

Х. А. СТУМБУР

## ОБ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РАКОВИНАХ НЕКОТОРЫХ ОРДОВИКСКИХ TARPHYCERATIDA

Изучение эмбриональных стадий развития животных имеет большое значение для выяснения их происхождения. За последнее время исследователи стали уделять больше внимания изучению эмбриональных стадий развития и у наутилоидей. Так, в работах В. Н. Шиманского (6, 7, 8), Ф. А. Журавлевой (3, 4) и З. Г. Балашова (1, 2) рассматриваются внутреннее строение и внешняя форма эмбриональных раковин прямых наутилоидей. Строение эмбриональных раковин свернутых наутилоидей изучалось В. Е. Руженцевым и В. Н. Шиманским (5). Однако упомянутые авторы имели возможность детально изучить только эмбриональные раковины пермских свернутых наутилоидей и провести их сравнение с эмбриональными раковинами мезозойских наутилоидей, изученных еще до этого В. Н. Шиманским. На основании материалов по верхнепалеозойским и более молодым наутилоидам авторы указанной работы пришли к выводу о закономерном изменении эмбриональной раковины в процессе эволюции наутилоидей.

Однако, как сказано выше, Руженцеву и Шиманскому не удалось изучить строение эмбриональных раковин нижнепалеозойских свернутых наутилоидей, отличающихся от более поздних рядом особенностей. По нашему мнению, при изучении онтогенеза этих форм необходимо особенно внимательно выяснить изменения в положении и строении сифона и во внешней форме апикальной части эмбриональной раковины как у прямых, так и у свернутых наутилоидей. Первые камеры образуются на самой ранней стадии онтогенеза и могут отражать строение раковины предка.

В настоящее время в зарубежной литературе уделяется мало внимания изучению эмбриональных стадий развития наутилоидей, хотя материалы для этого имеются. Так, например, в работе В. К. Суита (10), приведены хорошие фотографии эмбриональных раковин свернутых наутилоидей *Discoceras antiquissimum* (Eichw.) из верхнего ордовика Норвегии и «*Discoceras*» *boreale* Sweet из среднего ордовика Норвегии, но он их не описывает. Судя по фотографиям, *Discoceras antiquissimum* (10, табл. 11, фиг. 1, 2) имеет семь эмбриональных камер, а диаметр эмбрионального фрагмокона составляет 14,7 мм. «*Discoceras*» *boreale* (10, стр. 105, табл. 11, фиг. 4) имеет семь эмбриональных камер при диаметре фрагмокона 10,2 мм. Сифон обоих видов имеет в первой камере центрально-вентральное и в третьей камере дорсальное положение; строение его ортоханоидальное. Краткое описание и рисунок эмбриональной раковины *Schröderoceras teres* (Eichw.) (-*Curtoceras teres*) из среднего ордовика Эстонии дано в работе О. Х. Шиндевольфа (9, стр. 171, рис. 3). У этой формы в яйце образовалось, очевидно, шесть камер. Диаметр фрагмокона эмбриональной раковины составляет около 8 мм.

Автору настоящей статьи удалось изготовить продольные разрезы эмбриональных раковин свернутых наутилоидей *Estonioceras imperfectum*

Qund., *Curtoceras teres* (Eichw.) *Schroederoceras hyatti* (Strand) и *Discoceras antiquissimum* (Eichw.). Весь материал происходит из ордовика Эстонии и хранится в Геологическом музее АН ЭССР.

Эмбриональный фрагмокон у *Estonioceras imperfectum* полусвернутый, образует половину оборота, к устью раковины расширяется очень медленно. Апикальный конец фрагмокона слегка согнутый (рис. 1а).

Таблица 1

Название вида и № экз.	#№ камер/высота камер в мм													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Estonioceras imperfectum</i> Qund. Экз. № С 4250	ок. 2,5	3,5	4,5	4,5	4,5	4,5	4,7	3,8	3,6	2,5	—	—	—	—
<i>Curtoceras teres</i> (Eichw.) Экз. № С 1251	0,8	2,0	2,8	3,0	3,0	2,5	2,5	2,5	2,3	2,0	—	—	—	—
<i>Schroederoceras hyatti</i> (Strand) Экз. № С 1028	ок. 1,0	3,5	5,0	5,1	5,5	5,0	5,0	5,0	3,8	3,7	3,5	2,5	—	—
<i>Discoceras antiquissimum</i> (Eichw.) Экз. № С 1033	1,2	3,5	—	—	—	5,5	5,5	5,0	5,0	5,0	4,5	4,5	4,2	3,0

У четвертой воздушной камеры наблюдается довольно резкий изгиб раковины, и с этого места она начинает свертываться. Умбональное отверстие сравнительно большое, его ширина 3 мм. Первая камера асимметричная, с округленной вершиной. Начальная часть раковины гладкая.

В первой камере сифон расположен центрально и находится в контакте со стенкой раковины, но стенка никакого отверстия не имеет. Во второй камере сифон отходит от стенки раковины и в третьей камере занимает субцентральное положение. Такое же положение сохраняется далее как в эмбриональной, так и во взрослой раковине. Строение сифона в первой и последующих камерах ортоханоидальное.

Высота камер сначала очень быстро увеличивается, но потом этот процесс замедляется. Самой высокой камерой является седьмая камера. После седьмой камеры высота камер уменьшается, достигая минимума у десятой камеры (табл. 1).

Можно предположить, что у данного вида в период внутренней цевого развития образуется семь воздушных камер. В таком случае диаметр фрагмокона эмбриональной раковины должен был составлять 16,5 мм, размер же всей эмбриональной раковины был больше, так как кроме фрагмокона она включала и жилую камеру.

Фрагмокон эмбриональной раковины у *Curtoceras teres* (рис. 1, б) свернут, образует почти полный оборот. Обороты медленно расширяющиеся к устью. Апикальный конец раковины согнутый. Резкий изгиб фрагмокона происходит у третьей камеры. Умбональное отверстие маленькое, его ширина 0,5 мм. Первая камера асимметрична, с закругленной вершиной. Апикальный конец фрагмокона гладкий, начиная с третьей камеры на поверхности раковины появляются очень тонкие и слабые штрихи роста, возрастающие к устью.

В первой камере сифон расположен субцентрально, и его апикальный конец соприкасается со стенкой раковины, но стенка никакого отверстия не имеет. Сифонный сегмент в первой камере полусферический. Во второй камере сифон смешается ближе к центру и в третьей камере занимает центродорсальное положение. Такое же положение сохраняется в последующих камерах, а также во взрослой раковине. Строение сифона как в юной, так и во взрослой раковине ортоханоидальное.

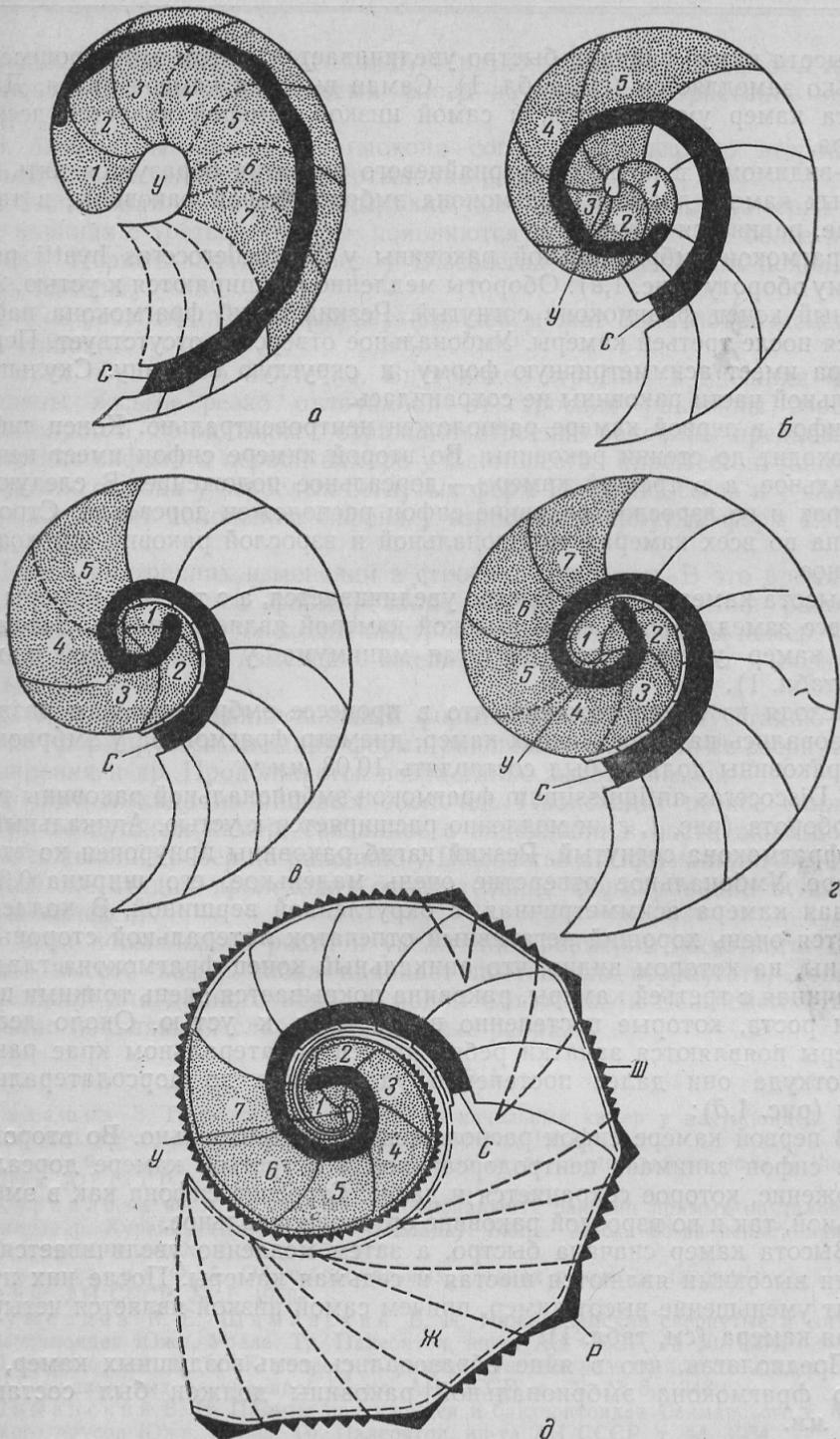


Рис. 1. Схематическое строение ранних стадий развития Тарфыцератид:

a — *Estonioceras imperfectum* Qund.; экземпляр № С 1250 ( $\times 13$ ); глипт у Сууропи, Эстонской ССР; кундаский горизонт (B<sub>III</sub>), эландская серия (O<sub>1</sub>); b — *Curtoceras teres* (Eichw.); экземпляр № С 1251 ( $\times 6$ ); карьер Аэри Эстонской ССР; аэрийский горизонт (C<sub>1</sub>a), вируская серия (O<sub>2</sub>); в — *Schroederoceras hyatti* (Strand); экземпляр № С 1028 ( $\times 3$ ); окрестности Кохиля Эстонской ССР; пиргуский горизонт (F<sub>1</sub>c); харьюская серия (O<sub>3</sub>); г — *Discoceras antiquissimum* (Eichw.); экземпляр № С 1033 ( $\times 3$ ); Хаапсалу, Эстонской ССР; пиргуский горизонт (F<sub>1</sub>c); харьюская серия (O<sub>3</sub>); д — *Discoceras antiquissimum* (Eichw.); на вентральной стороне изображено развитие скульптуры. Условные обозначения: 1—7 — эмбриональные воздушные камеры; у — умбональное отверстие; с — сифон, ж — жилая камера; и — штирихи роста; р — ребра

Высота камер сначала быстро увеличивается, потом этот процесс несколько замедляется (см. табл. 1). Самая высокая камера пятая. Далее высота камер уменьшается, и самой низкой камерой является десятая камера.

По-видимому, в период внутрияйцевого развития образуется пять воздушных камер; диаметр фрагмокона эмбриональной раковины, в таком случае, равняется 6 мм.

Фрагмокон эмбриональной раковины у *Schroederoceras hyatti* равен целому обороту (рис. 1, в). Обороты медленно расширяются к устью. Апикальный конец фрагмокона согнутый. Резкий изгиб фрагмокона наблюдается после третьей камеры. Умбональное отверстие отсутствует. Первая камера имеет асимметричную форму и округлую вершину. Скульптура начальной части раковины не сохранилась.

Сифон в первой камере расположен центровентрально. Конец сифона не доходит до стенки раковины. Во второй камере сифон имеет центродорсальное, а в третьей камере — дорсальное положение. В следующих камерах и во взрослой раковине сифон расположен дорсально. Строение сифона во всех камерах эмбриональной и взрослой раковин ортоханоидальное.

Высота камер сначала быстро увеличивается, а с третьей камеры этот процесс замедляется. Самой высокой камерой является пятая. Затем высота камер уменьшается, достигая минимума у двенадцатой камеры (см. табл. 1).

Исходя из предположения, что в процессе эмбрионального развития образовались пять воздушных камер, диаметр фрагмокона у эмбриональной раковины должен был составлять 10,08 мм.

У *Discoceras antiquissimum* фрагмокон эмбриональной раковины равен  $1\frac{1}{4}$  оборота (рис. 1, г) и медленно расширяется к устью. Апикальный конец фрагмокона согнутый. Резкий изгиб раковины приурочен ко второй камере. Умбональное отверстие очень маленькое, его ширина 0,3 мм. Первая камера асимметричная, с округленной вершиной. В коллекции имеется очень хороший негативный отпечаток латеральной стороны раковины, на котором видно, что апикальный конец фрагмокона гладкий, а, начиная с третьей камеры, раковина покрывается очень тонкими штрихами роста, которые постепенно возрастают к устью. Около десятой камеры появляются зачатки ребер на вентролатеральном крае раковины, откуда они далее постепенно удлиняются до дорсолатерального края (рис. 1, д):

В первой камере сифон расположен центровентрально. Во второй камере сифон занимает центродорсальное и в третьей камере дорсальное положение, которое сохраняется и далее. Строение сифона как в эмбриональной, так и во взрослой раковине ортоханоидальное.

Высота камер сначала быстро, а затем медленно увеличивается. Самыми высокими являются шестая и седьмая камеры. После них происходит уменьшение высот камер, причем самой низкой является четырнадцатая камера (см. табл. 1).

Предполагая, что в яйце образовались семь воздушных камер, диаметр фрагмокона эмбриональной раковины должен был составлять 13,5 мм.

Из всего сказанного выше можно сделать следующие выводы.

1. Положение сифона в первой камере отличается от положения его во взрослой раковине и даже в большинстве камер эмбриональной раковины. В первой камере сифон прилегает или расположен близко к вентральной стенке камеры, во второй камере он смещается несколько к центру, начиная с третьей камеры занимает такое же положение, как у взрослых форм данного вида.

2. Высота воздушных камер изменяется закономерно. Сначала воздушные камеры очень быстро возрастают в высоту, затем темп роста

несколько замедляется, далее следует резкое уменьшение высоты камер, и лишь через некоторое время снова начинается возрастание высоты камер.

3. Апикальный конец фрагмокона согнутый, только со второй или третьей камеры начинается свертывание раковины.

4. Начальная часть раковины, включающая две первые камеры, гладкая; начиная с третьей камеры, появляются отчетливые, все более резкие струйки. Первые зачатки ребер у *Discoceras antiquissimum* появляются с 10-й камеры.

5. Все развитие изученных наутилоидей может быть подразделено на пять этапов.

I этап первичного колпачка. Внутреннее строение и внешняя форма раковины весьма резко отличаются от строения раковины взрослых экземпляров и, по-видимому, отражают строение раковины предков. Так, положение сифона в первой камере у *Estonioceras imperfectum* повторяет положение сифона у взрослых согнутых форм *Eichwaldoceras* и у *Curtoceras* — повторяет положение сифона у взрослых свернутых форм *Estonioceras*.

II этап внутренних изменений в строении раковины. В это время происходит окончательное формирование внутреннего строения раковины (смещение сифона), происходит быстрое возрастание высоты камер. Одновременно происходит изменение внешней формы раковины и возникает скульптура.

III этап формирования внешней формы раковины. В эту стадию в основном формируется внешняя форма раковины — степень ее свернутости, расширения и др. Продолжается возрастание высоты камер.

IV этап выхода из яйцевых оболочек. Происходит резкое снижение высоты воздушных камер, связанное с задержкой в росте животного, а также появление ребер на раковине у *Discoceras antiquissimum*. Вероятно, на этой же стадии происходит окончательное формирование шупальцевого комплекса.

V этап нормального роста и увеличения размеров животного. В эту стадию высота камер снова начинает постепенно возрастать, достигая нормальной для данного вида. У родов *Curtoceras* и *Schroederoceras* на раковине появляются слабо выраженные ребра.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Балашов З. Г. К вопросу о развитии начальных камер у наутилоидей. Вестн. Ленингр. ун-та, № 10, сер. биол., геогр. и геол., 1953.
2. Балашов З. Г. Протоконхи древнепалеозойского представителя рода *Orthoceras*. Докл. АН СССР, т. 116, № 5, 1957.
3. Журавлева Ф. А. О находках эмбриональных раковин прямых наутилоидей в силуре р. Курейки (Автореферат доклада). Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 30, № 1, М., 1955.
4. Журавлева Ф. А. Об эмбриональных стадиях развития наутилоидей. Палеонтол. ж. АН СССР, № 1, 1959.
5. Руженцев В. Е., Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоиды Южн. Урала. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, № 50, 1954.
6. Шиманский В. Н. К вопросу о ранних стадиях развития верхнепалеозойских ортоцераконовых наутилоидей. Докл. АН СССР, т. 60, № 5, 1948.
7. Шиманский В. Н. Прямые наутилоиды и бактеритоиды Сакмарского и Артинского ярусов Южн. Урала. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 44, 1954.
8. Шиманский В. Н. Систематика и филогения отряда *Nautilida*. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отдел. геол., т. 32 (4), 1957.
9. Schindewolf O. H. Zur Stammesgeschichte der Ammonoidea. Sonderabdr. Paläontol. Z., Bd. 14, H. 3, 1932.
10. Sweet W. C. The Middle Ordovician of the Oslo Region. Norway. 10. Nautiloid Cephalopods. Soertrykk av Norsk geol. tidskrift, bd. 38, h. 1, 1958.

Геологический институт  
Академии наук ЭстССР

Статья поступила в редакцию  
4 V 1959