammerabschnitt mit den 3 myo-adhäsiven Epithelien. Die Subepithelial-Muskulatur lagert der Muralleiste (mural ridge), die Longitudinal-Muskulatur der Ventralleiste (ventral annular ridge) auf. Sämtliche prismatisch strukturierten Schichten sind schwarz gezeichnet.

Die Zuordnung dieser Leiste wurde bisher nicht erkannt, vielmehr glaubte man, in dieser Verdickung eine sekundäre Ausfüllung (= Ausfüllungsmasse des vorderen Kammerwinkels APPELLÖF 1893) des Anlagerungswinkels zu erkennen. Die Beobachtung, daß einerseits das jeweils folgende Septum auf dem adoral abfallenden Teil der Muralleiste angelegt ist, andererseits aber die Muralleiste selbst beim jeweils letzten Sep-

tum die Ansatzfläche für die Subepithelial-Muskulatur darstellt, läßt erkennen, daß bei der Anlage eines neuen Septums diese Muskulatur eine offenbar entscheidende Funktion ausübt. Die Annahme wird dadurch unterstützt, daß an der Stelle, wo das Septum der Muralleiste anlagert, ein prismatisch strukturiertes Kissen (Taf. 20; Abb. 1) zwischengelagert ist, welches die Verankerung der Subepithelial-Muskulatur während der Neuanlage des Septums anzeigt (s. Abb. 2).

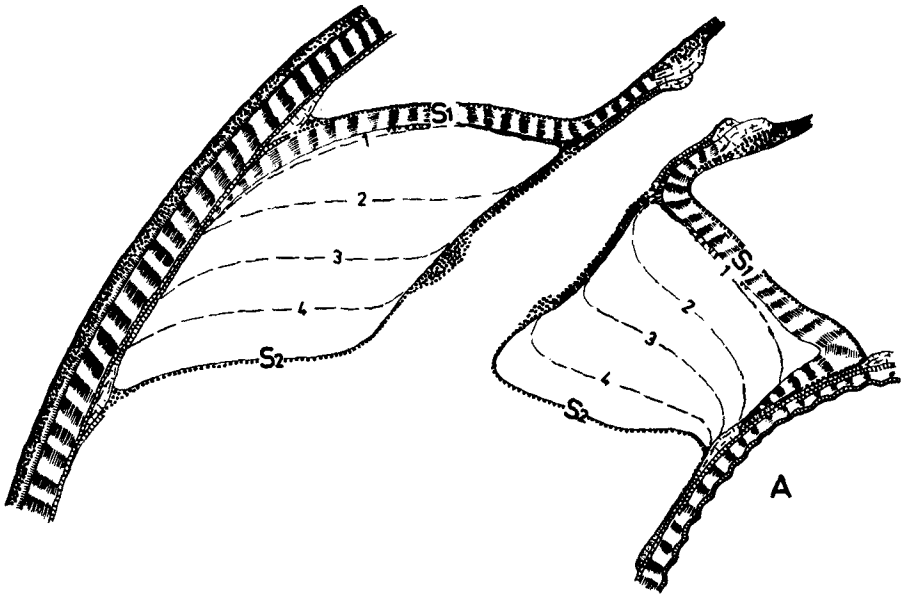


Abb. 2. Schnittbild durch den apikalen Wohnkammerabschnitt eines *Nautilus pompilius* mit letztem Septum und Muralleiste. Die Wachstumsstufen 1—4 bez. S<sub>2</sub> zeigen, wie der apikale Mantelabschnitt bis zur Muralleiste hin wandert bzw. dort, durch die Subepithelial-Muskulatur arretiert, verankert bleibt.

Die Orientierung der Prismen in diesem Prismenkissen läßt eine Zugrichtung der Subepithelial-Muskulatur erkennen, die in oraler Richtung weist. Da das Prismenkissen direkt an die sphärolitische Schicht anschließt und beide von der dickwandigen Perlmutter-schicht des Septums überlagert werden, muß sich die Subepithelial-Muskulatur im frühen Stadium der Anlage des Septums aus dieser Verankerung gelöst haben. Da die Schälensubstanz aber nur von der Manteloberfläche ausgedehnt wird, bleibt fraglos, daß der apikale Mantelabschnitt so weit in oraler Richtung wandern muß, bis er die Position erreicht hat, wo das nächste Septum angelegt wird. Diese Position ist peripher, aber dort erreicht, wo die Muralleiste liegt bzw. dort, wo die Subepithelial-Muskulatur an der Leiste verankert ist.

Offensichtlich markiert die Subepithelial-Muskulatur mit ihrer Verankerung an der Gehäuseinnenseite die Position, wo das neue Septum angelegt wird. Da genetisch die Muralleiste durch entsprechende Zugbeanspruchung von Seiten der Subepithelial-Muskulatur entsteht, übt diese Muskulatur die entscheidende Funktion bei der Anlage der Septen aus.

### C. Die Struktur des Ammonoideen-Septums

Erste Untersuchungen an einem in Schalenhaltung vorliegenden *Leioceras opalinum* ließen erkennen, daß sowohl die Außenschale wie vor allem auch die septalen Einlagerungen einen mit der Nautiluschale vergleichbaren Aufbau zeigen. Besondere Aufmerksamkeit erweckte ein sich in Form und Struktur deutlich abhebendes Schalenelement, welches als »Ausfüllungsmasse« im Anlagerungswinkel eines Septums lag. Dieses Element, im Querschnitt etwa dreieckig geformt, prismatisch strukturiert, erinnerte damit an die Muralleiste des *Nautilus*. Eine Bestätigung dieser Beobachtung versprachen die mir in vorzüglicher Erhaltung vorliegenden Quenstedtoceraten aus dem Callovien von Luckow, Polen, gut erhaltene Eleganticeraten aus Ahrensburg und Bruchstücke eines Baculiten aus der Kreide von Süd-Dakota.

Dieser erste Hinweis auf eine möglicherweise auch bei den Ammonoideen ausgebildete Muralleiste bestätigte sich durch Untersuchungen vor allem an großwüchsigen Formen. Bei kleinwüchsigen Exemplaren war diese Struktur häufig durch den hohen Anteil an organischer Substanz überdeckt.

Die sichere Bestätigung, daß in dieser, der Muralleiste des *Nautilus* gleichenden Struktur, eine homologe Schalenbildung vorliegt, gaben vor allem Sonderformen wie z. B. Doppelleisten (Taf. 20, Fig. 2 u. 5). Größtenteils jedoch sind die Leisten im Querschnitt ungleichseitig dreieckig ausgebildet (Taf. 20, Fig. 3 u. 4; Taf. 21, Fig. 3—6), mit einem flacher auslaufenden adoralen Schenkel und einem stärker geneigten adapikalen Abschnitt. Der adorale Abfall dünnt sehr rasch zwischen der inneren Prismenschicht der Gehäusewand und der Perlmuttertschicht des Septums aus. Daß die Muralleiste genetisch dem vorhergehenden Septum bzw. seiner inneren Prismenschicht zuzuordnen ist, zeigt sich darin, daß die Leisten adapikal in eine dünnwandige, prismatisch strukturierte Schicht übergehen (Taf. 20, Fig. 2; Taf. 21, Fig. 4). Diese Prismenschicht ist, obwohl sie oft nur wenige  $\mu$  dick ist, bis zum nächsten Septum hin zu verfolgen. Nahe diesem verdickt sie allmählich und geht damit in das eigentliche Septum über (Taf. 20, Fig. 2). Unterschiedlich, meist jedoch im Übergangsbereich zum freien Teil des Septums, ändert diese Prismenschicht ihre Struktur und wird zur Perlmuttertschicht oder aber legt sich als durchgehende Schicht auf eine zum Septum hin sich einschiebende Perlmuttertschicht (Taf. 20, Fig. 2; Abb. 3). Strukturänderungen dieser Art, daß die Perlmuttertschicht in eine prismatisch strukturierte Schicht übergeht oder auch umgekehrt, haben wir auch beim *Nautilus* etwa an derselben Stelle. Sie deuten auf Funktionsänderungen einzelner Mantelepithelabschnitte hin. Die im Übergangsbereich in Erscheinung tretende Perlmuttertschicht (Taf. 20, Fig. 2) stellt im freien Teil des Septums den Hauptanteil der Schalensubstanz dar und wird nach außen hin nur noch von einer dünnwandigen Sphärolitschicht bzw. noch von einer dünnen Conchiolinmembran überlagert. Die strukturelle Differenzierung des Septums, bis hin zur Muralleiste, entspricht vollkommen derjenigen, die auch beim *Nautilus* zu beobachten ist. Sie stellt in ihrer gesamten Ausdehnung den Muralteil des Septums dar. Die Beobachtung, daß bei den von uns untersuchten Formen, die immerhin vier verschiedenen Gattungen angehören, die Septen jeweils auf der Muralleiste angelegt sind, deutet damit an, daß auch bei den Ammonoideen eine Subepithelial-Muskulatur ausgebildet war und diese bei der Neuanlage eines Septums eine, ja sogar die entscheidende Funktion ausübte. Als Beweis für diese Überlegung werte ich eine Beobachtung, die ich an zwei noch nicht ausgewachsenen Quenstedtoceraten machen konnte. Auf dem Steinkern der jeweils partiell aufgebrochenen Schalen waren zwei, in ihrer Form vollkommen identische Lobenlinien zu erkennen (Taf. 21, Fig. 7 und 8). Zu erkennen war auch, daß die adapikal gelegene etwas breiter war als die vordere und daß sie sich offenbar in den Steinkern hinein fortsetzte. Die vordere Lobenlinie erschien etwas

schmäler und auch heller gefärbt. Deutlich erkennbar war auch noch ein zwischen den beiden Lobenlinien ausgebildetes, sehr dünn erscheinendes Kalkhäutchen, welches den Steinkern überzog, an einzelnen Stellen jedoch aufgebrochen war. Drei, durch diese beiden Lobenlinien gelegte Dünnschliffe ergaben, daß die apikal gelegene Lobenlinie zu einem vollständigen Septum gehörte, die zweite aber nur aus einer Muralleiste bestand (Taf. 21, Fig. 9). Zwischen beiden Lobenlinien erstreckte sich eine  $3\ \mu$  dicke, z. T. unterbrochene Prismenschicht. Dieser Befund, daß der eigentlichen Lobenlinie im Abstand eines Septums eine Muralleiste vorgelagert ist, die in ihrer linearen Ausformung exakt einer echten Lobenlinie gleicht, entspricht genau dem, was wir auch in *Nautilus*-Gehäusen beobachtet haben.

Die Beobachtung zeigt, daß die Muralleiste zusammen mit dem jeweils vorhergehenden Septum ausgeschieden wurde, und zwar zu einer Zeit, als der Eingeweidesack noch nahe dem letzten, voll entwickelten Septum lagerte. Sie zeigt aber auch, und das scheint für die Morphogenese der Septen überhaupt sehr wesentlich zu sein, daß das neu zu bildende Septum auf dieser vorgelagerten Muralleiste angelegt wird.

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Ammonoideen ein der Subepithelial-Muskulatur des *Nautilus* homologes Muskelgewebe ausgebildet hatten, welches, ebenfalls einem Septenabstand entsprechend, an einer an der gesamten Gehäuseinnenwand entwickelten Leiste (Muralleiste) angeheftet war. Da kausal die Leiste dort gebildet wird, wo das Muskelgewebe ansetzt, kommt dieser Subepithelial-Muskulatur die entscheidende Bedeutung bei der Anlage der Septen zu. Von der Funktion her arretiert sie den im Apikalbereich sich lösenden und damit vorrückenden Eingeweidesack an der Muralleiste.

Die Auslängung der Kristallite zu Prismen geschieht offenbar durch die Zugbeanspruchung des myo-adhäsiven Epithels.

Wenden wir uns noch einmal der Funktion der Subepithelial-Muskulatur zu. Wie die weichteilanatomischen Untersuchungen von M. SCHMIDT (1925) und MUTVEI (1955) am rezenten *Nautilus* gezeigt haben, ist sein Eingeweidesack nur im Apikalbereich der Wohnkammer durch drei unterscheidbare Muskelepithelien mit der Gehäusewand fest verbunden. Größe wie auch Lage und Form der Ansatzfläche erlauben Aussagen über die Funktion der einzelnen Muskelgewebe. Fraglos ist diese bei den Retraktormuskeln, die an den beiden lateral liegenden großflächigen Ansatzstellen befestigt sind. Ihre laterale Lage gestattet ihnen infolge des dorsal eingebauchten Gehäuses eine optimale Kontraktion, die dazu dient, den Kopf in die Wohnkammer zurückzuziehen. Die beiden anderen Muskelgewebe, die Subepithelial-Muskulatur und die Longitudinal-Muskulatur, die beide jeweils an einer schmalen aber an der gesamten Innenfläche ausgebildeten Zone angeheftet sind, dienen der Verankerung des Eingeweidesackes in der Wohnkammer. Abgesehen von einer bandförmigen Anheftungszone am Mündungsrand sind dies die einzigen festen Verbindungen mit der Schale. Alle übrigen Flächen sind durch einen flüssigkeitsgefüllten Pallialspalt von der Gehäusewand getrennt. Sowohl von der Struktur wie auch von der Lage und Ausdehnung her kann die Muralleiste der Ammonoideen nur die Ansatzstelle für die Subepithelial-Muskulatur gewesen sein. Wahrscheinlich waren aber auch die anderen Muskelepithelien ausgebildet. Wie die Untersuchungen von JORDAN (1968) ergeben haben, könnte, entsprechend ihrer Lage, die von ihm so benannte »Haftbandstruktur« die Ansatzstelle für die Longitudinal-Muskulatur gewesen sein. Die paarigen, ebenfalls lateral gelegenen Eindrücke waren die Anheftungszone für zwei Retraktormuskeln.

Über die Orientierung und damit die Funktion sowohl der Longitudinal-Muskulatur wie auch vor allem der Subepithelial-Muskulatur geben die Untersuchungen von RAUTHER Aufschluß. Histologisch unterscheidet er ein vorderes und ein hinteres Haftband, an dem jeweils Muskelgewebe ansetzt. Am vorderen Haftband sind Längsmuskelstränge verankert, die parallel zur Gehäuseachse orientiert sind und sich adapikal

zum hinteren Haftband hin erstrecken. Diese Longitudinal-Muskulatur verliert sich aber allmählich bzw. grenzt an einen Mantelstreifen, der nur von einer feinen Querfaserung durchzogen ist. Diese ihrerseits grenzt an das hintere Haftband, an dem nun wieder eine Längsmuskulatur, nämlich die Subepithelial-Muskulatur, ansetzt. Diese erstreckt sich ausschließlich in apikaler Richtung. Das hintere Haftband liegt der Muralleiste (= mural ridge), das vordere dem "ventral annular ridge" auf. Beachtenswert erscheint noch die Beobachtung, daß die Subepithelial-Muskulatur aus Längsfaserbündeln aufgebaut ist, die sich in einem kleinen Winkel überkreuzen.

Wie die sowohl ontogenetisch wie phylogentisch sich differenzierenden Lobenlinien der Ammonoideen zu erkennen geben, kann diese Differenzierung nur eine sich vergrößernde Ansatzfläche der Subepithelial-Muskulatur bedeuten. Diese Vergrößerung ist als Funktionsverbesserung zu werten, die, wie ihre orthogenetische Entwicklung anzeigt, genetisch determiniert war. Eine Funktionsverbesserung dieser Muskulatur kann nur in

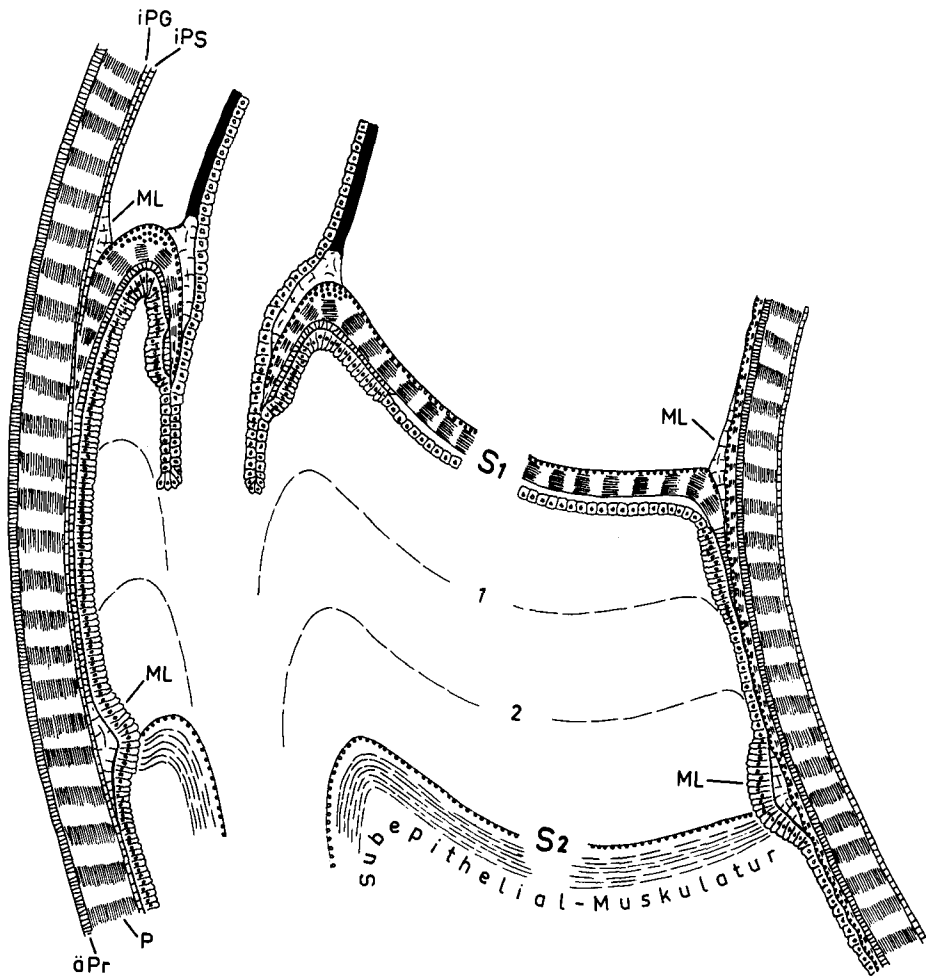


Abb. 3. Schnittbild durch den apikalen Wohnkammerabschnitt eines Ammonoideen mit letztem Septum. Eingezeichnet ist das z. T. dicht anliegende Mantelepithel und die an der Muralleiste verankerte Subepithelial-Muskulatur. Die Wachstumsstufen 1 und 2 bzw. S<sub>2</sub> sollen veranschaulichen, wie sich der apikale Mantelabschnitt in der peripheren Verankerung ausspannt.



einer Verbesserung ihrer Haft- und Haltefunktion bestanden haben, die durch eine flächenhafte Vergrößerung des Epithels erreicht wurde.

Auf die Frage nach dem auslösenden Moment für eine Verbesserung der Anheftung geben wiederum die Untersuchungen von M. SCHMIDT einen gewissen Hinweis. Wie Messungen ergeben haben, variiert der Abstand der beiden Haftbänder außerordentlich. Dabei zeigen die zahlreichen Anwachslineien des vorderen Haftbandes ein offenbar kontinuierliches Vorrücken dieser Haftbandzone sowie auch der Retraktormuskulatur an. Da das hintere Haftband stationär verankert bleibt, bis das zu bildende Septum vollständig ausgeschieden ist, gerät die quergestreifte Muskulatur unter eine, wenn vielleicht auch nur geringe Spannung. Da diese Zugspannung kontinuierlich wirkt, überträgt sich diese in dem Moment auf die Subepithelial-Muskulatur, wenn sich dieselbe aus ihrer Verankerung löst. Diese Zugspannung ist es, die die Prismen des Prismenkissens in oraler Richtung orientiert. Die unter Spannung stehende Quermuskulatur zieht in dieser Phase die Subepithelial-Muskulatur in oraler Richtung. Sobald ein Zustand der Spannungslosigkeit erreicht ist, heftet sich die Subepithelial-Muskulatur erneut an der Gehäusewand an und baut eine neue Haftzone auf. Mit großer Wahrscheinlichkeit werden zunächst Muskelfasern resorbiert bzw. neue dort gebildet, wo die neue Haftzone angelegt wird. Überträgt man diese Überlegungen auf die Ammonoideen und damit auf die Entstehung einer Lobenlinie, so liegt hier offensichtlich ein differenziertes Anwachsen von Muskelbündeln vor. Die einzelnen Bündel heften sich nicht gleichzeitig an, sondern von den Lobenbasen aufsteigend allmählich bis zu den Sattelscheiteln. Eine offensichtlich andauernde Zugspannung, ausgehend von der Longitudinal-Muskulatur, bedingt durch ein kontinuierliches Wachstum, zieht die Sattelflanken und damit die Sättel selbst in oraler Richtung auseinander. Die achsenparallele Orientierung der Inzisionen sowie die nach dem pull-off-Prinzip (SEILACHER, dieses Heft) ausgebauchten Sattelblätter lassen sich damit erklären.

Da das Haftband aber im Bereich seiner Anheftung zur Ausscheidung der Muralleiste führt, ist diese in ihrer linearen Erstreckung entsprechend geformt.

Für unsere weiteren Betrachtungen erscheint wichtig, daran zu erinnern, daß die Muralleiste in einem Abstand vor dem letzten Septum angelegt ist, der einem Septenabstand oder einem Lobenlinienabstand entspricht. Dies bedeutet anatomisch, daß hinter (adapikal) der Verankerungslinie (Muralleiste) bis zum letzten Septum noch der apikale Abschnitt des Eingeweidesackes folgt. Dieser, zwischen Muralleiste und Septum liegende kuppenförmige Teil des Eingeweidesackes löste sich in der Wachstumsphase vom Septum und wanderte adoral bis zur Verankerungslinie der Subepithelial-Muskulatur. Dort angekommen, spannte und formte sich die Manteloberfläche in der peripheren Verankerung aus, wobei eine zusätzliche Verformung noch einerseits durch einen sicher vorhandenen Druck der Pallialflüssigkeit, andererseits durch den auf dem Eingeweidesack lastenden hydrostatischen Druck zu erwarten ist. Sobald die Verspannung einen stationären Zustand erreicht hatte, erfolgte zunächst eine flächenhafte Absonderung der Conchiolinschicht, die anschließend von kalkiger Substanz unterlagert wurde. Damit aber lagerte ein neues Septum dieser Muralleiste auf. In zweierlei Hinsicht kam somit der Subepithelial-Muskulatur eine entscheidende Funktion bei der Neuanlage eines Septums zu:

1. determinierte sie den Abstand zum letzten Septum,
2. prägte sie mit ihrer Verankerung an der Gehäuseinnenwand die periphere Ausformung des Septums.

Sie übertrug gewissermaßen stempelartig ihre Form auf das Mantelepithel, welches sich in seiner Verankerung ausspannte. Die Ausspannung erfolgte durch Kontraktion der Subepithelial-Muskulatur.

Die Morphogenese der Septalfläche hing somit von den Zuständen unterschiedlicher Spannung bedingt durch die geometrische Verteilung der Loben- und Sattелеlemente ab. Das Wellenmuster in der Septalfläche wurde damit in erster Linie determiniert von der Zahl und der Lage der Loben- und Sattелеlemente. Da sowohl ihre Zahl wie auch ihre Lage genetisch fixiert war, orientierten sich ihre Achsen nicht nach den statischen Erfordernissen bestimmter Windungsquerschnitte, sondern nach dem Verteilungsmuster der Loben- und Sattелеlemente.

Im Anschluß an diese Ausführungen erhebt sich die Frage, ob die Vermehrung von Loben- und Sattелеlementen und ihre Zerschlitzzung einen statischen Vorteil, wie er von SCHINDEWOLF (1972), MUTVEI und SEILACHER (in diesem Heft) gesehen wird, hatte. Die Erkenntnis, daß die Morphogenese der Septalfläche von der Subepithelial-Muskulatur ausging, deren Funktion in der Verankerung lag und deren Differenzierung eine Verbesserung der Adhäsivfunktion darstellte, macht deutlich, daß die Wellung der Septalfläche sicher nicht den statischen Erfordernissen folgte. Damit erklärt sich auch die von SCHINDEWOLF (1972) und WIEDMANN (1972) schon erkannte Regellosigkeit der Wellenmuster bei gleichen Windungsquerschnitten. Die orthogenetische Differenzierung der Lobenlinie ist somit Ausdruck einer sich differenzierenden Subepithelial-Muskulatur, die ihr Muster auf die adoral wandernde Manteloberfläche übertrug.

## D. Diskussion

Der von SEILACHER (in diesem Heft) diskutierte Modellversuch deckt sich in einzelnen Phasen durchaus mit unseren Vorstellungen, so z. B. darin, daß sich der apikale Mantelabschnitt in einer peripheren Verankerung ausspannt und daß während dieses Vorganges die Ausformung der Sattelblätter nach dem pull-off-Prinzip erfolgen kann. Das Vorhandensein der Muralleiste auch im Bereich der Sattelblätter zeigt aber an, daß auch hier, d. h. zwischen den Fixpunkten, myo-adhäsives Epithel entwickelt war. Diese dynamische Veränderung erfährt nach unserer Vorstellung allerdings die Subepithelial-Muskulatur in Form einer aktiven Zugbeanspruchung durch die Longitudinal-Muskulatur schon zu einem Zeitpunkt, wenn das Mantelepithel dem letzten Septum noch anlagert. Unter dem Einfluß einer permanent wirkenden Zugbeanspruchung vollzieht sich, bedingt durch eine ungleichzeitig ablaufende Anheftung von Faserbündeln, die Ausformung der Lobenlinie. Das auf diese Weise entstehende Fixpunkt muster ist jedoch genetisch determiniert, wie die definierte Form der Loben- und Sattелеlemente zeigt. Der Replikationsprozeß aber, darin weichen unsere Vorstellungen voneinander ab, setzt schon im Laufe der Anlage eines Septums, d. h., wenn etwa ein Drittel des Septums bereits mineralisiert ist, ein. Nämlich dann schon löst sich die Subepithelial-Muskulatur aus ihrer letzten Verankerung, dem Prismenkissen, und repliziert am oralen Ende des Muralteils. Die im Bereich ihrer Verankerung ausdifferenzierte Subepithelial-Muskulatur überträgt diese Form stempelartig auf das zu einem späteren Zeitpunkt nachrückende Mantel-epithel, welches sich in dieser Verankerung ausspannt.

## E. Conclusions

Research into the structure of the shell of *Nautilus pompilius* has shown that the sutural infillings are identical with the mural ridge in the rear section of the living chamber. This mural ridge makes up the end of the mural section of each septum. Every new septum is thereby laid upon the mural ridge of the preceding septum. But since the subepithelial muscles are anchored on this mural ridge, they obviously become de-

cisively important in the creation of a new septum. The subepithelial muscles bind the rear section of the intestinal sack to the mural section of the last septum and thereby to the wall of the living chamber. At the creation of a septum, the rear section shifts adorally until it stretches itself in the mooring of the subepithelial muscles. The septa are herewith laid upon the mural ridges.

The same sutural infillings, with the same form and structure may be observed in the ammonioidea. The mural ridge which lies in the living chamber in front of the last suture line and which exhibits exactly the same linear form as the suture line, shows that the ammonioidea also had subepithelial muscles. But this proves that the subepithelial muscles were divided into folds in the area where they were anchored. Folding probably served to better bind the muscles to the wall. In this wave-shaped mooring the apical mantle-epithel stretched itself during shifting. The forming of the septal surface succeeded thereafter through this stretching. Only after this did the creation of the new septum occur.

### Literatur

- APPELLÖF, A. (1893): Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studien über den Bau und das Wachstum. — Kongl. Sevenska Vetensk. Akad. Handlingar, **25**, 7, Stockholm.
- BLIND, W. (1974): Die onogenetische Entwicklung von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläontographica A (im Druck).
- EICHLER R. & RISTEDT, H. (1966): Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläont. Z. **40**, 173—191, 4 Abb., 2 Taf., Stuttgart.
- MUTVEI, H. (1957): On the relations of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids. — Ark. Mineral. Geol., **2**, 10, 219—254, Stockholm.
- PFAFF, E. (1911): Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. — Jber. niedersächs. geol. Ver., **4**, 208—223, 11 Abb., Hannover.
- RUZHENCEV, V. E. (1946): Evolution and functional significance of the septa in ammonites. — Bjull. Akad. Nauk SSSR, otd. biol., 1946, 675—706, 12 Abb., Moskva. (Russ. m. engl. Zsf.).
- (1962): Mollusken-Kopffüßler. I. Nautiloidea, Endoceratoidea, Aktinoceratoidea, Baktritoidea, Ammonoidea (Agoniatitida, Goniititida, Clymeniida). — 438 S., 12+143+12+21+6+187 Abb., 1+44+7+3+3+32 Taf., Moskva. (Russ.)
- SCHINDEWOLF, O. H. (1972): Über Clymenien und andere Cephalopoden. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, math.-nat. Kl., 1971, **3**, 1—89, Wiesbaden.
- SCHMIDT, M. (1925): Ammonitenstudien. — Fortschr. Geol. Paläont., **10**, 275—363, 35 Abb., 3 Taf., Berlin.
- WESTERMANN, G. E. G. (1956): Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., **103**, 233—279, 9 Abb., 3 Beil., Stuttgart.
- (1958): The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. — Geol. Mag., **95**, 441—455, 4 Abb., Hertford, Herts.
- (1965): Septal and sutural patterns in evolution and taxonomy of Thamboceratidae and Clydoniceratidae (M. Jurassic, Ammonitina). — J. Paleont., **39**, 864—874, 4 Abb., Taf. 101—102, Tulsa, Okla.
- (1971): Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. — Life Sci. Contr. R. Ontario Mus., **78**, IV+39 S., 17 Abb., Toronto.
- WIEDMANN, J. (1972): Ammoniten-Nuklei aus Schlammproben der nordalpinen Obertrias. — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., **21**, 561—622, Innsbruck.

Manuskript bei der Schriftleitung eingegangen am 20. 12. 1974.

## Tafelerklärungen

## Tafel 20

Fig. 1. Muralleiste (ML) (ventral) von *Nautilus pompilius*, der inneren Prismenschicht (iP) der Gehäusewand aufgelagert; ihr aufgelagert ist die äußere Prismenschicht (aP) (= sphärolitisch prismatische Schicht), das sich anschließende Prismenkissen (Pk) und die Perlmuttertschicht des folgenden Septums;  $\times 330$ .

Fig. 2. Muralleiste (Doppelleiste) eines *Quenstedtoceras* sp. auf der inneren Prismenschicht der Gehäusewand. Ihr aufgelagert ist das nächste Septum mit der äußeren Prismenschicht, einer ausdünnenden Perlmuttertschicht und der inneren Prismenschicht;  $\times 680$ .

Fig. 3. Sehr breit entwickelte Muralleiste eines *Baculites* sp. mit aufgelagertem Septum; innere Prismenschicht sehr dickwandig: typisch für Sattelblätter;  $\times 300$ .

Fig. 4. Ausschnitt aus Fig. 3, mit Muralleiste und ihr aufgelagerter Sphärolit-Schicht;  $\times 470$ .

Fig. 5. Muralleiste (Doppelleiste) von *Nautilus pompilius* mit aufgelagertem Septum;  $\times 160$ .

## Tafel 21

Fig. 1 und 2. Muralleisten von *Nautilus pompilius*, im Querschnitt dreieckig, mit aufgelagerten Septen;  $\times 325$ .

Fig. 3. Septum eines *Quenstedtoceras* sp. mit anschließender Siphonaldute (ventral), der Muralleiste aufgelagert. Äußere Prismenschicht sehr dickwandig, unterlagert von Perlmuttertschicht, die in eine dünnwandige Prismenschicht übergeht;  $\times 250$ .

Fig. 4. Ausschnitt aus Fig. 3; der inneren Prismenschicht der Gehäuswand aufgelagert ist die Muralleiste;  $\times 470$ .

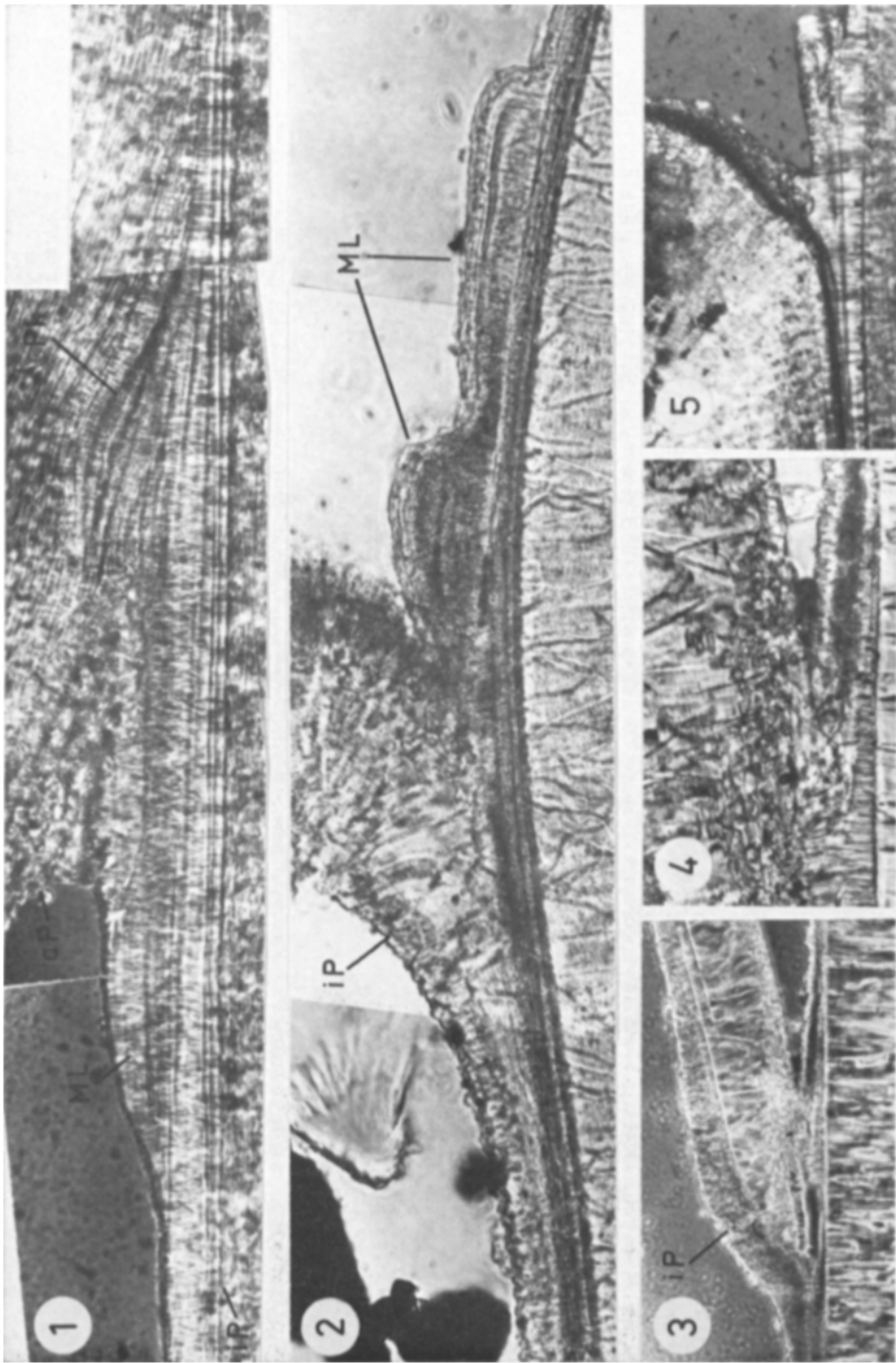
Fig. 5. Muralleiste eines *Baculites* sp. mit aufgelagertem Septum, dessen innere Prismenschicht wiederum dickwandig entwickelt ist (Sattelblatt);  $\times 200$ .

Fig. 6. Ausschnitt aus Fig. 5; Muralleiste mit aufgelagertem Septum;  $\times 470$ .

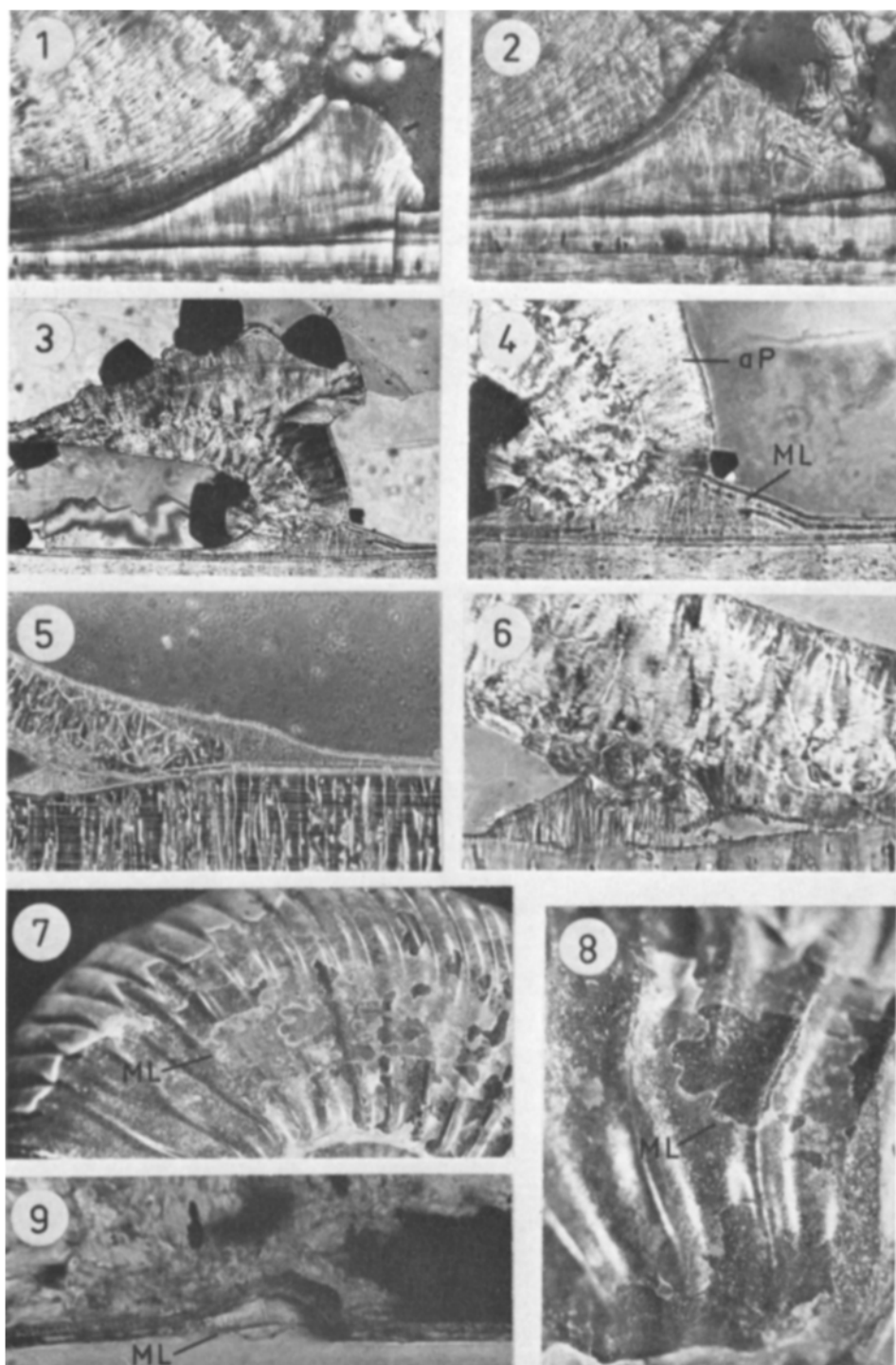
Fig. 7. Lobenlinie eines *Quenstedtoceras* sp. mit vorgelagerter Muralleiste;  $\times 4$ .

Fig. 8. Muralleiste eines *Quenstedtoceras* sp., der Lobenlinie entsprechend ausgeformt;  $\times 10$ .

Fig. 9. Querschnitt durch die in Fig. 8 abgebildete Muralleiste, die in eine prismatische Innenschicht übergeht;  $\times 700$ .



Tafel 20



Tafel 21

(01)

СОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ

## НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЕ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ (ВЦН)

- (02) № периода Э-52489 (11) Рег. № \_\_\_\_\_
- (03) III. (12) УДК \_\_\_\_\_  
Город организации-переводчика
- (05) Дата выполнения перевода II.10.83 (13) Рубрика ГАСНТИ 38
- (06) Иностр. язык 475 (нем.) (14) \_\_\_\_\_ (15) \_\_\_\_\_  
организация-хранитель перевода
- (07) Переводчик ЯНБУХТИН Т.К. (16) I (ст. из журн.) (17) 570 (рус.)  
вид переводящего материала язык перевода
- (08) Научный редактор \_\_\_\_\_ (18) Кол-во стр. перевода 26  
(19) Кол-во ил. перевода 17  
(20) Объем перевода, уч.-изд. л. 0,99
- (21) Автор(ы) на рус. яз. Блинд В.
- (22) О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОМ НАЗНАЧЕНИИ  
заглавие на русском языке  
ПЕРЕГОРОДОЧНОЙ (ЛОПАСТНОЙ) ЛИНИИ У АММОНОИДЕЙ
- (23) Причинные и временные связи между развитием лопастной линии,  
реферат (аннотация)  
муральных гребней и субэпителиальной мускулатуры аммонойд.
- (24) Аммонойды, лопастная линия, назначение, происхождение  
ключевые слова

- (31) Автор(ы) на иностр. яз. Blind W.
- (32) Über die Entstehung und Funktion der Lobenlinie bei Ammonoideen  
заглавие на иностр. языке
- (33) \_\_\_\_\_  
полное название организации (коллектива); официальная аббревиатура назв.
- (34) \_\_\_\_\_  
полное назв. конференции или др. мероприятия, номер; офици. аббревиатура, назв., номер
- (35) Paläontologische Zeitschrift  
полное название источника; официальная аббревиатура назв. журнала
- (36) \_\_\_\_\_  
обозначение серии; заглавие серии
- (37) Stuttgart; ; ФРГ (41) 3  
город издания; город проведения мероприятия: страна номер, дата выпуска
- (38) 1975 (42) 254-267  
дата издания; дата проведения мероприятия страницы
- (39) Том 49 (43) \_\_\_\_\_  
номер переиздания; характер переиздания

Проверил контрольный редактор (фамилия, инициалы разборчиво):

# О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНОМ НАЗНАЧЕНИИ ПЕРЕГОРОДОЧНОЙ (ЛОПАСТНОЙ) ЛИНИИ У АММОНОИДЕЙ

Блинд В. х)

## Краткое содержание

В связи с тем, что с одной стороны, септы расположены на муральных гребнях и, с другой стороны, к муральному гребню прикреплена субэпителиальная мускулатура, именно эта мускулатура определяет положение и форму новой перегородки. Морфогенез септальной поверхности осуществляется путём натяжения мантийного эпителия в образованном субэпителиальной мускулатурой закреплении.

## Вступление

Результат данных исследований вытекает из познания того, что различно структурированные слои раковины *Nautilus pompilius* образовались в функциональной зависимости от определенных участков мантийного эпителия. Это относится как к внешней оболочке, так и прежде всего к септальным образованиям. В связи с тем, что раковины аммоноидей характеризуются сопоставимым строением с соответствующим дифференцированием структуры, исходя из структуры, были сделаны заключения об определенных эпителиях, а вместе с тем и об их функциональном назначении в ходе обособления перегородок.

То, что исследования структуры раковины могут быть проведены лишь на отлично сохранившемся ископаемом материале, ясно само по себе. Этим, однако, я в значительной степени обязан г-ну Дитлю

---

х) Д-р В.Блинд, Геолого-палеонтологический институт университета Гисена, 63 Гисен, Ландграф-Филипп-платц 4-6 (ФРГ).



из Государственного музея естествознания в Штутгарте и г-ну проф. д-ру Зейлахеру, Тюбинген, с которым я, кроме того, неоднократно и плодотворно обсуждал стоящую передо мной проблему.

#### А. Вводные замечания

Область обитания современных *Nautilus* показывает нам, что две существенные и определяемые физическими факторами функции его раковины заключаются в том, чтобы, с одной стороны, противостоять гидростатическому давлению и, с другой стороны, регулировать его подвижность. Как показали опыты (Denton, Gilpin-Brown 1966), раковина *Nautilus* разрушается лишь при давлении 70 атм. Эти наблюдения послужили основой для рассмотрения функций его септальных образований преимущественно со статической точки зрения. Э. Прафф (1911)<sup>5</sup>, который впервые провел опыты и расчёты на септах наутилуса, перенес эти результаты и на раковины аммонойд. Тем самым он впервые подверг их функциональному рассмотрению.

При условии предположения, что аммонойдеи не опустились до столь глубоких регионов, о чем свидетельствуют экологические и биофациальные наблюдения, раковина современных *Nautilus* представляет собой единственный объект для получения статических представлений о раковинах с такой архитектурой. Определенное предубеждение в отношении современных *Nautilus* и проводимых сопоставлений с раковинами аммонойд относится в основном к консервативному облику формы его септальных образований. Однако в связи с тем, что мы определенно знаем, что *Nautilus* проникает на глубину по меньшей мере 400 м, его выпуклые к вершинке и слабо дифференцированные к периферии перегородки должны быть достаточными, чтобы противостоять господствующему на больших

морских глубинах гидростатическому давлению. Столь бедную элементами перегородочную (лопастную) линию, какую имеет *Nautilus*, можно найти лишь у наиболее древних аммоноидей. Ортогенетически направленное развитие аммоноидей привело, однако, к заметному умножению перегородочных и седловинных элементов. Своим характерным морфологическим обликом они далеко вдаются в септальные поверхности, в большинстве случаев соединяются с корреспондирующими элементами и образуют волнистый узор. Главным образом в работах Вестермана (Westermann 1956, 1958, 1965, 1971)<sup>10-13</sup> такие узоры в соответствии с распределением осей соотносятся с поперечными сечениями оборота и тем самым статически интерпретируются. Как Шиндевольф (Schindewolf 1972)<sup>8</sup>, так и Видеман<sup>14</sup> показали, что между количеством и ориентировкой осей на определенных участках оборотов отсутствуют какие-либо связи, но при соответствующих морфологических изменениях сохраняется генетически фиксированный узор распределения.

Если в соответствии с представлениями Вестермана (Westermann 1956, 1958, 1971)<sup>10,11,13</sup> и Руженцева (Ruzhencev 1946, 1962)<sup>6,7</sup> предположить в волнистой форме отражение статического улучшения, то одновременно встает вопрос — за счёт чего? Как мы можем принять для большей части аммоноидей, эти формы обитали на значительно меньших морских глубинах, чем современный наutilus. Сомнения в преимущественно статической функции этих волнистых изгибов подкрепляются наблюдением, описанным Вестерманом (Westermann 1971)<sup>13</sup> и подтвержденным собственными исследованиями. В противоположность статическим представлениям, толщина септ к перегородочной линии не увеличивается, а уменьшается. При соответствующей нагрузке давлением как стенки раковины, так и септальной поверхности, передаваемое через мягкое тело давление или растяже-

ние нагружает прежде всего периферические части перегородки.

Если мы еще учтем при рассмотрении далеко заходящую дифференциацию перегородочной (лопастной) линии в форме ее дополнительного рассечения, то и в ней можно увидеть функциональное преимущество. Шиндевольф (Schindewolf 1972)<sup>8</sup> и Мутвей (Mutvei, в данном номере журнала) видят его в том, что края септ вследствие этого прикреплены к более внутренней части стенки раковины, что повышает сопротивляемость раковины.

Возможно, таким рассечением должен был компенсироваться статический недостаток утоняющейся к периферии септальной стенки?

Эти рассуждения не должны создавать впечатление того, что септальные образования выполняют лишь второстепенную гидростатическую функцию. Нет никаких сомнений в том, что должно восприниматься передаваемое от мягкого тела на перегородку гидростатическое давление. В этом и должна заключаться главная функция соответственно последней перегородки. Под вопросом остается лишь одно — действительно ли образование перегородки и седла и их достаточно далеко заходящая дифференциация должны обеспечивать статическое улучшение относительно воздействующего на стенку раковины давления. Действительно ли аммоноидеи обитали в условиях глубокого моря, как это пытается доказать Мутвей (Mutvei, в данном номере журнала)? Почему аммоноидеи не отреагировали на высокое давление соответствующим утолщением стенок их раковин? Почему внешняя оболочка аммоноидей при примерно одинаковой величине раковины с *Nautilus* по толщине составляет лишь половину таковой у *Nautilus*? Или же у аммоноидей изменился физиологический управляющий механизм? Развитие отдельных слоев оболочки наутилуса по толщине, а именно внешнего призматического слоя,

как и перламутрового слоя точно соответствует ступенчатым изменениям изотопного отношения  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  в раковине (Eichler, Ristedt 1966). Эти изменения отражают про-

исшедший в ходе онтогенетического развития ступенчатый переход форм на большие морские глубины. Под воздействием физиологического управления толщина отдельных слоев раковины приспособляется к возрастающему гидростатическому давлению.

О том, что формирование облика перегородок, особенно у аммонидей, определяется не только этой функцией, но в ней проявляется имплицитованная генетическая компонента, свидетельствуют, с одной стороны, ортогенетическое развитие перегородочных линий и, с другой стороны, результаты описанных ниже исследований.

### Б. Структура перегородки у *Nautilus*

Описываемая ниже интерпретация возникновения перегородочной (лопастной) линии является результатом весьма обширных исследований, которые я провел на многочисленных раковинах современных форм *Nautilus*. При этом особое внимание уделялось дифференциации раковины и её различных слоёв или различным структурным изменениям, проявляющимся на определенных местах раковины. Имеющаяся еще у *Nautilus* возможность соотношения определенных эпителиальных участков мантии с различно структурированными слоями привела к получению далеко идущего вывода о том, что все призматически структурированные слои как в стенке раковины, так и в септальных образованиях выделились из миоадгезивных эпителиальных участков. С точки зрения функции это означает, что на участке призматически структурированных слоёв имеется прочное соединение мускульного эпителия с раковиной. Эти соотношения могут быть очень точно доказаны в задней части жилой камеры, так как там развиты широкие поля втягивающих мускулов и узкие прикрепительные связки субэпителиальной мускулатуры и продольной мускулатуры.

Оба последних эпителия начинаются соответственно на призматически структурированном гребне, который Мутвей (Mutvei 1955) назвал "ventral annular ridge" или "mural ridge".

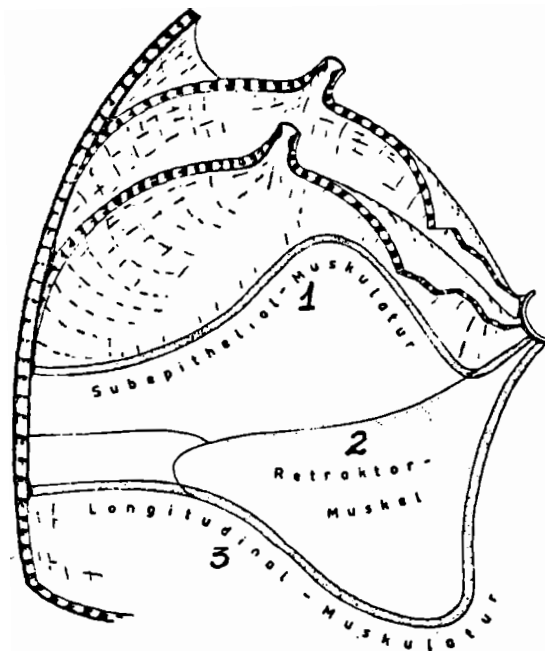
То, что оба эпителия прикреплены к этим гребням, подтверждают также гистологические исследования М.Раутера и М.Шмидта (Rauter, Schmidt 1925). Субэпителиальная мускулатура, названная Шмидтом септальной мускулатурой, размещается у задней связки, которая, со своей стороны, располагается на муральном гребне. На его рис.24 эта связка, как и муральный гребень располагаются вплотную к перегородке. Это характерно для взрослых экземпляров, последняя перегородка которых имеет сравнительно короткую муральную часть. Следствием этого является известное сжатие (вытеснение) септ.

Особого внимания заслуживает апикально расположенный гребень (= mural ridge), так как он в виде некоторого вспучивания расположен у адорально утоненной муральной части последней перегородки. Структурная дифференциация на граничном участке перегородки и гребня позволяет с дорсальной стороны различить, что выклинивающийся перламутровый слой перегородки перекрывается утолщающимся к гребню внутренним призматическим слоем. С вентральной стороны, где муральная часть выражена соответственно длиннее, переходящий со свободной части перегородки перламутровый слой постепенно переходит в призматически структурированный слой, со своей стороны накладывающийся на внутренний призматический слой стенки раковины. Оба призматически структурированных слоя отчётливо прослеживаются как таковые до следующей перегородки. Сразу перед ней призматический слой перегородки утолщается вначале медленно, а затем очень сильно до мурального гребня (табл.20, фиг.1). Пос-

ледний, как видно из рисунка, сплошь призматически структурирован. Примерно с середины на нем располагается вначале сферулитовый слой следующей перегородки, а затем призматически структурированное подушкообразное утолщение. Этот гребень, который я называл муральным гребнем, наблюдается у всех онтогенетически более молодых перегородок. Он располагается, за исключением раннеонтогенетического дорсального участка, исключительно в угле налегания соответственно следующей перегородки. Кроме как в угле налегания я мог наблюдать этот муральный гребень, особенно чётко выраженный у молодых экземпляров, в задней части жилой камеры. Он находится там перед последней перегородкой на расстоянии, точно соответствующем одному расстоянию между перегородками и в виде сплошного гребня точно обозначает ход лопастной линии. Между муральным гребнем и перегородкой развит "светлый слой", представляющий упомянутый выше призматический слой. Это представленное тремя экземплярами состояние развития, с одной стороны, а также, и прежде всего, структурная дифференциация, с другой стороны, позволяют установить, что муральный гребень относится к предшествующей перегородке и закладывается одновременно с ней. В онтогенетическом отношении это показывает, что последующая перегородка закладывается на этом муральном гребне.

Принадлежность этого гребня ранее не была правильно понята; в большинстве случаев принималось, что в этом утолщении проявляется вторичное заполнение (= заполняющая масса угла предыдущей камеры *Appellöf* 1893). Наблюдение того факта, что, с одной стороны, соответственно последующая перегородка закладывается на адорально нисходящей части мурального гребня и, с другой стороны, сам муральный гребень для соответственно последней перепо-

родки образует поверхность закрепления субэпителиальной мускулатуры, свидетельствует о том, что при заложении новой перегородки эта мускулатура выполняла, очевидно, решающую функцию. Это предположение подтверждается тем, что на месте, где на муральном гребне закладывается перегородка, располагается промежуточное призматически структурированное подушкообразное утолщение (табл.20, рис.1), указывающее на закрепление субэпителиальной мускулатуры во время нового заложения перегородки (см.рис.2).



—Рис.1. Изображен апикальный участок жилой камеры с тремя миоадгезивными эпителиями. Субэпителиальная мускулатура налегает на муральном гребне (mural ridge), продольная мускулатура — на вентральном гребне (ventral annular ridge). Все призматически структурированные слои показаны черным цветом:  
1 — субэпителиальная мускулатура; 2 — втягивающий мускул; 3 — продольная мускулатура

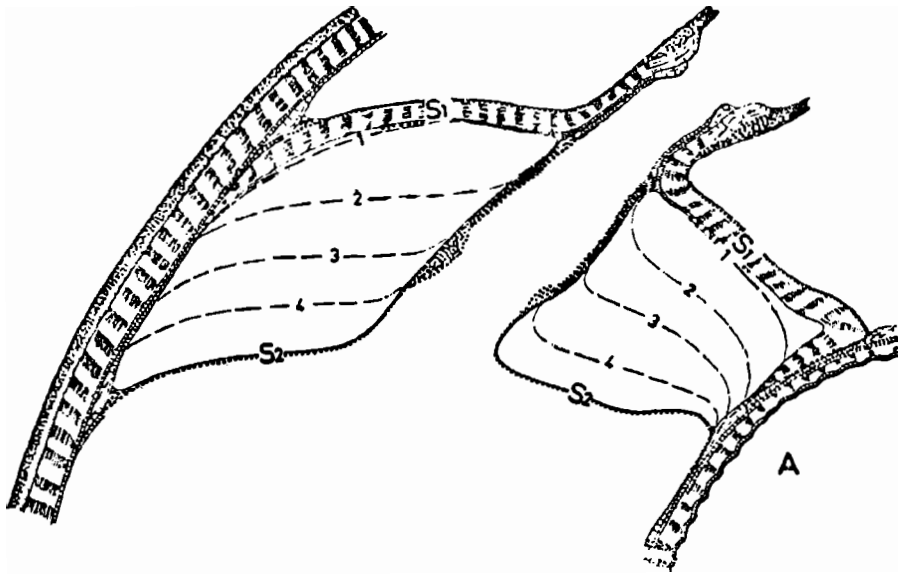


Рис.2. Сечение апикального участка жилой камеры *Nautilus pompilius* с последней перегородкой и муральным гребнем. Ступени роста I-4 или S<sub>2</sub> показывают, как апикальный участок мантии перемещается до мурального гребня или остаётся закрепленным там с помощью субэпителиальной мускулатуры

Ориентировка призм в этом призматическом подушкообразном утолщении позволяет различить направление натяжения субэпителиальной мускулатуры. Так как призматическое подушкообразное утолщение непосредственно примыкает к сферулитовому слою и оба они перекрываются толстостенным перламутровым слоем перегородки, субэпителиальная мускулатура на ранней стадии заложения перегородки должна была высвободиться из этого закрепления. Однако, так как вещество раковины выделяется только из мантийной поверхности, остается под вопросом, что апикальный участок мантии так далеко должен был переместиться в оральном направлении, чтобы достичь места, где закладывается новая перегородка. Эта позиция периферическая, однако она достижима там, где расположен мураль-



ный гребень или там, где к гребню прикреплена субэпителиальная мускулатура.

Очевидно, субэпителиальная мускулатура своим закреплением на внутренней стороне раковины маркирует то место, где закладывается новая перегородка. В связи с тем, что муральный гребень генетически образуется как результат соответствующего усилия натяжения со стороны субэпителиальной мускулатуры, последняя выполняет решающую функцию при заложении перегородок.

### В. Структура перегородки аммоидей

Первые исследования одного экземпляра *Leiosceras opalinum* с сохранившейся раковиной свидетельствуют о том, что как внешняя оболочка, так и прежде всего септальные образования имеют сопоставимое с раковиной наutilusа строение. Особое внимание привлекал отчётливо выделяющийся по форме и структуре элемент раковины, располагавшийся в виде "заполняющей массы" в угле налегания перегородки. Этот элемент, имеющий в сечении приблизительно треугольную форму, призматически структурированный, напоминает муральный гребень наutilusа. Подтверждением этого наблюдения явились имевшиеся у меня в отличной сохранности квенштедтоцераты из келловей района Лукова в Польше, хорошо сохранившиеся элегантицераты из Аренисбурга, а также обломки бакулита из меловых пород Южной Дакоты.

Это первое указание на возможное наличие мурального гребня и у аммоидей подтвердилось при изучении прежде всего крупных форм. У мелких экземпляров эта структура часто была перекрыта из-за большого количества органического вещества.

Надежное подтверждение того, что в этой сходной с муральным гребнем наutilus структуре представлено гомологичное образование раковины, дали прежде всего специальные формы, например двойные гребни (табл.20, фиг.2 и 5). Однако в большей части гребни в сечении выглядят неравносторонне треугольными (табл.20, фиг.3 и 4; табл.21, фиг.3-6) с полого оканчивающимся адоральным выступом и более сильно наклоненным адапикальным участком. Адоральный спад очень быстро утоняется между внутренним призматическим слоём стенки раковины и перламутровым слоем перегородки. То, что муральный гребень генетически относится к предыдущей перегородке или к ее внутреннему призматическому слою выражается в том, что гребни адапикально переходят в тонкостенный призматически структурированный слой (табл.20, фиг.2; табл.21, фиг.4). Этот призматический слой, хотя его толщина очень часто составляет несколько микронов, прослеживается до следующей перегородки. Вблизи последней он постепенно утолщается и переходит тем самым в собственно перегородку (табл.20, фиг.2). Структура этого призматического слоя изменяется различно, но в основном на участке перехода к свободной части перегородки, и он переходит в перламутровый слой или же накладывается в виде сплошного слоя на придвигающийся к перегородке перламутровый слой (табл.20, фиг.2, рис.3). Структурные изменения такого рода, выражающиеся в переходе перламутрового слоя в призматически структурированный слой или наоборот, мы наблюдаем у наutilus примерно на этом же месте. Они свидетельствуют о функциональных изменениях отдельных участков мантийного эпителия. Появляющийся на участке перехода перламутровый слой (табл.20, фиг.2) представляет собой на свободной части перегородки основную составляющую вещества раковины и перекрывается во внешнюю сторону лишь тонкостенным сферулитовым слоем

или еще тонкой конхиолиновой мембраной. Структурная дифференциация перегородки вплоть до мурального гребня полностью соответствует таковой, наблюдаемой у наutilusа. На всем своем протяжении она представляет муральную часть перегородки. Наблюдение, заключающееся в том, что у изученных нами форм, которые все же относятся к четырем различным родам, перегородки заложены на муральном гребне, свидетельствует о том, что и у аммоидей была выражена субэпителиальная мускулатура и что она при заложении новой перегородки даже играла решающую роль. В качестве доказательства этого утверждения я интерпретирую наблюдение, которое мне удалось сделать на двух еще не совсем выросших квенштедтоцератах. На внутреннем ядре соответственно частично разрушенных раковин были видны две по форме совершенно идентичные лопастные линии (табл.2I, фиг.7 и 8). Было также видно, что расположенная апикально линия была несколько шире, чем передняя, и что они очевидно продолжались во внутреннее ядро окаменелости. Передняя лопастная линия казалась несколько уже и была светлее окрашена. Была также отчетливо видна расположенная между обеими лопастными линиями и кажущаяся очень тонкой известковая корочка, окружающая внутреннее ядро, но в нескольких местах разрушенная. Три прозрачных шлифа, изготовленные через эти лопастные линии, показали, что апикально проходящая лопастная линия относится к полной перегородке, а вторая состоит лишь из мурального гребня (табл.2I, фиг.9). Между обеими лопастными линиями протягивался частично прерывающийся призматический слой толщиной 5 мк. Этот факт - что собственно лопастной линии на расстоянии одной перегородки предшествует муральный гребень, который по своему линейному облику точно соответствует настоящей лопастной линии, -

соответствует тому, что мы наблюдали и на раковинах *Nautilus*

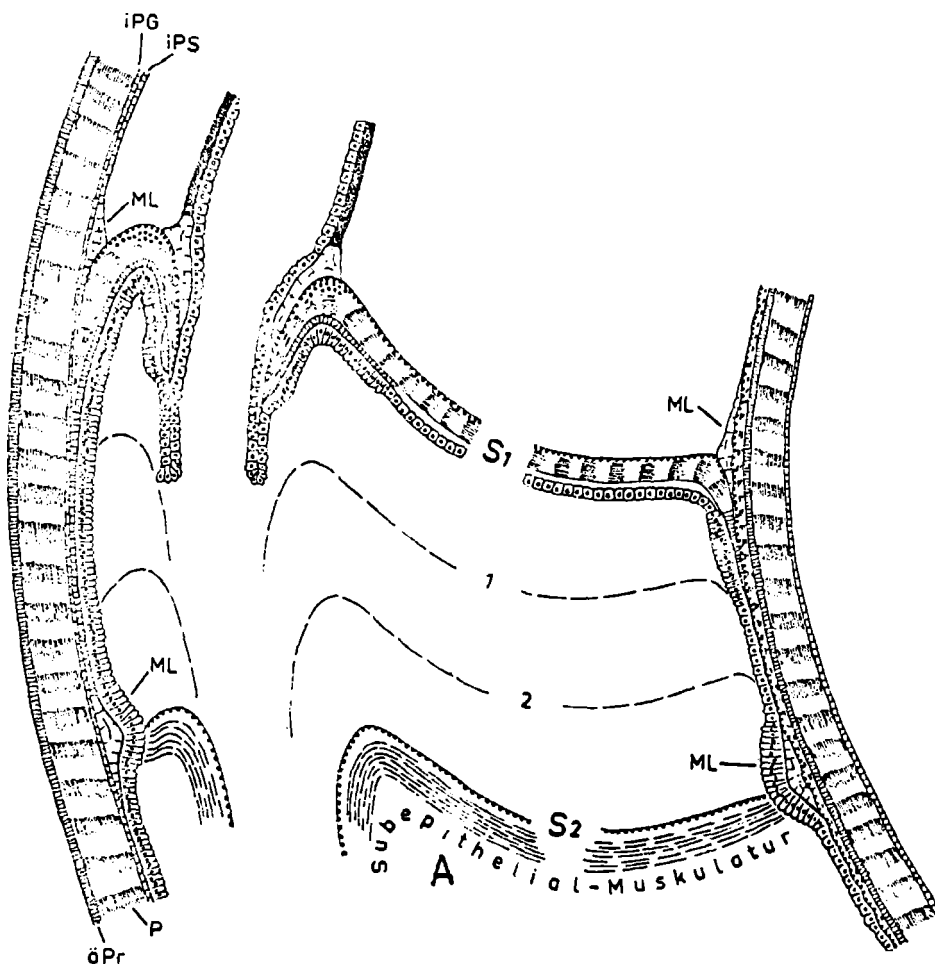


Рис.3. Сечение апикального участка жилой камеры аммонойдеи с последней перегородкой. Изображен частично плотно прилегающий мантийный эпителий и закрепленная на муральном гребне субэпителиальная мускулатура. Ступени роста I и 2 или S<sub>2</sub> показывают, как натягивается апикальный участок мантии в периферийном закреплении:

А — субэпителиальная мускулатура

Наблюдение показывает, что муральный гребень выделился вместе с соответственно предшествующей перегородкой, а именно ко времени, когда мешок с внутренностями располагался еще вблизи последней полностью развитой перегородки. Оно показывает также,

и это представляется весьма существенным для морфогенеза перегородок, что новообразующаяся перегородка закладывается на этом подстилающем муральном гребне.

В целом можно сказать, что у аммоноидей была развита гомологичная субэпителиальной мускулатуре наутилуса мускульная ткань, которая, также в соответствии с расстоянием между септами, была прикреплена к развитому на всей внутренней стенке раковины гребню (муральному гребню). В связи с тем, что причинно гребень развивается там, где начинается мускульная ткань, эта субэпителиальная мускулатура имеет решающее значение при заложении перегородок. С точки зрения функционального назначения она арретирует на муральном гребне отделяющийся на апикальном участке мешок с внутренностями.

Удлинение кристаллитов до прива происходит, очевидно, под воздействием усилий натяжения миоадгезивного эпителия.

Обратимся еще раз к функции субэпителиальной мускулатуры. Как показали анатомические исследования М.Шмидта (1925)<sup>9</sup> и Мутвея (Mutvei 1955) на мягких частях современных *Nautilus*, мешок с внутренностями только в апикальной части жилой камеры прочно соединен со стенкой раковины с помощью трёх различных один от другого мускульных эпителиев. Размеры, положение и форма площади прикрепления позволяет сделать выводы о функции отдельных мускульных тканей. Она несомненна для втягивающих мускулов, прикрепленных на обеих горизонтально расположенных широких местах закреплений. Их горизонтальное положение вследствие дорсально вздутой раковины обеспечивает оптимальное сжатие, служащее для втягивания головы в жилую камеру. Обе другие мускульные ткани — субэпителиальная мускулатура и продольная мускулатура, зак-

крепленные соответственно на узкой, но развитой на всей внутренней поверхности зоне, — служат для закрепления мешка с внутренностями в жилой камере. За исключением лентообразной зоны прикрепления у края устья, это единственные прочные соединения с раковиной. Все остальные поверхности отделены от стенки раковины заполненной жидкостью мантийной щелью. Как по структуре, так и по положению и протяженности муральный гребень аммоидей мог быть лишь местом закрепления субэпителиальной мускулатуры. Возможно, были развиты и другие мускульные эпителии. Как показали исследования Джордана (Jordan 1968), названная им "структура ленточного закрепления" в соответствии с ее положением могла являться местом закрепления продольной мускулатуры. Парные, располагавшиеся также горизонтально отпечатки были зонами прикрепления для двух вытягивающих мускулов.

Важные данные об ориентировке и о функции как продольной мускулатуры, так и прежде всего субэпителиальной мускулатуры получены в исследованиях Раутера. В гистологическом отношении он различает переднюю и заднюю прикрепительные связки, на которых прикреплена соответствующая мускульная ткань. На передней прикрепительной связке закреплены продольные мускульные ветви, ориентированные параллельно оси раковины и адиапикально вытягивающиеся к задней прикрепительной связке. Эта продольная мускулатура постепенно теряется или ограничивается мантийной полосой, пронизанной лишь тонкой поперечной волокнистостью. Она, в свою очередь, ограничивается задней прикрепительной связкой, на которой опять начинается продольная мускулатура, а именно субэпителиальная мускулатура. Она вытягивается исключительно в адиапикальном направлении. Задняя прикрепительная связка налегает на му-

ральный гребень (= *trical ridge* ), передняя - на "*ventral annular ridge*". Заслуживает внимание также наблюдение того, что субэпителиальная мускулатура сложена продольными связками волокон, перекрещивающихся под небольшим углом.

Как позволяют судить дифференцированные онтогенетически и филогенетически лопастные линии аммоидей, эта дифференциация может означать лишь увеличившуюся прикрепительную площадь субэпителиальной мускулатуры. Это увеличение следует интерпретировать как функциональное улучшение, которое, судя по их ортогенетическому развитию, было генетически детерминировано. Функциональное улучшение этой мускулатуры могло заключаться лишь в улучшении ее удерживающей и закрепляющей функции, которое было достигнуто путем площадного увеличения эпителия.

На вопрос о побудительном моменте улучшения прикрепления определенные указания опять дают исследования М. Шмидта. Как показали измерения, расстояние между обеими прикрепительными связками чрезвычайно изменчиво. При этом многочисленные линии нарастания передней прикрепительной связки показывают очевидное постепенное продвижение вперед этой зоны прикрепительной связки, а также втягивающей мускулатуры. Так как задняя прикрепительная связка остается стационарно закрепленной, пока образующаяся перегородка полностью не обособится, поперечно-полосчатая мускулатура попадает в условия натяжения, хотя возможно и малого. Вследствие того, что это усилие натяжения действует постоянно, оно передается субэпителиальной мускулатуре в тот момент, когда она освобождается из своего закрепления. Именно это усилие натяжения ориентирует призмы призматического подушкообразного утолщения в оральном направлении. Находящаяся в условиях натяжения

поперечная мускулатура тянет на этой фазе субэпителиальную мускулатуру в оральном направлении. Как только будет достигнуто состояние отсутствия натяжения, субэпителиальная мускулатура вновь прикрепляется к стенке раковины и создает новую зону прикрепления. С большой вероятностью вначале мускульные волокна ресорбируются или новообразуются там, где закладывается новая зона прикрепления. Если перенести эти рассуждения на аммоноидей, а с тем и на возникновение лопастной линии, то здесь мы, очевидно, имеем дело с дифференцированным нарастанием мускульных связок. Отдельные связки прикрепляются не одновременно, а начиная от лопастной основы постепенно и до седловинных разделов. Очевидно сохраняющееся действие усилия растяжения, исходящее от продольной мускулатуры и обусловленное непрерывным ростом, растягивает края седел, а вместе с тем и сами сдела в оральном направлении. Этим могут быть объяснены параллельное оси ориентирование элементов лопастной линии, а также вслучивание листков седла по принципу "пуд-оф" (Зейлахер, см. данный номер журнала).

В связи с тем, что прикрепительная связка на участке своего закрепления приводит к обособлению мурального гребня, последний и формируется в соответствии с ее линейным расположением.

Для наших дальнейших рассуждений важно вспомнить о том, что муральный гребень закладывается перед последней перегородкой на расстоянии, соответствующем межперегородочному расстоянию или расстоянию между лопастными линиями. Анатомически это означает, что за (адапикально) линией закрепления (муральным гребнем) и до последней перегородки продолжается еще апикальный участок мешка с внутренностями. Эта расположенная между муральным гребнем и перегородкой куполообразная часть мешка с внутренностями отделилась



на стадии роста от перегородки и перемещалась адорально до линии закрепления субэпителиальной мускулатуры. Достигнув ее, она натянула и придала форму поверхности мантии в периферийном закреплении, причём следует ожидать и дополнительной деформации, обусловленной, с одной стороны, определенно имеющимся давлением мантийной жидкости и, с другой стороны, нагружающим мешок с внутренностями гидростатическим давлением. Как только натяжение достигло стационарного состояния, вначале последовало площадное обособление конхиолинового слоя, в основании которого затем выделилось известковое вещество. Тем самым на муральном гребне заложилась новая перегородка. Решающее значение субэпителиальной мускулатуры в заложении новой перегородки проявилось в двух отношениях:

1. Она определила расстояние до последней перегородки.
2. Своим закреплением на внутренней стенке раковины она определила периферийный облик перегородки.

Она как бы штампообразно перенесла свою форму мантийному эпителию, который натянулся в своем закреплении. Это натяжение произошло вследствие сжатия субэпителиальной мускулатуры.

Тем самым морфогенез септальной поверхности зависел от состояний различных натяжений, обусловленных геометрическим распределением лопастных и седельных элементов. Волнистый узор септальной поверхности определялся тем самым в первую очередь количеством и положением лопастных и седельных элементов. В связи с тем, что как их количество, так и положения были генетически фиксированы, их оси ориентировались не по статическим требованиям определенных сечений оборотов, а по узору распределения лопастных и седельных элементов.

В заключение этих рассуждений встает вопрос о том — имело ли это умножение лопастных и седельных элементов, а также их расщепление какое-либо статическое преимущество, как об этом пишут Шиндевольф (Schindewolf 1972)<sup>8</sup>, Мутвей и Зейлахер (в данном номере журнала)? Познание того, что морфогенез септальной поверхности исходил от субэпителиальной мускулатуры, функция которой заключалась в закреплении и дифференциация которой представляла собой улучшение адгезивной функции, отчетливо показывает, что волнистость септальной поверхности определенно не следовала статическим требованиям. Этим объясняется также уже установленная Шиндевольфом (Schindewolf 1972)<sup>8</sup> и Видманом (Wiedmann 1972)<sup>14</sup> неуподобленность волнистого узора при одинаковых сечениях оборотов. Таким образом, ортогенетическая дифференциация лопастной линии является выражением дифференцирующейся субэпителиальной мускулатуры, перенесшей свой узор на адорально перемещающуюся мантийную поверхность.

### Г. Обсуждение

Обсуждаемая Зейлахером (в данном номере журнала) попытка моделирования на отдельных фазах вполне перекрывается с нашими представлениями, например в том, что апикальный участок мантии натягивается в периферийном закреплении и что в ходе этого процесса может происходить формирование облика седельных листков по принципу "пул"-"оф". Наличие мурального гребня и на участке седельных листков свидетельствует однако о

ми точками, был развит миоадгезивный эпителий. Это динамическое изменение, согласно нашим представлениям, субэпителиальная муску-

латура испытывает в форме активной нагрузки растяжения под воздействием продольной мускулатуры уже в тот момент времени, когда мантийный эпителий еще располагается на последней перегородке. Под воздействием перманентно действующей нагрузки растяжения происходит обусловленное неодновременно протекающим прикреплением связок волокон формирование облика лопастной линии. Образующийся таким образом узор точек опоры детерминирован генетически, о чем свидетельствует определенная форма лопастных и седельных элементов. Репликационный процесс — и в этом наши представления расходятся — начинается уже в ходе заложения перегородки, т.е. когда примерно треть перегородки уже минерализована. Именно уже тогда субэпителиальная мускулатура освобождается из своего последнего закрепления — призматического подушкообразного утолщения — и переходит на оральный конец муральной части. Раздифференцируясь на участке своего закрепления субэпителиальная мускулатура штампообразно передает эту форму на переходящий сюда позже мантийный эпителий, натягивающийся в этом закреплении.

#### Д. Заключение<sup>х/</sup>

---

<sup>х/</sup> Заключение работы написано на английском языке. В нем подводятся итоги сопоставительного рассмотрения особенностей развития лопастной линии у наутилуса и аммонойд. Кратко излагаются рассмотренные в предыдущих разделах временные и пространственные соотношения в развитии перегородки, мурального гребня и субэпителиальной мускулатуры. (Примеч. перев.)

## Литература

- 1 APPELLÖF, A. (1893): Die Schalen von *Sepia*, *Spirula* und *Nautilus*. Studien über den Bau und das Wachstum. — Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, 25, 7, Stockholm.
- 2 BLIND, W. (1974): Die onogenetische Entwicklung von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläontographica A (im Druck).
- 3 EICHLER R. & RISTEDT, H. (1966): Untersuchung zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (LINNÉ). — Paläont. Z. 40, 173—191, 4 Abb., 2 Taf., Stuttgart.
- 4 MUTVEI, H. (1957): On the relations of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil nautiloids. — Ark. Mineral. Geol., 2, 10, 219—254, Stockholm.
- 5 PFAFF, E. (1911): Über Form und Bau der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturlinie. — Jber. niedersächs. geol. Ver., 4, 208—223, 11 Abb., Hannover.
- 6 RUZHENCEV, V. E. (1946): Evolution and functional significance of the septa in ammonites. — Bjull. Akad. Nauk SSSR, otd. biol., 1946, 675—706, 12 Abb., Moskva. (Russ.m. engl. Zsf.).
- 7 — (1962): Mollusken-Kopffüßler. I. Nautiloidea, Endoceratoidea, Aktinoceratoidea, Baktritoidea, Ammonoidea (Agoniatitida, Goniatitida, Clymeniida). — 438 S., 12+143+12+21+6+187 Abb., 1+44+7+3+3+32 Taf., Moskva. (Russ.)
- 8 SCHINDEWOLF, O. H. (1972): Über Clymenien und andere Cephalopoden. — Abh. Akad. Wiss. u. Lit. Mainz, math.-nat. Kl., 1971, 3, 1—89, Wiesbaden.
- 9 SCHMIDT, M. (1925): Ammonitenstudien. — Fortschr. Geol. Paläont., 10, 275—363, 35 Abb., 3 Taf., Berlin.
- 10 WESTERMANN, G. E. G. (1956): Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. — N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 103, 233—279, 9 Abb., 3 Beil., Stuttgart.
- 11 — (1958): The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics. — Geol. Mag., 95, 441—455, 4 Abb., Hertford, Herts.
- 12 — (1965): Septal and sutural patterns in evolution and taxonomy of Thamboceratidae and Clydoniceratidae (M. Jurassic, Ammonitina). — J. Paleont., 39, 864—874, 4 Abb., Taf. 101—102, Tulsa, Okla.
- 13 — (1971): Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. — Life Sci. Contr. R. Ontario Mus., 78, IV+39 S., 17 Abb., Toronto.
- 14 WIEDMANN, J. (1972): Ammoniten-Nuklei aus Schlammproben der nördalpinen Obertrias. — Mitt. Ges. Geol. Bergbaustud., 21, 561—622, Innsbruck.

Пояснения к таблицам

Таблица 20

Фиг.1. Муральный гребень (ML) (вентральный) формы *Nautilus pompilius* внутреннего призматического слоя (iP), налегающего на стенку раковины; на нем располагаются внешний призматический слой (aP) (сферулитово призматический слой), примыкающее к нему призматическое подушкообразное утолщение (Pk) и перламутровый слой следующей перегородки; х550.

Фиг.2. Муральный гребень (двойной гребень) формы *Quenstedtoceras* sp. на внутреннем призматическом слое стенки раковины. На нем располагается следующая перегородка с внешним призматическим слоем, утоняющимся перламутровым слоем и внутренним призматическим слоем; х680.

Фиг.3. Очень широко развитый муральный гребень формы *Baculites* sp. с налегающей перегородкой; внутренний призматический слой очень толстостенный: типично для седельных листков; х300.

Фиг.4. Фрагмент Фиг.3 с муральным гребнем и залегающим на нем сферулитовым слоем; х470.

Фиг.5. Муральный гребень (двойной гребень) формы *Nautilus pompilius* с налегающей перегородкой; х 160.

Таблица 21

Фиг.1 и 2. Муральные гребни формы *Nautilus pompilius* в сечении трехугольные, с налегающими перегородками; х325.

Фиг.3. Перегородка формы *Quenstedtoceras* sp. с примыкающей сифонной воронкой (вентральной), налегающая на муральный гребень. Внешний призматический слой очень толстостенный, подстилаемый

перламутровым слоем, переходящим в тонкостенный призматический слой; х250.

Фиг.4. Фрагмент рис.5; на внутреннем призматическом слое стенки раковины расположен муральный гребень; х470.

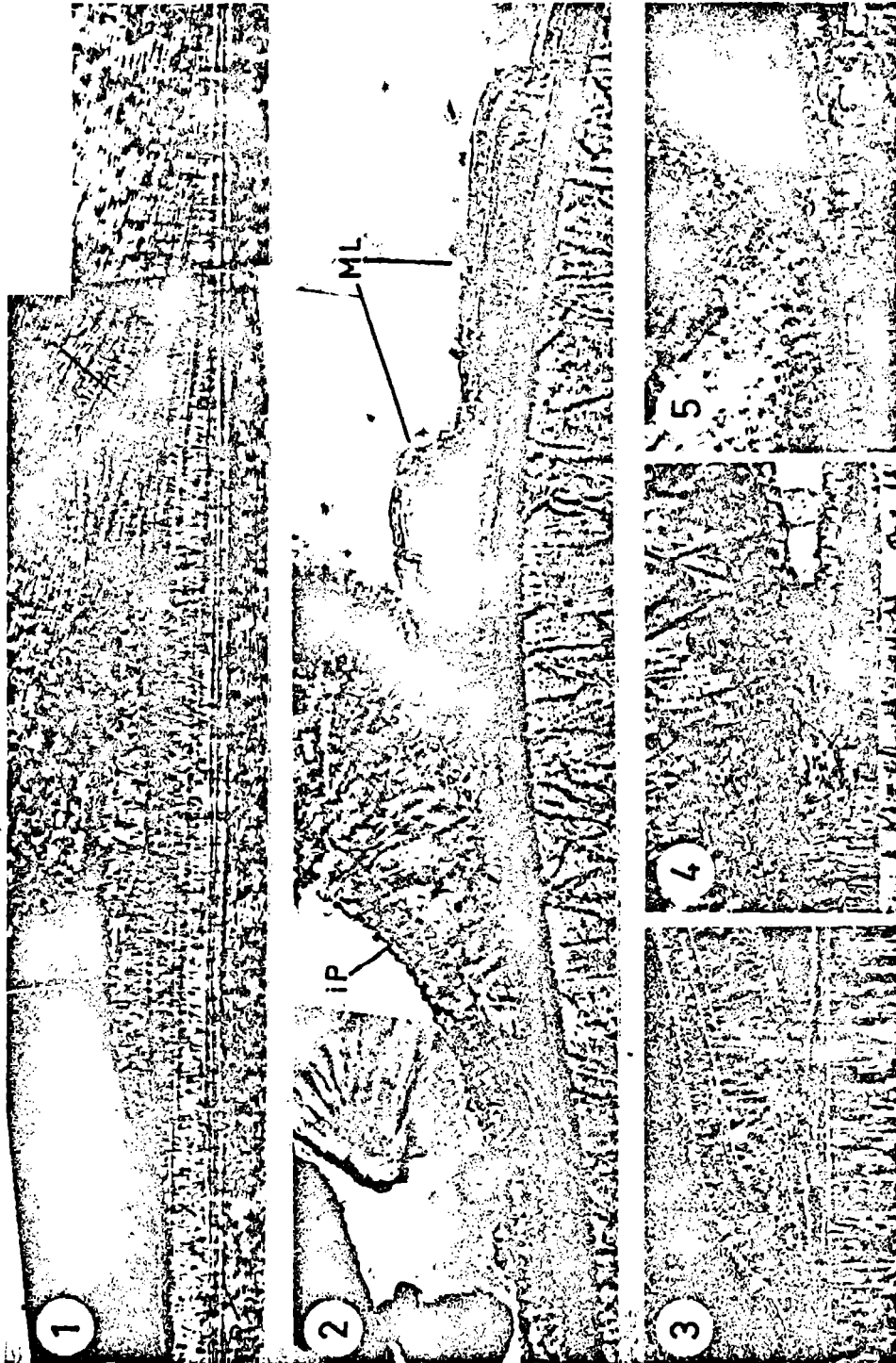
Фиг.5. Муральный гребень формы *Saculites* sp. с наложенной перегородкой, внутренний призматический слой которой опять развит толстостенным (листок седла); х200.

Фиг.6. Фрагмент Фиг.5; муральный гребень с располагающейся на нем перегородкой; х470.

Фиг.7. Лопастная линия формы *Quenstedtoceras* sp. с расположенным под ней муральным гребнем; х4.

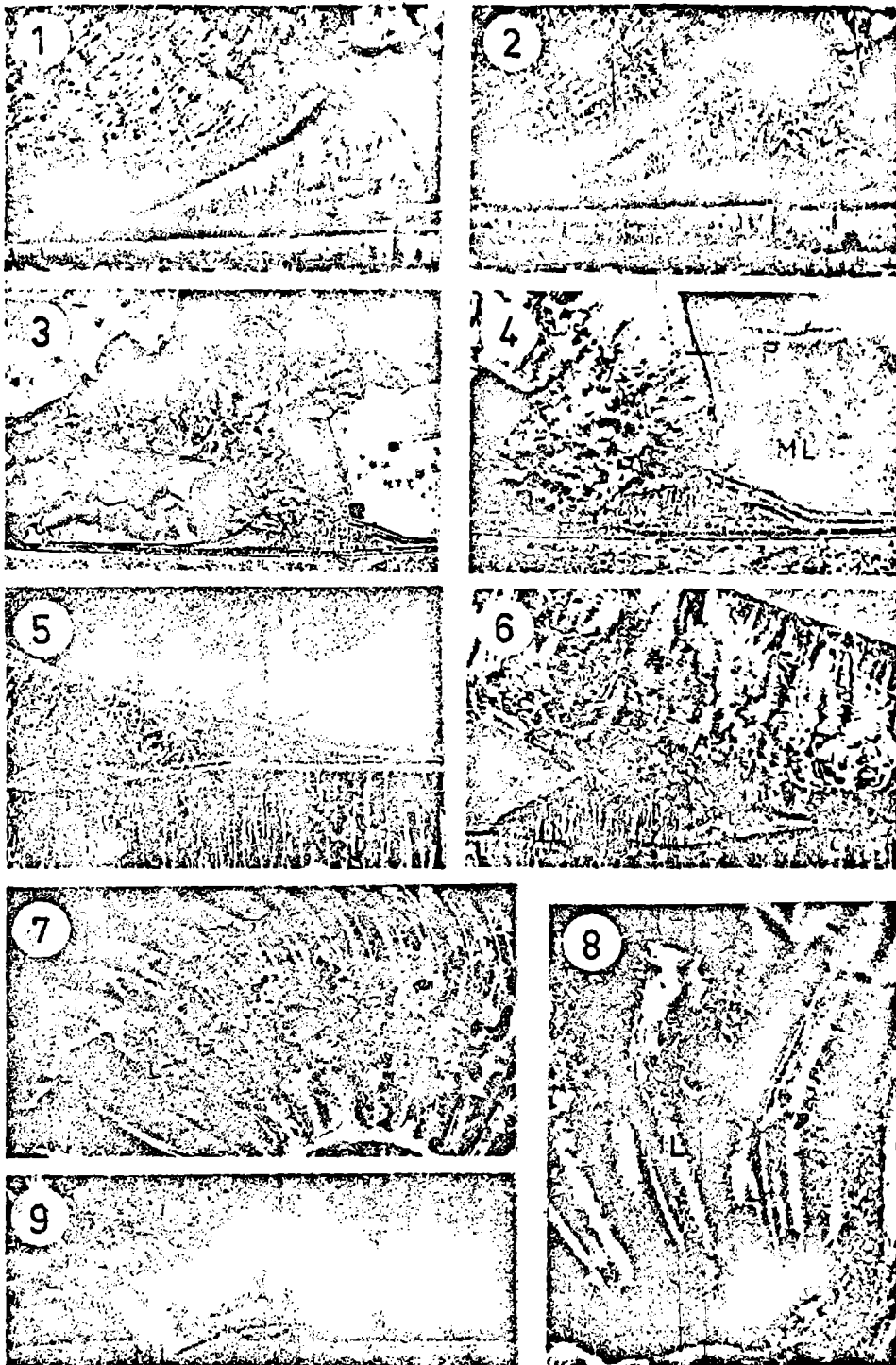
Фиг.8. Муральный гребень формы *Quenstedtoceras* sp. , сформировавшийся в соответствии с лопастной линией; х10.

Фиг.9. Сечение изображенного на Фиг.8 мурального гребня, переходящего в призматический внутренний слой; х700.



Tafel 20

Таблица 20



Tafel 21

Таблица 21