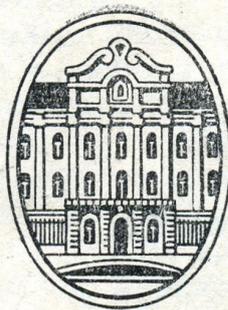


ЛЕНИНГРАДСКИЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени А. А. ЖДАНОВА

---

# ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Том V



ИЗДАТЕЛЬСТВО  
ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА  
1966

*Е. Голосинский* / *Вед. издательского*  
*издательства*  
*ЛГУ / ИИ / 1929*

## О ПРИРОДЕ НИЖНЕКЕМБРИЙСКОГО РОДА *VOLBORTHELLA* SCHMIDT

З. Г. БАЛАШОВ

Около 100 лет тому назад доктор А. Ф. Фольборт при промывке синей нижнекембрийской глины из окрестностей г. Таллина обнаружил маленькие длиной до 10 мм обломки прямых раковин. Раковины были разделены частыми коническими перегородками на камеры, в центре которых проходила узкая трубка, напоминающая сифон представителей рода *Orthoceras*. О своих находках Фольборт в 1869 г. сделал сообщение в Петербургском минералогическом обществе, где демонстрировал остатки этих раковин, названных им «палеонаутилитами». К сожалению, составленный им автореферат по данному вопросу не был опубликован в Записках общества, и название «палеонаулиты» долгие годы не было обнародовано. Впервые краткое содержание автореферата доклада Фольборта было опубликовано в 1928 г. Р. Ф. Геккером, который на основании исследования архивных документов, принадлежащих А. Ф. Фольборту, дал подробное изложение ранней истории изучения древних кембрийских головоногих моллюсков Прибалтики. Интересующихся историей этого вопроса отсылаем к статье Р. Ф. Геккера (1928).

Первое опубликованное описание и изображение этих древних головоногих моллюсков было дано академиком Ф. Б. Шмидтом, который вначале (Schmidt, 1881) отождествлял их с родом *Orthoceras*, а затем (Schmidt, 1888) выделил в самостоятельный род и дал видовое название — *Volborthella tenuis* Schmidt. Название рода было дано в честь его первооткрывателя — доктора Фольборта.

В 1903 г. А. П. Карпинский на основании изучения нового дополнительного материала, происходящего из нижнекембрийских отложений Прибалтики, дал более подробное описание и изображение многих экземпляров вида *Volborthella tenuis* Schmidt.

Необходимо отметить, что и Ф. Б. Шмидт, и А. П. Карпинский относили указанный род к головоногим моллюскам, хотя первый из этих авторов сомневался в принадлежности их к настоящим ортоцератитам.

Впоследствии Шиндевольф (Schindewolf, 1928, 1934, 1942) дал не только подробное описание и изображение представителей рода *Volborthella*, происходящих из нижнекембрийских отложений Прибалтики, но и изложил свои соображения о систематическом положении этого рода и его отношении к другим группам головоногих моллюсков.

По вопросу о природе *Volborthella* среди зарубежных палеонтологов, начиная с 1928 и вплоть до 1954 г. (Flower, 1954), велась широкая дискуссия, которая выявила ряд противоречивых мнений и по существу ни к чему не привела. К сожалению, многие из палеонтологов, участвовавших в дискуссии, часто высказывали свои взгляды исходя из об-

щих соображений, без необходимого привлечения нового фактического материала.

В нашей отечественной литературе вопрос о ходе этой дискуссии никем из палеонтологов до сих пор не освещался. После работ Ф. Б. Шмидта (1881, 1888) и А. П. Карпинского (1903) никто из советских палеонтологов изучением фольбортелл не занимался. Исключение составляет Р. Ф. Геккер, посвятивший истории изучения рода фольбортелл небольшую статью (1928).

В свое время академик А. П. Карпинский придавал большое значение изучению фольбортелл; он писал следующее: «Фольбортелли представляют чрезвычайный интерес ввиду принадлежности их к древнейшим известным нам ископаемым, среди которых они являются первыми более или менее достоверными цефалоподами. Интерес этот еще увеличивается теми особенностями, которые обнаруживаются в этих примитивных ортоцератитах, и, наконец, теми поучительными соображениями о природе и жизни ортоцератитов и других цефалопод, которые недавно были высказаны проф. Иекелем и повели к чрезвычайно интересным прениям в немецком геологическом обществе» (Карпинский, 1903, стр. 153).

Учитывая важность затронутой проблемы в смысле истинного установления и познания истории развития класса головоногих моллюсков, автор настоящей статьи при изучении древнепалеозойских цефалопод территории СССР собрал большой фактический материал и изучил морфологию раковин нижнекембрийских фольбортелл. Кроме переизучения дублетных материалов из коллекции академика Ф. Б. Шмидта, хранящихся в Геологическом музее имени А. П. Карпинского в Ленинграде, автору удалось добыть ценный материал из многочисленных буровых скважин Русской платформы, в которых были вскрыты нижнекембрийские синие глины с раковинами фольбортелл. Промывка этих глин дала возможность извлечь из нее несколько сот экземпляров раковин представителей рода *Volborthella*.

Детальное изучение тонких шлифов из этого материала позволило автору уточнить морфологию раковин фольбортелл, выяснить их стратиграфическое и географическое распространение и на основании этого высказать свои соображения о систематическом положении этих весьма интересных и своеобразных остатков ископаемых организмов.

Необходимо, однако, отметить, что на прилагаемых к тексту статьи двух фототаблицах не везде удалось получить четкие изображения. Особенно это касается продольных сечений раковин, которые изучались в прозрачных тонких шлифах. Все фотоизображения даны без всякой ретуши. Для пояснения отдельных фотоизображений продольных сечений раковин в тексте приведены четыре реконструированных рисунка.

Фотографирование материала производил лаборант кафедры палеонтологии ЛГУ Б. С. Погребов, а шлифы сделаны автором.

Ниже обосновывается мнение о принадлежности фольбортелл к классу головоногих моллюсков. Однако предварительно необходимо кратко остановиться на вопросе строения их раковины.

#### МОРФОЛОГИЯ РАКОВИНЫ ФОЛЬБОРТЕЛЛ \*

Первое описание раковин «палеонаутилитов» — будущих фольбортелл — дано А. Ф. Фольбортом в 1869 г., но, как уже отмечалось выше, было обнародовано только в 1928 г. Р. Ф. Геккером. Это оригинальное описание следующее: «Они («палеонаутилиты». — З. Б.) составляют ко-

\* Таблицы изображений и пояснения к ним помещены в конце книги.

нические, многокамерные, нагнутые более или менее в одну сторону раковины. Смотря по числу сохранившихся камер они достигают в длину до 4 мм, ширину — до 3 мм и высоту камер — до  $\frac{1}{2}$  и более мм. Верхняя часть представляет чашеобразное углубление с центральным отверстием, служившим, вероятно, к проходу сифона... Они близко подходят к ортоцератитам и литуитам, а так как они в то же время и древнейшие представители этого отделения, г. Фольборт предлагает называть их Палеонаутилитами» (Геккер, 1928, стр. 146—147).

Как видно из этого описания, А. Ф. Фольборт дал довольно полный диагноз, который почти ничем не отличается от такового, данного Ф. Б. Шмидтом для рода *Volborthella*. По нашему мнению, Фольборт совершенно правильно определил принадлежность этих окаменелостей к примитивным формам наутилоидей. Рассмотрим более подробно строение раковин фольбортелл с учетом новейших данных их исследования.

Внешняя форма раковины. В современной литературе при описании раковины фольбортелл обычно указывают, что она прямая, почти цилиндрическая или коническая и с округлым поперечным сечением. Однако это не совсем правильно, так как в действительности раковины фольбортелл бывают не только прямыми, но и слегка согнутыми — циртоцераконовыми. В приведенном выше первом описании этих раковин А. Ф. Фольбортом указывается, что они «конические, многокамерные, нагнутые более или менее в одну сторону». В работе А. П. Карпинского (1903, стр. 37, фиг. 5) описываются и изображаются несколько изогнутые вдоль длинной оси экземпляры раковин фольбортелл. Это подтверждается и изученным нами новым и дублетным материалом из коллекции Ф. Б. Шмидта (табл. I, фиг. 4а, 4б). Наличие среди раковин фольбортелл ортоцераконовых и циртоцераконовых форм теперь не вызывает сомнения и говорит скорее о широком объеме этого рода, который, по-видимому, является сборным. Современные принципы систематики наутилоидей вполне позволяют выделять прямые и согнутые формы раковин в самостоятельные роды. Вероятно, дальнейшее изучение фольбортелл позволит выделить среди них несколько родов. Сейчас еще мы не имеем к этому достаточных оснований, а поэтому в данной статье род *Volborthella* рассматривается в его прежнем, широком объеме.

Поперечное сечение раковины фольбортелл, как правило, округлое, но в старческих стадиях роста оно бывает эллиптическим, слегка сжатым, по-видимому, в дорсо-вентральном направлении. Косвенным подтверждением этого может служить близкородственный среднекембрийский род *Vologdinella*, раковина которого явно сжата в дорсо-вентральном направлении (табл. II, фиг. 4б; рис. 1, б).

Устье раковин у большинства экземпляров открытое и прямое. Однако у некоторых экземпляров устье жилой камеры бывает овальной, яйцеобразной формы или почти полностью закрытое. Во всех этих случаях поперечное сечение раковин, по крайней мере вблизи устья, является не круглым, а эллиптическим. Наблюдение массовых захоронений раковин фольбортелл в породе (табл. II, фиг. 5) показывает, что сплюснутость ее жилой камеры совпадает с напластованием породы.

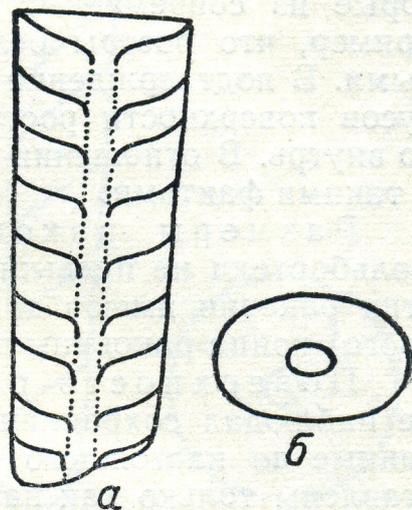


Рис. 1. Реконструкция раковины *Vologdinella antiquus* (Vologdin) в ее продольном (а) и поперечном (б) сечениях (x 2).

Это служит некоторым основанием считать, что сжатие жилой камеры — явление вторичное. Различные формы устья раковин фольбортелл хорошо изображены в работе А. П. Карпинского (1903, стр. 152, фиг. 1—7), а также в данной статье (табл. I, *фиг. 1 а*). По предположению А. П. Карпинского, стенка жилой камеры фольбортелл при жизни животного могла быть довольно эластичной. По его мнению, она состояла из легко разрушаемого органического вещества — конхиолина. Возможно, как отмечает А. П. Карпинский, что вещество это было более или менее пропитано углекислым кальцием и что обызвествление стенки в наименьшей степени проявлялось в последней, или жилой, камере, стенка которой, по-видимому, уничтожается скорее остальной части раковины. Такое предположение не лишено основания, но оно пока не подкрепляется имеющимся фактическим материалом. Некоторые из современных исследователей (Кабанов, 1964) считают, например, что ростры белемнитов при жизни животных были эластичными. В подтверждение этого предположения приводятся примеры прокусов поверхности ростров с плавным воронкообразным прогибанием во внутрь. В отношении фольбортелл мы пока что не располагаем даже и такими фактами.

**Размеры раковин.** Вполне взрослые экземпляры раковин фольбортелл не превышают в длину 10 мм. Большинство же обломков этих раковин имеют длину от 1,5 до 5 мм. Диаметр переднего (устьевого) конца раковины достигает 2 мм, а заднего — 1 мм.

**Поверхность раковин.** До сих пор никто из исследователей не наблюдал сохранившуюся стенку раковины фольбортелл. Все описанные до настоящего времени экземпляры фольбортелл были представлены только так называемыми ядрами. Обычно эти ядра гладкие. Однако академик Ф. Б. Шмидт (1888) в своем описании фольбортелл указывает на наблюдаемые им на ядрах слабые, едва заметные следы поперечной струйчатости.

**Камеры.** Фрагмокон фольбортелл состоит из газовых и жилой камер. Количество газовых камер у изученных нами экземпляров не превышает 10. Их длина в среднем равна 0,3 мм. На величину диаметра раковины приходится не более двух камер. Начальная, или эмбриональная, камера пока неизвестна, но она, по-видимому, была конической формы и резко не отделялась от последующих газовых камер. Достоверных доказательств этого пока не имеется. Жилая камера относительно короткая: ее длина равна 0,6 мм. В продольном сечении она имеет или воронкообразную (табл. I, *фиг. 7*), или коническую форму (табл. I, *фиг. 2, 3*). Как правило, жилая камера сжата в дорсо-вентральном направлении. Внутрикамерных известковых прижизненных отложений до сих пор никто не наблюдал. Обычно камеры заполнены вмещающей породой.

**Перегородки и перегородочные трубки.** Некоторые из современных исследователей (Flower, 1954), отрицающих принадлежность фольбортелл к цефалоподам, пытаются утверждать, что их раковины не были разделены перегородками на газовые или воздушные камеры. По мнению Флауэра, все приводимые до сих пор в литературе изображения продольных сечений раковин фольбортелл не дают ясного представления о разделении их на камеры перегородками. Видимость фрагмокона с перегородками в тонких продольных сечениях, как утверждает Флауэр, вызывается перемежаемостью темного глинистого материала (имеются в виду воздушные камеры) с ленточками светлого песчанистого материала, принимаемого многими исследователями за перегородки. Такое утверждение Флауэра, безусловно, является несостоятельным. Наличие перегородок у раковин фольбортелл ни-

кем до сих пор не оспаривалось. Эти перегородки не всегда хорошо выражены, так как их первоначальное вещество перекристаллизовано и часто полностью замещено вмещающей породой. Однако у большинства раковин фольбортелл следы перегородок хорошо выражены даже на их ядрах. В работе А. П. Карпинского (1903, стр. 149, рис. 2, 3) приведены изображения фрагмоконов фольбортелл, на ядрах которых хорошо заметны следы перегородок, и показаны изолированные газовые камеры. Подобные изображения фрагмоконов и отдельных камер приводятся и в данной статье (табл. I, *фиг. 9, 13*). Прекрасно видны также перегородки и в продольных сечениях фрагмоконов (табл. I, *фиг. 2, 3, 5, 6* и *7—10*; табл. II, *фиг. 1, 4*; рис. 2). Все это говорит о том, что разделение раковин фольбортелл перегородками на камеры не должно вызывать никаких сомнений.

До сих пор в диагнозе рода *Volborthella* в качестве основного отличительного систематического признака указывалось на наличие конических перегородок в фрагмоконе. Действительно, у многих экземпляров фрагмоконов перегородки их, как это видно в продольных сечениях, имеют коническую форму (табл. I, *фиг. 2, 3, 5, 10*). Однако среди некоторых экземпляров (табл. I, *фиг. 7, 9*; табл. II, *фиг. 4*) перегородки по своей форме имеют близкое сходство с таковыми у типичных представителей ордовикского рода *Orthoceras*, где они по форме напоминают выпуклое покрывное стекло наручных часов. Эту особенность разнообразной формы перегородок раковин фольбортелл отмечает в своей работе и А. П. Карпинский, который пишет следующее: «При положении в породе плашмя они (фольбортеллы. — З. Б.) сохраняют свою нормальную форму, с округлыми сечениями и правильно вогнутыми перегородками (как у обыкновенных ортоцератитов), а не коническими» (Карпинский, 1903, стр. 151, рис. 8).

Таким образом, фактический материал показывает, что перегородки раковин рода *Volborthella*, в его широком объеме, включая сюда и *Vologdinella*, могут быть как конические, так и плавно вогнутые к устью. Второй тип перегородок весьма характерен для среднекембрийского рода *Vologdinella* Balaschov, который в основном по этому признаку и отличается от рода *Volborthella* (Балашов, 1962). По мнению автора, часть форм, ранее относимых к роду *Volborthella*, но у которых перегородки плавно вогнуты к устью, должны быть пересмотрены и причислены к роду *Vologdinella*.

Что же касается характера перегородочных трубок у фольбортелл, то они до сих пор никем из исследователей не наблюдались. Схематическую реконструкцию этих трубок впервые дал Шиндевольф (Schindewolf, 1928, стр. 70, рис. 1), который изобразил их прямыми и короткими, протягивающимися на  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  длины воздушной камеры. На приведенных им фотографиях, показывающих продольные сечения фрагмоконов фольбортелл, перегородочные трубки не наблюдаются.

В исследуемом нами большом фактическом материале (приблизительно около сотни тонких шлифов продольных сечений фрагмоконов)

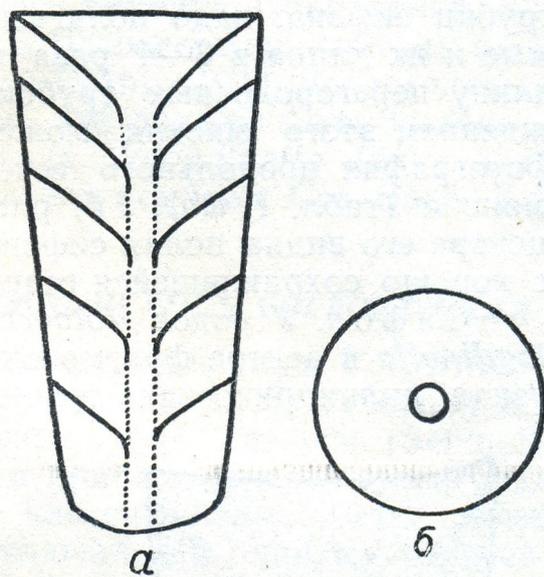


Рис. 2. Реконструкция раковины *Volborthella tenuis* Schmidt в ее продольном (а) и поперечном (б) сечениях ( $\times 18$ ).

удалось наблюдать перегородочные трубки только у двух экземпляров, из которых один был перешлифован, и сфотографировать его не удалось. На одном из шлифов продольного сечения газовой камеры, который удалось сфотографировать (табл. I, *фиг. 7*; рис. 3), хорошо видна как сама перегородка, так и ее загнутая к вершине часть — перегородочная трубка (последняя прямая и протягивающаяся на длину 0,3 камеры). Эта трубка довольно толстая и, как и сама перегородка, состоит из прозрачного кальцита, резко отличающегося в шлифе от более темной глинистой породы, которой заполнена газовая камера.

Соединительное кольцо. До сих пор никто из исследователей не наблюдал соединительных колец в продольном разрезе раковин фольбортелл. Возможно, что они были очень тонкие и в ископаемом состоянии не сохранились. Судя по наличию узкой цилиндрической трубки сифона, надо полагать, что соединительные кольца были прямые и их длина в 3—4 раза превышала длину перегородочных трубок. Подтверждением этого мнения может служить фотография продольного сечения фрагмента (табл. I, *фиг. 5 б*; рис. 4), где в центре его видна полая сифонная трубка с хорошо сохранившейся стенкой.

Сифон. У родов *Volborthella* и *Volgodinella* в центре фрагмента проходит узкая цилиндрическая трубка, которая

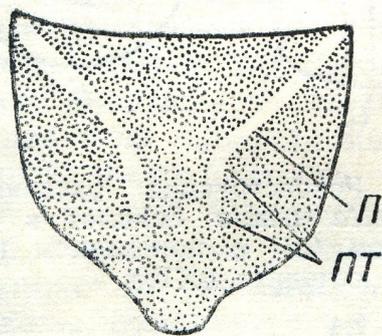


Рис. 3. Продольное сечение одной камеры раковины *Volborthella tenuis* Schmidt.

П — перегородка; ПТ — перегородочная трубка ( $\times 21$ ).

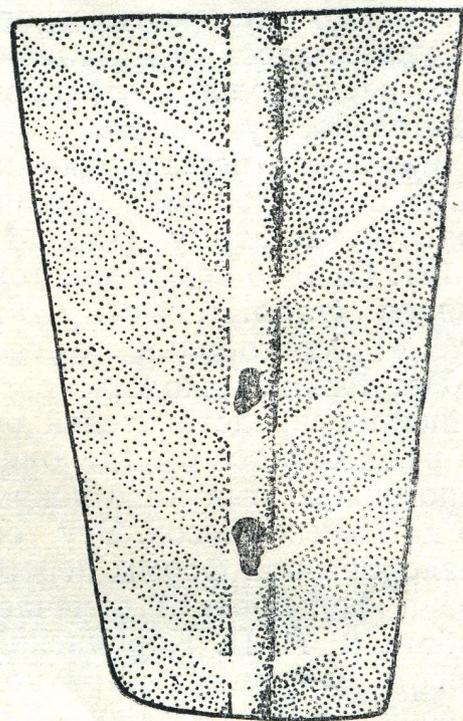


Рис. 4. Продольное сечение раковины *Volborthella tenuis* Schmidt ( $\times 21$ ).

по аналогии с ортоцератитами большинством исследователей принимается за сифон. Однако некоторые исследователи (Flower, 1954) не считают эту трубку аналогом сифона наутилоидей, хотя другого ее назначения не указывают. По нашему мнению, эта центральная трубка указанных двух родов безусловно является аналогом сифона ортохоанитовых или гомологом голохоанитовых наутилоидей. Диаметр этой сифонной трубки равен  $\frac{1}{6}$ — $\frac{1}{7}$  диаметра раковины. Внутренняя полость сифона заполнена вмещающей породой. Никаких внутрисифонных прижизненных известковых отложений исследователями не было обнаружено.

Заканчивая рассмотрение морфологии раковины *Volborthella* и учитывая все вышеизложенное, можно дать пересмотренный диагноз этого рода: «Раковина маленькая, ее длина не превышает 10 мм, ортоцератконовая или слегка циртоцератконовая, почти цилиндрическая или коническая, с округлым или овальным поперечным сечением, слабо сжатым в дорсо-вентральном направлении. Устье раковины прямое и открытое или овальное, сжатое в дорсо-вентральном направлении. Поверхность

раковины гладкая или со следами тонкой поперечной штриховки, наблюдаемой иногда на ядрах раковины. Воздушные камеры короткие. Перегородки у типичных представителей конические. Перегородочные трубки прямые, короткие, протягивающиеся на длину 0,3—0,4 камеры. Сифон трубчатый, узкий и расположен в центре фрагмокона или слегка эксцентрично.

Род *Volborthella* генетически тесно связан с родом *Vologdinella* Balaschov, 1962. Их основное отличие состоит в том, что у первого рода перегородки, как правило, конические, а у второго они более или менее плавно вогнуты к устью».

Видовой состав рода *Volborthella* весьма ограничен. Известны пока два вида: *Volborthella tenuis* Schmidt и *V. conica* Schindewolf. Оба эти вида распространены в отложениях нижнего кембрия Прибалтики, Забайкалья, Скандинавии и Сев. Америки. В Чехословакии описана одна разновидность *Volborthella tenuis bohémica* Prantl, 1948, происходящая из отложений среднего кембрия. Вероятно, она должна быть выделена в самостоятельный вид. Представители рода *Vologdinella* (один вид) пока известны только из отложений среднего кембрия Сев.-Вост. Казахстана (хр. Чингиз).

#### ДИСКУССИЯ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДА *VOLBORTHELLA*

Как уже отмечалось выше, первые исследователи рода *Volborthella* (см.: Геккер, 1928; Шмидт, 1881, 1888; Карпинский, 1903) относили его к ортоконическим наутилоидеям, хотя один из этих авторов (Schmidt, 1888) уже тогда высказал свое сомнение в принадлежности этого рода к настоящим ортоцератитам. По схеме классификации наутилоидей Гайэтта (Hyatt, 1900) род *Volborthella* включался в один из выделенных им 5 подотрядов, а именно в *Orthochoanites*.

В 1910 г. Грабау и Шаймер (Grabau and Shimer, 1910) среди наутилоидей выделили новый отряд Protochoanites, в который объединили «мелкие ортоцераконны с коническими септами и особыми жилыми камерами», т. е. два кембрийских рода — *Volborthella* и *Salterella*. Интересно отметить попытку Грабау (Grabau, 1919) и Дакке (Dacque, 1921) сравнивать всю раковину ортохоанитовых наутилоидей с сифоном голохоанитовых наутилоидей. Они считали, что сифон эндоцероидов был гомологом всей раковины других наутилоидей, в том числе и *Volborthella*.

По вопросу о систематическом положении рода *Volborthella* с 1928 по 1943 г. среди иностранных палеонтологов велась широкая дискуссия, в результате которой было высказано несколько точек зрения. Одни из исследователей (Schindewolf, 1928, 1934, 1942; Troedsson, 1931; Beurlen, 1930; Kobayashi, 1935; Sun, 1937; Grabau, 1919, 1929, 1930; Schmidt H., 1930; Teichert, 1929; Strand, 1934; Ulrich, 1933) придерживались мнения о принадлежности фольбортелли к цефалоподам.

По мнению Шиндевольфа, род *Volborthella* является самым древним и примитивным представителем класса головоногих моллюсков, от которого ведет свое начало основной ствол наутилоидей — ортохоаниты (по систематике Гайэтта). Боковыми ветвями, отходящими от этого основного ствола, по мнению Шиндевольфа, являются циртохоаниты и голохоаниты (Schindewolf, 1928, стр. 78, рис. 1, в).

Другие исследователи (Spath, 1933, 1936, 1937; Miller, 1932, 1943) отрицали цефалоподовую природу рода *Volborthella* и относили его к Pteropoda. Третьи (Gürich, 1934) сравнивали раковины фольбортелл с агглютинированными раковинами Protozoa.

В результате дискуссии не было достигнуто единого мнения, но все же большинство палеонтологов высказалось за принадлежность фольбортелли к цефалоподам.

Десять лет тому назад американский палеонтолог Флауэр (Flower, 1954) снова поднял дискуссионный вопрос о систематическом положении нижнекембрийских родов *Volborthella* и *Salterella*. По его мнению, эти два рода не относятся ни к примитивным цефалоподам, ни к другим известным группам беспозвоночных животных. Они, как считает Флауэр, должны быть выделены в самостоятельную группу беспозвоночных животных неопределенного родства.

Рассмотрим кратко доводы, которыми руководствуются противники принадлежности фольбортелл к цефалоподам.

Гюрех (Gürich, 1934) и поддерживающий его интерпретацию Флауэр (Flower, 1954) считают, что фольбортелла может быть ранней специализацией Protozoa, которых, по их мнению, не хватает в кембрии. Первый из этих авторов сравнивает структуру раковины фольбортелл с агглютированными раковинами некоторых простейших животных и считает их аналогичными.

По нашему мнению, морфология раковин этих двух разных групп организмов не позволяет проводить такую аналогию. Хотя стенка раковины фольбортелл нам точно не известна, но, судя по наличию перегородок и перегородочных трубок, состоящих из кальцита, надо полагать, что вся раковина была тоже известковой. Гюрех исследовал не первоначальную структуру раковины фольбортелл, а, по-видимому, вмещающую в ней песчанистую породу. Характер этой породы зависит от условий существования и места захоронения раковины фольбортелл. Надо считаться также с характером перекристаллизации пород и способом их замещения. Все эти доводы не в пользу Гюреха, мнение которого большинство палеонтологов не разделяет.

Говоря о сторонниках отнесения фольбортелл к птероподам, надо прежде всего иметь в виду, что они рассматривали отряд Pteropoda в широком объеме, куда включались не только представители крылоногих гастропод, но также тентакулиты, хиолиты и конулярии. Согласно представлениям ряда современных систематиков, отряд Pteropoda объединяет только группу пелагических брюхоногих моллюсков, голых или с небольшой тонкой асимметричной раковиной, закрученной эмбриональной камерой и двумя крыловидными лопастями вместо ноги. Время существования птеропод — от палеогена доныне.

По нашему мнению, нет никаких оснований связывать современных крылоногих моллюсков с кембрийскими фольбортеллами. Ранее объединяемые с птероподами тентакулиитоидеи и хиолитоидеи, по современным данным, не относятся к ним, а представляют собой самостоятельный класс Coniconchia (кониконхии), условно относимый к типу моллюсков (Ляшенко, 1955).

Некоторые палеозойские представители этого класса по форме раковины и наличию в ее суженной задней части поперечных перегородок напоминают ортоцерачиных головоногих моллюсков, от которых, однако, они резко отличаются отсутствием сифона, слоистой стенкой и характером устья. Эти главнейшие отличительные признаки не позволяют относить фольбортелл к кониконхиям, с которыми некоторые исследователи пытаются их объединить. Для всех цефалопод характерно наличие сифона, которого нет у представителей кониконхий, но который есть у фольбортелл.

Что же касается конуляриид, причисляемых раньше к птероподам, то они современными исследователями относятся к классу сцифоидных медуз и даже не принадлежат к типу моллюсков. Защищавшаяся некоторыми исследователями гипотеза о принадлежности рода *Conularia* к головоногим, близким к ортоцератитам и фольбортеллитам, не имеет никаких оснований. Раковины конуляриид четырехлучевой симметрии и

по своему строению ничего общего не имеют с раковинами фольбортелл, которые, по нашему мнению, двусторонне-симметричные.

Правда, некоторые исследователи (Flower, 1954), отвергающие принадлежность фольбортелл к цефалоподам, пытаются доказать, что раковина первых имела радиальную симметрию. Мотивируется такое предположение тем, что у фольбортелл сифон центральный, а поэтому, как утверждает Флауэр, это не позволяет установить у них положение вентральной и дорсальной сторон. Такое утверждение, по нашему мнению, является несостоятельным. Оно понадобилось Флауэру для того, чтобы отвергнуть наличие двусторонней симметрии у фольбортелл и тем самым оторвать их от цефалопод, для которых указанный признак является весьма характерным.

В связи со сказанным необходимо отметить, что некоторые трудности определения вентральной и дорсальной сторон имеются также и при изучении отдельных обломков фрагмоконов несомненных ортоцератит, у которых сифон тоже центральный. Однако это совершенно не дает оснований считать раковину ортоцератит радиально-симметричной. Положение сифона у наутилоидей не служит критерием для определения вентральной или дорсальной стороны раковины. Для этого имеются другие, более надежные признаки, а именно: наличие вентрального синуса апертуры, струек нарастаний и мускульных отпечатков на жилой камере, по которым точно определяется вентральная поверхность раковины. Вообще же наличие перегородок и развитие сифона у любых форм раковин позволяет узнавать их как действительно принадлежащих к цефалоподам.

Выше уже отмечалось, что раковины фольбортелл по внешней форме бывают ортоцераконовые или циртоцераконовые; они разделены перегородками на камеры, имеют центральный или слегка эксцентричный сифон, а их жилая камера сжата, по-видимому, в дорсо-вентральном направлении. Все это подтверждает наличие у фольбортелл билатеральной симметрии. Утверждение же Флауэра о наличии у фольбортелл радиальной симметрии не подтверждается никакими их морфологическими особенностями.

Таким образом, основной аргумент Флауэра — наличие радиальной симметрии у фольбортелл — оказался ничем не подкрепленным, а поэтому не может служить основанием для отрицания принадлежности фольбортелл к цефалоподам.

#### СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О СТРАТИГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ДРЕВНИХ ЦЕФАЛОПОД

Первые представители цефалопод появились в кембрии, из отложений которого в настоящее время известно 11 следующих родов: 1) *Volborthella* Schmidt, 1888 (Прибалтика, Сев. Америка —  $Сm_1$ ; Чехословакия —  $Сm_2$ ), 2) *Salterella* Billings, 1861 (Сев. Америка —  $Сm_1$  — ?  $Сm_3$ ), 3) *Vologdinella* Balaschov, 1962 (Казахстан —  $Сm_2$ ), 4) *Shelbyoceras* Ulrich et Foerste, 1931 (Сев. Америка —  $Сm_3$ ), 5) *Plectronoceras* Kobayashi, 1935 (Китай —  $Сm_3$ ), 6) *Shantungoceras* Sun, 1937 (Китай —  $Сm_3$ ), 7) *Ruthenoceras* Korde, 1949 (Сибирская платформа —  $Сm_3$ ), 8) *Angaroceras* Korde, 1949 (Сибирская платформа —  $Сm_3$ ), 9) *Palaeoceras* Flower, 1954 (Сев. Америка —  $Сm_3$ ), 10) *Tamdoceras* Malinovskaja, 1964 (Казахстан —  $Сm_3$ ), 11) *Shabactoceras* Malinovskaja, 1964 (Казахстан —  $Сm_3$ ).

Из приведенного списка видно, что в нижнем кембрии известно 2 рода, в среднем — 3, из них 2 рода переходят из нижнего кембрия, и в верхнем — 8 родов. Кроме того, в отложениях среднего кембрия

района Арктики (р. Оленёк) автором установлен новый род эллесмероцероидных цефалопод (см. данный сборник).

Среди перечисленных кембрийских родов цефалопод у четырех из них (*Volborthella*, *Salterella*, *Vologdinella* и *Shantungoceras*) сифон узкий трубчатый и занимает центральное или эксцентричное положение, а у остальных родов он краевой и относительно широкий. Из сказанного видно, что роды с центральным сифоном являются самыми древними. Они появились в нижнем кембрии (*Volborthella*, *Salterella*) и продолжают существовать в среднем (*Vologdinella*) и верхнем кембрии (*Shantungoceras*). В нижнем ордовике они тоже известны, например род *Buttsoceras* из отложений канадского яруса Сев. Америки. В среднем ордовике формы с центральным сифоном имеют широкое развитие (*Orthoceras*, *Michelinoceras* и др.).

Первые представители цефалопод с краевым сифоном известны начиная со среднего кембрия (род *Olenecoceras* Val.), но уже в верхнем кембрии насчитывается 8 родов. Таковы фактические данные современного состояния изученности древнейших цефалопод.

Вопреки этим фактам Флауэр (Flower, 1954) считает, что достоверные примитивные цефалоподы появляются только в верхнем кембрии и, по его данным, представлены четырьмя родами семейства *Plectronoceratidae* (*Plectronoceras* — Cm<sub>3</sub>, *Palaeoceras* — Cm<sub>3</sub>, *Sinoeremoceras* — O<sub>1</sub> и *Multicameroceras* — O<sub>1</sub>) и, возможно, одним верхнекембрийским родом *Ruthenoceras* (= *Angaroceras*) семейства *Ellesmeroceratidae*. Оба семейства включаются Флауэром в отряд *Ellesmeroceratida*.

По представлениям Флауэра, архаические цефалоподы обладают следующими особенностями. Раковина тонкая, т. е. относительно более мелкая по сравнению с таковыми нижнеордовикских отложений, внешняя форма ее варьирует от ортоцераконовых до циртоцераконовых. Поперечное сечение раковины сжато латерально. Сифон относительно широкий и близок к вентральной стороне. Стенка сифона имеет относительно короткие перегородочные трубки (септальные некки) и толстые равновыпуклые соединительные кольца. Внутри сифона имеются поперечные диафрагмы и сифонные луковицы (*siphuncular bulbus*), которых нет у более поздних цефалопод.

Эти особенности присущи древним представителям отряда эллесмероцератид, которые хорошо известны в отложениях верхнего кембрия и нижнего ордовика. Однако, как это уже отмечалось выше, в нижнем и среднем кембрии имеются три рода: *Volborthella*, *Salterella* и *Vologdinella*, строение раковин которых резко отличается от эллесмероцероидных цефалопод. Учитывая морфологические особенности этих трех родов, они были объединены автором (Балашов, 1962) в самостоятельный отряд *Volborthellida*.

Для нас остается не совсем ясным систематическое положение рода *Shantungoceras* Sun, 1937, который происходит из отложений верхнего кембрия Китая. Сам автор рода ошибочно относил его к эндоцератидам, а Флауэр (Flower, 1951) — к эллесмероцератидам. Первоначальный диагноз этого рода следующий. «Раковина ортоцераконовая, от субконической до субцилиндрической, средних размеров, с относительно глубокими и сближенными перегородками. Сифон небольшой и субцентральный, в центре его проходит эндосифонная трубка». Из этого диагноза видно, что у рода *Shantungoceras* сифон почти центральный. Это подтверждается фотографиями и рисунками, сопровождающими первоначальный диагноз рода. Но Флауэр (Flower, 1951) подвергает сомнению наличие почти центрального сифона у рода *Shantungoceras*. По его мнению, он должен быть краевой. Этот вывод никакими фактическими данными не подкрепляется, и Флауэр прибегает к нему

для того, чтобы не связывать генетическими отношениями *Shantungendoceras* с более древними родами *Volborthella* и *Vologdinella* и с более молодым нижнеордовикским родом *Buttsoceras*, у которого также имеется центральный сифон и внутри него — эндосифонная трубка. По нашему мнению, все эти 5 родов генетически тесно связаны между собой и, по-видимому, их можно объединить в один отряд *Volborthellida*, который включается в надотряд *Nautiloidea* (Балашов, 1962).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Наличие билатеральной симметрии раковины, закономерное камерное строение и наличие сифонной трубки с несомненностью указывает на то, что *Volborthella* относится к цефалоподам, а не к птероподам, как утверждают некоторые исследователи.

2. Наличие у *Volborthella* узкого трубчатого сифона и коротких перегородочных трубок сближает этот род с представителями надотряда *Nautiloidea*.

3. Особенности строения перегородок фрагмокона и наличие своеобразной короткой жилой камеры заставляют выделить фольбортелл в особый отряд *Volborthellida* в составе надотряда *Nautiloidea*.

4. Современные данные стратиграфического распространения цефалопод свидетельствуют о том, что *Volborthella* является наиболее древним и, возможно, наиболее примитивным представителем этого класса.

5. Детальное изучение морфологии раковины *Volborthella* показывает, что этот род понимался до сих пор в широком объеме. Часть форм с равномерновыпуклыми перегородками внутри фрагмокона, ранее относимых к роду *Volborthella*, по-видимому, принадлежат к роду *Vologdinella*. В дальнейшем необходимо будет все циртоцераконовые формы фольбортелл выделить в самостоятельный род.

6. Развитие древа цефалопод началось, безусловно, в раннем кембрии или докембрии, а не в позднем кембрии, как утверждает Флауэр (Flower, 1954).

Наличие в нижнем кембрии только представителей отряда *Volborthellida* дает основание считать их наиболее примитивными цефалоподами, от которых ведет свое начало основной филогенетический ствол надотряда наутилоидей (ортохоатиты по Гайэту). Однако отсутствие переходных форм между нижнекембрийскими фольбортеллидами и среднекембрийскими эллесмероцератидами не позволяет уверенно говорить об этом. На данном этапе изученности цефалопод мы склонны считать фольбортеллид их боковой ветвью, отделившейся в раннем кембрии от неизвестного нам предка.

### ЛИТЕРАТУРА

- Балашов З. Г. 1962. Основы палеонтологии. Моллюски-головноногие. Часть 1. Отряд *Volborthellida*. М., Изд. АН СССР.
- Вологдин А. Г. 1930. О некоторых окаменелостях из палеозоя хр. Чингиз в Казахстане. Ежегодник Русск. палеонтол. о-ва, т. 9, стр. 131—136.
- Геккер Р. Ф. 1928. О «палеонаутилитах» А. Ф. Фольборта. Ежегодник Русск. палеонтол. о-ва, т. 7 (1927), стр. 144—148.
- Кабанов Г. К. 1964. Морфофункциональный и биологический анализ *Belemnitida*. Автореф. канд. дисс. ПИН АН СССР, стр. 1—21.
- Карпинский А. П. 1903. О нижнекембрийском роде цефалопод *Volborthella* Schmidt. Известия Имп. академии наук, т. 18, № 4, стр. 147—153.
- Кордэ К. Б. 1949. Наутилоидеи верхнего кембрия Ангары. Докл. АН СССР, т. 69, № 5, стр. 671—673, рис. 1, 2.
- Ляшенко Г. П. 1955. Новые данные о систематике тентакулитов, новакий и стилиолин. Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. геол., т. 30, вып. 3, стр. 94—95.
- Малиновская В. Д. 1964. Позднекембрийские наутилоидеи хр. Малого Каратау. Палеонтол. журн., № 1.

- Billings E. 1865. Palaeozoic fossils. Geol. surv. Canada, vol. 1, pp. 1—428 (adv. sheets, 1861).
- Beurlen K. 1930. Vergleichende Stammesgeschichte. Grundlagen, Methoden, Probleme unter besonderer Berücksichtigung der höheren Krebse. Fortschr. Geol. u. Palaeont., 8, H. 26, VIII, S. 317—586.
- Dacque E. 1921. Biolog. Formenkunde der fossilen niederen Tiere. VIII, S. 519.
- Flower R. H. 1941. Notes on structure and philogeni of euryisiphonate Cephalopods. Palaeontographica Americana, vol. 3, No 13, pp. 1—56, 3 pls, 3 figs.
- Flower R. H. 1951. Shantungendoceras and the antiquisty of the Endoceroids. J. Palaeontol., vol. 25, No 1, pp. 115—117.
- Flower R. H. 1954. Cambrian Cephalopods. New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources. Bull. 40, pp. 1—51, pls. 1—3, text. fig. 1—6.
- Flower R. H. 1962. Pt. I. Revision of Buttsoceras. Pt. II. Notes on the Michelinocera-tida. New Mexico Institute of Mining et Technology, Memoir 10.
- Grabau A. W. 1919. Relation of Holochoanites and the Orthochaanites to the Protochoanites, and the significance of the Bactritidae Geol. soc. America. Bull., vol. 30, p. 198.
- Grabau A. W. 1929. Terms for the shell-elements in the Holochoanites. Bull. soc. China, 8, pp. 115—123.
- Grabau A. W. 1930. Problems in Chinese stratigraphy. Pt. 2c. The problem of early Cephalopods. Sci. Quart. Nat. Univ. Peiping 1, pp. 33—37.
- Grabau A. W. a. H. W. Shimer. 1910. North American index fossils, vol. 11, pp. 1—909.
- Gürich G. 1934. Bemerkungen zu Volborthella tenuis Schm. Briefliche Mitteilung an prof. Schindewolf. Palaeont. Zs. 16, S. 103—115, I Abb., Taf. 12.
- Hyatt A. 1900. Cephalopoda. In Zittel—Eastman "Textbook of Palaeontology", vol. I, pp. 502—592.
- Kobayashi T. 1935. On the phylogeni of the primitive nautiloids, with descriptions of Plectronoceras. Japanese j. geol. geogr., vol. 12, pp. 17—26, I pl., 3 figs.
- Miller A. K. 1932. The mixochoanitic cephalopods. Iowa Univ. studies, Nat. hist., vol. 14, No 4, pp. 1—67, pl. 1—9.
- Miller A. K. 1943. Cambro-ordovician Cephalopods. Biol. rev., vol. 18, pp. 98—104.
- Prantl F. 1948. On the occurrence of the genus Volborthella Sbornik Narodniho Musea Praze, vol. 4 B, No 5, pp. 1—11, pl. 1.
- Sardeson F. W. 1925. Primitive Cephalopods from Minnesota. The Pan-American geol., vol. 43, pp. 185—204, pl. 12—13.
- Sardeson F. W. 1930. Cameroceras and its allies. The Pan-American geol., vol. 53, pp. 175—182, pl. 8.
- Schindewolf O. H. 1928. Über Volborthella tenuis Schm. und die Stammesgeschichte der ältesten Cephalopoden. Palaeont. Zs., 10, S. 68—89, 1 Abb.
- Schindewolf O. H. 1929. Zur Systematik und Stammesgeschichte der ältesten Cephalopoden. Zs. Geschiebeforsch., 5, S. 169—178, 3 Abb.
- Schindewolf O. H. 1934. Bau und systematische Stellung der Gattung Volborthella Schm. Palaeontol. Zs., Bd. 16, Nr 3/4, S. 170—197, Taf. 17—19.
- Schindewolf O. H. 1942. Evolution im Lichte der Paläontologie Bilder aus Stammesentwicklung der Cephalopoden. Ienaische Zs. f. Med. u. Naturw., Bd. 71, S. 324—386.
- Schmidt Fr. 1881. Revision der ostbaltischen silurischen Trilobiten. I. Mem. Acad. imp. sci. St. Petersburg (7) 30, Nr I, IV, S. 238.
- Schmidt Fr. 1888. Über eine neuentdeckte untercambrische Fauna in Estland. Mem. Acad. imp. sci. St. Petersburg (7) 36, No 2, S. 27, 2 Abb., 2 taf.
- Schmidt H. 1930. Über die Bewegungsweise der Schalencephalopoden. Palaeontol. Zs. 12, 8, 194—208, 8 Abb.
- Spath L. F. 1933. The evolution of the Cephalopoda. Biol. rev., 8, S. 418—462, 13 Abb.
- Spath L. F. 1936. The phylogeny of the Cephalopoda. Palaeont. Zs., Bd. 18, Nr 3/4, S. 156—181.
- Spath L. F. 1937. Note on the phylogeny of fossil Cephalopods. Biol. rev., vol. 12, S. 154—155.
- Strand T. 1934. The Upper Ordovician Cephalopods of the Oslo Area. Norsk Geologisk Tidsskrift, Bd. 14, H. 1—2, S. 1—118, pl. 1—13.
- Sun Y. C. 1937. On Shantungendoceras, gen. nov., the oldest known holochoanite from China. China Geol. surv. bull., vol. 16, S. 347—356, pl. 1.
- Teichert C. 1929. Zur Systematic und Entwicklungsgeschichte der ältesten Cephalopoden. Zs. Geschiebeforsch. Bd. 5, H. 1—2, S. 53—58.
- Troedsson G. T. 1931. Studies on Baltic Fossil Cephalopods. Lunds Univ. Arsskrift, N. F. Avd. 2, Bd. 27, Nr 16, S. 1—36, pl. 1—4.
- Ulrich E. O. et A. F. Foerste. 1931 (1930). Cephalopoda of the Ozarkian and Canadian etc. Mo. Bur. Geol. Mines, 2d ser., vol. 24, p. 207—212, pls. 18—21.
- Ulrich E. O. 1933. The earliest known Cephalopods. Science, nov. ser., vol. 78, pp. 288—289.

10890  
1-35/10890  
193  
Schmidt

К статье З. Г. Балашова «О природе нижекембрийского рода *Volborthella* Schmidt»  
(табл. I—II)

Таблица I

Фиг. 1—3, 7, 9, 10, 12, 13. *Volborthella tenuis* Schmidt, 1888. 1 — обр. 10/193; 1a — внешний вид раковины с вентральной стороны, устьевая часть раковины сжата (×8); 1б — продольное сечение раковины вдоль сифона (шлиф) (×21); 2 — обр. 6/193, продольное сечение раковины вдоль сифона (шлиф) (×18); 3 — обр. 2/193, продольное сечение раковины (шлиф) (×18); 7 — обр. 14/193, продольное сечение одной газовой камеры. Видна перегородка и перегородочная трубка, протягивающаяся на 0,5 длины камеры (×21); 9 — обр. 1/193: 9a — внешний вид обломка фрагмокона с двумя газовыми камерами (×8); 9б — поперечное сечение фрагмокона с задней выпуклой стороны камеры (×8); 9в — передняя вогнутая сторона камеры (×8); 9г — продольное сечение фрагмокона вдоль сифона (шлиф) (×21); 10 — обр. 15/193, продольное сечение фрагмокона вдоль сифона (шлиф) (×21); 12 — обр. 20/193, продольное сечение фрагмокона вдоль сифона (шлиф). Видна последняя, или жилая, камера (×21); 13 — обр. 5/193: 13a — внешний вид фрагмокона (×4); 13б — поперечное сечение фрагмокона с задней выпуклой стороны камеры (×8).

Фиг. 4—6, 8, 11. *Volborthella conica* Schindewolf, 1934. 4 — обр. 17/193: 4a — внешний вид раковины с дорсальной выпуклой стороны (×8); 4б — продольное сечение раковины (×21); 5 — обр. 9/193: 5a — внешний вид фрагмокона (×8); 5б — продольное сечение фрагмокона вдоль сифона (шлиф) (×21); 6 — обр. 19/193, продольное сечение фрагмокона (шлиф) (×21); 8 — обр. 21/193, продольное сечение фрагмокона в дорсовентральном направлении (×21); 11 — обр. 4/193, внешний вид фрагмокона (×8).

Образцы на фиг. 1—3, 5—10 взяты из дублетной коллекции Ф. Б. Шмидта, хранящейся в Геологическом музее имени А. П. Карпинского в Ленинграде. Происходят они из прослоев мелкозернистого песчаника в синей нижекембрийской глине. Местонахождение — окрестности г. Таллина. Образцы на фиг. 4 и 11 происходят из керна скважины Пилтене Латвийской ССР. Глубина 1217, 30—1217, 40 м.

PM 20-  
47  
1890

Е, атгаваше. уу

Толца „вексх“ кем.

= Толсанский герман (ВЭИ)

До: локтовский свита (Е, вн)

В Лен области до северной свиты.

Маньковский до 100 м

Внешнее тункерей метронема.

См СЕ Зубов, 1995. „Медь в Ям. кеем“

(На урне Кимменомы и др. Собр. у. Коль)

Собр. с. 22.

+ Эстония

1997 (с. в. свита) в Толана, У. С.

13

Таблица II

Фиг. 1—3, 5. *Volborthella tenuis* Schmidt, 1888. 1 — обр. 13/193, продольное сечение обломка фрагмокона (шлиф) (×21); 2 — обр. 18/193, продольное сечение фрагмокона (шлиф) (×21); 3 — обр. 22/193, продольное сечение фрагмокона (шлиф) (×21); 5 — обр. 23/193, плитка тонкозернистого песчаника в синей нижнекембрийской глине с массовым скоплением ориентированных остатков раковин фольбортелл. Стрелкой показано предполагаемое направление течения воды (×2).

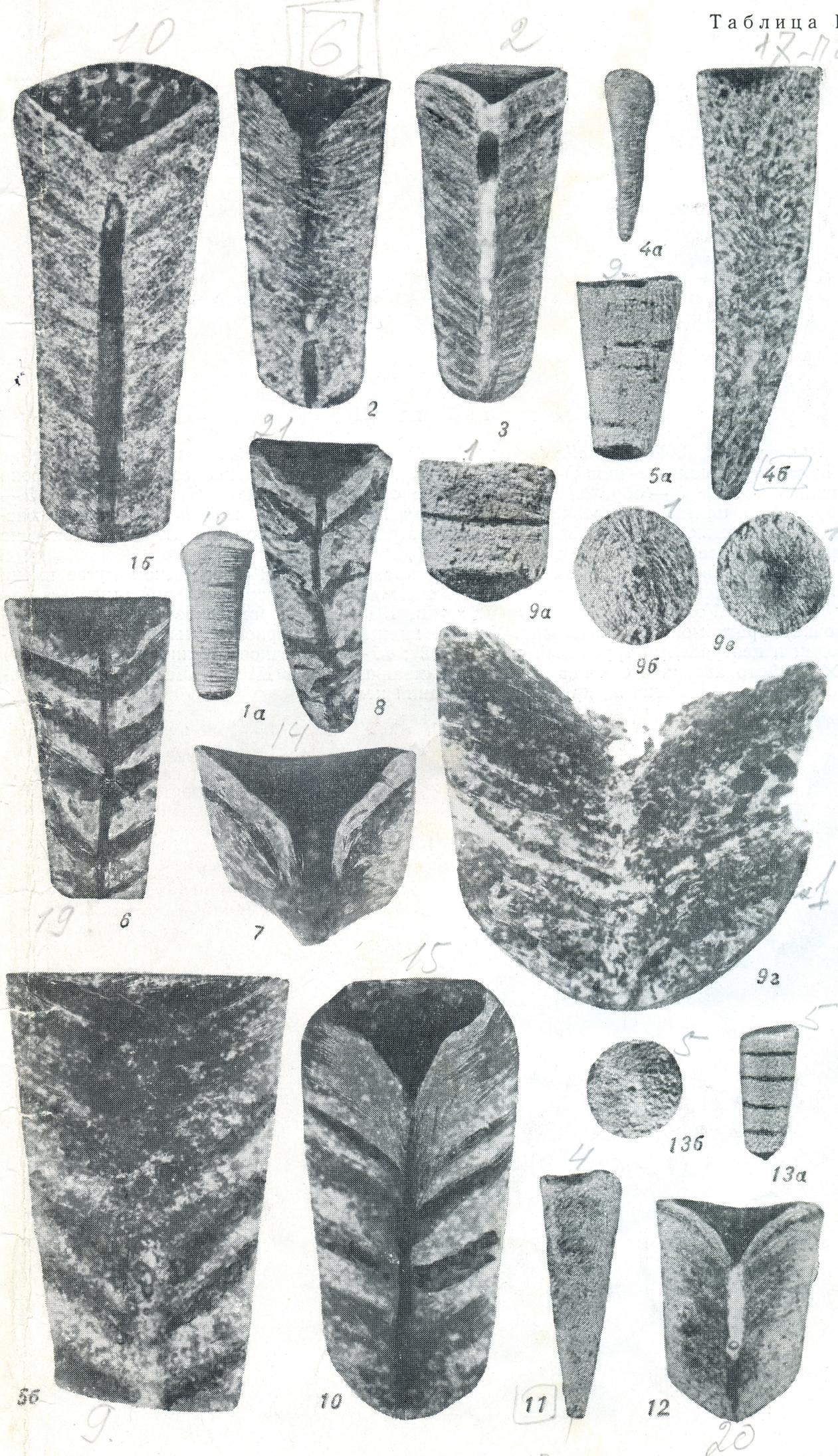
Дублетная коллекция Ф. Б. Шмидта, хранящаяся в Геологическом музее имени А. П. Карпинского в Ленинграде. Местонахождение — окрестности г. Таллина.

Фиг. 4. *Vologdinella antiquus* (Vologdin, 1930): 4a — продольное сечение (пришлифовка) фрагмокона вдоль сифона. Хорошо видны равномерноогнутые к устью перегородки и центральный трубчатый сифон (×2); 4б — поперечное сечение (по Вологдину) (×2). Фото автора с оригинала голотипа, хранящегося в ЦГМ в Ленинграде. Местонахождение — Казахстан, хр. Чингиз. Средний кембрий.

p.s. *V. antiquus* (Vologdin, 1931) — Веходкин Р.П.О. Т. 17 <sup>1930</sup> *Вопросы к др*  
в 1931 — Д. Кувш

Таблица I

17-Пирене, Таблица



Лавен  
Менес

Питенс  
Лавен

13

18

22

Таблица II



4b

2

3

4a

1

5

23