

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ РАКОВИНЫ СИЛУРИЙСКИХ МИХЕЛИНОЦЕРАТИН

Г. Н. КИСЕЛЕВ

Изучение начальных стадий онтогенеза наутилоидей имеет важное значение для выяснения путей их развития и построения правильной филогенетической системы. Хотя начальные части раковин наутилоидей сохраняются в ископаемом состоянии редко, вопросами их изучения занимаются уже около ста лет, начиная с работ Гайетта (Huatt, 1894).

В данной статье не представляется возможным детально рассмотреть всю историю дискуссии относительно вопроса развития начальных камер у наутилоидей. Можно отметить, что основные споры велись по вопросу о протоконхе. Термин «протоконх» введен Оуэном (Huatt, 1894) для обозначения первичной раковины, образованной в яйцевой капсуле, в отличие от «конха», т. е. раковины, строящейся после выхода из яйца. Однако Гайетт в ряде своих работ применял этот термин для несохраняющейся конхиолиновой оболочки, которая соединялась с отшнурованной первой камерой на месте «рубца» (cicatrix). Бранко (Branko, 1880, стр. 609), Кларк (Clarke, 1893, стр. 112) и Барранд (Barrande, 1877, стр. 35) считали протоконхом первую камеру раковины, отделенную пережимом, а сохранявшийся иногда «рубчик» Шиндевольф (Schindewolf, 1933, стр. 359) трактовал как след впячивания наружной поверхности первой камеры за счет прикрепления апикального конца сифона. Кобаяши (Kobayashi, 1937, стр. 18), суммируя данные о протоконхе, отмечает, что полного единодушия у перечисленных авторов о функциях «рубца» не было.

В работе Почта (Pošta, 1902, № LII, стр. 1—6) описаны начальные части раковин из силура Чехословакии, имеющие обособленные начальные камеры. К сожалению, только на одном из девяти рисунков можно видеть строение перегородочных трубок.

Новый силурийский род *Lyecoceras* с интересной, изогнутой начальной частью раковины, имеющей колпачковидную камеру, описан Г. Мутвеем (Mutvei, 1957, стр. 219—254). Первая, необособленная камера значительно превышает последующие воздушные камеры и вмещает вздутый апикальный конец сифона, который начинается недалеко от ее основания.

В работах последних лет популярность приобрела точка зрения В. Н. Шиманского, высказанная им в результате изучения ранних стадий развития верхнепалеозойских наутилоидей (1948, стр. 874). Исследуя представителей нижнепермских *Dolorthoceras* в продольном разрезе, этот автор подметил быстрое возрастание длины первых четырех камер и резкое уменьшение длины 5-й камеры. Такой тип развития он обнаружил у двух триасовых видов рода *Trematoceras*, изображенных Шиндевольфом (Schindewolf, 1933, стр. 18, фиг. 5—6). По аналогии со

свернутыми наутилоидеями Шиманский считает, что первые три или четыре камеры у прямых наутилоидей также были эмбриональными, а вся эмбриональная раковина, развивавшаяся в яйце, состояла из трех-четырех воздушных и жилой камеры и занимала часть раковины, содержащую теперь шесть-семь воздушных камер.

В более поздних работах Шиманский выделил три типа эмбриональных раковин: 1) прямые островершинные, 2) согнутые островершинные, 3) булавовидные со сферической камерой.

Общим для всех трех типов он считает быстрое увеличение длины первых четырех-пяти камер и снижение длины одной-двух последующих, что связывается с моментом выхода животного из яйцевой капсулы. Но процесс развития шел неодинаково для разных типов раковин. Если беспротоконховые формы развивались равномерно вплоть до переломного периода, после которого возникали низкие пятая-шестая камеры, представители третьей группы, обладавшие отшнурованным протоконхом, имели, по его мнению, два момента большой перестройки организма: первый — возникновение первой перегородки и пережима и второй — резкое снижение длины воздушных камер после образования высоких 3-й и 4-й камер.

Интересной в этом плане представляется работа Ф. А. Журавлевой (1959, стр. 36—48) по нижнепалеозойским эмбриональным раковинам ортоцератид.

Изучая две эмбриональные раковины гейзеноцератид из силурийских отложений Сибири, указанный автор полностью поддерживает точку зрения В. И. Шиманского и конкретизирует ее на своем материале. Анализируя имеющийся фактический и литературный материал, Ф. А. Журавлева приходит к следующим выводам:

1. «Нижнепалеозойские прямые ортоцероидные наутилоидеи строили в эмбриональный период в яйцевой камере раковину, состоявшую из одной (иногда двух) воздушной 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.

Эмбриональная раковина отличалась от прилежащей постэмбриональной части иногда иным углом расширения, иногда большим диаметром и, по-видимому, очень часто иной скульптурой».

2. Беспротоконховый путь развития наутилоидей начался, по-видимому, с середины палеозоя. Но формы с протоконхами существовали еще в верхнем палеозое.

3. Нижнепалеозойские ортоцероидные наутилоидеи имели эмбриональную раковину из одной-двух воздушных и жилой камеры и уступали по размерам эмбриональным раковинам поздних наутилоидей, что связывалось с разными размерами яиц.

4. У всех ортоцероидных наутилоидей сифон начинается в первой камере и часто прикреплен к ее основанию лентовидными образованиями.

Ордовикские эмбриональные раковины ортоцератид представлены единственной находкой *Orthoceras* sp. из ортоцератитового известняка нижнего ордовика Эстонии. З. Г. Балашов (1957, стр. 855), подробно описавший эту форму, считает, что в данном случае протоконх возник в период внутрияйцевого развития организма. Однако, как отмечается в работе, не исключено, что вся сохранившаяся раковина длиной 9 мм принадлежит эмбриону, развивавшемуся в яйце.

Интересный метод для анализа путей развития цефалопод применил Х. Стумбур (1960, стр. 368). Он проследил ход роста раковины на ран-

них стадиях ее развития по изменению длины воздушных камер и положению сифона и отразил это на графиках. Однако объединение в одну группу форм с протоконхом и без него кажется необоснованным.

Важные сведения о строении эмбриональных раковин силурийских гейзеноцератид, о характере их стенок и скульптуры даны в работе Е. И. Мягковой (1967). Все описанные в работе эмбриональные раковины имеют неотшнурованную колпачковидную начальную камеру, вмещающую апикальный конец сифона.

Эта краткая историческая справка показывает, что каждая новая находка эмбриональных раковин ортоцератид привлекала и привлекает внимание исследователей. Поэтому автор статьи, изучивший под руководством проф. З. Г. Балашова некоторые эмбриональные раковины из Баррандиена Чехословакии, приводит ниже описание четырех видов силурийских михелиноцератин. Следует отметить, что результаты исследований начальных и взрослых стадий развития раковин помогают произвести ревизию рода *Michelinoceras* Foerste, 1932.

Род *Michelinoceras* Foerste, 1932

Типовой вид — *Orthoceras michelini* Barrande, 1870. Верхний силур, копанинские и пржидольские слои Баррандиена Чехословакии (зона E₂).

Диагноз. Длинные, тонкие, субцилиндрические ортоконы округлого поперечного сечения с длинными камерами и очень длинной жилой камерой. Камерные отложения имеются. Перегородочная линия прямо-поперечная. Перегородочные трубки прямые, ортохоанитовые, не более 0,25 длины камеры и не менее диаметра перегородочного отверстия на взрослой стадии. Сифон трубчатый, центральный или субцентральный, без отложений. Соединительные кольца цилиндрические. Начальная камера маленькая, вздутая, отделена пережимом, вмещает расширенный замкнутый опикальный конец сифона.

Видовой состав. 15 видов.

Сравнение. Изучаемый род по форме раковины, длине воздушных камер и положению сифона близок к родам *Orthoceras* Bruguire, 1789, *Bifoveoceras* Balaschov, 1955, *Sinoceras* Shimizu et Obata, 1935, *Arionoceras* Barskov, 1966 и *Pleurorthoceras* Flower, 1962. Однако отличается особенностями морфологии раковины (см. диагноз).

Замечания. Об объеме и понимании рода *Michelinoceras* велась длительная дискуссия. Родовое название было введено Фёрстом (Foerste, 1932, стр. 72) для ортоконических гладких цефалопод с трубчатым сифоном, длинными перегородочными трубками, но без желобков на жилой камере. Но уже в 1936 г. Флауер (Flower, 1936, стр. 18) расширил объем рода и описал в его составе ортоконические формы с «вероятно маленьким узким сифоном». В работе Тейхерта (Teichert, 1937) в диагноз рода введены такие признаки, так субциртохоанитовые перегородочные трубки, расширенные сегменты сифона, и указывается на наличие эписептальных камерных отложений. Шаймер и Шрок (Shimer et Shrock, 1944, стр. 537) на схематическом изображении внутреннего строения раковины показывают в перегородочном отверстии своеобразные аннулосифонатные отложения, подобные таковым у рода *Harrisoceras* Flower, 1939, и массивные эпи- и гипосептальные отложения в камерах. Кайндл и Миллер (Kindle a. Miller, 1939, стр. 78) отнесли к роду *Michelinoceras* все девонские ортоконические формы, руководствуясь лишь внешними признаками раковины. Однако Флауер (Flower, 1945, стр. 681), объединяя все ортоцероидные формы в семей-

ство *Michelinoceratidae*, ограничивает данный род на основании присутствия внутрисифонных отложений. В другой своей работе этот автор (1962, стр. 10) пытается обосновать наличие как аннулосифонатных, так и камерных отложений для всех ортоцероидных форм в апикальных частях раковин, ни одна из которых в работе не изображена. Следует отметить, что большинство современных палеонтологов не признает аннулосифонатных отложений в сифоне рода *Michelinoceras*. Это отражено в работах А. Вильсона (Wilson, 1961, стр. 19), З. Г. Балашова («Основы палеонтологии», 1962, стр. 83), Ф. А. Журавлевой (1964, стр. 87), И. С. Барскова (1966, стр. 7) и закреплено в «Основах палеонтологии» (1962, стр. 83) и «Treatise on Invertebrate» (1964, стр. 223). Что же касается камерных отложений, то их наличие признается большинством современных исследователей, в том числе и автором.

Геологическое и географическое распространение. Чехословакия, Англия, Ср. Азия, Казахстан и Сибирь; силур.

Michelinoceras michelini (Barrande, 1870)

(Табл. I, фиг. 1—5)

Orthoceras michelini: Barrande, 1866, pl. 221, fig. 12—19; 1870, pl. 381, fig. 3—14, pars (non. fig. 15—16) (non. pl. 442, fig. 20—23, pl. 447, fig. 12—13); 1874, p. 642; Foord, 1888, p. 27.

Orthoceras cf. *michelini*: Янишевский, 1918, стр. 55, табл. 2, фиг. 11.

Michelinoceras michelini: Балашов, 1962, стр. 83, табл. 10, фиг. 15; Барсков, 1966, стр. 18; Киселев, 1968, стр. 18.

Лектотип. *Orthoceras michelini* Barrande, 1870 (texte III, 1874), p. 642, pl. 381, fig. 14. Баррандиен Чехословакии, Козорц; верхний силур, копанинские слои.

Материал. 37 обломков фрагмоконов и неполных жилых камер, один образец с сохранившейся начальной камерой.

Описание. Раковина прямая, почти цилиндрическая. При длине обломка фрагмокона 63 мм диаметр раковины увеличивается от 11,5 до 13 мм. Апикальный угол варьирует у взрослых особей от 1,25 до 2,90°. Поверхность раковины гладкая. Жилая камера длинная, сохранившаяся часть достигает длины, равной 6 диаметрам ее основания. На некоторых образцах заметны пологие поперечные пережимы в средней части жилой камеры. Воздушные камеры составляют от 0,75 до 1,7 величины поперечного диаметра раковины. Глубина вогнутости перегородок увеличивается от 0,3 длины камеры у молодых представителей до 0,5 у зрелых форм. Камерные отложения отсутствуют на взрослых стадиях и наблюдаются в форме эписептальных отложений в апикальной части раковины (от 3-й до 6-й камеры) у образца с сохранившейся начальной камерой. Перегородочные трубки цилиндрические; их длина варьирует у разных образцов в количестве от 4 до 7 на длину воздушной камеры и превышает диаметр перегородочного отверстия в 1,5—3,0 раза. Сифон центральный, составляет 0,10—0,14 соответствующего диаметра раковины. Сегменты сифона цилиндрические, в 5—7 раз превышают по длине свой диаметр. Соединительные кольца тонкие, прямые. Апикальный конец сифона замкнутый, почти не расширен в начальной камере, составляет 0,55 ее длины и 0,25 ее диаметра. Начальная часть раковины почти прямая, со слабо согнутым апикальным концом. При всей длине фрагмокона в 20,0 мм, представленного 34 воздушными камерами, начальная обособленная камера занимает 0,27 мм. Ее максимальный диаметр равен 0,45 мм при диаметре пере-

жима, проходящего на уровне 1-й перегородки, в 0,41 мм и диаметре 2-й камеры — 0,45 мм. Длина начальной камеры почти в два раза больше длины 2-й камеры и равна длине 6-й камеры. Резкий рост диаметра раковины наблюдается в первых пяти камерах после пережима, где диаметр увеличивается от 0,45 до 0,87 мм. Дальше, к устью, раковина становится почти субцилиндрической и достигает к 34-й камере 1,24 мм. Апикальный угол, равный 17° у первых шести камер, резко уменьшается начиная с 7-й камеры, где раковина становится субцилиндрической. Поверхность апикальной части раковины не изучена. Внутренний слой стенки раковины тонкий, черного цвета, наружный — светлый, утолщенный. Длина воздушных камер увеличивается от 0,15 мм в 1-й камере после пережима, что составляет 0,3 соответствующего диаметра раковины, до 0,76 мм в 11-й камере, что равно 0,82 ее диаметра. Дальше, к устью, происходит постепенное уменьшение длины камер до 0,52 мм у 18-й камеры. Длина последующих камер колеблется от 0,93 до 1,26 мм в последней сохранившейся камере. Глубина вогнутости перегородок увеличивается в абсолютном значении от 0,10 мм в 1-й камере после пережима до 0,24 мм в 5-й камере и остается таковой до 24-й камеры, чтобы затем увеличиться до 0,38 мм в 34-й камере. Однако относительно длины камер она уменьшается от 0,75 в 1-й камере до 0,3 в последней камере. Камерные отложения не сохранились. Перегородочные трубки прямые, достигают величины перегородочного отверстия в 11-й камере после пережима. Их соотношение с длиной камеры достигает 1 : 8 в последних сохранившихся камерах. Сифон центральный, незаполненный, составляет 0,14 диаметра последней камеры. Сегменты сифона цилиндрические, не сжатые в перегородочном отверстии, соотношение их длины и ширины изменяется от 2 : 1 во 2-й камере после пережима до 6 : 1 в последних камерах.

Сравнение. Изученные образцы из топотипической коллекции вида по всем своим признакам близки к лектотипу. Однако более юные особи (табл. I, фиг. 4—5) имеют несколько меньший апикальный угол (от 1° до 2°), относительно меньшую величину перегородочных трубок и более длинные воздушные камеры. Начальная камера в пределах погрешности измерений почти равна по величине начальной камере *M. radotinense*, но имеет менее вздутый апикальный конец сифона и заметное отклонение оси камеры от оси всей раковины.

З а м е ч а н и я. Из 12 синтипов, описанных Баррандом (Barrande, 1870) из силурийских отложений Чехословакии (Kozorz, Lochcov, Karlstein, Dlauha Hora), нами исключается образец, представленный на табл. 381, фиг. 15—16, так как Флауер (Flower, 1962, стр. 10) предполагает наличие у него аннулосифонатных отложений на укороченных перегородочных трубках, что является признаком другого рода. Кроме того, в состав вида не включены представители из зоны d-5 («колония Kgeizi») и зоны f-2, которые описаны Баррандом в объеме вида условно и требуют переизучения. В качестве лектотипа принимается пришлифованный образец, изображенный на табл. 381, фиг. 14 (Barrande, 1870).

Геологическое и географическое распространение. Типичные представители вида описаны Баррандом из цефалоподового горизонта (E_2) Баррандиена Чехословакии. На территории СССР найдены в верхнесилурийских отложениях Сев. Кавказа (р. Лахран), Казахстан, Ср. Азии и Приполярного Урала.

Местонахождение. Копанинские и пржидольские слои Баррандиена Чехословакии, с. Радотин, Карлштейн. Сборы Г. Н. Киселева, 1966 г.

Michelinoceras radotinense sp. nov.

(Табл. I, фиг. 6а—в)

Голотип. Экз. № 7/3, каф. палеонтологии ЛГУ. Верхний силур, верхняя часть копанинских слоев Баррандиена Чехословакии, с. Радотин.

Материал. Начальная часть раковины с сохранившейся начальной камерой.

Описание. Раковина маленькая, прямая с отшнурованной начальной камерой. При длине всей раковины в 2,2 мм, представленной семью камерами, длина начальной камеры равна 0,25 мм. Диаметр раковины увеличивается очень резко — от 0,42 мм в 1-й камере после пережима до 0,71 мм в 5-й камере после пережима. Апикальный угол уменьшается после 4-й камеры с 11,6 до 3° в устьевой части. Поверхность раковины не изучена по условиям сохранности.

Длина воздушных камер увеличивается от 0,14 мм в 1-й камере после пережима, что составляет 0,33 ее диаметра, до 0,42 мм в 5-й камере, что соответствует 0,60 ее диаметра. Глубина вогнутости перегородок уменьшается от 0,5 до 0,3 длины камеры. Камерные эписептальные отложения присутствуют во 2—5-й камерах после пережима.

Перегородочные трубки прямые цилиндрические, меньше диаметра перегородочного отверстия в первых камерах и достигают его величины в 5-й камере после пережима. Их соотношение с длиной камер достигает 1 : 5. Сифон центральный, незаполненный, составляет 0,20 диаметра раковины. Соединительные кольца тонкие, прямые. Сегменты сифона цилиндрические, не сжатые в перегородочном отверстии, соотношение их длины к ширине составляет 3 : 1. Апикальный конец сифона замкнутый, заметно расширен в начальной камере, занимает 0,75 ее длины и 0,40 ее максимального диаметра.

Начальная камера 0,25 мм длиной и 0,40 мм в максимальном диаметре отшнурована от остальной части раковины резким пережимом. Диаметр пережима, равный 0,36 мм, составляет 0,90 максимального диаметра начальной камеры и 0,85 диаметра 1-й камеры после пережима. Длина начальной камеры в 1,85 раза больше длины следующей за нею камеры, но диаметры их равны. Ее стенка тонкая, однослойная. Следов прикрепления апикального конца сифона к стенке камеры не обнаружено.

Сравнение. Описываемый вид по размерам начальной камеры, ее соотношению с последующими камерами, длине камер, перегородочных трубок и форме раковины близок к виду *M. michelini*, но отличается от него относительно большим диаметром сифона, большей степенью расширения апикального конца сифона в начальной камере, прямой формой апикального конца раковины и меньшей величиной апикального угла.

Геологическое и географическое распространение. Верхний силур, верхняя часть копанинских слоев Баррандиена Чехословакии.

Местонахождение. С. Радотин Баррандиена Чехословакии. Сборы Г. Н. Киселева, 1966 г.

Michelinoceras budnanse sp. nov.

(Табл. II, фиг. 1а—в)

Голотип. № 1/3, каф. палеонтологии ЛГУ. Верхний силур, пржидольские слои Баррандиена Чехословакии, с. Сухомаст.

Материал. Апикальная часть раковины с сохранившейся начальной камерой.

Описание. Раковина маленькая, прямая с отшнурованной начальной камерой. При длине сохранившейся части раковины в 4,1 мм, представленной девятью камерами, длина начальной камеры равна 0,39 мм. Диаметр раковины увеличивается от основания 1-й камеры после пережима до основания 5-й камеры от 0,44 до 0,87 мм. Между 2-й и 3-й камерами намечается слабый пережим раковины. Апикальный угол, равный 7—8°, резко уменьшается на уровне 5-й камеры, где раковина становится субцилиндрической. Поверхность раковины не изучена. Стенка раковины в поперечном разрезе двухслойная, достигает максимальной толщины в районе 1-го пережима, где равна 0,05 мм. Ее толщина уменьшается к последним камерам. Длина воздушных камер увеличивается от 0,30 мм в 1-й камере после пережима, что составляет 0,40 ее диаметра, до 0,63 в 3-й камере, что соответствует 0,77 ее диаметра. Затем следует резкое уменьшение их размеров до 0,48 мм в 5-й камере. Данная величина не изменяется до последней камеры. Глубина вогнутости перегородок почти неизменна и составляет 0,4 длины камеры. Камерные отложения присутствуют в виде тонких лент вдоль стенок камер и частично распространяются на вогнутую поверхность перегородки. Перегородочные трубки прямые, цилиндрические, увеличиваются по длине в сторону устья, но меньше величины перегородочного отверстия в сохранившейся части раковины. Их соотношение с длиной камеры достигает 1:5,5 в 5-й камере. Сифон центральный, незаполненный составляет 0,15 диаметра раковины в 5-й камере. Сегменты сифона цилиндрические, слабо сдавлены в перегородочном отверстии; соотношение их длины и ширины 3:1 в 5-й камере. Соединительные кольца тонкие, прямые. Апикальный конец сифона замкнутый, едва заметно расширен в начальной камере, занимает 0,65 ее длины и 0,33 ее максимального диаметра. Начальная камера 0,39 мм длиной и 0,50 мм в максимальном диаметре отделена от остальной части раковины резким пережимом, равным 0,44 мм, что составляет 0,88 диаметра начальной камеры и 0,75 диаметра 1-й камеры после пережима. Она в 1,3 раза превышает по длине следующую за ней воздушную камеру, однако меньше ее по величине диаметра. Сохранившийся участок стенки в поперечном разрезе отчетливо двухслойный. Следов прикрепления апикального конца сифона к стенке камеры не обнаружено.

Сравнение. Описываемый вид по форме апикальной части раковины, величине диаметра сифона, форме и длине перегородочных трубок близок к *M. radotinense* и *M. michelini*. Отличается несколько большими размерами начальной камеры, меньшей степенью расширения апикального конца сифона, наличием слабого второго пережима и меньшей величиной апикального угла первых камер раковины. Кроме того, от второго вида отличается отсутствием изгиба апикального конца раковины и более резким возрастанием длины первых трех камер после пережима. Утоньшение стенки раковины от первых камер к 6—7-й замечено только у данного вида.

Геологическое и географическое распространение. Верхний силур, пржидольские слон Баррандиена Чехословакии. Местонахождение. С. Сухомаст Баррандиена Чехословакии.

Michelinoceras currens Barrande, 1870

(Табл. II, фиг. 2а—в, 3)

Orthoceras currens: Barrande, 1866, pl. 222, fig. 3, pars (non. fig. 7—10, 15—16); 1870, pl. 407, fig. 20—33; 1874, s. 628.

Лектотип. *Orthoceras currens* Barrande 1870 (texte III, 1874, p. 628), pl. 407, fig. 27. Баррандиен Чехословакии, с. Сливанец; верхний силур, зона E₂.

Материал. 22 обломка фрагмакона и неполных жилых камер, один образец с сохранившейся начальной камерой.

Описание. Раковина прямая. При длине обломка фрагмакона 32 мм диаметр раковины увеличивается от 12 до 15 мм. Апикальный угол варьирует от 5 до 7,4°. Поверхность гладкая. Сохранившаяся часть жилой камеры достигает длины, равной пяти диаметрам ее основания. Воздушные камеры составляют от 0,4 до 0,8 величины поперечного диаметра раковины. Глубина вогнутости перегородок больше 0,5 длины камеры. Камерных отложений не наблюдается. Перегородочные трубки цилиндрические, их длина составляет от 0,20 до 0,14 длины камеры и несколько превышают величину перегородочного отверстия. Сифон центральный, равен 0,08—0,10 диаметра раковины. Сегменты цилиндрические, их длина в 5—6 раз превышает диаметр сифона. Соединительные кольца прямые. Апикальный конец сифона замкнутый, мало расширен в начальной камере, составляет 0,68 ее длины и 0,33 ее диаметра.

Начальная часть раковины прямая. При длине фрагмакона в 5,1 мм, представленного 11 камерами, длина начальной обособленной камеры равна 0,32 мм. Ее максимальный диаметр — 0,42 мм, диаметр пережима, проходящего на уровне первой перегородки, — 0,40 мм, а диаметр заметно вздутой и слабо отшнурованной следующей камеры — 0,46 мм. Длина начальной камеры в 1,5 раза превышает длину следующей камеры, а ее диаметр немного меньше диаметра последней. Последующие камеры резко увеличиваются в длину и диаметре до шестой-седьмой, где их длина достигает 0,40 мм, а диаметр 0,75 мм. На этом же участке происходит уменьшение апикального угла до 3°. Глубина вогнутости изменяется мало и составляет 0,4—0,5 длины камеры. Перегородочные трубки цилиндрические, достигают величины перегородочного отверстия в 3-й камере после пережима и составляют 0,2 длины камеры. Сифон центральный, равен 0,14 диаметра раковины. Сегменты цилиндрические, не сдавлены в перегородочном отверстии.

Сравнение. Изученные образцы близки по положению и величине сифона, апикальному углу, форме и длине перегородочных трубок к лектотипу вида. От близкого *M. micheliñi* данный вид отличается большим апикальным углом, более короткими перегородочными трубками, меньшей длиной воздушных камер и несколько большими размерами начальной камеры.

Геологическое и географическое распространение. Верхний силур, копанинские и пржидольские слои Баррандиена Чехословакии.

Местонахождение. Г. Карлштейн, с. Радотин, с. Сливанец Баррандиена Чехословакии. Сборы Г. Н. Киселева, 1966 г.

АНАЛИЗ ИЗУЧЕННЫХ ФОРМ

Суммируя полученные данные по начальным стадиям развития раковин, можно отметить следующее.

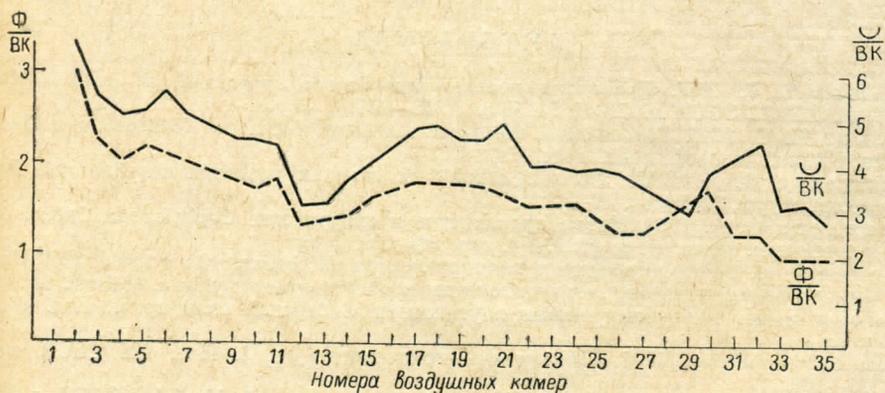
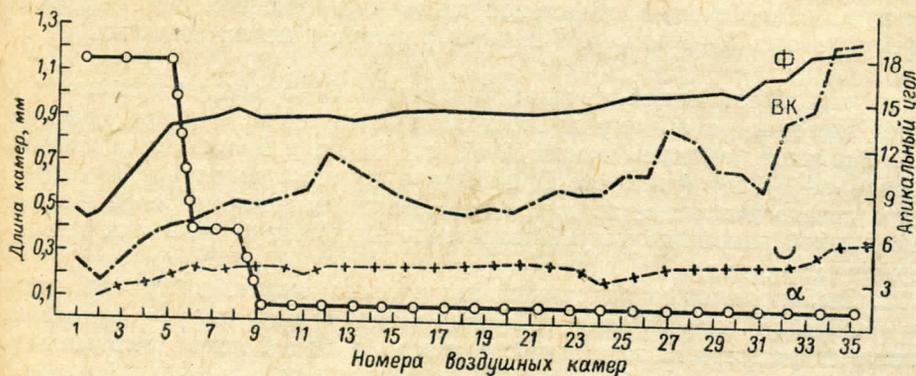
1. Силурийские михелиноцератины Баррандиена имели обособленную начальную камеру, размеры которой колеблются в пределах 0,25—0,39 мм по длине и 0,40—0,50 мм по величине максимального диаметра (см. таблицу).

2. Начальная камера, отделенная пережимом, всегда больше следующей воздушной камеры по своей длине и меньше ее диаметра или равна ему.

3. Апикальный конец сифона всегда расширен в начальной камере, не соединен и не прикреплен к стенке и составляет 0,6—0,7 ее длины и 0,25—0,40 ее максимального диаметра.

Размеры изученных начальных камер

Вид	Длина камер		Длина цекума	Диаметр камер			Диаметр цекума	Длина раковины	
	Начальной	1-й газовой		Начальной	Пережима	1-й газовой		Сохраняющейся части	Эмбриональной
<i>Michelinoceras michelini</i>	0,27	0,15	0,16	0,45	0,41	0,45	0,12	20,0	1,8
<i>Michelinoceras radotinense</i> sp. nov.	0,25	0,14	0,18	0,40	0,36	0,42	0,16	2,38	2,38
<i>Michelinoceras currens</i>	0,32	0,22	0,22	0,42	0,40	0,46	0,14	5,1	4,5
<i>Michelinoceras budnanse</i> sp. nov.	0,39	0,30	0,26	0,50	0,44	0,58	0,13	4,1	2,2
<i>Orthoceras</i> sp.	0,63	0,25	—	0,99	0,82	0,82	—	10,7	3,0



Кривые изменения основных признаков в процессе онтогенеза.

4. Перегородочные трубки прямые, цилиндрические, увеличиваются по длине с ростом раковины до определенного уровня.
5. Угол расширения уменьшается в процессе онтогенеза.
6. Развитие организма шло неравномерно, что хорошо отражено на графиках изменения основных признаков раковины по мере ее роста (см. рисунок). Первый переломный период в жизни животного отражается на раковине возникновением пережима с последующим отложением первой перегородки. Далее происходил ускоренный рост организма, в результате чего возрастала длина воздушных камер и увеличивалась степень расширения раковины. Следует отметить некоторую обособленность 2-й камеры от последующих, что выражается

слабой вздутостью стенки раковины, наличием небольшого пережима или резкой разницей в размерах. Однако вторая крупная перестройка организма происходит позднее и отражается на раковине уменьшением длины камер, изменением формы раковины до субцилиндрической и утоньшением стенки раковины. У большинства форм это явление наблюдается на уровне 5—6-й камеры, но с различной степенью проявления.

7. О строении эмбриональной раковины, с которой моллюск выходил из яичевой капсулы, можно дать несколько предположений. Она могла состоять:

а) из обособленной начальной камеры и маленькой жилкой, равной объему 2-й камеры, которая имела слабо вздутые стенки и была отделена едва заметным пережимом от последующих камер. Размеры раковины могли колебаться от 0,39 до 0,70 мм;

б) из обособленной начальной камеры и большой жилкой, равной объему первых 3—5 камер. Размеры раковины могли меняться от 1,7 до 2,2 мм;

в) из обособленной начальной камеры, 3—5 воздушных камер и жилой камеры, по объему превосходившей предшествующую воздушную. Размеры раковины могли быть от 2,2 до 4,5 мм. Если считать обоснованным тот факт, что при выходе из яйца животное замедляет темпы своего развития, то наиболее вероятными типами строения эмбриональной раковины силурийских михелиноцератин являются два последних варианта.

8. Эмбриональные раковины силурийских михелиноцератин резко отличаются от силурийских гейзеноцератид и ордовикских ортоцерид меньшими размерами начальной камеры и более ясно выраженным апикальным концом сифона, всегда расширенным в начальной камере.

ЛИТЕРАТУРА

- Балашов З. Г. 1957. Протоконх древнепалеозойского представителя рода *Orthoceras*. ДАН СССР, т. CXVI, № 5, стр. 855—857.
- Барсков И. С. 1966. Головоногие позднего ордовика и силура Казахстана и Средней Азии. Автореф. канд. дисс. М.
- Журавлева Ф. А. 1959. Об эмбриональных стадиях развития наутилоидей. Палеонт. журн., № 1, стр. 36—48.
- Журавлева Ф. А. 1964. Новые ордовикские и силурийские *Cephalopoda* Сибирской платформы. Палеонт. журн., № 4, стр. 88—100.
- Киселев Г. Н. 1968. Об объеме и понимании рода *Michelinoceras* Foerste, 1932. Тез. докл. II Всес. коллоквиум по наутилоидеям и родственным группам. М., стр. 18.
- Мягкова Е. И. 1967. Силурийские наутилоидеи Сибирской платформы. Изд. «Наука».
- Основы палеонтологии. 1962. «Моллюски — головоногие», т. 1. Изд. АН СССР, стр. 15—169.
- Стумбур Х. А. 1960. О разных путях развития наутилоидей. Изв. АН ЭССР, т. IX, сер. физ.-техн., № 4, стр. 368—378.
- Шиманский В. Н. 1948. К вопросу о ранних стадиях развития верхнепалеозойских ортоцераконовых наутилоидей. ДАН СССР, т. LX, № 5, стр. 871—874.
- Шиманский В. Н. 1961. К вопросу об эволюции верхнепалеозойских прямых головоногих. ДАН СССР, т. LXXIX, № 5, стр. 867—870.
- Шиманский В. Н. 1967. Каменноугольные *Nautilida*. Л., изд. «Наука».
- Янишевский М. Э. 1917. О трилобитах и моллюсках верхнего силура Кавказа. Ежегодник Русского палеонт. об-ва, т. 2, стр. 47—65.
- Baggand J. 1865—1877. Système silurien du centre de la Bohême, vol. 2. *Cephalopodes*. 1866, pl. 109—244; 1870, pl. 351—460; 1874, texte, pt. 3; 1877, texte, pt. 4.
- Branko W. 1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Th. II. *Palaeontographica*, Bd. 27. F. 3, Lif. 1.
- Clarke J. M. 1893. The protoconch of *Orthoceras*. Amer. Geologist, vol. XII, pp. 112—115.
- Flower R. H. 1936. Cherry Valley Cephalopods. Bull. Amer. Paleontol., vol. 22, No 76, pp. 273—372.

- Flower R. H. 1945. Classification of devonians nautiloids. Amer. Midland. Naturalist, vol. 33, No 3, pp. 625—724.
- Flower R. H. 1962. Notes on Michelinoceratida State bureau of mines and mineral resources. New Mexico, Inst. of Min. and Technology, memoir 10, pp. 22—44.
- Foord A. H. 1888. Catalogue of the fossil cephalopoda in the British Museum Natural History, pt. I, pp. 1—344, fig. 1—51. London.
- Foerste A. E. 1932. Black River and other Cephalopods from Minnesota, Wisconsin, Michigan and Ontario. Pt. I. Denison. Univ. Bull., J. Scient. Labs., vol. 27, art. 2, pp. 47—136.
- Hyatt A. 1894. Phylogeny of an acquired characteristic. Proc. Amer. Philos. Soc., vol. 32, No 143, pp. 349—647.
- Kobayashi T. 1937. Contribution to the study of the apical end of the Ordovician Nautiloid. Japan. J. Geol. and Geogr., vol. 14, No 2, pp. 1—21.
- Kindle E. M. a. A. K. Miller. 1939. Bibliographic index of North American Devonian Cephalopoda. Geol. Soc. Amer., spec. papers, No 23, pp. 1—179.
- Mutvei H. 1957. On the relations of the principal muscles to the shell in Nautilus and some fossil nautiloids. Arkiv. för mineral. och Geol. Utgiv. av kungl. Svenska Vetenskapsakad, Bd. 2, Nr 10, S. 219—254.
- Počta P. 1902. Über die Anfangskammer der Gattung Orthoceras Breyn. Sitzungsber. königl. böhmischen Ges. Wiss. Pragues, Nr LII, S. 1—6.
- Schindewolf O. H. 1933. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Abhandl. Preuss. geol. Landesanst, N.F., H. 148, S. 1—115.
- Shimer H. W. et R. R. Shrock. 1944. Index fossils. North. America, ch. 10, pp. 529—597.
- Teichert C. 1937. Ordovician and Silurian faunas from Arctic Canada. Report of the Fifth Thule Exped. 1921—1924, vol. 1, No 5, pp. 1—169.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. 1964. Pt. K.
- Wilson A. E. 1961. Cephalopodes of the Ottawa formation. Geol. Survey of Canada. Depart. of Mines and Techn. Surv., Bull., 67, pp. 19—23.

К статье Г. Н. Киселева «Эмбриональные раковины силурийских михелиноцератин»

Таблица I

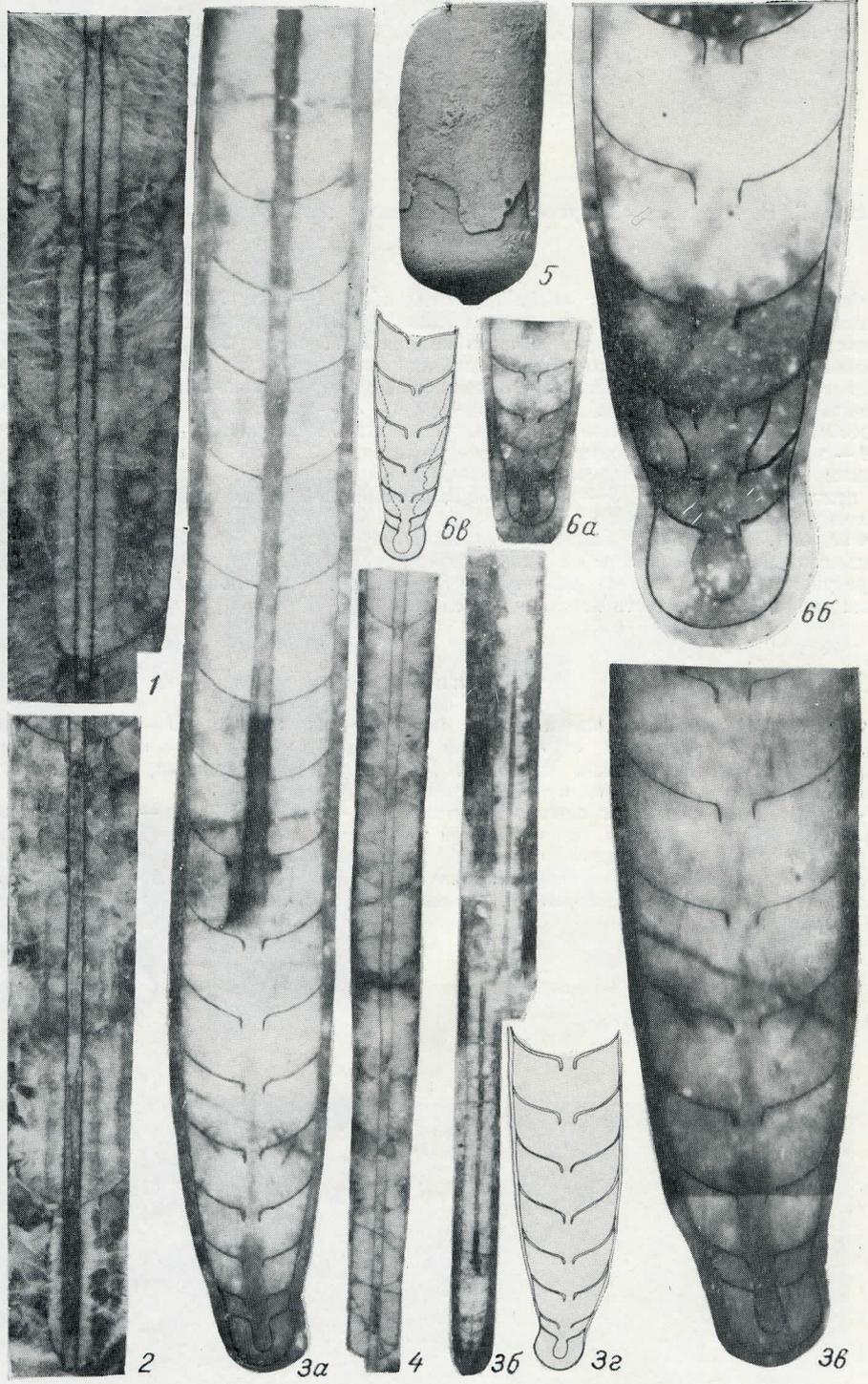
Фиг. 1—5. *Michelinoceras michelini* (Barrande). 1 — экз. № 13/3 шлифовка фрагмента в дорсо-вентральном направлении ($\times 2$). Баррандиен Чехословакии, с. Радотин, верхний силур, верхняя часть копанинских слоев; 2 — экз. № 12/3, шлифовка фрагмента в дорсо-вентральном направлении ($\times 2$). Местонахождение и возраст те же; 3 — экз. № 2/3: 3а — шлифовка эмбриональной и постэмбриональной части фрагмента ($\times 23$), 3б — то же ($\times 4$), 3в — апикальный конец фрагмента ($\times 50$), 3г — рисунок-схема строения раковины. Местонахождение и возраст те же; 4 — экз. № 11/3, шлифовка части фрагмента, близкой к апикальному концу раковины ($\times 5$). Баррандиен Чехословакии, г. Карлштейн; верхний силур, верхняя часть пржидольских слоев; 5 — экз. № 25/3, внешний вид жилой камеры ($\times 2$). Местонахождение и возраст те же.

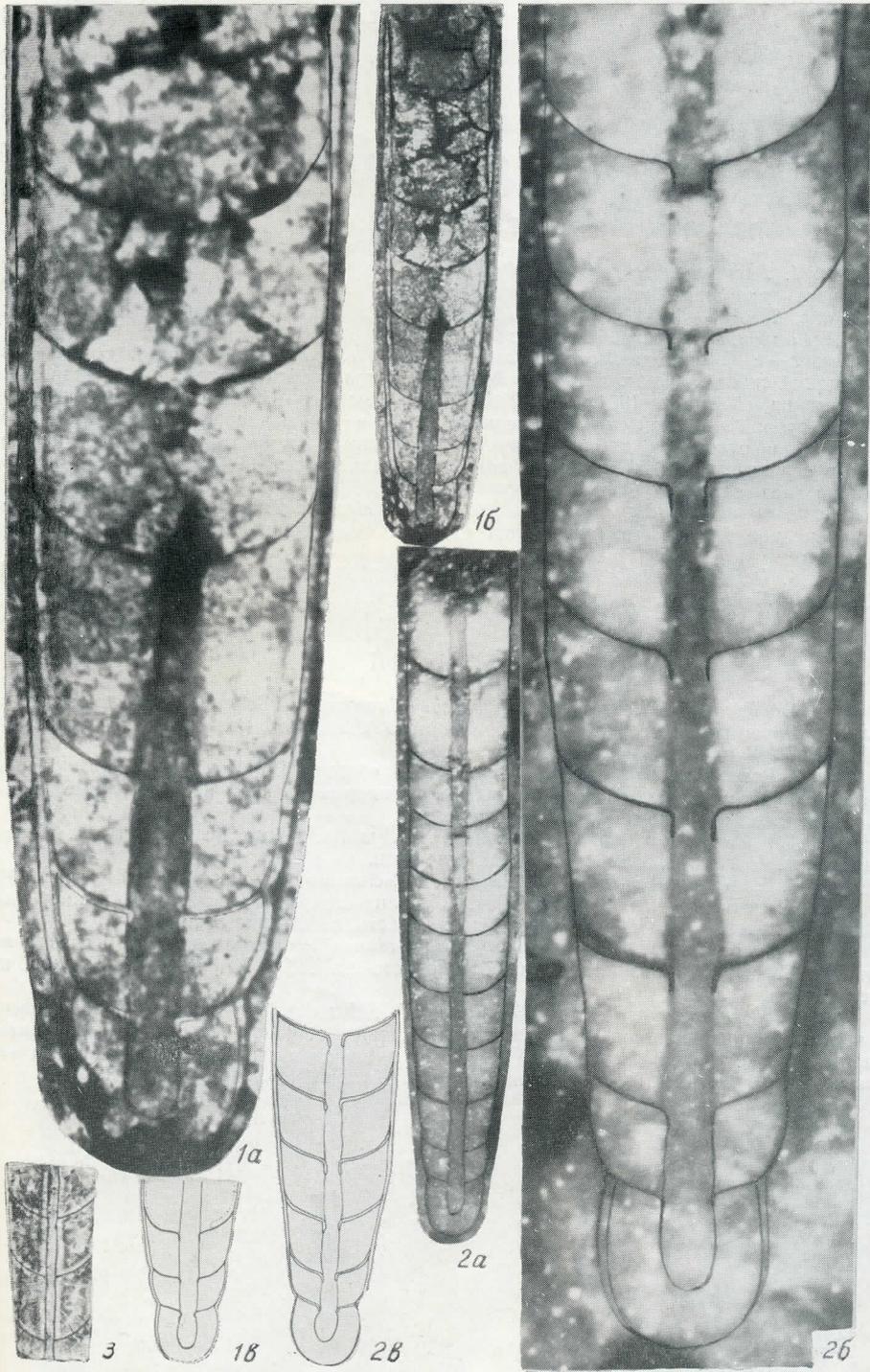
Фиг. 6. *Michelinoceras radotinense* sp. nov. 6 — экз. № 7/3: 6а — шлифовка апикального конца раковины с начальной камерой ($\times 20$), 6б — то же ($\times 60$), 6в — рисунок-схема строения раковины. Баррандиен Чехословакии, с. Радотин; верхний силур, верхняя часть копанинских слоев.

Таблица II

Фиг. 1. *Michelinoceras budnanse* sp. nov. 1 — экз. № 1/3: 1а — шлифовка апикальной части раковины с начальной камерой ($\times 60$), 1б — то же ($\times 20$), 1в — рисунок-схема внутреннего строения. Баррандиен Чехословакии, с. Сухомаст; верхний силур, буднянский ярус, пржидольские слои.

Фиг. 2, 3. *Michelinoceras currens* (Barrande). 2 — экз. № 5/3; 2а — шлифовка апикальной части раковины с начальной камерой ($\times 20$), 2б — то же ($\times 60$), 2в — рисунок-схема внутреннего строения раковины. Баррандиен Чехословакии, г. Карлштейн; верхний силур, буднянский ярус, пржидольские слои; 3 — экз. № 16/3, шлифовка фрагмента в дорсо-вентральном направлении ($\times 1$). Местонахождение и возраст те же.





**ВОПРОСЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИИ**

**Т О М
VI**

СОДЕРЖАНИЕ

А. Т. Буракова. <i>Sogdiana abdita</i> из среднеюрских отложений Средней Азии — возможный предок цветковых растений	3
Н. К. Быкова. К вопросу об изучении проблематики в отложениях мезокайнозоя (Майкопские отложения Мангышлака)	8
В. А. Сытова. О ранге семейства у тетракораллов	15
Т. А. Фаворская. Метод слепков и его значение для изучения древних мшанок отряда <i>Cheilostomata</i>	19
А. И. Коробков. Теоретические проблемы палеонтологии в интерпретации О. Шиндевольфа	24
Р. С. Елтышева, Е. Н. Сизова. Онтогенетические изменения стеблей некоторых палеозойских криноидей (<i>Columnals</i> — стебли морских лилий)	33
Г. Н. Киселев. Эмбриональные раковины силурийских михелиноцератин	41
Е. А. Балашова. К установлению нового подсемейства <i>Pseudobasilicinae</i>	52
З. Г. Балашов. О систематическом положении и стратиграфическом значении рода <i>Eushantungoceras</i> (надотряд <i>Actinoceratoidea</i>)	61
И. А. Коробков . Этюды по моллюскам палеогена	66
Е. М. Люткевич , О. В. Лобанова. Верхнепермские пластинчатожаберные моллюски бассейна р. Гижиги (Колымский массив)	73
Таблицы изображений и пояснения к ним	97

Вопросы палеонтологии

Том VI

Редактор Н. П. Скорынина

Техн. редактор Л. И. Киселева

Корректоры С. И. Сорина, М. В. Унковская

М-26123.

Сдано в набор 2 XII 1970 г.

Подписано к печати 22 III 1971 г.

Формат бумаги 70×108^{1/16}. Бумага типографская № 3. Уч.-изд. л. 10,43. Печ. л. 8 (усл. 11,2)

Бум. л. 4. Тираж 745 экз.+10 отд. отт.

Цена 1 р. 04 к. Заказ 485.

Издательство ЛГУ им. А. А. Жданова

Типография ЛГУ. Ленинград, В-164. Университетская наб., 7/9.

Н.К.

ЛЕНИНГРАДСКИЙ
ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ имени А. А. ЖДАНОВА

ВОПРОСЫ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Т о м VI



ИЗДАТЕЛЬСТВО
ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1971

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Ленинградского университета

Данный сборник содержит статьи, в которых описываются остатки растительных и животных организмов, излагается методика слепков при изучении древних губчатых мшанок, обсуждаются принципы выделения семейств у тетракораллов, освещаются взгляды известного палеонтолога О. Шиндewolfа на основные вопросы теоретической палеонтологии, дается характеристика изменения стеблей палеозойских морских лилий в процессе онтогенеза, приводится подробная характеристика эмбриональных раковин одного из родов силурийских наутилонидей, описываются роды и виды нового семейства ордовикских трилобитов и 32 вида и 4 подвида верхнепермских двустворок из Колымских гор, анализируется систематическое положение и стратиграфическое значение одного из родов актиноцератид.

Кроме того, приводится ряд кратких сообщений, касающихся новых, малоизвестных или любопытных сведений о некоторых моллюсках палеогена.

Сборник рассчитан на специалистов-палеонтологов, изучающих различные группы организмов геологического прошлого.

Редакционная коллегия:

З. Г. Балашов, В. И. Волгин, И. А. Коробков (отв. ред.), Г. Я. Крымгольц