

УДК 564.52:551.733.3

ЖУРАВЛЕВА Ф. А.

О СТРОЕНИИ СИФОНА АКТИНОЦЕРАТОИДЕЙ (ЦЕФАЛОПОДЫ)

На основании изучения материала редкой сохранности подтверждено существование сифонно-сосудистой системы у актиноцератоидей. Выявлено морфологическое соотношение радиальных каналов с радиальными пластинами, слагающими аннулярные внутрисифонные, отложения. Описаны новые виды: *Armenoceras clarum*, *A. delindense*, *Huroniella exotica*.

При изучении ископаемых наружнораковинных цефалопод часто приходится сталкиваться с проблемой отличий некоторых ортоцератоидей от актиноцератоидей, в особенности от узкосифонных. Наибольшее сходство с актиноцератидами обнаруживают представители двух подсемейств семейства *Pseudorthoceratidae* — *Cayutoceratinae* и *Pseudactinoceratinae*, сифоны которых состоят из выпуклых уширенных сегментов и содержат аннулярные отложения. Хотя два рассматриваемых надотряда существовали самостоятельно по крайней мере с начала среднеордовикской эпохи, и указанное сходство их представителей конвергентно, нередко только при очень хорошей сохранности материала можно с уверенностью определить его принадлежность к той или другой группе. Примером необычайного сходства с актиноцероидным родом *Ormosceras* может служить *Buchanoceras seretense* (Balashov, 1968) из подсемейства *Cayutoceratinae*, у которого промежутки между аннулюсами и периферические части сегментов, заполненные породой или известковыми отложениями, отличными от самих аннулюсов, хорошо имитируют интераннулюсы и периспатиумы актиноцератид, а складчатая внутренняя поверхность аннулюсов дополняет это сходство (рис. 1).

Наиболее важной чертой, отличающей актиноцератоидей от ортоцератоидей, была система сосудов в их сифоне, посредством которой осуществлялась связь мягкого тела животного с камерами. Следы ее обычно сохраняются в известковых аннулярных отложениях в виде продольной аксиальной полости, от которой в каждом сегменте, в промежутках между соседними аннулюсами, отходят радиальные каналы, заканчивающиеся на небольшом расстоянии от соединительного кольца. Однако каналы в виде трубок, имеющих собственную стенку, сохраняются чрезвычайно редко. Поэтому до сих пор существуют две точки зрения на структуру сифона актиноцератид. Одни исследователи признают существование системы сосудов в сифоне [5, 9, 11–15, 17, 18], другие считают каналы лишь свободными частями недифференцированного внутрисифонного пространства, не занятыми известковыми отложениями [2–4, 10]. Некоторые из приверженцев последней точки зрения относят поэтому актиноцератоидей в качестве подотряда к отряду *Orthoceratida* [4].

В нашей коллекции оказалось несколько образцов актиноцероидов из отложений разного возраста, у которых хорошо сохранились радиальные каналы. Последние имеют вид трубок с довольно толстыми стенками и сравнительно узким просветом. Изучение этого материала не оставляет сомнений в том, что у актиноцератид в сифоне существовала система сосудов. На одном из этих образцов удалось проследить соотношение радиальных каналов с пластинами, слагающими известковые аннулярные отложения. Этот материал был собран и передан для изучения автору Е. А. Ивановой, Е. Е. Павловой и Л. М. Улитиной. Пользуясь случаем,

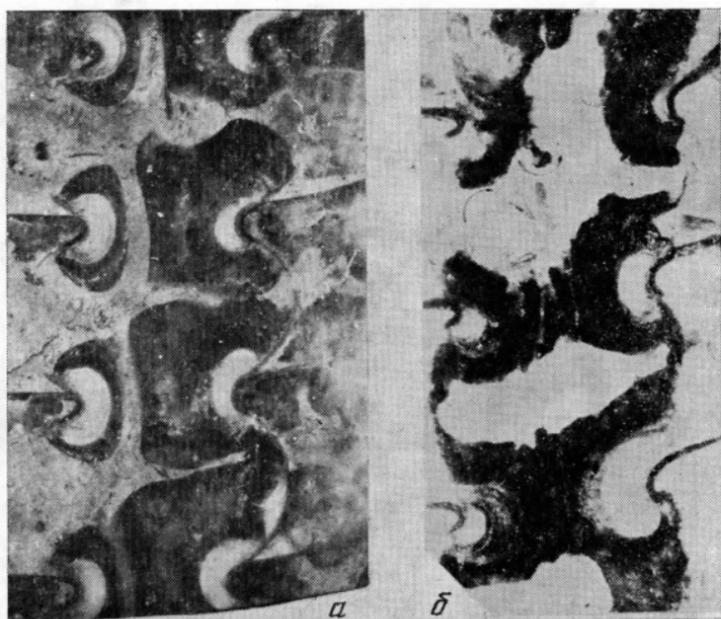


Рис. 1. *Buchanoceras seretense* (Balashov, 1968): а — экз. ПИН, № 1793/1454 — сагиттальный разрез сифона ($\times 8$); б — экз. ПИН, № 1793/1121 — разрез сифона, параллельный плоскости симметрии, видна складчатая аксиальная поверхность аннулюсов ($\times 11,5$), Подолия, р. Серет между г. Чортковым и дер. Переходы; нижний девон, жединский ярус, чортковский горизонт

автор выражает им свою благодарность. Детальное описание этих форм приведено ниже.

Поскольку сифонные структуры актиноцероидов весьма сложны и вопрос о сифонно-сосудистой системе тесно связан с вопросами о способе формирования известковых аннулярных отложений и их микроструктуре, необходимо подробнее остановиться на взглядах некоторых исследователей на этот предмет.

Еще в 1824 г. И. Бигсби писал о системе трубок в сифоне прямой раковины, выбранной впоследствии голотипом типового вида рода *Actinoceras* Bronn, 1837. Позднее Л. Земан [11] опубликовал реставрацию такой системы у *Actinoceras bigsbyi* Bronn, 1837, утверждая, что трубки имеют известковую стенку. Он полагал, что система трубок несла важную жизненную функцию.

И. Барранд [2, 3], напротив, считал, что описанная Бигсби и Земаном система трубок есть не что иное, как часть недифференцированного сифонного пространства, не заполненного известковыми отложениями.

Впервые детальное изучение внутрисифонных структур актиноцератоидей по материалам редкой сохранности из ордовика и карбона Северной Америки и Маньчжурии было предпринято К. Тейхертом [12, 13]. Этот материал позволил ему подтвердить мнение предыдущих исследователей о существовании сифонно-сосудистой системы у актиноцератид. Тейхерт установил, что радиальные каналы не были непосредственно связаны с камерами, а открывались в свободное пространство на периферии сегмента, названное им периспатиумом. Функцией сифонно-сосудистой системы он считал транспортировку твердых веществ в растворенном состоянии из мягкого тела животного в камеры, где они служили материалом для образования камерных отложений. Тейхерт создал реконструкции нескольких различных типов сифонно-сосудистых систем для разных родов. По его мнению, внутрисифонные отложения образовывались путем минерализации мягкой органической ткани, заполнявшей полость сифона и заключавшей в себе систему сосудов.

Р. Флауер [5—9] в общем разделяет взгляд Тейхерта на структуру си-

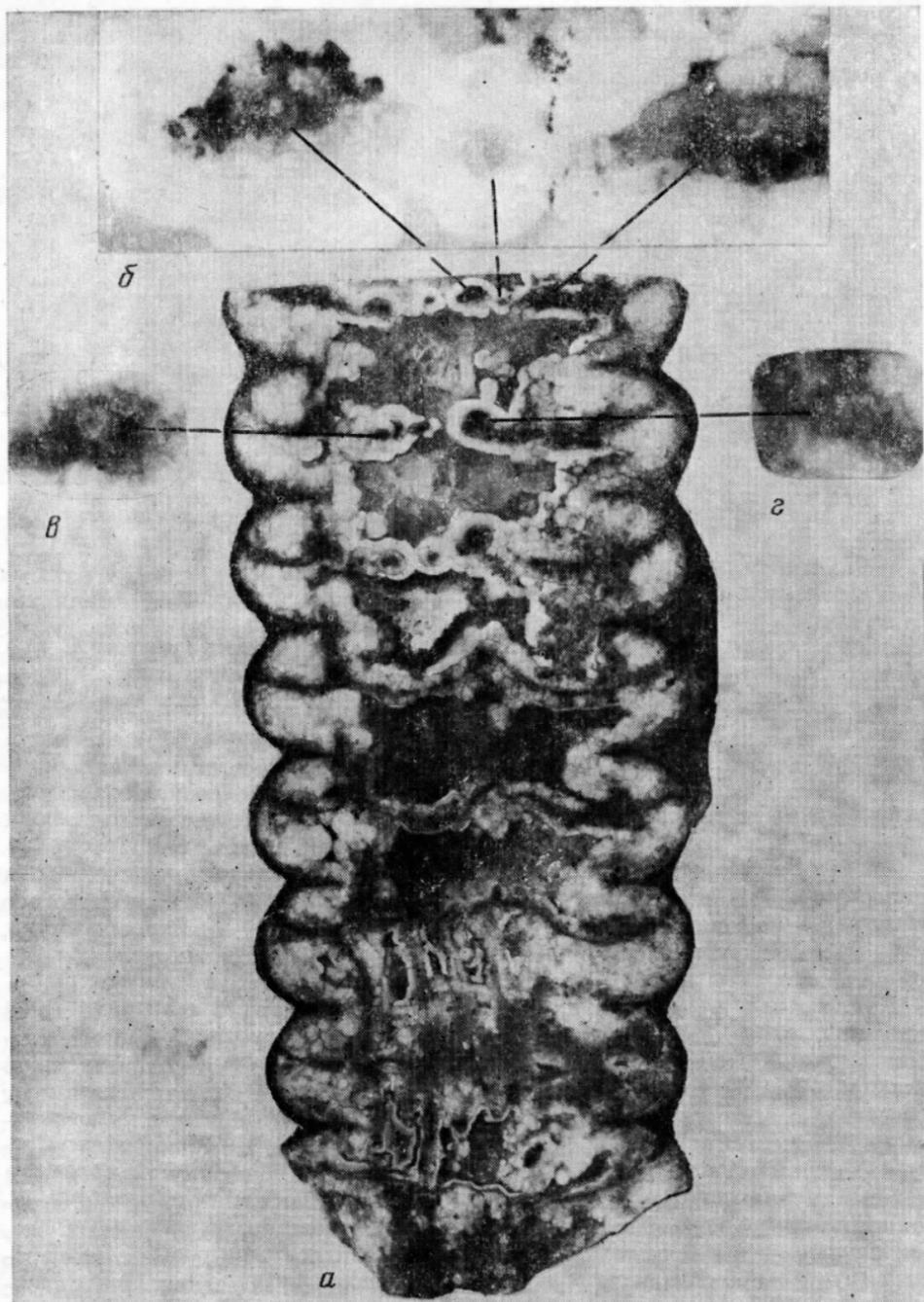


Рис. 2. *Armenoceras clarum*, sp. nov.; голотип ПИН, № 702/391: а — тангенциальный разрез адоральной части фрагмента сифона ($\times 2,5$); б — три радиальных канала в косом поперечном сечении ($\times 19$); в, г — два радиальных канала в поперечном сечении ($\times 28$); р. Подкаменная Тунгуска; нижний силур, лландовери

фона актиноцератид. Его представления о строении сифонно-сосудистой системы, ее функции и изменениях в ходе эволюции группы, а также классификация различных типов этой системы изложены в целом ряде работ [5—9]. В последних публикациях [7—9] он склоняется к мысли о формировании аннулярных отложений внутри сифонной ткани за счет ее обызвествления, а не поверхностным эпителием мягкого сифона.

Г. Мутвей [10] твердо стоит на точке зрения Барранда, считая каналы промежутками между известковыми отложениями в сифоне. Изучив ми-

кросструктуру этих отложений у представителей ордовикских родов *Adamsoceras* и *Armenoceras* и каменноугольного рода *Rayonoceras*, он обнаружил, что они состоят из мелких спикульных кристаллических элементов карбоната кальция и гранулированного конхиолина, сконцентрированного в многочисленных пластинах роста, т. е. имеют ту же самую микроструктуру, что и гемипризматический слой стенки раковины и септ современных *Nautilus* и *Spirula*. В этом аннулярные отложения актиноцератид не отличаются от конических внутрисифонных отложений эндоцератид и радиальных — дискосорид и онкоцератид и секретированы эпителием мягкого сифона.

У разных родов актиноцератид Мутвей обнаружил различную микроструктуру. У *Adamsoceras* и *Armenoceras* спикулы располагаются более

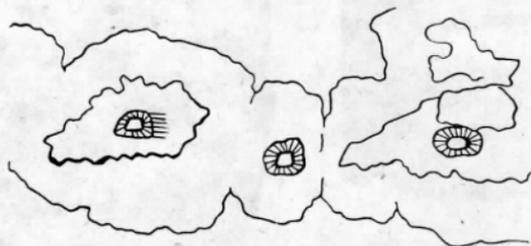


Рис. 3. *Armenoceras clarum*, sp. nov.; голотип ПИН, № 702/391 — схема трех радиальных каналов, изображенных на рис. 2, б; р. Подкаменная Тунгуска; нижний силур, лландовери

или менее регулярно, расходясь от начальной части аннулюса по направлению к его поверхности, а у *Rayonoceras* аннулюсы состоят из очень тонких радиальных пластин, разделенных тонкими слоями конхиолина. Кристаллические спикулы в этих пластинах расположены перисто и расходятся от средней плоскости пластины наклонно внутрь и аксиально [10, рис. 11; табл. 24, фиг. 3; табл. 11, фиг. 2]. По мнению Мутвея, аннулярные отложения, имеющиеся у некоторых ортоцератид, в сущности такие же, как у актиноцератид, только менее развитые.

К. Тейхерт и Р. Крик [15], переизучив сифон силурийского *Armenoceras severnense* Foerste et Savage, 1927, обнаружили, что внутрисифонные аннулярные отложения у этой формы на выветрелой наружной поверхности имеют продольные ребра, которые являются продолжением продольных радиальных пластин, слагающих аннулюсы. Морфологические соотношения между сифонно-сосудистой системой и радиальными пластинами им установить не удалось. Авторы полагают, что эти структуры аналогичны продольным пластинам интэйоцератид и многих онкоцератид.

Чрезвычайно сложные внутрисифонные структуры обнаружила М. Вейд [16, 17] у одной из наиболее древних групп актиноцератид, происходящих из самых низов среднего ордовика Австралии примерно с того же стратиграфического уровня, что и самые ранние из ныне известных представителей достоверных актиноцератид. Эта группа из семи видов двух родов выделена в самостоятельное семейство *Georginidae*. Широкие сифоны георгинид содержат известковые структуры двух типов. Помимо обычных для актиноцератид аннулюсов, состоящих у георгинид из радиальных пластин и имеющих собственную известковую стенку, имеется еще серия известковых тел, названных ею энграфтами, которые были как бы вставлены снаружи в каждые два соседних полуаннулюса и соединяли последние подобно мостикам. Энграфты имеют форму каноз, расположенных по радиусам и обращенных своими вершинами в сторону аксиальной полости. Их основания обращены наружу и имеют обычно форму удлиненных шестиугольников или толстых сигар. Между наружной поверхностью стенки двух соседних полуаннулюсов и соединительным кольцом располагался периспатиум, который был разделен на узкие продольные периспатиальные синусы срединными мембранами энграфтов, отходящими внутрь от внутренней поверхности соединительного кольца.

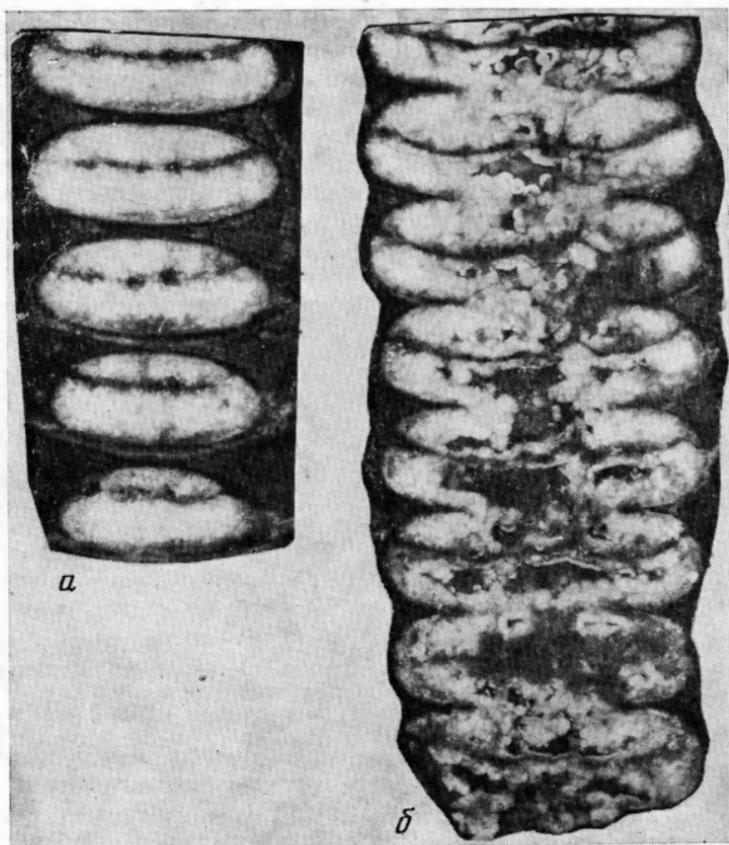


Рис. 4. *Armenoceras clarum*, sp. nov.; голотип ПИН, № 702/391 — два тангенциальных разреза, параллельных плоскости симметрии; а — $\times 2,5$; б — $\times 2$; р. Подкаменная Тунгуска; нижний силур, лландовери

Сифонно-сосудистая система георгиинид, которую Вейд интерпретирует как часть кровеносной системы, состояла в свою очередь из артериальной системы (аксиальные и радиальные каналы), периспатиума (периспациальные синусы) и венозной системы (сегментальные синусы, аксиальные синусы или вены). Аксиальные каналы, числом не менее двух, располагались в аксиальной полости, не заполняя ее. В каждом сегменте от них отходили радиальные каналы, которые в большей или меньшей мере ветвились недалеко от своего основания, а на пути к периспатиуму наталкивались на внутренние концы энграфтов и обычно раздваивались здесь на каналы-распределители (дистрибутари), которые, обогнув энграфты, вливались в периспациальные синусы. На обоих концах последних имелись проходы, ведущие в сегментальные синусы, которые располагались за энграфтами и в интераннулюсе и вели в аксиальную полость сифона. Органические стенки аксиальных и радиальных каналов, подвергшиеся окремнению в ранних стадиях диагенеза, иногда хорошо сохраняются. Радиальные каналы имеют довольно толстую стенку и относительно узкий просвет. Аксиальные венозные синусы или вены не обнаружены в сифонах; по-видимому, они не имели толстой органической стенки и не обызвестлялись.

Радиально-пластинчатые аннулюсы, полагает Вейд, формировались путем минерализации конхиолиновой матрицы, которая строилась эпителием мягкой ткани сифона, постепенно редуцировавшейся в ходе минерализации. Матрица имела вид многочисленных сжатых с боков узких пузырей, плотно прижатых друг к другу, которые возникали на уровне перегородочного отверстия и росли постепенно вперед, назад и внутрь. Зонами роста пузырей были, вероятно, их внутренние края, обращенные

в аксиальную полость. В ранних стадиях роста многие пузыри перекрывались соседними и прекращали свой рост. Боковые стенки двух соседних пузырей образовывали двойные мембраны радиальных пластин, наружные стенки суммарно создавали мембрану наружной стенки аннулюса, а внутренние в виде более или менее узких гребней выступали в аксиальную полость и также суммарно создавали мембрану ее стенки. Мембраны связывали мелкие удлиненные спикульные кристаллы карбоната кальция, располагавшиеся на внутренней поверхности стенки каждого пузыря, перпендикулярно к ней. Таким образом, радиальные пластины, имевшие каждая посередине двойную мембрану, минерализовались с обеих сторон, а на-

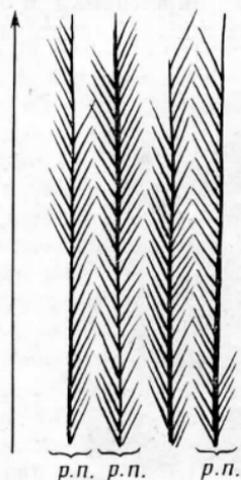


Рис. 5

Рис. 5. *Armenoceras delindense*, sp. nov.; голотип ПИН, № 1909/1 — схема микроструктуры аннулярических отложений в их поперечном сечении; стрелка направлена от аксиальной полости к периферии аннулюса; р. п. — радиальные конхиолиновые пластины с примыкающими к ним кристаллическими спикулами; Якутия, р. Дзелиндэ; нижний силур

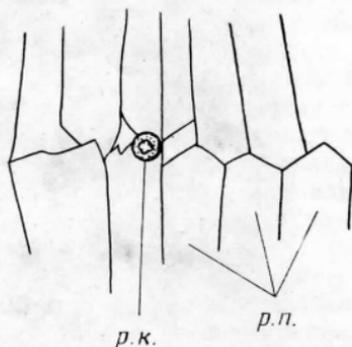


Рис. 6

Рис. 6. *Armenoceras delindense*, sp. nov.; голотип ПИН, № 1909/1 — схема части интераннулюса, показывающая соотношение пластин, слагающих аннулюсы, с радиальными каналами ($\times 12$); р. к. — радиальный канал, р. п. — радиальные пластины; Якутия, р. Дзелиндэ; нижний силур

ружная и внутренняя стенки аннулюса только изнутри. Энграфты начинали обызвестляться примерно в то же время, что и аннулюсы, путем образования более длинных кристаллов, располагавшихся с двух сторон от их срединных мембран перпендикулярно их поверхностям. В процессе роста энграфты как бы вставлялись в края развивавшихся по соседству аннулюсов. Следы этих срединных мембран на наружных поверхностях энграфтов имеют вид узких, глубоких бороздок, делящих их на две продольные полосы.

Радиально-пластинчатое строение аннулярических отложений Вейд считает обычным для всех актиноцератид. Однако выявляется оно чаще у форм, где кристаллики карбоната кальция, связанные конхиолиновыми мембранами, короткие и не сливаются с таковыми соседних пластин, что препятствует быстрому превращению волокнистого кальцита в зернистый.

Таким образом, по мнению Вейд, сифонно-сосудистая система актиноцератоидей есть часть кровеносной системы, которая несла важную функцию регулирования плавучести животного.

Некоторые наши материалы по актиноцератидам, как указано выше, определенно подтверждают мнение о существовании у них сифонно-сосудистой системы, а также позволяют высказать определенные суждения о микроструктуре известковых аннулярических отложений, в том числе о соотношении радиальных пластин, слагающих аннулюсы, с радиальными каналами.

Недавно автором был описан вид *Ogmoceras absentivum* из этрена Южного Закавказья с хорошо различимыми радиальными каналами [1].

У нижеописанного *Armenoceras clarum* sp. nov. обнаружены хорошо сохранившиеся радиальные каналы, представляющие собой округлого сечения трубки с собственной стенкой, расположенные в интераннулюсах. Они начинаются в аксиальной полости и расходятся от нее к периферии сегмента, обычно разветвляясь (табл. III, фиг. 1а — 1з; рис. 2—4) (см. вклейку).

У голотипа *Armenoceras delindense* sp. nov. радиально-пластинчатое сложение его аннулярных внутрисифонных отложений обусловлено их микроструктурой; оно выявилось в результате окремнения и последующего выветривания образца. В основе конхиолиновой матрицы аннулю-

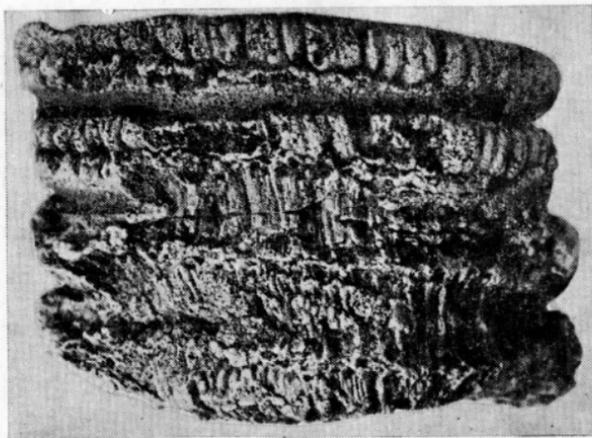


Рис. 7. *Huroniella exotica*, sp. nov.; экз. ПИН, № 3821/3 — фрагмент ядра сифона; внутрисифонные отложения, в нижней выветрелой части показывающие радиально-пластинчатое сложение ($\times 2$); Монголия, хр. Тохиггин-Шиль; нижний силур, лландовери — венлок

сов лежат тонкие частые радиальные пластины, к которым с обеих сторон под острым углом прикрепляются мелкие спикульные кристаллики карбоната кальция. В поперечном сечении аннулюса каждая радиальная пластина вместе с кристаллами имеет вид пера, обращенного вершиной к его периферии (табл. IV, фиг. 1е; рис. 5). Эта микроструктура аннулюсов весьма сходна с таковой, обнаруженной Мутвеем в аннулюсах *Rayonoceras fayettevillense* Croneis [10, табл. II, фиг. 2; рис. 11В]. Разница состоит лишь в том, что у нашей формы «осью пера» служит сама конхиолиновая пластина, а не воображаемая плоскость между концами кристаллов соседних пластин. Не исключено, что у указанных видов один и тот же тип микроструктуры аннулярных отложений интерпретируется по-разному из-за разной сохранности образцов. Дело в том, что на частично перекристаллизованных участках шлифа у нашей формы наблюдается такая же картина, какую изобразил Мутвей для *R. fayettevillense*. Возможно, такая или подобная микроструктура аннулярных отложений свойственна многим актиноцератидам, однако она выявляется только при определенной форме сохранности ископаемых остатков. Радиальные каналы, имеющие вид трубок с толстыми стенками, располагаются в интераннулюсах между приостренными краями пластин и по числу в несколько раз уступают последним (табл. IV, фиг. 1б; 1ж; 1з; рис. 6).

На многих фрагментах ядер широкого сифона *Huroniella exotica*, лишенных соединительных колец и периспатальных отложений, сохранились передняя и задняя поверхности аннулюсов, по которым из складок аксиальной полости к периферии сегмента проходят многочисленные глубокие бороздки, разделенные ребрышками или валиками. На своем пути эти бороздки неоднократно ветвятся и часто переходят на наружную по-

верхность аннулюсов. Такая сохранность у актиноцератид встречается нечасто. По-видимому, эти бороздки образовывались в местах прохождения радиальных каналов, а бороздки на наружной поверхности аннулюсов, вероятно, вмещали переднюю и заднюю ветви каналов, раздваивающихся на концах. В аксиальной полости между складками, возможно, помещались аксиальные каналы (табл. III, фиг. 2—5). Аннулюсы в большинстве своем перекристаллизованы и лишь на нескольких образцах, где они с поверхности сильно разрушены, проявляются признаки радиальной пластинчатости (рис. 7).

Из всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы.

1. У актиноцератоидей, в отличие от ортоцератоидей, была развита сифонно-сосудистая система, которая состояла из одного или нескольких продольных аксиальных каналов, из отходящих от него (от них) в каждом сегменте серий радиальных каналов, ведущих в периспатиумы, и, вероятно, из сегментальных и аксиальных синусов (лакун), и являлась частью кровеносной системы животного. На ископаемом материале твердо установлено существование радиальных каналов в виде трубок с собственной стенкой. Аксиальные и радиальные каналы, вероятно, располагались первоначально в мягкой ткани сифона, которая по мере роста аннулярных отложений сокращалась до тонких прослоев между аннулюсами и довольно узкого аксиального шнура, содержащих трубчатые сосуды и, по-видимому, синусы. Стенки радиальных каналов, изначально мягкие, минерализовались в последних стадиях роста аннулюсов или в ранних стадиях диагенеза раковины. Различается не менее пяти различных типов сифонно-сосудистой системы.

2. Аннулярные известковые внутрисифонные отложения строились эпителием мягкой ткани сифона, которая, отступая, создавала и постепенно наращивала конхиолиновую матрицу, также постепенно минерализовавшуюся.

3. В настоящее время известно три различных типа микроструктуры аннулярных внутрисифонных отложений у актиноцератид: 1) кристаллические элементы располагаются более или менее регулярно по радиусам от начальной части аннулюса к его наружной поверхности, как у представителей родов *Adamsoceras* и *Armenoceras* [10, рис. 11A]; 2) кристаллические элементы располагаются под острым углом к продольным радиальным конхиолиновым пластинам аннулюса, как у представителей рода *Raunoceras* и некоторых *Armenoceras*; 3) кристаллические элементы располагаются под углом в 90° к сдвоенным радиальным конхиолиновым мембранам, представляющим собой боковые стенки соседних узких конхиолиновых пузырей, как у георгинид.

4. Таксономическое значение таких важных признаков, как тип строения сифонно-сосудистой системы у актиноцератид, а также тип микроструктуры их аннулярных отложений, остается пока неясным. Для решения этого вопроса требуются более полные данные.

5. Радиальные пластины внутрисифонных отложений актиноцератид не аналогичны внутрисифонным пластинам интейцератид и тем более пластинам онкоцератид и дискосорид.

СЕМЕЙСТВО ARMENOCERATIDAE TROEDSSON, 1926

Род *Armenoceras* Foerste, 1924

Armenoceras clarum Zhuravleva, sp. nov.

Табл. III, фиг. 1

Название вида от *clarus* лат. — светлый.

Голотип — ПИН, № 702/391; р. Подкаменная Тунгуска, левый берег выше устья р. Северная; нижний силур, лландоверийский ярус, средняя толща кочумдекской свиты.

Описание. Раковина, по-видимому, крупная, длинная, прямая, в адапикальной части равномерно расширяющаяся, гладкая. Стенка раковины довольно тонкая, газовые камеры короткие. Перегородки, вероят-

но, наклонены к вентральной стороне. Сифон широкий, расположен близко к вентральной стенке фрагмокона, но не прилегает к ней. Он круглый в поперечном сечении, расширяется адорально под углом 8° и состоит из равномерно и сильновыпуклых, коротких и широких сегментов, слегка наклоненных к вентральной стороне. Отношение длины сегмента к его ширине в пределах фрагмента меняется от 0,33 до 0,28. На диаметр сифона приходится 3,5 сегмента. Диаметр перегородочного отверстия — 0,65 диаметра сегмента. Перегородочные трубки очень короткие, прижатые к перегородке. Задняя зона контакта соединительного кольца и перегородки широкая, передняя более узкая; обе эти зоны на вентральной стороне шире, чем на дорсальной. Соединительные кольца тонкие; при увеличении в 32 раза они кажутся состоящими из трех слоев: относительно толстого светлоокрашенного среднего, заключенного в два более тонких темноокрашенных.

Внутрисифонные отложения аннулярные, более толстые на вентральной стороне, их первоначальная структура не сохранилась. На изученном участке сифона аксиальная полость узкая, смещенная дорсально и имеет в поперечном сечении неправильную форму, изменяющуюся по длине сифона. К ней со всех сторон по радиусам сходятся узкие продольные щели, по-видимому располагающиеся между продольными гребнями внутренней поверхности аннулюсов. Число щелей, их ширина и глубина на разных уровнях различны. В поперечном сечении узкого конца голотипа и в разломе срединной его части таких щелей около десятка (табл. III, фиг. 1в, 1д), а на адоральном конце его различаются лишь две глубоких щели, располагающиеся почти по диаметру сифона (табл. III, фиг. 1б). Вероятно, эти различия обусловлены различной сохранностью на разных уровнях сифона. Например, в тангенциальном разрезе адоральной части, отстоящем от аксиальной полости на 2—3 мм, в трех задних аннулюсах видны четыре продольные щели, из которых только крайняя левая прослеживается через все аннулюсы до адорального конца, где она видна в поперечном сечении сифона; остальные щели не проходят в следующий аннулюс (табл. III, фиг. 1а; рис. 2а). В то же время в тангенциальном разрезе меньшей, адапикальной части, расположенном ближе к оси сифона, наблюдаются лишь две самые широкие щели, которые, пересекаясь с интераннулюсами, как и они сами, заполненными породой, создают впечатление аксиальной полости сифона, пересеченной поперечными диафрагмами (табл. III, фиг. 1г). В сагиттальном разрезе адапикальной части голотипа видно, что интераннулюсы, заключающие в себе радиальные каналы, отходят от аксиальной полости почти под прямым углом и только края их приподняты адорально, в некоторых сегментах наблюдается раздвоение радиальных каналов перед периспатиумом. В этом сечении в самой аксиальной полости через прозрачный кальцит просвечивают начала двух радиальных каналов в виде узких глубоких нор, уходящих в глубь интераннулюса. Периспатиумы узкие, заполненные известковыми отложениями, перекристаллизованными и частично окремнелыми.

В тангенциальном разрезе адоральной части голотипа в шести последних интераннулюсах хорошо видны ряды радиальных каналов, рассеченных под разными углами к их оси. Некоторые из интераннулюсов просматриваются в глубь сифонной полости, напоминая зонтики с прутьями-утолщениями в местах прохождения радиальных каналов. В трех последних интераннулюсах эти «прутья» в срединной части разрознены и содержат каждый по одному, иногда по два радиальных канала. Каналы представляют собой трубки округлого сечения с довольно толстыми известковыми стенками и относительно узким просветом, заполненным молочно-белым опалом. Лучшее всего радиальные каналы сохранились в двух последних интераннулюсах (рис. 2, 3).

В поперечном адоральном сечении сифона через прозрачный кальцит видны валики с заключенными в них каналами, расходящиеся радиально от аксиальной полости, а на поверхности разреза — загнутые вперед дистальные концы этих каналов. Они имеют вид округлых пятен, распо-

женных по окружности на небольшом расстоянии от края сегмента (табл. III, фиг. 16).

Камерные отложения известны только на вентральной стороне фрагмента. В четырех камерах, где сохранился фрагмент стенки раковины, развиты небольшие мурально-эписептальные и гипосептальные отложения. Опорные кольца развиты со всех сторон.

Сравнение. Отличаются от *Armenoceras bachtense* Balashov более длинными сегментами и плоскими интераннулюсами; кроме того, положение аксиальной полости у последнего неясно. От *A. southamptonense* Foerste et Savage наклоном сегментов к вентральной, а не к дорсальной стороне; форма интераннулюсов у последнего вида неясна. От *A. backi* Stokes — сифоном, не прилегающим к стенке раковины, более короткими едва наклонными сегментами и дорсально смещенной аксиальной полостью. От *A. gouldense* Foerste — много более короткими и широкими сегментами, наклонными к вентральной, а не к дорсальной стороне. Сравнение со многими видами из силура Северной Америки затруднительно, поскольку внутреннее строение сифона у них неизвестно.

Материал. Голотип, представляющий фрагмент сифона длиной 90 мм с наибольшим диаметром 25 мм (сборы Е. А. Ивановой 1955 г.).

Armenoceras delindense Zhuravleva, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 1

Название вида от р. Дэлиндэ.

Голотип — ПИН, № 1909/1; Якутия, р. Дэлиндэ, приток р. Юдома; нижний силур.

Описание. Раковина, вероятно, крупная, прямая и довольно длинная. Газовые камеры короткие.

Сифон широкий, круглый в поперечном сечении, в пределах фрагмента суживающийся адорально под углом около 2° . Голотип имеет длину 118 мм и диаметры 36 и 34 мм, состоит из 15 сегментов, из которых три последние частично разрушены. Сегменты очень широкие, короткие и, по-видимому, сильно и более или менее равномерно выпуклые, наклоненные к оси сифона примерно под углом 80° . Отношение длины сегмента к его ширине менее 0,23. На диаметр сифона приходится 4—4,5 сегмента. Диаметр перегородочного отверстия 0,75 диаметра сегмента. Перегородочные трубки были, по-видимому, прижаты к перегородке и образовывали переднюю и заднюю зоны контакта, о чем свидетельствуют очень узкие, довольно глубокие промежутки между соседними сегментами. Соединительные кольца не сохранились.

Ядро сифона состоит из аннулярных внутрисифонных отложений, достигших на этом участке максимального развития. Будучи окремнелыми и довольно сильно выветрелыми, они на всех своих поверхностях обнаруживают радиально-пластинчатое сложение. Аксиальная полость имеет вид узкой трубки с тонкоробристой поверхностью, расположенной в центре сифона. В поперечном сечении обоих концов фрагмента также видна радиально-пластинчатая структура аннулюсов. На хорошо сохранившихся темных, невыветрелых участках адорального поперечного сечения удается наблюдать первоначальную структуру аннулюса. В оптическом микроскопе при увеличении в 32 и 56 раз видны частые, тонкие, черные, вероятно, конхиолиновые мембраны, которые сходятся от периферии к аксиальной полости, уменьшаясь при этом в числе. С обеих сторон к этим мембранам примыкают под углом в $20-25^\circ$ мелкие удлиненные кристаллики карбоната кальция, более светлые по окраске. В поперечном сечении каждая такая пластина имеет вид пера с черной осью посередине, обращенного своей вершиной к периферии аннулюса. В том же сечении, на более светлых, вероятно, выветрелых участках более темными выглядят промежутки между пластинами, а сами мембраны, по-видимому, разрушены. В этом случае создается впечатление, что аннулюсы состоят из «перьев», обращенных вершинами к аксиальной полости.

Интераннулюсы с заключенными в них радиальными каналами в

сагиттальном разрезе сифона дугообразно изогнуты. Они отходят от аксиальной полости на уровне адоральной перегородки сегмента, идут наклонно назад примерно до его середины, а далее плавно поворачивают вперед и выходят в периспатиум в передней части сегмента (табл. IV, фиг. 1д). На выветрелой поверхности большинства сегментов видны ряды выходов многочисленных радиальных каналов, вероятно, расширенные при выветривании, но не потерявшие округлых очертаний в поперечном их сечении; они имеют вид глубоких нор, ведущих в глубь сегмента. В тангенциальном сечении, отстоящем от оси сифона примерно на 11 мм, в третьем и четвертом адапикальных интераннулюсах видны радиальные каналы в их поперечном сечении. Они имеют вид круглых трубок с довольно толстыми стенками из прозрачного минерала и просвет, заполненный светлым, аморфным кальцитом. Радиальные каналы расположены между пластинами соседних аннулюсов. Края пластин, угловато-приостренные, располагаются по отношению к таковым соседнего аннулюса таким образом, что немного напоминают шпov «в шип». Число пластин в несколько раз превышает число каналов, но в отношении их друг с другом никакой закономерности пока установить не удалось (табл. IV, фиг. 1ж, 1з; рис. 6).

Сравнение. Отличается от *Armenoceras clarum* центральным положением аксиальной полости сифона, выпуклыми вперед интераннулюсами и более короткими и сильнее наклонными сегментами; от *A. bachtense Balashov* — сифоном, не расширяющимся адорально, а суживающимся. От силурийских канадских видов: от *A. lowi Foerste et Savage* — более длинными и более наклонными сегментами и центральным положением аксиальной полости; от *A. inclinatum Foerste et Savage* — более длинными сегментами (4—4,5 на диаметр сифона против 5,7—6), кроме того, внутреннее строение у последнего неизвестно; от *A. southamptonense Foerste et Savage* — более короткими сегментами и центральным положением аксиальной полости; от *A. rotulatum (Billings)* — более короткими и менее наклонными сегментами и медленнее суживающимся сифоном.

Материал. Голотип (сборы Е. Е. Павловой 1960 г.).

СЕМЕЙСТВО HURONIIDAE FOERSTE ET TEICHERT, 1930

Род *Huroniella* Foerste, 1924

Huroniella exotica Zhuravleva. sp. nov.

Табл. III, фиг. 2—6

Название вида от *exoticus* лат. — чужестранный.

Голотип — ПИН, № 3821/22; Монголия, юго-западное подножие хребта Тохигийн-Шиль, в 2,5 км к югу от родника Хуцин-Булак; нижний силур, лландовери — венлок.

Описание. Раковина крупная, по-видимому, прямая, длиноконическая. Газовые камеры короткие. Перегородочная линия образует глубокую и довольно широкую вентральную лопасть.

Сифон широкий, расположен близко к вентральной стенке, но не прилегает к ней; диаметр его не менее трети диаметра раковины. В поперечном сечении он слегка сжат дорсовентрально, иногда почти круглый, состоящий из очень широких и коротких сегментов с отношением длины к ширине от 0,21 до 0,13; на диаметр сифона приходится 5—7 сегментов, реже 4,5. Сегменты наиболее выпуклые в своей передней половине, задняя половина едва выпуклая, прямая или даже немного вогнутая. В целом сегменты изогнутые, образующие заметные вентральное и дорсальное седла. Диаметр перегородочного отверстия составляет 0,84 диаметра сегмента. Задняя зона контакта широкая, между соединительным кольцом и перегородкой развит контактовый слой; передняя зона контакта очень узкая. Край перегородочного отверстия образует воронку, перегородочные

трубки короткие, прижатые к перегородке. Соединительные кольца тонкие, структура их неизвестна.

Внутрисифонные отложения — аннулярные, наиболее массивные на вентральной стороне, аксиальная полость расположена вдвое дальше от вентральной стенки сифона, чем от дорсальной. Она вытянута перпендикулярно сагиттальной плоскости и в поперечном сечении сифона имеет вид длинной дугообразно изогнутой щели. Структура аннулюсов обычно нарушена перекристаллизацией. Интераннулюсы и проходившие по ним радиальные каналы в продольном сечении сифона дугообразно изогнутые с выступающей вперед срединной частью. По передней и задней поверхностям аннулюсов от аксиальной полости к периферии идут многочисленные бороздки, разделенные ребрышками; на своем пути бороздки ветвятся и дистальные концы, по крайней мере большей части из них, переходят на наружную поверхность аннулюсов. Некоторые бороздки, с другой стороны, переходят в складки аксиальной поверхности аннулюса, которые разделяют развитые здесь гребни. Вероятно, в бороздках задней и передней поверхностей аннулюсов проходили радиальные каналы, открывавшиеся в периспатиум, внутренней стенкой которого является наружная поверхность соседних полуаннулюсов. На боковой поверхности аннулярных отложений интераннулюс обычно имеет вид зигзагообразной щели, так как бороздки соседних аннулюсов выходят сюда не против друг друга, а чередуясь. Следы выходов радиальных каналов на эту поверхность, весьма многочисленных у этого вида, выглядят мелкими частыми норочками округлого сечения. Выветрелые (вероятно, частично окремнелые) части аннулюсов иногда показывают признаки радиально-пластинчатого строения, вероятно, связанного с микроструктурой аннулярных отложений (рис. 7).

Камерные отложения, эписептальные, обнаружены только на вентральной стороне.

Сравнение. От известных видов рода *Hugoniella* отличается очень короткими сегментами сифона (4,5–7 на диаметр сифона против 2,5–3,75) и от большинства — сильно смещенной к дорсальной стороне аксиальной полостью.

Замечание. Имеющийся материал по данному виду представлен фрагментами сифонов, в большинстве своем потертых с поверхности, а иногда обросших табулятами, мшанками и другими бентонными формами. Многие ядра несут на себе следы сверления, оставленные, вероятно, водорослями, что определенно свидетельствует о том, что мы имеем дело с переотложенными остатками цефалопод, возраст которых старше пород, в которых они обнаружены.

Материал. 36 коротких фрагментов из одного местонахождения, длина наибольшего фрагмента 85 мм, наиболее толстый фрагмент сифона 45 мм в диаметре (сборы Л. М. Улитиной, 1977 г.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Журавлева Ф. А. Новые актиноцератоиды из верхнего девона Закавказья. — В кн.: Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985, с. 52–59.
2. Barrande J. Remplissage organique du siphon dans certains céphalopodes paléozoïques. — Bull. Soc. Geol. France, 1855, sér. 2, t. 12, p. 441–489.
3. Barrande J. Système silurien du centre de la Bohême, Première Partie: Recherches Paléontologiques, 1865–1877. V. 2, Cephalopodes. Prague.
4. Dzik I. Phylogeny of the Nautiloidea. — Palaenotologia Polonica, 1984, № 4, 219 p.
5. Flower R. H. Study of the Pseudorthoceratidae. — Paleontogr. Amer., 1939, v. 2, № 10, 198 p.
6. Flower R. H. Notes on structure and phylogeny of euryisiphonate cephalopods. — Paleontogr. Amer., 1941, v. 3, № 13, 56 p.
7. Flower R. H. Studies of the Actinoceratida. — New Mexico Bur. Min. and Mineral Res., Mem. 2, 1957, 100 p.
8. Flower R. H. Nautiloid shell morphology. — New Mexico Bur. Min. and Mineral Res., Mem. 13, 1964, 79 p.
9. Flower R. H. The first great expansion of the actinoceratoids. — New Mexico Bur. Min. and Mineral Res., Mem. 19, 1968, pt 1, 16 p.
10. Mutvei H. On the secondary internal calcareous lining of the wall of the siphonal

- tube in certain fossil «nautiloid» cephalopods.— *Arkiv Zool.*, 1964, ser. 2, B. 16, № 21, p. 375–424.
11. *Saemann L.* Über die Nautiliden.— *Palaentographica*, 1854, B. 3, p. 121–167.
 12. *Teichert C.* Der Bau der actinoceratoiden Cephalopoden.— *Palaentographica*, 1933, B. 78, Abt. A., p. 112–234.
 13. *Teichert C.* Structures and phylogeny of artinoceroid cephalopods.— *Amer. J. Sci.*, 1935, v. 29, № 169, 22 p.
 14. *Teichert C.* Actinoceratoidea.— In: *Treatise on invertebrate paleontology*, Pt K., Mollusca 3, 1964, Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas Press, p. 190–216.
 15. *Teichert C., Crick R. E.* Endosiphuncular structures in Ordovician and Silurian cephalopods.— *Paleontol. contrib. univ. Kansas*, 1974, pap. 71, 13 p.
 16. *Wade M.* Georinidae, new family of actinoceroid cephalopods, Middle Ordovician, Australia.— *Mem. Queensland Mus.*, 1977, v. 19, № 1, 15 p.
 17. *Wade M.* The siphuncle in Georinidae and other Ordovician actinoceroids cephalopods.— *Lethaia*, 1977, v. 10, p. 303–315.

Палеонтологический институт
АН СССР

Поступила в редакцию
23.VII.1985

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. *Armenoceras clarum* sp. nov.; голотип ПИН, № 702/391, 1а — тангенциальный разрез адоральной части (×1); 1б — адоральный поперечный разрез (×2); 1в — адапикальный разлом (×1,7); 1г — тангенциальный разрез адапикальной части (×1,6); 1д — поперечный разрез адапикального конца (×1,5); 1е — сагиттальный разрез (×1,5); 1ж — один из радиальных каналов переднего интераннулюса (×24); 1з — один из каналов предыдущего интераннулюса (×28); р. Подкаменная Тунгуска; нижний силур, лландовери.

Фиг. 2–6. *Huroniella exotica* sp. nov.; 2 — голотип ПИН, № 3821/22: 2а — латеральная сторона, вентральная справа (×1); 2б — с адорального конца (×1,2); 2в — продольный сагиттальный разлом (×1); 3 — экз. ПИН, № 3821/2 — поперечный разлом, бороздчатые адапикальные поверхности двух соседних аннулюсов (×1,2); 4 — экз. ПИН, № 3821/23 — разлом, бороздчатая адоральная поверхность аннулюса (×1); 5 — экз. ПИН, № 3821/5 — сагиттальный разлом, аксиальные гребни аннулюсов (×1); 6 — экз. ПИН, № 3821/7 — фрагмент сифона с сохранившейся стенкой (×1,4); Монголия, хр. Тохигин-Шиль; нижний силур, лландовери — вешлок.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1. *Armenoceras delindense* sp. nov.; голотип ПИН, № 1909/1: 1а — с латеральной стороны (×1); 1б — с дорсальной (?) стороны (×1); 1в — поперечный разлом с адапикального конца (×1); 1г — то же, пришлифовка (×1,3); 1д — сагиттальный разрез адоральной части фрагмента (×1,36); 1е — микроструктура аннулюса в его поперечном сечении, аншлиф (видны темные радиальные пластины с примыкающими к ним под углом удлиненными кристаллическими элементами) (×40); 1ж, 1з — радиальные каналы в поперечном их сечении, расположенные в соседних интераннулюсах между приостренными краями пластин, слагающих аннулюсы, аншлиф (×12); Якутия, р. Далинда, нижний силур.

