

1959

Ф. А. ЖУРАВЛЕВА

ОБ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ НАУТИЛОИДЕЙ

Изучение эмбриональных стадий наутилоидей имеет важное значение для выяснения путей их развития и построения правильной филогенетической систематики. К сожалению, начальные части раковин наутилоидей очень редко сохраняются в ископаемом состоянии. Последнее особенно относится к прямым и согнутым формам. Это явилось причиной того, что до настоящего времени в литературе по наутилоидеям имелись данные, различной степени полноты и достоверности о строении начальных частей раковин у представителей только четырех отрядов из десяти ныне выделяемых; это отряды — *Endoceratida*, *Actinoceratida*, *Orthoceratida* и *Nautilida*. В настоящей работе дано описание строения начальных частей раковин у представителей еще одного отряда — *Oncoceratida*.

Отряд *Endoceratida*. О строении начальных частей раковин представителей отряда *Endoceratida* имеются довольно значительные данные, изложенные в работах Д. Кларка (9), А. Хайэтта (15), Г. Холма (13), Т. Кобаяси (16), Р. Флауэра (11, 12). Эти данные свидетельствуют о том, что, несмотря на большое разнообразие в характере апикальных концов эндоцероидных раковин, говорящее о наличии большого числа таксономических единиц различных рангов в составе этой группы, всем эндоцератидам присуща одна общая особенность, которая отличает их от других групп наутилоидей. Эта особенность состоит в том, что краевой сифон эндоцератид, в большинстве широкий, занимающий иногда в апикальной части всю раковину, начинается от самого ее основания. В этом сифоне, впоследствии заполняющемся характерными только для эндоцератид эндоконами, помещалась, по-видимому, большая часть тела животного. Во всяком случае функция сифона эндоцератид сильно отличалась от таковой наутилид или ортоцератид. Хотя по имеющимся в настоящее время данным можно составить представление о строении начальной части раковины эндоцератид, остается все же неясным, какая часть раковины у этих животных строилась в яйцевой капсуле. Вероятно, развитие в разных группах эндоцератид происходило по-разному. Для решения этого вопроса требуются дополнительные материалы.

Отряд *Actinoceratida*. Сведения о строении начальных частей раковин у актиноцероидных наутилоидей довольно скудны. Они содержатся в работах К. Тейхерта (22), О. Шиндевольфа (20), Т. Кобаяси (16), Р. Флауэра (10). Почти у всех раковин различных видов актиноцероидных наутилоидей, описанных указанными исследователями, имеются в наличии части, близкие к начальным, и результаты их изучения представляют несомненный интерес. Однако ни в одном случае не сохранились полностью ни основание самой раковины, ни первый сегмент сифона. Поэтому в настоящее время остается невыясненным, были ли сифон и сама раковина открыты в основании, как предполагал Тейхерт (22), или закрыты. По-видимому, наиболее полно сохранившимся из всех изученных надо считать *Carbactinoceras torleyi* Schind. (1953, стр. 92, фиг. 4; стр. 91, фиг. 2), у которого видны большая часть первой камеры и первого сег-

мента сифона. Довольно правдоподобной представляется и его реконструкция начальной части этой раковины, где основание сравнительно высокой первой камеры и основание первого значительно расширенного сегмента сифона изображены замкнутыми; сифон не примыкает к стенке первой камеры.

В нашем распоряжении имеется один экземпляр *Armenoceras* sp. из силурийских отложений р. Подкаменной Тунгуски (табл. I, 9), представляющий собою апикальный конец очень широкого сифона. Сифон в первых двух камерах занимал, по-видимому, почти всю раковину, примыкая к ее стенкам. Об этом свидетельствует характер боковых очертаний первых двух сегментов. Сифон постепенно расширяется до четвертого сегмента включительно и далее, по направлению к устью, постепенно сужается. Радиальные каналы в первом сегменте сифона прямые, во всех остальных дугообразно изогнутые. Отверстия в основании сифона, по-видимому, не было. Стенка раковины сохранилась, к сожалению, только на небольшом участке в верхней части обломка. Ее характер в основании раковины неизвестен.

Таким образом, имеющиеся в настоящее время данные не позволяют составить отчетливого представления о строении начальных частей раковин актиноцероидных наутилоидей. Можно лишь полагать, что сифон и сама раковина не имели отверстий в основании и что у актиноцератид с более узким сифоном первый сегмент его был заметно расширен и находился на некотором расстоянии от стенок первой воздушной камеры, у широкосифонных начальная часть сифона, возможно, занимала почти всю раковину.

Отряд *Orthocerotida*. Строение начальных частей раковин прямых наутилоидей с узким сифоном, относимых в настоящее время к отряду *Orthocerotida*, изучалось многими исследователями. Однако до недавнего времени вопрос об эмбриональном развитии этих наутилоидей сводился к вопросу о протоконхе, который и считался эмбриональной частью раковины. Впервые вопрос об эмбриональной раковине ортоцероидных наутилоидей был поставлен В. Н. Шиманским (5). Изучая раковины нижнепермских *Dolorthoceras* в продольном разрезе, этот исследователь подметил быстрое возрастание высоты первых четырех камер и резкое уменьшение высоты пятой камеры. То же он обнаружил у двух видов триасовых *Trematoceras*, изображенных Шиндевольфом (1933, стр. 18, фиг. 5, 6). У одного из этих видов, как и у *Dolorthoceras*, наиболее высокая четвертая камера резко сменяется низкой пятой. У другого — наиболее высокой является третья камера, наиболее низкой — четвертая. По аналогии со свернутыми наутилоидеями, у которых камеры первой половины первого оборота образуются в яйцевой капсуле и являются, таким образом, эмбриональными, Шиманский считает, что первые три или четыре камеры у прямых наутилоидей также были эмбриональными. Так он приходит к выводу, что эти прямые наутилоидеи строили эмбриональную раковину, которая состояла из трех-четырёх воздушных и жилой камер и занимала часть раковины, содержащую теперь шесть-семь воздушных камер. При дальнейшем более широком изучении нижнепермских прямых наутилоидей Южного Урала Шиманский (6, 7) выделил три типа эмбриональных раковин: прямые островершинные раковины, согнутые на конце островершинные раковины и булавовидные раковины со сферической первой камерой. Общим для всех трех типов он считает быстрое возрастание высоты первых четырех-пяти камер и снижение высоты одной-двух последующих. Последнее он связывает с выходом животного из яйцевой капсулы. Однако автор отмечает, что в деталях процесс развития шел поразному. Для беспротоконховых раковин (первые два типа) характерно равномерное развитие до решительного перелома, после которого возникли низкие пятая-шестая камеры. В развитии раковин третьего типа наблюдаются, по его мнению, два переломных момента: первый — возникно-

вание первой перегородки и пережима и второй — образование низкой шестой воздушной камеры вслед за высокой пятой. Надо, однако, заметить, что первая перегородка должна была возникать значительно позднее, чем пережим. Ее образование отставало от образования пережима на такой срок, за который раковина удлинялась не менее, чем на высоту первой воздушной камеры. Тело животного должно было переместиться в эту наращенную часть раковины, прежде чем могла возникнуть первая перегородка. Представляется более вероятным, что эмбриональная раковина третьего типа состояла не из ряда воздушных и жилой камеры, как у первых двух типов, а имела всего одну обособленную первую воздушную камеру — протоконх и жилую камеру и занимала всю расширенную начальную часть раковины, покрытую тонкой сетчатой скульптурой и занятую сейчас пятью воздушными камерами. Возникновение же низкой шестой камеры вслед за высокой пятой происходило в результате каких-то изменений в жизни животного уже в постэмбриональный период.

Таким образом, Шиманским установлено: 1) прямые наутилоидей верхнего палеозоя в эмбриональный период строили раковину, состоящую из ряда воздушных и жилой камеры; 2) у верхнепалеозойских ортоцероидных наутилоидей существовало два пути развития. Один — когда животное строило эмбриональную раковину, первая камера которой была низкой и необособленной, и второй — когда первая камера эмбриональной раковины была высокой и ясно обособленной.

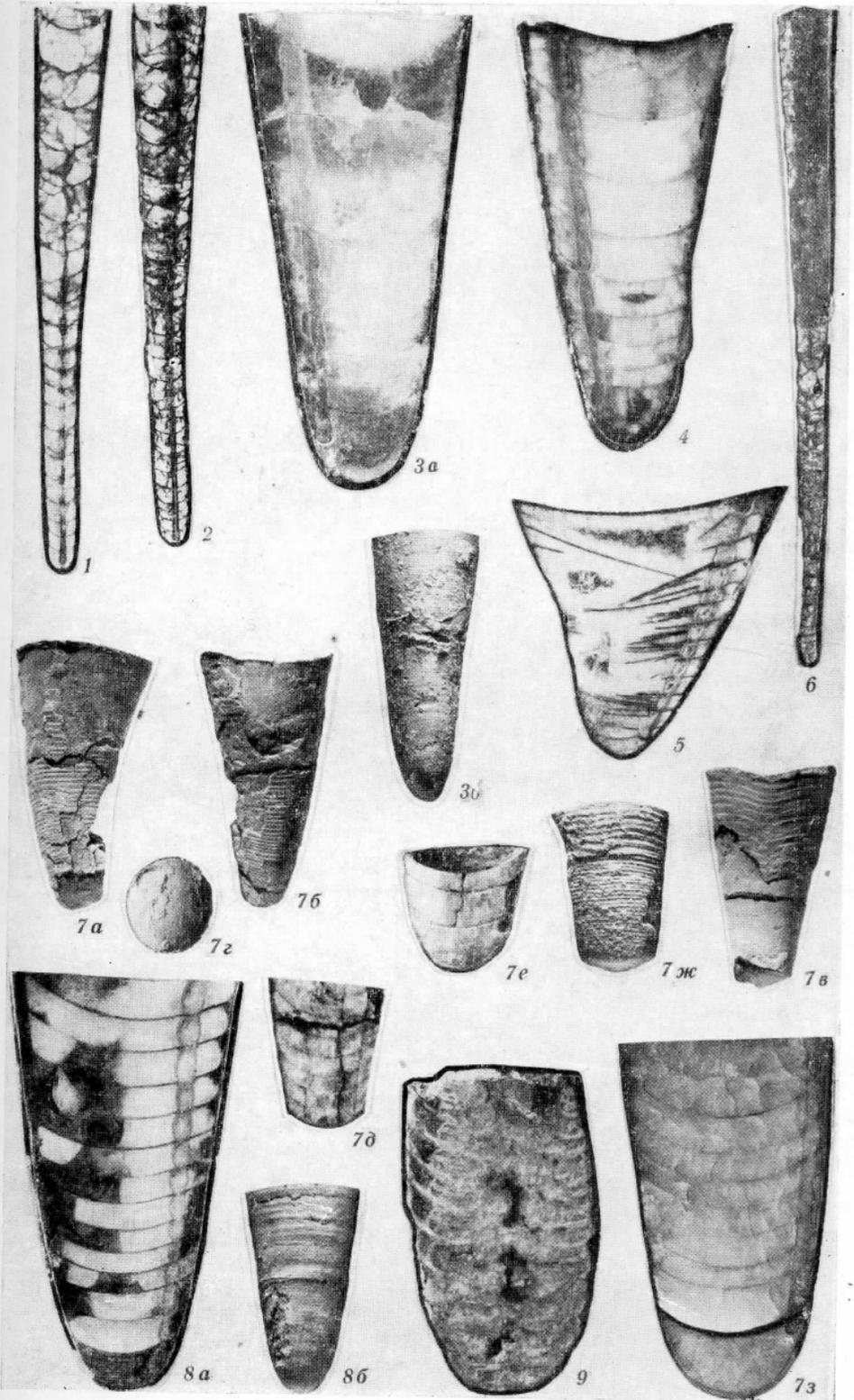
Из ордовикских отложений известен только один *Orthoceros* sp. с сохранившейся начальной частью раковины. З. Г. Балашов (1), подробно описавший эту форму, считает наиболее вероятным, что в яйцевой капсуле строилась только первая камера — протоконх. Нам представляется более правильным считать, что эмбриональная раковина у этого *Orthoceros* состояла из одной воздушной камеры — протоконха и жилой камеры и охватывала всю расширенную начальную часть раковины, занятую теперь первыми восемью камерами.

Из силурийских отложений значительное число раковин прямых наутилоидей с узким сифоном, сохранивших начальные части, описано в работах А. Хайэтта (14) и П. Почта (18). Все эти раковины, за исключением одной, имеют протоконх, т. е. высокую обособленную первую камеру.

В работе Г. Мутвея (17) описан и изображен новый силурийский род *Luescoceras*. Раковина у последнего в начальной части согнута. Первая

Объяснение к таблице I

1. *Geisonoceras* sp. № 1; № 1070/43 — шлиф (× 6); р. Курейка, лландоверский ярус.
2. *Geisonoceras* sp. № 2; № 1070/52 — шлиф (× 6); р. Курейка, лландоверский ярус.
3. *Anglicornus* sp. № 1; № 1359/1215; 3а — начальная часть раковины, пришлифовка в дорсо-вентральной плоскости (× 6,04); 3б — начальная часть, видна граница эмбриональной раковины (× 3); Ю. Урал, пролобитовый горизонт фаменского яруса.
4. *Anglicornus* sp. № 2; № 1359/1220 — начальная часть, пришлифовка в дорсо-вентральной плоскости (× 5); Ю. Урал, верхи фаменского яруса.
5. *Paracleistoceras* sp.; № 1200/260 — начальная часть раковины, пришлифовка в дорсо-вентральной плоскости (× 6,1); Ю. Тиман, р. Чуть, доманиковская свита франского яруса.
6. *Orthocerotida*; № 1070/61 — шлиф (× 2); р. Курейка, лландоверский ярус.
7. *Turoceras schnyrevae* sp. nov.: 7а, б — голотип № 1331/1 — латерально и дорсально (обе × 1); 7в — № 1331/3 — вентрально (× 1); 7г — № 1331/2 — с перегородки (× 3); 7д — то же, пришлифовка в дорсо-вентральной плоскости (× 2); 7е — 1331/4 — начальная часть, пришлифовка в дорсо-вентральной плоскости (× 5); 7ж № 1331/2 начальная часть, видна граница эмбриональной раковины (первая камера отсутствует) (× 3); 7з — то же, пришлифовка в дорсо-вентральной плоскости (× 6,3); Свердловская область, р. Тура, верхи силура или низы девона.
8. *Phragmoceras timanicum* Holzapfel, 1899; 8а — № 1200/168 — начальная часть раковины, пришлифовка (× 6,2); 8б — то же, начальная часть, видна граница эмбриональной раковины (× 3); Ю. Тиман, р. Чуть, доманиковская свита франского яруса.
9. *Artemoceras* sp.; № 702/303 — пришлифовка (× 1); р. Подкаменная Тунгуска, верхняя толща кочумдекской свиты силура.



воздушная камера колпачковидная, совершенно необособленная, но сравнительно высокая; за ней следуют две низкие камеры. Далее высота камер постепенно увеличивается. Сифон начинается в первой камере. Его заметно вздутый первый сегмент расположен на небольшом расстоянии от основания первой камеры и, по-видимому, прикреплен к последнему (на фотографии видны лентовидные образования, тянущиеся от сифона к основанию первой камеры). У этого рода, принадлежащего, по-видимому, к одному из семейств отряда Orthocerotida, границу эмбриональной раковины определить не удастся. Можно только предполагать, что эмбриональная раковина состояла из одной сравнительно высокой воздушной и жилой камеры.

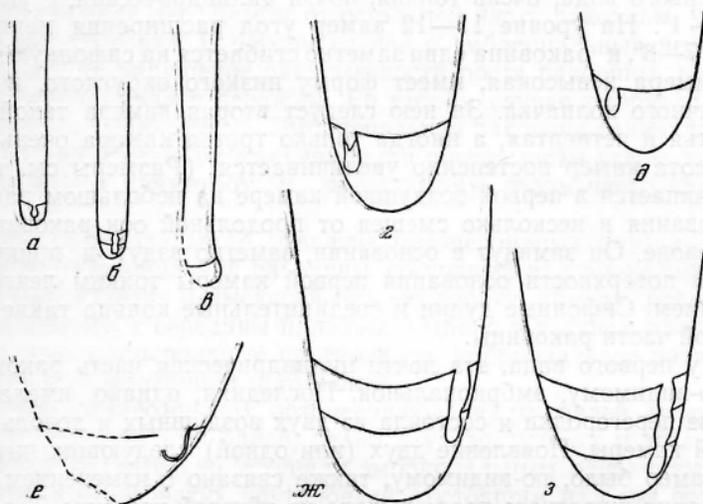


Рис. 1. Эмбриональные раковины:

а — *Geisonoceras* sp. № 1; б — *G.* sp. № 2; в — *Orthocerotida* (граница эмбриональной раковины неизвестна); г — *Anglicornus* sp. № 1; д — *Anglicornus* sp. № 2; е — *Paracleistoceras* sp.; ж — *Turoceras schnyrvaevae* sp. nov.; з — *Phragmoceras timanicum* Holzapfel, 1899

В нашем распоряжении имеются раковины двух видов рода *Geisonoceras* из лландоверских отложений р. Курейки с сохранившимися начальными частями.

Начальная часть раковины *Geisonoceras* sp. № 1 (табл. I, 1, рис. 1а), занятая сейчас первыми девятью-десятью воздушными камерами, очень тонкая, почти цилиндрическая, с углом расширения $0^{\circ}30'' - 1^{\circ}00''$. Далее угол расширения раковины меняется на больший — $7-10^{\circ}$, и приблизительно на этом же уровне раковина слегка согнута на вентральную сторону. Первая камера сравнительно высокая и имеет форму более или менее глубокого, округлого в основании колпачка или несколько скошенной с противосифонной стороны капли. За нею следуют одна или две более низкие камеры. Дальше, начиная с третьей или четвертой, высота воздушных камер постепенно увеличивается. Размеры эмбриональной раковины и высоты воздушных камер приведены в таблице 1. Сифон начинается в первой воздушной камере на одной трети высоты от ее основания и несколько смещен от центра к вогнутой стороне. Основание сифона замкнуто, булавовидно вздуто и прикреплено тонким лентовидным образованием к внутренней поверхности основания раковины. Последнее, возможно, надо считать аналогом просифона аммоноидей. Диаметр сифона составляет здесь 0,2 диаметра раковины. Сифонные дудки слегка расширяются, соединительные кольца цилиндрические.

Можно полагать, что описанная цилиндрическая часть раковины *Geisonoceras* sp. № 1 строилась животным в яйцевой капсуле и является

эмбриональной раковиной, которая имела, по-видимому, одну перегородку и состояла из одной воздушной и довольно длинной жилой камеры. После выхода из яйцевой капсулы животное строило раковину с большим углом расширения. Появление двух сравнительно низких воздушных камер — второй и третьей, по-видимому, было вызвано замедлением роста раковины после выхода животного из яйцевой капсулы. То, что тело животного было достаточно длинным, подтверждается фактом, что взрослые формы имеют раковину, в которой половина или даже большая часть была занята жилой камерой.

У *Geisonoceras* sp. № 2 (табл. I, 2, рис. 1б) начальная часть раковины, занятая теперь первыми десятью-одиннадцатью воздушными камерами, как и у первого вида, очень тонкая, почти цилиндрическая, с углом расширения — 1° . На уровне 11—12 камер угол расширения меняется на больший в $7-8^\circ$, и раковина едва заметно сгибается на сифонную сторону. Первая камера невысокая, имеет форму низкого округлого, несколько асимметричного колпачка. За нею следует вторая камера такой же высоты. Третья и четвертая, а иногда только третья камера очень низкие. Далее высота камер постепенно увеличивается. (Размеры см. табл. 1.) Сифон начинается в первой воздушной камере на небольшом расстоянии от ее основания и несколько смещен от продольной оси раковины к вогнутой стороне. Он замкнут в основании, заметно вздут и прикреплен к внутренней поверхности основания первой камеры тонким лентовидным образованием. Сифонные дудки и соединительные кольца такие же, как во взрослой части раковины.

Как и у первого вида, эта почти цилиндрическая часть раковины является, по-видимому, эмбриональной. Последняя, однако, имела уже не одну, а две перегородки и состояла из двух воздушных и довольно длинной жилой камеры. Появление двух (или одной) следующих низких воздушных камер было, по-видимому, также связано с изменением условий существования животного после выхода из яйцевой капсулы. Тело животного имело длинную червеобразную форму, о чем говорит и большая длина жилой камеры у взрослых форм.

Как видим, у обоих видов *Geisonoceras* первая воздушная камера или две первые камеры не отделены от остальной части эмбриональной раковины пережимом. У раковины, изображенной на табл. I, 6, рис. 1в, родовую и видовую принадлежность которой не удалось определить, первая камера заметно вздута. Если следующие за нею низкие камеры возникают после выхода животного из яйца, то сужение раковины на уровне первой перегородки происходило значительно раньше, в период внутрияйцевого развития. Чем было вызвано это сужение, остается невыясненным. У описанной раковины одна сторона не полностью сохранилась, и это не позволяет точно определить угол расширения начальной части. Граница эмбриональной раковины не может быть определена. Можно лишь сказать, что эмбриональная раковина, как и у *Orthoseros* sp., описанного Балашовым (1), состояла из одной обособленной воздушной и жилой камер. Судя по тому, что у более взрослой раковины жилая камера составляет не менее половины всей длины, можно полагать, что жилая камера эмбриональной раковины была длинной. Таким образом, силурийские *Lucosoceras* и два вида *Geisonoceras* строили эмбриональные раковины с высокой, но не обособленной первой камерой.

У всех девонских прямых наутилоидей с узким сифоном, приводимых в работах Д. Кларка (8), Н. Шульца (21) и О. Шиндевольфа (19), раковины имеют высокую обособленную первую камеру — протоконх. У большей части раковин, изображенных Шиндевольфом (19), начальные части, являвшиеся, возможно, эмбриональными раковинами, отличаются от остальной части раковины большим диаметром или скульптурой.

У каменноугольного *Pseudorthoceras knoxense* (McChesn.), изображенного Шиндевольфом (20), раковина имеет низкую и совершенно необособ-

ленную первую камеру. Высота следующих камер, до четвертой включительно, увеличивается. К сожалению, пятая камера неизвестна. По-видимому, эта форма развивалась подобно пермским *Dolorthoceras* и триасовым *Trematoceras*, о которых сказано выше.

Из всего изложенного выше об ортоцероидных наутилоидах можно сделать следующие выводы:

1. Нижнепалеозойские прямые ортоцероидные наутилоидеи строили в эмбриональный период в яйцевой капсуле раковину, состоящую из одной (иногда двух) воздушных и жилой камер. Эмбриональная воздушная камера всегда выше следующей за нею первой постэмбриональной камеры. При этом у одних видов эмбриональная камера имела вид протоконха, т. е. была отделена пережимом от остальной части раковины, у других — пережим отсутствовал. В первом случае в эмбриональный период развития происходило нарушение равномерности роста раковины, в результате которого образовывался пережим. Во втором случае эмбриональное развитие протекало равномерно. Эмбриональная раковина отличалась от прилегающей к ней постэмбриональной части иногда иным углом расширения, иногда большим диаметром и, по-видимому, очень часто иной скульптурой.

2. Путь эмбрионального развития ортоцероидных наутилоидей с образованием эмбриональной раковины, состоящей из трех-четырёх воздушных и жилой камеры и имеющей низкую первую камеру, появился позднее, по-видимому, с середины палеозоя. Однако в верхнем палеозое существовали еще ортоцероидные наутилоидеи, эмбриональное развитие у которых шло с образованием протоконха.

3. У нижнепалеозойских ортоцероидных наутилоидей эмбриональные раковины, состоящие из одной, редко двух воздушных и жилой камеры, по размерам значительно уступали эмбриональным раковинам верхнепалеозойских и мезозойских наутилоидей, состоящим из ряда воздушных и жилой камеры (см. табл. 1). Это говорит о том, что у вторых наутилоидей яйца были крупнее, число их, по-видимому, было меньше, и из яйца выходило животное, по строению более близкое ко взрослому, чем у первых наутилоидей.

4. У всех ортоцероидных наутилоидей сифон начинается в первой воздушной камере, на некотором расстоянии от ее основания и, как часто наблюдается, прикреплен к последнему тонким лентовидным образованием — просифоном.

Отряд *Opsoseratida*. Строение начальных частей раковин ортоцероидных наутилоидей до сих пор не было известно. В нашем распоряжении имеются раковины с сохранившимися начальными частями, принадлежащие пяти видам, четырем родам и двум семействам отряда *Opsoeratida*.

Начальная часть раковины *Anglicornus* sp. № 1 (табл. I, 3, рис. 1а), занятая теперь первыми четырьмя воздушными камерами, заметно отличается тонкой скульптурой в виде очень узких и мелких поперечных бороздок и отграничена слабым пережимом. Первая воздушная камера имеет форму довольно высокого, в основании равномерно округленного конусовидного колпачка и по высоте более чем в два раза превосходит каждую из трех следующих за нею камер. (Размеры см. табл. 1.). Далее по направлению к устью высота камер постепенно растет. Сифон начинается в первой воздушной камере. Его замкнутый и булавовидно вздутый сегмент примыкает к вентральной стенке первой камеры приблизительно на половине ее высоты.

Надо полагать, что описанная начальная часть раковины, отличающаяся по скульптуре и отграниченная заметным пережимом, представляет собою эмбриональную раковину, образующуюся в яйцевой капсуле. Она, по-видимому, имела одну перегородку и состояла из первой высокой воздушной и жилой камеры. Образование второй и третьей воздушных

Таблица 1

Числовые данные о начальных частях раковин наутиллоидей

Отряды, виды	Возраст	Высота камер в мм						Колличество эмбриональных камер	Длина эмбриональной раковины	Диаметр эмбриональной раковины	Длина жилой камеры эмбриональной раковины	Форма 1-й камеры	Примечания	
		1	2	3	4	5	6							
Об эмбриональной раковине точных данных не имеется														
Отр. Endoceratida														
Отр. Actinoceratida														
Armenoceras sp.	S	Большее 5,2	5,0	5,0	5,0	4,4	?	?	0,95	?	?	?	Низкая, асимметричная, необосовленная	Размеры вычислены по фиг. 4, стр. 92 в работе Шиндевольфа, 1935
Carbactinoceras torleyi Schind.	C	Большее 2,57	1,96	2,36	2,36	3,0	1?	?	?	?	?	?		
Отр. Orthocerotida														
Orthoceros sp.	O	0,55	0,25	0,25	0,25	0,30	1	?	Около 3,25	Около 2,7	Около 2,7	?	Высокая, сферическая, обосовленная	Из работы Балашова, 1957. Размеры частично приведены автором
Geisonoceras sp. N 1		0,49	0,39	0,39	0,50	0,60	1	?	0,62— 0,73	2,71— 4,21	2,71— 4,21	?	Высокая, необосовленная, симметричная	
G. sp. N 2	S	0,30	0,30	0,18	0,19	0,41	2	?	4,44— 4,52	0,6— 0,71	3,84— 3,92	?	Низкая, необосовленная, симметричная	
Lyoceras gotlandense Mützel		0,86	0,52	0,52	0,58	0,65	1	?	Около 3,0	Около ?	?	?	Низкая, асимметричная, необосовленная	Размеры вычислены по фиг. 2 табл. 20 в работе Мутвея, 1957
Cycloceras sp.	D ₂ ²	1,00	?	?	?	?	1	?	Около 2,30	Около 1,2	Около 1,3	?	Высокая, эллипсоидальная, обосовленная	Размеры вычислены по фиг. 3, 8, 12, табл. 2 в работе Шиндевольфа, 1933
Orthoceratites sp.	D ₁ ¹	0,35	?	?	?	?	1	?	Около 1,44	Около 0,58	Около 1,09	?	Высокая, обосовленная	
Geisonoceras clavatum (Corr.)	D ₂ ¹	0,5	?	?	?	?	1	?	Около 0,96	Около 0,92	Около 0,46	?	Высокая, обосовленная	

<i>Pseudorthoceras knoxense</i> (McClesn.)	C ₃	0,52	0,56	0,83	1,02	?	4	Больше 3,40	Около 1,8	?	Низкая, асимметричная, необособленная	Размеры неточные. Вы- числены по рис. 6, стр. 96 в работе Шиндewolfфа, 1935
<i>Dolorthoceras stitiforme</i> Shim.		0,58	1,46	1,86	2,23	1,2	4	Больше 7,4	Около 2,0	?	Низкая, необособленная	Размеры вычислены по фиг. 5 табл. 1,
<i>Uralorthoceras tzewetae-</i> <i>vae</i> Shim.	P ₁	0,43	0,63	1,02	1,29	1,2	5	Больше 5,81	Около 1,88	?	Низкая, необособленная асимметричная	Фиг. 8-6 табл. IV, фиг. 8 табл. III в работе Ши- манского, 1954
<i>Schikhanoceras sphaero-</i> <i>forum</i> Shim.		0,47	0,48	0,43	0,20	0,28	1	1,45	0,65	0,98	Высокая, сферическая, обособленная	
<i>Trematoceras cf. politum</i> (v. Klipst.)	T ₃	1,25	2,46	3,0	3,15	2,13	4	Больше 12,1	Около 3,33	?	Низкая, необособленная	Размеры вычислены по фиг. 18, табл. 2 в работе Шиндewolfфа, 1933
Отр. <i>Oncosera-</i> <i>tida</i>												
<i>Anglicornus</i> sp. N 1	D ₃ ²	1,80	0,8	0,6	0,7	1,0	1	4,47	3,30	2,67	Высокая, необособлен- ная, симметричная	
A. sp. N 2	D ₃ ²	1,51	0,52	0,61	0,73	0,98	1	4,00	4,00	2,49	То же	
<i>Paracleistoceras</i> sp.	D ₃ ¹	1,5	0,9	0,8	0,8	0,9	1	?	Около 2,5	?	Высокая, широкая, не- обособленная	
<i>Turoceras schnyrevae</i> sp. nov.	S ₃ -D ₁	1,33	1,06	0,50	0,76	0,76	2	6,67	4,76	4,28	Невысокая, необособлен- ная, симметричная	
<i>Phragmoceras timanicum</i> Holzapfel	D ₁ ³	0,80	0,80	0,64	0,48	0,48	3	5,72	4,41	3,48	Низкая, необособленная	
Отр. <i>Nautilida</i>												
<i>Mosquoceras jakovlevi</i> Ruzh. et Shim.	P ₁	0,88	1,48	1,92	1,92	2,32	2,0	Диаметр эмбрио- нальной раковины 19,60	Высота оборота 8,80	Около 13,60	Очень низкая, необособ- ленная, почти кониче- ская	Размеры приблизитель- ные, вычислены по рис. 9 в работе Ру- женцева и Шиманско- го, 1954
<i>Rhiphaeoeceras venustum</i> Ruzh. et Shim.		1,40	2,08	2,80	3,08		4	13,60	5,20	Около 13,20	"	
<i>Shoakoceras bisulcatum</i> Ruzh. et Shim.		0,44	0,88	0,88	1,16		4	8,00	2,40	Около 6,40	"	

камер происходило в начале постэмбрионального периода, когда животное в связи с изменением условий своего существования несколько замедляло рост.

У *Anglicornus* sp. № 2 (табл. I, 4, рис. 1д) поверхность раковины в начальной части недостаточно хорошо сохранилась, и проследить изменение скульптуры невозможно. Намечается, однако, слабо заметное утолщение наружного слоя раковины, отграничивающее начальную часть, занятую сейчас первыми тремя и большей частью четвертой воздушной камеры. Угол расширения в этой части такой же, как во взрослой. Первая камера высокая и имеет форму довольно глубокого конусовидного колпачка, равномерно округленного в основании. Вторая камера почти в три раза ниже первой. Далее высота камер постепенно увеличивается. (Размеры см. табл. I.) Сифон начинается в первой воздушной камере. Его замкнутый, вздутый и несколько заостренный в основании первый сегмент почти примыкает к вентральной стенке первой воздушной камеры в верхней трети ее высоты. По-видимому, как и у *Anglicornus* sp. № 1, у этого вида животное также строило эмбриональную раковину, состоящую из одной высокой воздушной и жилой камеры.

У *Paracleistoceras* sp. (табл. I, 5, рис. 1е) первая воздушная камера имеет форму довольно низкого и широкого колпачка¹. Высота второй воздушной камеры почти в два раза меньше первой. Следующие камеры также невысокие. Далее высота камер слабо возрастает. (Размеры — в табл. I.) Сифон начинается в первой камере. Его небольшой замкнутый шаровидный первый сегмент почти примыкает к вентральной стенке первой воздушной камеры в верхней ее части. Сама раковина и часть ядра с дорсальной стороны разрушены. Это не позволяет установить наличие или отсутствие изменения скульптуры, утолщения наружного слоя раковины или какого-нибудь пережима в ее начальной части. Никаких изменений угла расширения раковины не наблюдается. Поэтому нельзя определить границу эмбриональной раковины, которая имела, по-видимому, одну перегородку и состояла из одной воздушной и жилой камеры. Низкая вторая воздушная камера является, по-видимому, первой постэмбриональной камерой.

Начальная часть раковины² *Turoceras schnyrevae* gen. et sp. nov. (табл. I, 7, рис. 1ж), занятая сейчас первыми семью воздушными камерами, несет поверхностную скульптуру в виде тонких поперечных ребрышек, разделенных промежутками такой же ширины. Эта скульптура довольно резко сменяется значительно более грубыми парными ребрышками. Наружный слой раковины становится как бы несколько толще. Первая воздушная камера — высокая и имеет форму неглубокого колпачка. За нею следует еще одна камера такой же высоты. Третья воздушная камера очень низкая, более чем в два раза ниже первой и второй. Далее высота камер возрастает. (Размеры — в табл. I.) Сифон начинается в первой воздушной камере. Его замкнутый невздутый первый сегмент расположен очень близко к ее вентральной стенке.

По-видимому, эмбриональная раковина у этого вида имела две перегородки и состояла из двух воздушных и жилой камеры. Выход животного из яйцевой капсулы сопровождался изменением скульптуры и возникновением низкой третьей воздушной камеры.

У *Phragmoseras timanicum* Holzapfel, 1899 (табл. I, 8, рис. 1з) часть раковины, занятая сейчас первыми восемью воздушными камерами, несет чрезвычайно тонкую поверхностную скульптуру в виде пересекающихся поперечных и продольных струек и отделена от остальной части раковины

¹ Первая перегородка этой раковины сохранила свое действительное местоположение только на вентральной стороне, где она находится на границе первого сегмента сифона. Обломок перегородки, лежащий ниже этого уровня, по-видимому, механически смещен сверху.

² Описание рода и вида дано в конце работы.

заметным утолщением наружного слоя раковины. Первая воздушная камера имеет форму низкого, плавно округленного колпачка. Вторая камера по высоте равна первой, третья — несколько ниже. За нею следуют две сравнительно низкие воздушные камеры. Высота следующих камер несколько больше и к устью постепенно увеличивается. (Размеры — в табл. 1.) Сифон начинается в первой воздушной камере. Его замкнутый удлиненно-яйцевидной формы первый сегмент почти прилегает к вентральной ее стенке.

Надо полагать, что начальная часть раковины с тонкой скульптурой строилась в яйцевой капсуле и является эмбриональной раковиной, которая имела, по-видимому, уже две перегородки и состояла из трех воздушных и жилой камеры. Сравнительно низкие воздушные камеры — вторая и третья — возникли после выхода животного из яйцевой капсулы.

Исходя из вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

1. Девонские онкоцероидные наутилоидеи строили в эмбриональный период раковину, состоящую из одной, двух или трех воздушных и жилой камеры. Эта эмбриональная раковина часто отличается более тонкой скульптурой и отграничена слабым пережимом или утолщением наружного слоя раковины.

2. Эмбриональные воздушные камеры превосходят по высоте следующие за ними первые постэмбриональные, но никогда не бывают отделены от последних пережимом.

3. Сифон начинается в первой воздушной камере. Его первый сегмент, замкнутый в основании и часто вздутый, примыкает или почти примыкает к вентральной стенке первой камеры.

4. Эмбриональные раковины онкоцероидных наутилоидей по размерам (см. табл. 1) несколько больше эмбриональных раковин нижнепалеозойских ортоцероидных наутилоидей, имеющих одну, редко две, эмбриональные воздушные камеры, и, по-видимому, значительно уступают эмбриональным раковинам верхнепалеозойских и мезозойских ортоцероидных наутилоидей с тремя-пятью эмбриональными воздушными камерами.

Отряд *Nautilida*. Наиболее полные и достоверные данные имеются об эмбриональных стадиях развития свернутых наутилоидей отряда *Nautilida*. В настоящее время можно считать доказанным, что свернутые наутилоидеи не строили слабо обызвествленного впоследствии отпадавшего протоконха, как было принято считать в течение очень длительного времени. Едва ли может вызывать сейчас сомнение также и то, что сифон у свернутых наутилоидей начинался не во второй, а в первой известковой воздушной камере.

Исследования А. Вилли (23, 24), В. Н. Шиманского (4) и В. Е. Руженцева и В. Н. Шиманского (3) показывают, что свернутые наутилоидеи отряда *Nautilida* как мезозойские и кайнозойские, так и верхнепалеозойские строили в яйцевой капсуле раковину, состоящую из ряда воздушных и жилой камеры. Эта эмбриональная раковина отличалась от постэмбриональной части иной скульптурой, иной формой поперечного сечения оборота и часто отделялась от последней более или менее глубоким пережимом, указывающим на нарушение роста раковины сразу после выхода животного из яйцевой капсулы. У мезозойских и кайнозойских свернутых наутилоидей эмбриональная раковина занимала весь первый оборот, и первые четыре-шесть камер этой раковины являются эмбриональными. Эмбриональные камеры легко отличить, так как за последней из них, самой высокой, следует низкая воздушная камера, образующаяся после выхода животного из яйцевой капсулы. У палеозойских наутилоидей эмбриональная раковина занимает половину или две трети первого оборота раковины. В ходе исторического развития наутилоидей, так же как и аммонидей, происходило постепенное уменьшение размеров первого оборота и включение его в состав эмбриональной раковины. У наутилоидей умень-

шение первого оборота происходило за счет уменьшения его длины и сокращения размеров умбонального отверстия. Строение юного организма, выходящего из яйцевой капсулы, все больше и больше приближалось к строению взрослого животного. Эмбриональные раковины свернутых наутилоидей отряда *Nautilida* с четырьмя — семью воздушными камерами являются наиболее крупными из всех изученных (см. табл. 1). По размерам к ним приближаются эмбриональные раковины верхнепалеозойских ортоцероидных наутилоидей, имеющие три-пять воздушных камер.

В ы в о д ы. Исходя из всех имеющихся данных о строении начальных частей раковин наутилоидей, можно заключить, что из пяти рассмотренных здесь отрядов отряд *Endoceratida* обнаруживает наибольшие отличия от остальных четырех и находится с ними, по-видимому, в наиболее отдаленном родстве. Некоторое сходство эндоцератид с актиноцератидами, состоящее в большой ширине их сифонов, надо считать конвергентным, так как строение этих сифонов и положение их апикальных концов в раковине совершенно различны.

Отряд *Actinoceratida*, если его представители имели закрытые в основном раковину и сифон, как это представляется по имеющимся данным, имеет значительное сходство с отрядами *Orthocerotida*, *Oncoceratida* и *Nautilida*. Но очень сложный и часто очень широкий сифон актиноцератид, несомненно, выполнял иную функцию, чем сифон представителей этих трех отрядов. Это заставляет думать, что родство *Actinoceratida* с *Orthocerotida*, *Oncoceratida* и *Nautilida* было значительно более отдаленным, чем родство последних между собою.

Общим для *Orthocerotida*, *Oncoceratida* и *Nautilida* является то, что узкий, замкнутый в основании сифон начинается в первой воздушной камере на некотором расстоянии от ее стенки или почти прилегая к последней. Первые два отряда сходны между собою тем, что эмбриональная раковина *Oncoceratida* и нижнепалеозойских *Orthocerotida* имела не более трех воздушных камер, из которых самой высокой была первая камера. Возможно, что эти две группы наутилоидей произошли от одного предка и развивались по-разному. У нижнепалеозойских ортоцеротид в период раннего развития имели место два переломных момента. В результате первого на эмбриональной раковине возникал пережим, отделявший первую камеру. В результате второго, который представлял собою выход животного из яйцевой капсулы, часто менялся диаметр раковины, угол ее расширения, возникал пережим. У *Oncoceratida* внутрияйцевое развитие протекало равномерно и выход из яйца не сопровождался такими резкими изменениями. Кроме того, в то время как нижнепалеозойские ортоцеротиды имели одну, редко две эмбриональные воздушные камеры, у *Oncoceratida* число их доходило до трех.

Указанные особенности развития *Oncoceratida* сближают их с *Nautilida*, у которых развитие происходило также равномерно. Последние, однако, отличаются еще большим количеством эмбриональных воздушных камер, из которых первая камера — самая низкая. Возможно, что *Nautilida* являются потомками *Oncoceratida*.

СЕМЕЙСТВО ARCHIACOCERATIDAE TEICHERT, 1939

Род *Turoceras* gen. nov.

Тип рода — *Turoceras schnyrevae* sp. nov. Верхи силура или низы девона, Свердловская область, р. Тура.

Д и а г н о з. Раковина эндогастрическая, довольно быстро расширяющаяся к устью, сжатая латерально. Устье нестянутое с вентральным и дорсальным синусами. Поверхность с тонкой поперечной скульптурой. Перегородочная линия с вентральным и дорсальным седлами и с латеральными лопастями. Сифон узкий, почти прилегает к вогнутой вентральной

стороне. Сифонные дудки короткие, расширяющиеся, соединительные кольца слегка выпуклы с вентральной стороны. Внутрисифонные и внутрикамерные отложения неизвестны.

Видовой состав и распространение. Известен только тип рода.

Сравнение. Резко отличается от *Archiacoceras* Foerste, 1926 не сужающейся к устью жилой камерой. От *Eifeloceras* Foerste, 1929 отличается более короткой, быстрее расширяющейся раковиной, сжатой с боков, а не дорсо-вентрально.

Turoceras schnyrevae sp. nov.

Табл. I, 7, рис. 1ж

Голотип — ПИН № 1331/1; Свердловская область, р. Тура, верхи силура или низы девона.

Раковина эндогастрическая, короткоконическая, довольно быстро расширяющаяся к устью. Длина раковины у голотипа около 50 мм. Срединный угол расширения меняется от 17° в более молодых частях до 21° во взрослых, боковой — от 14 до 20° . Отношение срединного диаметра к боковому 1,07—1,16. Вентральная сторона в области фрагмокона вогнутая, в области жилой камеры прямая. Дорсальная сторона на всем протяжении выпуклая, латеральные — прямые. Длина жилой камеры 16 мм, что составляет почти $\frac{1}{3}$ всей длины раковины. Устье нестянутое. Узкий, довольно мелкий вентральный синус и широкий тоже мелкий дорсальный разделены невысокими вентро-латеральными гребнями. Поверхность раковины покрыта узкими поперечными лентами, черепитчато налегающими друг на друга, которые очень четко очерчивают вентральный и дорсальный синусы. Высота воздушных камер — $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$ срединного диаметра раковины. Перегородки вогнуты на высоту одной воздушной камеры и слегка наклонны к вогнутой стороне. Перегородочная линия образует пологие вентральное и дорсальное седла и мелкие латеральные лопасти. Сифон узкий и расположен у вентральной стенки раковины. Его диаметр составляет 0,12—0,14 срединного диаметра раковины. Сифонные дудки короткие, расширяющиеся книзу. Соединительные кольца дорсально прямые, вентрально выпуклые в нижней своей части. Сегменты сифона удлинненные, отношение высоты их к ширине 1,5. Внутрисифонные и внутрикамерные отложения неизвестны.

Сравнение. Известен только тип рода.

Местонахождение и возраст. 20 экземпляров этого вида, преимущественно жилые камеры, найдены в верхах силура или низах девона на левом берегу р. Туры, у дер. Елкино Свердловской области.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балашов З. Г. Протококх древнепалеозойского представителя рода *Orthoceras*. Докл. АН СССР, т. 116, № 5, стр. 855—857, рис. в тексте I, 1957.
2. Гольцапфель Э. Головоногие доманикового горизонта Южного Тимана. Тр. Геол. ком-та, т. XII, № 3, стр. 1—56, табл. 1—10, 1899.
3. Руженцев В. Е. и Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. L, стр. 1—152, табл. 1—XV, рис. в тексте 1—28, 1954.
4. Шиманский В. Н. Современный наутилул и его значение для изучения ископаемых головоногих. Уч. зап. Московск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, т. LII, каф. геологии, вып. 3, стр. 78—151, табл. X—XIV, 1948.
5. Шиманский В. Н. К вопросу о ранних стадиях развития верхнепалеозойских ортоцераконовых наутилоидей. Докл. АН СССР, т. LX, № 5, стр. 871—874, рис. в тексте I, 1948.
6. Шиманский В. Н. Прямые и согнутые головоногие нижней перми Южного и Среднего Урала. Автореферат. М., стр. 1—29, 1951.
7. Шиманский В. Н. Прямые наутилоидеи и бактриитоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XLIV, стр. 1—156, табл. 1—XII, табл. в тексте 1—5, 1954.

8. Clarke J. M. The protokonch of Orthoceras. Amer. Geol., v. XII, pp. 112—115, text-fig. 2, 1893.
9. Clarke J. M. Nanno, a new Cephalopoden type. Amer. Geol., v. XIV, No 4, pp. 205—208, pls. I—VI, 1894.
10. Flower R. H. The apical end of Actinoceras. J. Paleont., v. 14, No 5, pp. 436—442, pl. 61, text-fig. 1, 1940.
11. Flower R. H. Holochoanites are Endoceroids. Ohio J. Sci., v. XLVII, No 4, pp. 155—172, text-fig. 1—3, 1947.
12. Flower R. H. Some Chazyan and Mohawkian Endoceratida. J. Paleont. v. 32, N 3, pp. 433—458, pls. 59—62, text-fig. 1—2, 1958.
13. Holm G. Om apikalenden hos Endoceras. Geol. Fören. Forh. Stockholm, Bd. 18. No 173, SS. 394—416, Taf. 7—12, Abb. 3, 1896.
14. Hyatt A. Phylogeny an acquired characteristic. Amer. Phil. Soc. Proc., v. 32, pp. 349—647, pls. XIV, 1894.
15. Hyatt A. Remarks on the genus Nanno, Clarke. Amer. Geol., v. XVI, pp. 1—12, pl. 1, text-fig. 1, 1895.
16. Kobayashi T. Contribution to the study of the apical end of the Ordovician Nautiloid. Jap. J. Geol. Geogr., v. 14, No 1—2, 1937.
17. Mutvei H. On the relations of the principal muscles to the shell in Nautilus and some fossil nautiloids. Arkiv. mineralogi och geol. Kungl. Svenska Vetenskapakad., Bd. Nr 10, pp. 219—254, pls. 1—20, text-fig. 1—24, 1957.
18. Pocta P. Über die Anfangskammer der Gattung Orthoceras. Sitzungsber. königl. böhmischen Ges. Wiss. in Prague, № 52, SS. 1—6, Taf. 1, 1902.
19. Schindewolf O. H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Abhandl. preuss. geol. Landesanst., N. F. H. 148, SS. 1—115, Taf. I—IV, Text-abb. 34, 1933.
20. Schindewolf O. H. Bemerkungen zur Ontogenie der Actinoceren und Endoceren (Cephal. Nautil.). Neues Jahrb. Min. Geol. und Paläontol. Bd. 74, Abt. B, SS. 89—113, Figs. 1—8, 1935.
21. Sulc J. Report on the discovery of embrional chambers of Orthoceratida in the Hlu-bocepy limestone. Trav. Inst. Geol. Pal. Univ. Charles, Prague, 1932.
22. Teichert C. Structures and Phylogeny of Actinoceroid Cephalopods. Amer. J. Sci., v. XXIX, pp. 1—23, text-fig. 1—4, 1935.
23. Willey A. Zoological observations in the South Pacific. Quart. Microscop. Sci., v. XXXIX, 1896.
24. Willey A. The embryology of the Nautilus. Nature, v. 55, No 1426, pp. 402—403, fig. 5, 1897.