

УДК 564.5

ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ СКЕЛЕТА ЦЕФАЛОПОД

И. С. Барков

Содержание. Обсуждаются литературные и вновь полученные материалы по структуре скелетных элементов цефалопод. Однообразие раковинных структур цефалопод свидетельствует об однородности и консервативности метаболических процессов, связанных с формированием раковины, и соответственно о большей однородности головоногих по некоторым физиологическим характеристикам в сравнении с другими классами моллюсков. Принятие гомологизаций слоев перегородок и сифонной оболочки слоям стенки раковины требует введения помимо понятия топографической гомологии введение понятия о функциональной, или физиологической, гомологии. Строение оболочки сифона отражает, вероятно, тип гидростатики раковины. Наиболее специализированными по структуре всех скелетных элементов являются аммониды.

В последние годы возрос интерес к изучению вещественного состава и структуры скелета современных и ископаемых моллюсков. Как достаточно хорошо показано на примере двустворчатых моллюсков [13, 17, 34, 42], структура раковины имеет существенное значение для систематики. Успехи, достигнутые в познании процесса образования обызвествляющихся тканей, и применение электронно-микроскопической и микроаналитической техники позволяют подойти к рассмотрению данных по структуре с функциональной и филогенетической точки зрения.

Изучение структуры слоев раковины цефалопод имеет некоторые особенности. Во-первых, подавляющее большинство головоногих — формы вымершие: далеко не каждая ископаемая раковина имеет сохранность, позволяющую изучать структуры. Во многих случаях диагенетические преобразования сильно изменяют первичное строение. Это требует особого внимания к подбору материала. Во-вторых, даже при удовлетворительной сохранности, вследствие крайней тонкости (десятые доли миллиметра) раковинных слоев, особенно в начальных частях, изучение методами световой оптики в шлифах не дает желаемого результата. С этим последним обстоятельством связано то, что лишь в последние годы с применением электронной оптики появились сведения по структуре начальных частей раковины аммонитов [8, 9, 16, 23, 24, 25, 40] и белемнитов [5, 6, 7, 44, 45].

Интересным фактом, установленным при изучении как современных (*Nautilus*, *Spirula*), так и ископаемых палеозойских и мезозойских цефалопод, является то, что в составе их раковины имеются слои лишь двух морфологических типов структуры: призматические и перламутровые. У цефалопод отсутствуют такие распространенные среди двуствор-

рок и гастропод типы структур, как перекрещенно-пластинчатый и другие. Общее количество типов структур в двух последних классах не менее 11 [34].

Количество слоев в раковине и тип их структуры связаны со строением органических матриц скелета и отражают определенные физиологические свойства мантийного эпителия. Поскольку процесс образования карбонатного скелета является конечным выражением контролируемого физиологического процесса метаболизма карбоната кальция в организме, единообразие морфологических типов структуры в раковине цефалопод свидетельствует об общности и стабильности метаболизма карбоната кальция в этом классе моллюсков. Возможно, что по каким-то физиологическим особенностям цефалоподы в целом, несмотря на значительное морфологическое и экологическое разнообразие, более однородная группа, чем двустворки и гастроподы. В этой связи интересно вспомнить, что все современные и, вероятно, ископаемые головоногие являются стеногалинными, пойкилосмистичными формами в отличие от взятых в целом двустворок и гастропод. Следует указать также, что функциональное значение раковины головоногих иное, чем у других моллюсков: это в большей степени гидростатический аппарат, чем просто защитное образование. Дальнейшие сравнительные исследования должны показать, насколько возможна связь между структурой раковины и осмотическим гомеостазом, между структурой раковины и ее функцией. Теоретически эти связи кажутся вероятными.

Скелет цефалопод характеризуется значительным числом морфологических элементов. Целесообразно обсудить данные о структуре стенки раковины, перегородок и перегородочных трубок, соединительных колец, внутрисифонных и камерных отложений.

Стенка раковины. В строении стенки раковины (фрагмент и жилая камера) у наиболее хорошо изученных родов цефалопод с наружной раковиной: современного *Nautilus* (Nautilida), всех изученных родов мезозойских аммонитов, *Pseudorthoceras* (каменноугольные Pseudorthocerida) принимают участие три карбонатных слоя (периостракум здесь и в дальнейшем не рассматривается): наружный — сферулитово-призматический (или наружный призматический), средний — перламутровый, внутренний — полупризматический (или внутренний призматический). Эти слои достаточно хорошо гомологизируются: первый и второй с остракумом, третий с гипостракумом раковины двустворчатых по терминологии, принятой в «Основах палеонтологии» [12], или, если применять терминологию, предложенную Д. Оберлингом [42], первый с эктостракумом, второй с эндостракумом, третий с миостракумом. Последний слой образуется эпителием мантии в месте прикрепления мускулов и соответствует слоям «мантийной линии» и «отпечатков мускулов» на раковине двустворок. Трехслойное строение стенки раковины, видимо, характерно для представителей отрядов Nautilida, Taphrocerida, Orthocerida, Pseudorthocerida, всех Ammonoidea. Неизвестны достоверно строение и структура стенки раковины у представителей отрядов Ellesmerocerida и Discosorida. Несколько отличное от описанного строение стенки указывается для Endocerida [2], Actinocerida [3], Oncocerida [11]. Эти данные требуют дальнейшего уточнения.

Два средних слоя раковины *Proterovaginoceras belemnitiforme* (Holm.) [2], имеющие в перекристаллизованном материале призматический облик (наблюдаются отчетливые линии, поперечные к поверхности слоя), первично были перламутровыми: указанные линии, вероятно, являются границами между отдельными «стопками» пластин, которые в перламутровом слое аммонитов и *Nautilus* располагаются упорядочен-

но (табл. I, фиг. 1) [6, 48]. Двуслойное строение стенки раковины у *Ornoceras* [3] и у *Parocerina* [9], возможно, связано с неполнотой сохранности; первично наружный призматический слой был тонким и не сохранился, хотя нельзя с уверенностью исключить и первичную двуслойность стенки у этих форм.

Интересной особенностью является различие в строении дорсальной стороны стенки раковины у аммонитов и у большинства наутилоидей, обладающих плоскоспиральной раковиной. У современного наутилуса и у большинства ископаемых *Nautilida* и тарфицерид (Taphycerida) дорсальная сторона раковинной трубки построена из тех же трех слоев, что и вентральная. У аммонитов на дорсальной стороне отсутствуют перламутровый и наружный призматический слои [8, 9, 16, 24, 25]. Утеря слоев дорсальной стенки у аммонитов, скорее всего, связана с тем, что «карбонатный фонд» расходовался на построение сложных изогнутых перегородок, площадь которых во много раз превышает площадь простых перегородок наутилоидей.

Вероятно, приобретение физиологической возможности «переброски» части карбонатного фонда на построение перегородок и обусловило прогрессивное усложнение перегородок у аммонитов.

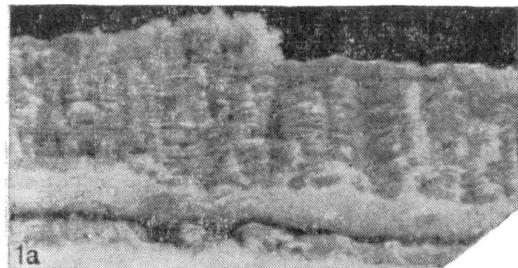
Корреляция между утерей слоев в дорсальной стенке и сложностью перегородок может быть прослежена и среди наутилоидей. У представителей рода *Aturia* (*Nautilida*), имеющих достаточно сложно изогнутую перегородку, по данным Г. Эрбена, А. Силя и Г. Флайса [25], дорсальная сторона раковины лишена наружного призматического слоя и состоит из перламутрового слоя и внутреннего призматического. Стенка внутренних оборотов состоит из пяти слоев: призматического и перламутрового слоев дорсальной стенки более внешнего оборота и наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического слоев вентральной стенки внутреннего оборота (рис. 1). Наличие двух толстых перламутровых слоев и то, что был не замечен имеющийся между ними тонкий призматический слой, дало повод говорить об обратной наутилусу последовательности слоев в раковине атурии и предполагать на этом основании, что раковина у последнего рода была внутренней [46].

Явление редукции слоев дорсальной стенки можно ожидать также в раковинах некоторых триасовых наутилоидей, обладающих сложной перегородкой [1].

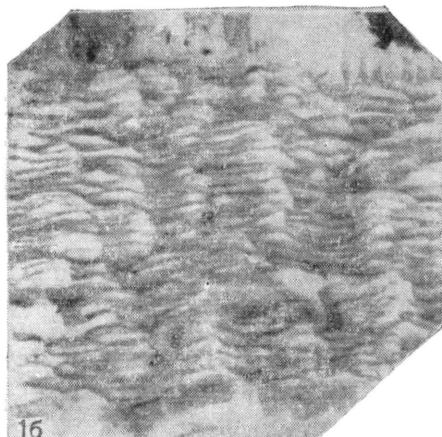
Важно отметить, что исчезновение перламутрового слоя происходит в области пупкового шва, в той именно части раковины, где у всех аммонитов в процессе онтогенеза возникают новые лопасти и седла. Существование коррелятивной связи между изменением структуры раковины и строением и развитием перегородки и лопастной линии показывает, что в структуре отражаются самые существенные физиологические свойства организма.

Пока не очень ясно, когда в процессе эволюции аммонитов произошла утеря слоев и во всех ли группах это произошло одинаково. Ответ на это может дать структурное изучение *Agoniatitida* и *Clymeniida*, о которых в этом отношении пока ничего неизвестно. *Goniatitida*, судя по немногочисленным данным, имели стенку, устроенную аналогично мезойским аммонитам [25].

Поскольку различия в структуре раковинных слоев у разных групп несомненно отражают различия в физиологии их представителей, очевидно, что смена структур, наблюдавшаяся в онтогенезе раковины, свидетельствует о существенных физиологических перестройках, происходящих в течение индивидуального развития. При прямом развитии строе-



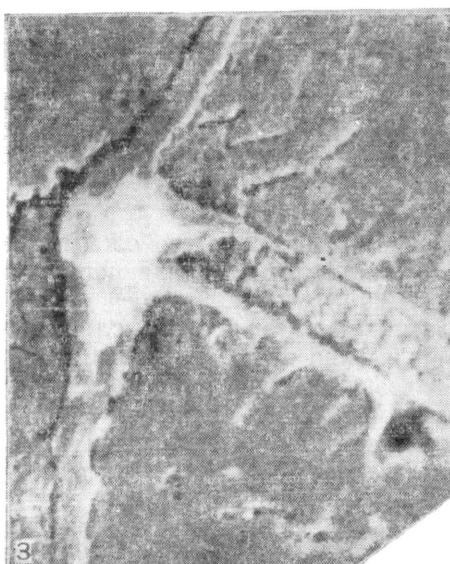
1a



16



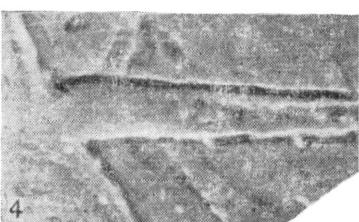
2a



3



26



4

Таблица I

Фиг. 1—2. *Kosmoceras* sp.; экз. № 132/4: 1а — скол стенки раковины внутренних оборотов, внизу — внутренний призматический слой дорсальной стороны более внешнего оборота, четко отделяющийся от трехслойной стенки вентральной стороны внутреннего оборота. В последней выделяются снизу наружный призматический, толстый перламутровый и внутренний призматический слои ($\times 1000$); 16 — часть предыдущего изображения ($\times 3000$); 2а — скол обызвествленного соединительного кольца сифона в

ние стенки начальных частей раковины не отличается от строения стенки взрослой раковины. Так, у современного *Nautilus*, имеющего прямое развитие, уже в стенке первой камеры различаются три слоя, характерные для взрослой раковины (рис. 2, б). Момент выхода юного животного из яйца фиксируется в изменении поверхностной скульптуры, в уменьшении длины камеры, образовавшейся после выхода (замедление

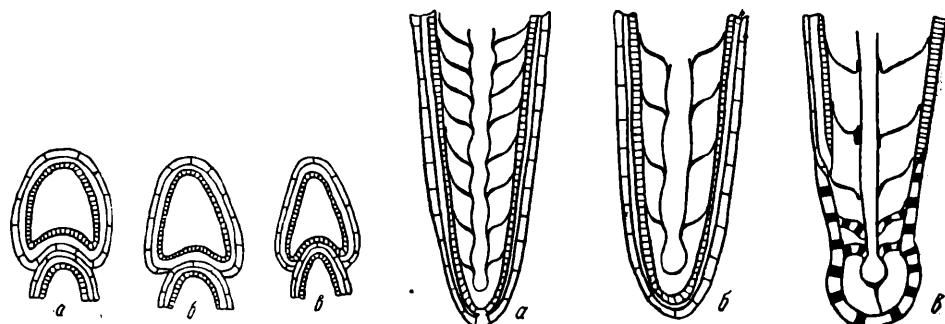


Рис. 1. Схема строения дорсальной стороны оборотов свернутых цефалопод в поперечном сечении: *a* — *Nautilus*; *б* — *Aturia*; *в* — Ammonitida

Белое — перламутровый слой; частая поперечная штриховка — внутренний призматический слой; редкая поперечная штриховка — наружный призматический слой

Рис. 2. Схема строения и структуры начальных частей раковины некоторых цефалопод: *а* — *Pseudorthoceras*; *б* — *Nautilus*; *в* — Ammonitida. Свернутые формы условно изображены прямыми. Центральная сторона слева. Жирная поперечная штриховка — призматические слои эмбриональной раковины (остальные обозначения, как на рис. 1)

роста как естественная реакция на изменение среды), в изменении изотопного состава кислорода карбоната кальция [22], но никак не отражается на структуре слоев раковины. Аналогичное строение наблюдается у *Aturia* (Nautilida) и пенсильванского *Pseudorthoceras knoxense* (Mc Chesney), развитие которых мы также вправе считать прямым [25].

Совершенно иное строение стенки начальных частей раковины у аммонитов. В конце первого оборота происходит полное выклинивание призматических слоев, образовавших первый оборот, и появляются новые слои в том наборе и той структуры, которая характерна для всех последующих оборотов. Совершенно очевидно, что в данном случае мы имеем дело с существенной перестройкой физиологических функций организма: на первом обороте образовался по существу один слой (призматический), а затем нормальный набор слоев, свидетельствующий о произошедшей дифференциации мантийного эпителия с образованием всех его отделов, характерных для взрослого организма.

Существуют два взгляда на развитие аммонитов: развитие прямое и развитие с личиночной стадией. Теория личиночного развития в наи-

средних оборотах ($\times 3000$); 26 — деталь того же ($\times 10000$); Поволжье; верхняя юра, келловей

Фиг. 3. *Mesohibolites* sp.; экз. № 132/14: полированная и проправленная пришлифовка фрагмокона, часть перегородки, перегородочная трубка и соединительное кольцо. Перегородка трехслойная, средний слой не доходит до перегородочной трубки. В строении соединительного кольца средний слой (перламутровый) не участвует (\times около 3500); Крым, район с. Партизанского; апт

Фиг. 4. *Mesohibolites* sp.; экз. № 132/15: то же, у другого образца и, вероятно, другого вида ($\times 1000$); Крым, Верхоречье; апт

более полном виде развита Г. Эрбеном [23] и перенесена его учениками на другие группы цефалопод [19, 43]. Изучение структуры раковины начальных частей показывает, что в онтогенезе аммонитов был этап перестройки, который, скорее всего, отвечает стадии метаморфоза; это означает, что развитие аммонитов не было прямым.

Перегородки. У современного наутилуса перегородки состоят из трех слоев, которые Х. Мутвей [35] гомологизирует со слоями стенки раковины. Задний слой перегородки соответствует наружному призматическому (сферулито-призматическому), средний — перламутровому, передний — внутреннему призматическому (полупризматическому) слоям стенки. Так как слои перегородок образуются не отдельными участками мантии, как это происходит в случае образования слоев стенки раковины, а одной и той же поверхностью эпителия задней части тела, то такая гомология теоретически не совсем правомочна. Для объяснения проводимой гомологии Х. Мутвей выдвигает предположение о существовании сменяющих друг друга во времени функциональных фаз секреционной деятельности эпителия задней поверхности мантии. В этом случае следует, видимо, говорить не о топографической, а о физиологической гомологии, что, возможно, биологически более правильно.

У аммонитов и позднепалеозойского *Pseudorthoceras* перегородки состоят только из перламутрового слоя, покрытого с обеих сторон тонкими конхиолиновыми пленками [25]. Отсутствие других обызвествленных слоев кроме перламутрового у этих форм, возможно, связано с тем, что карбонаты «расходовались» на построение сложных перегородок у первых и внутрисифонных и камерных отложений у вторых.

Сложное строение имеют слои перегородок у белемнитов. Выделяют шесть [29], семь [18] или пять [32] слоев в перегородке. Это свидетельствует о том, что в деятельности эпителия существовало большее количество функциональных фаз секреции. По нашим данным в перегородках фрагмокона белемнитов достоверно может быть выделено три слоя (табл. I, фиг. 3, 4).

Следует указать, что структура перламутрового слоя в перегородках белемнитов и современной *Spirula* отличается от перламутра других цефалопод [30, 40]. Кристаллическая фаза типичного перламутра состоит из таблитчатых кристаллов, которые разделены органическими матрицами, имеющими вид сетчатых (ретикулярных) пленок. У белемнитов и спибулы кристаллическая фаза перламутра представлена не табличками, а удлиненными пластинами, и в органической фазе отсутствуют ретикулярные матрицы. Это заставляет думать о существенной перестройке физиологических функций эпителия у белемнитов в сравнении с деятельностью его у других цефалопод и, вероятно, является отражением процесса эволюционной декальцификации, который у современных кальмаров привел к почти полному отсутствию карбонатов в скелете. Здесь можно говорить об эволюции собственно структуры перламутрового слоя. Причем отличия в структуре перламутра между внутренне- и наружнораковинными более существенны, чем отмеченные М. Вайсом [48] различия в строении перламутра у двустворок, гастропод и цефалопод с наружной раковиной. С этой точки зрения большой интерес представило бы сравнение структуры перегородок цефалопод и гастропод, среди которых имеются формы с перегородками в раковине.

Перегородочные трубы являются по существу частью перегородок и их структура соответствует структуре последних, хотя часто именно на перегородочных трубках появляются дополнительные слои, отсутствующие или слабо развитые в свободной части перегородки.

Особый интерес представляет более детальное изучение перегородочных трубок аммоидей, у которых морфология трубок (а возможно, и структура) сильно меняется в онтогенезе. Из ретрохонитовых на первых оборотах трубы становятся прохонитовыми [8, 9]. Изменение формы трубок тесно скоррелировано со сложностью перегородочной линии. Та из перегородок, которая приобретает типично аммонитовую про-

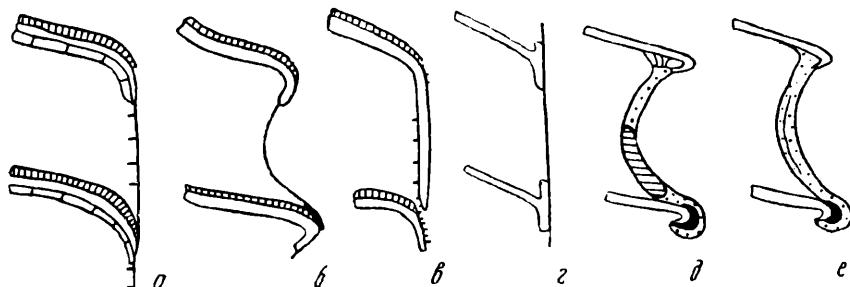


Рис. 3. Схема структуры соединительных колец сифона некоторых цефалопод.

Показана одна сторона соединительного кольца:

a — *Nautilus*, *b* — *Actinocerida*, *Pseudorthocerida*, *c* — *Endocerida*, *Spirula*, *d* — *Ammonitida*. *d* и *e* — разные роды *Discosorida*; *a*—*e* — по Х. Мутвею [37]; *d*—*e* — по Р. Флауэр, К. Тейхерту [27]

хонитовую перегородочную трубку, обладает, по-видимому, лопастной линией, уже несущей все родовые (и видовые?) черты. Необходимо более детальное изучение этой закономерности на конкретном материале по разным группам аммоидей.

Соединительные кольца. Х. Мутвей [39] выделяет несколько структурных типов соединительных колец (рис. 3). Распространяя и на эпителий сифона идею о существовании фаз секреции, Мутвей прослеживает в структуре колец слои, гомологичные слоям перегородок (и стенки раковины). У *Nautilida*, *Orthocerida*, *Taphrycerida* соединительные кольца состоят из видоизмененного гомолога сферулито-призматического слоя перегородки и необызвестленного слоя, являющегося непосредственным продолжением среднего перламутрового слоя перегородки (рис. 3, *a*). У актиноцерид и рода *Pseudorthoceras* из псевдортокерид соединительные кольца состоят только из необызвестленного гомолога перламутрового слоя (рис. 3, *b*). Белемниты рода *Megateuthis*, по данным Х. Мутвея [37, 39], содержат в составе соединительных колец необызвестленный гомолог перламутрового слоя и внутренний призматический слой. Причем по крайней мере первый из них протягивается на длину более чем одной камеры. Иную интерпретацию строения соединительных колец у того же рода дает Ю. Елецкий [32]. По его мнению, соединительные кольца не связаны со слоями перегородок, и не только у представителей этого рода, но и вообще у всех исследованных им белемноидей. Наши наблюдения (табл. I, фиг. 3, 4) показывают, что в строении соединительных колец у белемнитов рода *Mesohibolites* не принимает участия перламутровый слой или какие-то его гомологи. Перламутровый слой перегородки исчезает в месте перехода свободной части перегородки в перегородочную трубку. Собственно перегородочная трубка состоит из двух слоев, которые можно признавать продолжением наружных слоев перегородки. Возможно, что эти же слои составляют и соединительные кольца.

Заслуживает внимания тот факт, что у ордовикских эндоцерид и современного рода *Spirula* из внутреннераковинных перегородочных

трубки и соединительные кольца устроены одинаково. И те и другие обладают перегородками, в свободной части сложенными, видимо, только из двух слоев (отсутствует гомолог сферулито-призматического слоя). На перегородочных трубках этот последний слой появляется. Перегородочные трубы длинные гоноханитовые. Соединительные кольца очень короткие и по существу лишь заполняют просвет между концом перегородочной трубы и предшествующей перегородкой. Они состоят из слоев, соответствующих сферулито-призматическому слою предыдущей перегородки и полупризматическому слою предшествующей (рис. 3, в). Можно полагать, что спирюла в большей мере, чем какие-либо другие цефалоподы, сохранила в строении соединительных колец примитивные черты. Примитивность спирюлы по другим признакам, в том числе признаков мягкого тела, отмечалась А. Нэфом [41] и Ю. Елецким [32]. Возможно, что спирюлы в своем происхождении значительно менее связаны с белемнитами, чем это представляется до сих пор. К подобному выводу, исходя совершенно из других данных, склоняется Елецкий, показывая независимое происхождение от бактритов белемнитов и сепиид [32].

Возможно и другое объяснение сходства в строении соединительных колец спирюлы и эндоцерид. Можно предполагать, что оно связано со сходством гидростатики у этих двух групп и представляет собой явление гомеоморфное. В этом случае необходимо допустить по аналогии с образом жизни современной спирюлы, что эндоцериды плавали главным образом вверх апикальным концом и были более или менее кепелагическими животными. Этому противоречат палеоэкологические наблюдения над захоронениями эндоцерид и развитие у них внутрисифонных отложений, свидетельствующие о горизонтальном положении во время плавания.

Особый тип строения соединительных колец свойствен аммоидям. Кольца представлены конхиолиновой оболочкой, иногда обызвествляющейся, которая не связана по своему положению со слоями перегородочной трубы (рис. 3, г). По мнению Х. Мутвея [38, 39], соединительные кольца аммонитов являются новообразованием и не гомологичны соединительным кольцам разобранных выше групп цефалопод. Как показывает изучение структуры обызвествленной части соединительного кольца *Kostoceras* sp., которая отвечает ауксилярным отложениям, по терминологии Мутвея, кольцо имеет отчетливую сферулито-призматическую структуру (табл. I, фиг. 2). Вероятно, соединительные кольца аммоидей следует гомологизировать (физиологическая, а не топографическая гомология) со сферулито-призматическим слоем стенки раковины.

Можно думать, что соединительные кольца аммоидей не аналогичны по своим функциям кольцам других цефалопод: возможно, что сифон у аммоидей был лишен возможности выделять внутримаркную жидкость и гидростатический эффект камер фрагмокона выполнялся только за счет изменения давления газа. Лишь это может объяснить адаптивное значение прогрессивного усложнения перегородок у аммоидей [1].

Отлично от других цефалопод устроены соединительные кольца у представителей отряда *Discosorida*. Необычно прикрепление соединительных колец — в передней части они прикрепляются не к перегородочной трубке, а к адоральной части перегородки, образуя утолщение (*vinculum*). Соединительные кольца у ранних форм дифференцированы поперечно [28] и лишь у поздних становятся более гомогенными (рис. 3, д, е). Эти кольца пока трудно достоверно гомологизировать со

слоями перегородок, хотя и не исключено, что они могут соответствовать в своей основной части сферулито-призматическому слою перегородки. Интересно и важно, что в этом отряде, как ни в каком другом, происходят весьма существенные преобразования именно в строении соединительных колец, что требует специального изучения.

Столь же важно изучение структуры утолщенных соединительных колец (так называемые внутрисифонные образования) у большинства представителей отряда *Opicoserida* и некоторых *Ellesmegerocerida*. Строение их еще во многих отношениях неясно.

Уже имеющиеся данные показывают, что тип структуры соединительных колец сифона цефалопод характеризует в целом группы высокого таксономического ранга. Остается пока не совсем ясным, как связано строение соединительных колец с функционированием сифона и раковины как гидростатического аппарата. Изменение способов гидростатики является одним из основных показателей эволюции цефалопод и других нектонных морских организмов [10, 21]. Установление и прослеживание связей между структурой соединительных колец сифона и способом гидростатики покажет возможности функциональной и этологической интерпретации эволюционного процесса у цефалопод.

Внутрисифонные и камерные отложения. Внутрисифонные отложения присутствуют в четырех независимо развивавшихся группах вымерших цефалопод: *Endocerida*, *Actinocerida*, *Pseudorthocerida*, *Discosorida*. Внутрисифонные отложения, имеющиеся у *Intejocerida*, даже в морфологическом отношении изучены еще недостаточно, о структуре их ничего неизвестно; полагают, что они имеют что-то общее с эндоконами *Endocerida*. О структуре внутрисифонных отложений четырех упомянутых групп также сведений очень мало. Строение эндоконов эндоцерид в некоторых случаях показывает структуру, сходную со структурой перламутровых слоев, хотя утверждать этого наверняка нельзя, требуется специальное изучение. Аннулюсифонные отложения у поздних актиноцерид (род *Rayonnoceras*), судя по данным Х. Мутвея [36], имеют сложную радиально-пластинчатую структуру. Строение внутрисифонных отложений у ордовикских *Actinocerida* [3], силурийского *Armenoceras imbricatum* [36] более напоминает структуру перламутровых слоев. Не исключено, что чередование темных и светлых «линий нарастания» у внутрисифонных отложений может быть чередованием тонких слоев различной микроструктуры, как это установлено в рострах белемнитид [5, 7, 44, 45].

Камерные отложения во многих отношениях — необычный морфологический элемент скелета ископаемых головоногих, не имеющий аналогов ни среди современных цефалопод, ни в каких-либо других группах моллюсков.

Существуют две точки зрения, объясняющие образование камерных отложений. Согласно одной из них [26, 27, 47], камерные отложения выделяются так называемой «камерной мантией», какими-то частями мягкого тела, остающимися и длительное время сохраняющимися внутри камер фрагмокона, после того как задняя часть собственно тела животного построила уже целую серию камер. При таком объяснении остается совершенно непонятным, каким образом осуществляются питание и иннервация камерной мантии через соединительные кольца, лишенные сколько-нибудь значительных каналов.

Другая точка зрения [4, 33, 47] рассматривает образование камерных отложений в качестве производных камерной жидкости, остающейся в камерах после того, как уже была построена целая серия последующих камер. Существование камерной жидкости достоверно установлено

лено у современных головоногих [15, 21]. В сущности образование и всех других слоев раковины у моллюсков происходит внеклеточно из экстрапаллиальной жидкости, и эта гипотеза представлялась бы совершенно доказанной, если бы не был необходим слишком большой объем экстрапаллиальной жидкости, требующейся для образования камерных отложений в многочисленных камерах фрагмокона. По подсчетам К. Тейхерта [47], этот объем должен быть на несколько порядков больше, чем объем экстрапаллиальной жидкости, необходимой для образования стенки раковины. Наличие такого количества экстрапаллиальной жидкости, заполняющей камеры фрагмокона, как считает Тейхерт, трудно представить. Тем не менее образование камерных отложений из внутрикамерной жидкости кажется более вероятным, чем предположение о существовании «камерной мантии». Во-первых, внутрикамерная жидкость, как это установлено, содержит и органические соединения и неорганические ионы [15]. Вероятно, не все время, но в какие-то периоды или фазы физиологической активности она может по своим свойствам имитировать экстрапаллиальную жидкость. Во-вторых, качества экстрапаллиальной жидкости могут проявляться не во всем объеме внутрикамерной жидкости, а только в небольшой пленке ее, непосредственно контактирующей с определенной поверхностью перегородок и стенок камер фрагмокона. Таким образом, ее «функционирующий» объем может быть очень небольшим. В-третьих, экспериментально *in vitro* показано, что присутствие определенных аминокислот и пептидов в растворе карбонатов инициирует не только сам процесс осаждения карбоната кальция, но и его кристаллическую форму, что в конечном случае означает структуру образующих слоев. Определенная же локализация камерных отложений, образование эписептальных, гипосептальных или иного типа отложений может быть связана с расположением на этих местах специфических «инициирующих» протеинов или пептидов, что определяется задолго до того, как образуются камерные отложения, еще в период построения соответствующей перегородки, и несомненно контролируется физиологическими свойствами организма.

Камерные отложения образуются независимо в отрядах Orthocerida, Pseudorthocerida, Actinocerida, Oncocerida, Discosorida, Ellesmegerocerida, Endocerida и у белемнитов. Единственной общей чертой всех форм, у которых они есть, является то, что эти формы обладают прямой или слабо согнутой раковиной. Отсюда очевидно адаптивное значение камерных отложений: удержание раковины в горизонтальном положении вентральной стороной вниз.

Морфологически и по месту своего развития камерные отложения довольно разнообразны и имеют определенное таксономическое значение. В структурном отношении они изучены еще очень слабо. В настоящее время можно говорить о двух структурных типах камерных отложений. Это отложения, имеющие в общем ламинарную структуру [47, табл. 2, фиг. 1—5], и отложения, имеющие сложнопризматическую структуру [14, табл. IV, фиг. 1c, 2c]. Эти различия в структуре свидетельствуют о разном типе отложения карбонатов. Первый тип — об осаждении при стабильном состоянии раствора без значительных градиентов концентрации, второй — при существовании значительных градиентов концентрации, приводящих к дендритовому росту. Из отложений первого типа у *Pseudorthoceras knoxense* (Mc Chesney) выделены ретикулярные протеиновые матрицы, типичные для перламутрового слоя [31].

Анализ имеющихся данных по структуре слоев скелетных элементов раковины цефалопод показывает, что структурное изучение скелет-

та может дать ценные сведения по функциональной морфологии, биологии и эволюции. Все это требует дальнейшего детального исследования структуры скелета древнейших цефалопод — *Ellesmerocerida*, *Inteocephalida*, сведения о структуре которых отсутствуют, изучения первых из аммонитов и филогенетически узловой группы — бактритоидей. Особенно важным представляется выяснение структурных преобразований, происходящих при возникновении внутреннераковинных цефалопод. Общее значение будет иметь выявление моррофункциональных связей между структурой раковины и ее морфологией и физиологическими свойствами мягкого тела, в частности степенью осмотического гомеостаза. Для такого рода исследований необходимо привлечение материалов по современным моллюскам разных групп. Развитие структурных исследований позволит поставить изучение систематики и филогении цефалопод на новую основу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Архипов Ю. В., Барсков И. С. О наутилидах со сложно рассеченою перегородочной линией. ДАН СССР, 1970, т. 195, № 2.
2. Балашов З. Г. О строении и окраске стенки раковины некоторых ордовикских эндоцератоидей Прибалтики. «Вопр. палеонтологии», 1964, т. 4.
3. Барсков И. С. О строении раковины древних цефалопод. ДАН СССР, 1965, т. 161, № 1.
4. Барсков И. С. Головоногие позднего ордовика и силура Казахстана и Средней Азии. Автореф. канд. дис. МГУ, 1966.
5. Барсков И. С. О строении ростра белемнитид. «Палеонтол. журн.», 1970, № 4.
6. Барсков И. С. Изучение скелета цефалопод при помощи электронного микроскопа. «Тр. ПИН АН СССР», 1971, т. 130. (
7. Барсков И. С. Микроструктура слоев скелета белемнитов и их сопоставление со слоями наружной раковины других моллюсков. «Палеонтол. журн.», 1972, № 4.
8. Друшниц В. В., Барсков И. С. и Хиами Н. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеапатских аммонитов (*Zurcherella*, *Salfeldiella*). «Бюл. МОИП», отд. геол., 1969, т. 44, вып. 2.
9. Друшниц В. В. и Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. «Палеонтол. журн.», 1970, № 1.
10. Зуев Г. В. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев, «Наукова думка», 1966.
11. Мягкова Е. И. Силурийские наутилоиды Сибирской платформы. М., «Наука», 1967.
12. Невесская Л. А. Общая характеристика и морфология. «Основы палеонтологии. Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие». М., Изд-во АН СССР, 1960.
13. Чельцова Н. А. Значение микроструктуры раковины меловых устриц для их систематики. М., «Наука», 1969.
14. Шиманский В. Н. и Журавлева Ф. А. Основные вопросы систематики наутилоидов и родственных им групп. «Тр. ПИН АН СССР», 1961, т. 90.
15. Biddler A. M. Use of tentacle, swimming and buoyancy control in the pearly *Nautilus*. «Nature», 1962, vol. 196.
16. Birkeland T. Submicroscopic shell structures in early growth stage of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*). «Medd. Dansk. Geol. For.», 1967, vol. 17, No. 1.
17. Bøggild O. B. The shell structure of the molluscs. «Skr. Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk.», nat.-mat. Afd., 1930, 9 Rk., 2.
18. Christensen E. Neue Beiträge zur Bau der Belemniten. «N. Jahrb. Mineral., Geol., Paläontol.», 1925, Bd. 51.
19. Clausen C. D. Oberdevonische Cephalopoden aus dem Rheinischen Schiefergebirge. I. Orthocerida, Bactritida. «Palaeontographica», 1968, Bd. 128, Abt. A.
20. Denton E. J. The buoyancy of fish and cephalopods. In: «Progress in Biophysics and Biophys. Chemistry», 1961, vol. 2. London, Pergamon Press.
21. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The distribution of gas and liquid within cuttlebone. «Marine Biol. Assoc. United Kingdom», 1961, vol. 41.
22. Eichler R., Ristedt H. Isotopic evidence on the early lifehistory of *Nautilus pompilius* (Linné). «Science», 1966, vol. 153, No. 3737.

23. Erben H. K. Über der Prosiphon, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. «Paläontol. Ztschr.», 1962, Bd. 36.
24. Erben H. K., Flajs G., Siehl A. Ammonoids: Early ontogeny of ultra-microscopical shell structure. «Nature», 1968, vol. 219.
25. Erben H. K., Flajs G., Siehl A. Die Frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur ectocochleater Cephalopoden. «Palaeontographica», 1969, Bd. 132, Abt. A.
26. Flower R. H. Revision and internal structure of *Leurocycloceras*. «Amer. Journ. Sci.», 1941, vol. 239.
27. Flower R. H. Studies of Paleozoic Nautiloidea: 1. Tissue remnants in the phragmocone of *Rayonoceras*. «Bull. Amer. Paleontology», 1943, vol. 28.
28. Flower R. H., Teichert C. The cephalopod order Discosorida. «Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Mollusca», 1957, Art. 6.
29. Grandjean F. Le siphon des ammonites et des belemnites. «Bull. Géol. Soc. France», sér. 4, 1910, vol. 10, n° 6.
30. Gregoire Ch. Sur la structure de la nacre septale des Spirulidae études au microscope électronique. «Arch. Internat. Physiol. Biochémie», 1961, vol. 69.
31. Gregoire Ch. and Teichert C. Conchiolin membranes in shell and cameral deposits of Pennsilvanian cephalopods, Oklahoma. «Oklahoma Geol. Notes», 1965, vol. 25, No. 3.
32. Jeletzky Ju. A. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea. «Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Mollusca», 1966, Art. 7.
33. Joysey K. A. Life and its environments in ancient seas. «Nature», 1962, vol. 192.
34. Kobayashi I. Internal microstructure of the shell of Bivalve molluscs. «Amer. Zoologist», 1969, vol. 9, No. 3.
35. Mutvei H. On the shells of *Nautilus* and *Spirula* with notes on the shell secretion in non-cephalopod molluscs. «Ark. Zool.», ser. 2, 1964, Bd. 16, No. 14.
36. Mutvei H. On the secondary internal calcareous lining of the wall of the siphonal tube in certain fossil «nautiloid» cephalopods. «Ark. Zool.», ser. 2, 1964, Bd. 16, No. 21.
37. Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent and fossil cephalopoda with description of the minute shell structure of belemnoids. «Stockh. contrib. Geol.», 1964, vol. 11.
38. Mutvei H. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. «N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.», 1966, vol. 129, No. 2.
39. Mutvei H. Structure of the wall of the siphonal tube. II Всес. коллокв. по наутилоидам и родств. группам, тез. докл. М., «Наука», 1968.
40. Mutvei H. On the micro- and ultrastructure of the conchiolin in the nacreous layer of some recent and fossil molluscs. «Stockh. Contrib. Geol.», 1969, vol. 20.
41. Naef A. Die fossilen Tintenfische; eine paläozoologische Monographie. Jena, 1922.
42. Oberling J. J. Observations on some structural features the pelecypod shell. «Mitteil. Naturforsch. Gres. Bern», NF, 1964, vol. 20.
43. Ristedt H. Zur Revision der Orthoceratidae. «Akad. Wissenschaft. und Literat. Abhandl.», math.-naturwiss. Kl., 1968, Nr. 4.
44. Spaeth Ch. Untersuchungen on Belemniten des Formenkreises um *Neohibolites minimus* (Miller, 1826) aus dem Mittel- und Oberalb Nordwestdeutschlands. «Beich. Geol. Jahrb.», 1971, Bd. 100.
45. Spaeth Ch. Aragonitische und calcitische Primärstrukturen im Schalenbau eines Belemniten aus der englische Unterkreide. «Paläontol. Ztschr.», 1971, Bd. 45, T. 1/2.
46. Sturani C. Structure della conchiglia, del Sifone della parte embrinale in *Aturia aturi* (Bast.). «Riv. Ital. Paleontol.», 1959, vol. 65.
47. Teichert C. and Fischer A. C. Cameral deposits in cephalopod shells. «Univ. Kansas Paleontol. Contrib.», 1969, pap. 37.
48. Wise Sh. W. Microarchitecture and mode of formation of nacre (mother-of-pearl) in pelecypods, gastropods and cephalopods. «Ecl. geol. Helvetiae», 1970, Bd. 63, Nr. 3.