

- Watabe N., Sharp D., Gordon and Wilbur K. M. Studies on shell formation. VIII. Electron microscopy of crystal growth in the nacreous layer of the oyster *Crassostrea virginica*. J. Biophys., Biochem., Cytol., vol. 4, 1958.
- Watabe N. and Wada K. On the shell structures of Japanese pearl oyster, *Pinctada martensii* Dunker. I. Prismatic layer. Rep. Fac. Fisheries, Pref. Univ. Mie, vol. 2, 1956.
- Watabe N. and Wilbur K. Physiology of Mollusks. London, 1964.
- Worsnop E. and Orton J. H. The cause of chambering in oysters and other Lamellibranches. Nature, vol. III, 1923.
- White C. A. Fossil Ostreidae of North America, U. S. Geol. Surv. Annual Report, 4, 1882—1883 (1884).
- Yonge C. M. Oysters. New naturalist, spec. vol. London, 1960.

И. С. Барсков

К ЭВОЛЮЦИИ ОТРЯДА PSEUDORTHO CERATIDA (ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ)

Отряд Pseudorthoceratida был выделен автором (Барсков, 1963) из состава отряда Orthoceratida. Основной морфологической чертой, отличающей представителей первого отряда, является наличие у них отложений внутри сифона. Коррелятивно связанными с этим основным признаком являются различия в строении перегородочных трубок и сегментов сифона. У псевдортоцератид преобладают отогнутые (циртохоанитовые и субциртохоанитовые) перегородочные трубки, как правило прямые (ортохоанитовые). Сегменты сифона у псевдортоцератид обычно расширяются в камерах, часто весьма значительно; у ортоцератид сегменты сифона, за редким исключением, цилиндрические.

Весьма существенными кажутся в настоящее время отличия между двумя отрядами в строении начальных частей раковины, позволяющих судить об онтогенезе их представителей. Строение начальных частей раковины известно далеко не для всех родов. Однако оно известно для типичных представителей обоих отрядов.

Строение начальных частей раковины у рода *Orthoceras* наиболее подробно описано З. Г. Балашовым (1957). Первая камера фрагмокона (начальная камера) имеет субсферическую форму и отделяется от остальных камер резким пережимом. Первый сегмент сифона лишь незначительно вдается в начальную камеру. Эмбриональная раковина состояла из одной воздушной (первой сферической камеры) и из жилой камеры длиной в ту часть раковины, которая впоследствии была занята примерно 10 камерами. В этом месте на раковине отмечается заметный пережим.

Типичные представители псевдортоцератид (рода *Pseudorthoceras*, *Pseudocyrtoceras*, *Dolorthoceras* и др.) обладали начальной раковинной колпачковидной формы, не отделяющейся пережимом от остальной части раковины. Первый сегмент сифона располагается целиком в начальной камере. Эмбриональная раковина состояла из 3—7 воздушных и жилой камер.

Как полагает В. Н. Шимацкий (1954, 1962), в первом случае индивидуальное развитие происходило с метаморфозом, во втором случае развитие было прямым.

Проводя грубую аналогию, можно сказать, что ортоцератиды отличаются от псевдортоцератид по типу индивидуального развития так же, как аммоноидеи от свернутых наутилоидей. В этом отношении ортоцератиды (в узком понимании) сходны с бакритоидами и белемноидеями, псевдортоцератиды — с актиноцератоидеями, онкоцератидами и свернутыми наутилоидеями.

Как уже упоминалось, основной и наиболее характерной чертой, отличающей ортоцератид от псевдортоцератид, является наличие у последних внутрисифонных отложений. Форма отложений и способ их образования уже давно стали одним из основных признаков для выделения семейств (Kobayashi, 1937; Flower and Caster, 1935; Flower, 1939, 1962; Журавлева, 1959, и др.).

В. Свитом была сделана попытка объединить семейства, представители которых обладают внутрисифонными отложениями, в одну филетическую ветвь (Sweet, 1964). В. Свит выделил их в качестве надсемейства *Pseudorthocerataceae* в составе отряда *Orthoceratida*. Однако в состав надсемейства *Pseudorthocerataceae* не вошли некоторые из семейств (*Geisonoceratidae*, *Troedssonellidae*), представители которых имеют отложения внутри сифона. Кроме того, близкие роды *Troedssonella* и *Mysterioceras* помещены в разные семейства разных надсемейств. Все это привело В. Свита к предположению о полифилетическом происхождении отряда *Orthoceratida*.

Предложенное нами ранее выделение отряда *Pseudorthoceratida*, объединяющего все формы с внутрисифонными отложениями, снимает все эти затруднения и позволяет дать схему филогении отряда.

В составе отряда *Pseudorthoceratida* в настоящее время нами рассматриваются восемь семейств: *Pseudorthoceratidae* (с подсемействами *Pseudorthoceratinae*, *Spyroceratinae* и *Cayutoceratinae*), *Dawsonoceratidae*, *Geisonoceratidae*, *Greenlandoceratidae*, *Paraphragmitidae*, *Pseudactinoceratidae*, *Proteoceratidae*, *Troedssonellidae*.

Семейства *Geisonoceratidae* и *Dawsonoceratidae* обладают аннулосифонатными (кольчатыми) отложениями внутри сифона. У типичных представителей сем. *Paraphragmitidae* внутрисифонные отложения не наблюдались. Однако строение сифона и строение начальных частей раковины говорит об их принадлежности к псевдортоцератидам. Остальные семейства, входящие в состав отряда, обладают парietальными (пристенными) внутрисифонными отложениями. По направлению роста среди парietальных отложений могут быть выделены три типа (рис. 1). Опистонеккальные парietальные отложения — отложения, которые начинают образовываться на перегородочных трубках (некках) и затем распространяются по соединительным кольцам сифона назад, выстилая соединительные кольца. Билокальные парietальные отложения — отложения, которые от места образования на перегородочных трубках протягиваются вперед и назад по соединительным кольцам. Пронеккальные парietальные отложения — отложения, которые протягиваются только вперед по соединительным кольцам от места образования на перегородочных трубках.

Разные семейства псевдортоцератид характеризуются разным типом внутрисифонных отложений, а по наличию отложений выделяется сам отряд *Pseudorthoceratida*. Естественно поэтому поставить вопрос о том, какую биологическую роль играли внутрисифонные отложения и как их развитие связано с эволюцией организмов.

В настоящее время всеми исследователями признается, что основной функцией отложений внутри сифона является утяжеление наполненных газом камер фрагмокона, что позволяет удерживать раковину в горизонтальном положении. Для головоногих с прямой раковинной необходимостью удерживать раковину в горизонтальном положении является одним из важнейших моментов в жизни. Очевидно, что способ, которым достигается эта ориентировка и стабилизация, находится в прямой связи со способностью животного ориентироваться в пространстве, следовательно, с развитием нервной системы. Поэтому внутрисифонные отложения, которые отражают способ ориентировки и его развитие, могут быть использованы для выявления эволюции организмов.

Исходной группой псевдортоцератид являются, несомненно, примитивные головоногие отряда *Ellesmeroceratida*. Эллесмероцератиды обладали широким сифоном с толстыми соединительными кольцами и короткими воздушными камерами. Ориентировка раковины у них осуществлялась за счет веса широкого, вентрально расположенного сифона и, по-видимому, за счет толстых соединительных колец. При переходе к псевдортоцератидам наблюдается утонение соединительных колец и уменьшение диаметра сифона. Следовательно, прежний механизм ориентировки и стабилизации раковины был утерян. Функцию грубой ориентировки стали выполнять отложения внутри камер фрагмокона. Тонкая ориентировка и стабилизация осуществлялись за счет камерных отложений внутрисифонных отложений.

Древнейшим, предковым семейством псевдортоцератид является *Troedssonellidae*. Первые представители семейства — роды *Buttsoceras*, *Glenisteroceras*, *Oxfordoceras* — появились в раннем ордовике Северной Америки. Трёдссонеллиды обладали опистонекральными отложениями внутри сифона. При таком способе образования слой отложений быстро перекрывали соединительные кольца и прерывали сообщение сифона с камерами.

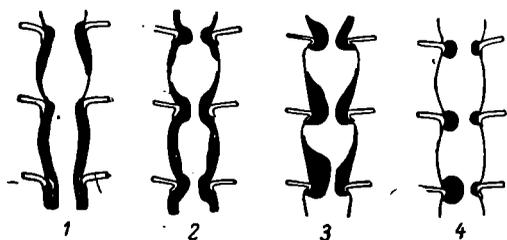


Рис. 1. Типы внутрисифонных отложений.

1 — опистонекральные парietальные отложения; 2 — билочальные парietальные отложения; 3 — пролоккеральные парietальные отложения; 4 — аннуло-сифонатные отложения.

Очевидно, что это было невыгодным, так как регулирование количества газа в камерах становилось невозможным. Они могли нести лишь пассивную гидростатическую функцию.

Вместе с тем для осуществления ориентировки образование отложений было необходимым. Нахождение оптимального способа образования и расположения отложений с тем, чтобы возможно дольше сохранить сообщение сифона с камерами и образовывать достаточное количество отложений, составляет суть эволюции последних и отражает эволюцию этой группы организмов.

От трёдссонеллид в среднем ордовике отделилось семейство *Geisonoceratidae*. У представителей этого семейства внутрисифонные отложения стали наслаиваться клубкообразно на перегородочных трубках в перегородочном отверстии и не распространялись на соединительные кольца (аннуло-сифонатные отложения). Соединительные кольца оставались свободными. Отложения теперь не препятствовали сообщению сифона с камерами. Вместе с тем при таком способе образования количество отложений ограничивалось размером перегородочного отверстия. При сильном развитии отложения «закупоривали» сегменты сифона. Это привело к тому, что большая часть функции ориентации и стабилизации раковины перешла к камерным отложениям. Весьма характерным следствием этого было то, что сифон у большинства гейзаноцератид сместился к дорсальной стороне. Это давало возможность более мощного развития камерных отложений на вентральной стороне. Такая «передача» функций внутрисифонных отложений камерным была, в определенном смысле, шагом назад. Это было менее выгодным, так как образование камерных отложений является более опосредованным, чем образование внутрисифонных, которые отлагались в непосредственном контакте с живой тканью сифона.

Представители сем. *Geisonoceratidae* существовали от среднего ордовика до среднего девона. Расцвет семейства приходился на середину силура.

От гейзоноцератид в конце ордовика отделилось сем. Dawsonoceratidae. Представители последнего семейства обладают также аннулоцифоновыми отложениями внутри сифона, но характеризуются отогнутыми и прижатыми к выпуклой стороне перегородки перегородочными трубками (для таких трубок предлагается название «гипоциртохоанитовые перегородочные трубки»). Биологическое значение этого признака в настоящее время не выяснено, однако, по аналогии с актиноцератидами, ему придан ранг семейства (Flower, 1962). Два рода, входящих в рассматриваемое семейство, существовали на протяжении силура.

Морфологические изменения, которые могут быть объяснены функционально, привели к отделению от гейзоноцератид сем. Paraphragmitidae. Эти изменения заключались в том, что раковина приобрела эндогастрическую согнутость. Такая, казалось бы, неудобная для плавания форма раковины с апикальным концом, загнутым книзу, позволяла существенно понизить общий центр тяжести животного и сделать его устойчивее. Для стабилизации раковины такой формы было достаточно небольшого количества отложений в самых апикальных частях раковины. Поэтому становится вполне понятным, почему внутрисифонные отложения у представителей этого семейства практически неизвестны: они могли развиваться очень слабо. Эндогастрическая согнутость раковины привела к тому, что жилая камера в устьевой части сужалась, или имела пережим, или у некоторых представителей (род *Paraphragmites* и др.) приобрела изгиб, возвращавший переднюю часть тела животного в горизонтальное положение.

Следует отметить, что парафрагмитиды в достаточной степени условно выводятся из гейзоноцератид. Точно те же функциональные и морфологические изменения могли привести к отделению парафрагмитид от сем. Pseudorthoceratidae. Основанием, на котором парафрагмитиды выводятся все же из гейзоноцератид, является дорсальное положение сифона у представителей обоих этих семейств — явление, в общем не характерное для семейства Pseudorthoceratidae. Парафрагмитиды были распространены от середины до конца силурийского периода.

Другой путь развития от исходного сем. Troedssonellidae был, по-видимому, более постепенным. В отличие от пути, приведшего к отделению гейзоноцератид, внутрисифонные отложения продолжали здесь наслаиваться на соединительные кольца. В этом случае наблюдается ряд последовательных изменений в строении отложений, которые приводили к задержке момента смыкания отложений и, следовательно, момента, когда прерывалось сообщение сифона с камерами.

Первым шагом на этом пути было то, что отложения стали распространяться не только назад от перегородочных трубок, но также и вперед и несколько утолщались вблизи перегородочного отверстия (билокальные париетальные отложения). Естественно, что такой способ образования отложений несколько задерживал момент смыкания отложений.

Представители семейств Greenlandoceratidae и Proteoceratidae, для которых характерен билокальный тип отложений, были распространены в среднем и верхнем ордовике. Различия между семействами касаются формы и скульптуры раковины. Не исключено, что разделение этих семейств условно.

Следующим шагом был переход к пронекальному типу внутрисифонных отложений: отложения распространяются только вперед от места возникновения на перегородочных трубках. Как правило, отложения и утолщались сильнее, чем при предыдущем способе образования. Появилась возможность дольше сохранять сообщение сифона с камерами и в то же время образовывать достаточно мощные внутрисифонные отложения. Все это привело к отделению от протеоцератид сем. Pseudorthoceratidae. Уже

с раннего силура, когда встречаются первые представители семейства, оно разделилось на две ветви, рассматриваемые в ранге подсемейств. Представители одного из них (*Spyroceratinae*) характеризуются удлинненными продольно-эллипсоидальными сегментами сифона, представители другого (*Cauroceratinae*) имеют сфероидальные и поперечно-эллипсоидальные сегменты. Кроме того, последнее подсемейство характеризуется этапностью в развитии внутрисифонных отложений. Отложения первого этапа — это типичные утолщающиеся пронекальные отложения. Позже они сменяются отложениями, наслаивающимися подобно отложениям билोकального или даже опистонеккального типа. Наиболее вероятным объяснением этому является предположение, что переход от билोकальных к пронекальным отложениям произошел путем архалаксиса — изменений на ранних стадиях онтогенеза (А. Н. Северцов). У спироцератин новый тип отложений сразу же перешел на все последующие стадии; у кайутоцератин на поздних стадиях сохранился еще старый тип отложений.

Представители отошедшего от кайутоцератин подсемейства *Pseudorthoceratinae*, как и спироцератинны, обладают пронекальными внутрисифонными отложениями на всех стадиях онтогенеза, но имеют, как кайутоцератинны, сфероидальные сегменты сифона. Весьма характерно, что и у спироцератин, и у псевдортоцератин сегменты сифона максимально расширены в передней части, у самой перегородочной трубки. Вплоть до того, что здесь образуется колесообразный перегиб соединительного кольца (так называемые «сегменты с плечиками»). Это может быть объяснено тем, что при такой форме сегментов пронекальные внутрисифонные отложения подходили к отложениям, впереди лежащим под прямым углом. Отложения, таким образом, сжимали, «защемляли» часть мягкой ткани сифона. Вследствие этого в месте перегиба связь сифона с камерами могла сохраняться дольше всего, что было, несомненно, выгодным. Сем. *Pseudorthoceratidae* было распространено от раннего силура до конца палеозойской эры. Максимального развития семейство достигало в середине девона.

Раннесилурийские кайутоцератинны дали также начало новому сем. *Pseudactinoceratidae*. При переходе к этому семейству не произошло смены типов внутрисифонных отложений. Отложения остались пронекальными. Существенным было то, что отложения очень сильно утолщались, наслаиваясь клубкообразно. Вперед от места возникновения на перегородочных трубках отложения прикреплялись к соединительному кольцу. Назад отложения тоже утолщались сильно, но не сходили с перегородочных трубок. В результате внутрисифонные отложения сжимали мягкую ткань сифона столь сильно, что в каждом сегменте образовывалась поперечная складка мягкой ткани. Через эту складку осуществлялась связь сифона со всеми камерами фрагмокона на протяжении всей жизни животного. Сохранение постоянной связи сифона со всеми камерами фрагмокона и обособляет рассматриваемое семейство от других псевдортоцератид. По наличию структур внутри сифона, обеспечивающих постоянную связь его с камерами, псевдактиноцератиды сходны с актиноцератоидами. Однако их отличают существенно разные способы, которыми достигается это сообщение. Так как существуют серьезные разногласия в понимании объема сем. *Pseudactinoceratidae*, укажем, что нами семейство понимается в составе следующих родов: *Pseudactinoceras*, *Bergoceras*, *Buchanoceras*, *Campyloceras*, *Cyrtaetinoceras*, *Eusithenoceras*, *Macroloxoceras*, *Paraloxoceras*. Семейство было распространено от позднего силура до конца раннего карбона.

Схема эволюции внутрисифонных отложений представлена на рис. 2. Филогенетическая схема отряда *Pseudorthoceratida* в ранге семейств дана на рис. 3.

В дальнейшем, по-видимому, возможно будет выделить более мелкие эволюционные этапы, выражающиеся в видовых и родовых комплексах, которые будут характеризовать отделы и ярусы ордовика и силура.

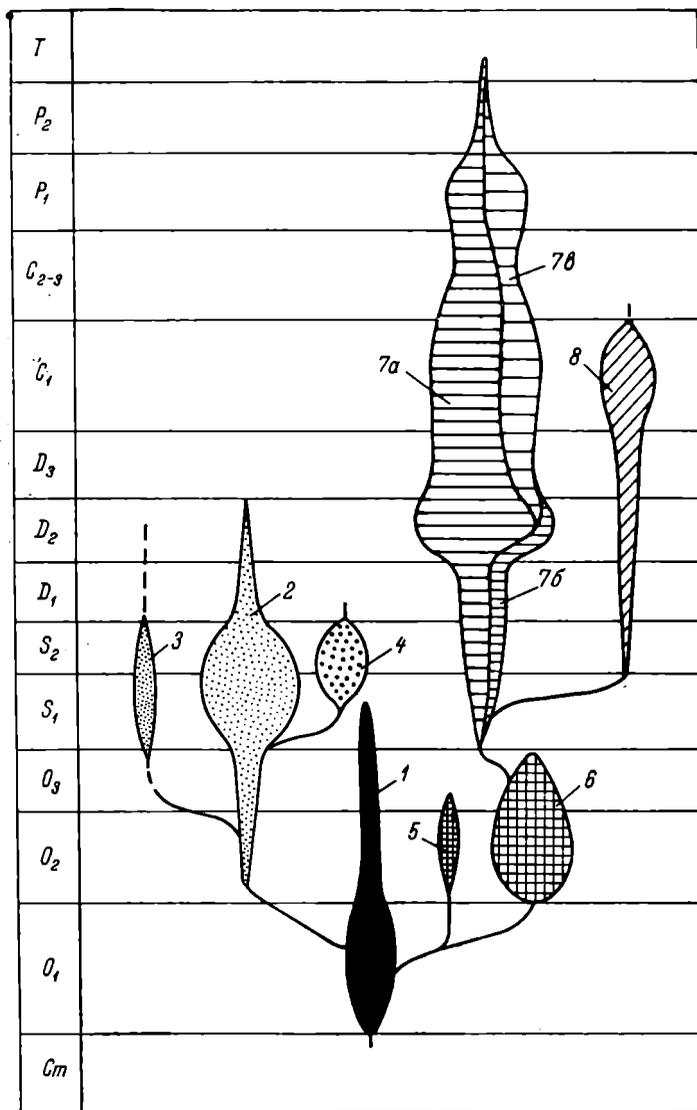


Рис. 3. Филогенетическая схема отряда Pseudorthoceratida.

Семейства: 1 — Troedssonellidae; 2 — Geisonoceratidae; 3 — Dawsonoceratidae; 4 — Paraphragmitidae; 5 — Greenlandoceratidae; 6 — Proteoceratidae; 7 — Pseudorthoceratidae (7a — Spyroceratinae, 7b — Cayutoceratinae, 7c — Pseudorthoceratinae); 8 — Pseudactinoceratidae.

Литература

- Балашов З. Г. Протококх древнепалеозойского представителя рода *Orthoceras*. Докл. АН СССР, т. 386, № 5, 1957.
 Барсков И. С. Система и филогения псевдоцератид. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 38, вып. 5, 1963.
 Журавлева Ф. А. О семействе Michelinoceratidae Flower, 1945. Материалы к «Основам палеонтологии», вып. 3, 1959.

- Шиманский В. Н. Прямые наутилоидеи и бактриитоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. Тр. ПИН АН СССР, т. 44, 1954.
- Шиманский В. Н. Подкласс Ectosochlia. Надотряд Nautiloidea. Основы палеонтологии. Головоногие, 1, 1962.
- Flower R. H. Study on the Pseudorthoceratidae. Paleontografica Americana, vol. 2, № 10, 1939.
- Flower R. H. Notes on Michelinoceratida. New Mexico Inst. Mines and Technology, monograph 10, 1962.
- Flower R. H. and Caster K. E. The cephalopod fauna of the Conewango Series of the Upper Devonian of New York and Pennsylvania. Bull. Amer. Paleontology, vol. 22, № 75, 1935.
- Kobayashi T. On the Stereoplasmoceratidae. Japan Journ. Geol. and Geogr., vol. 3, № 3—4, 1937.
- Sweet W. C. Order Orthoceratida. In Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. K. Mollusca, 3, 1964.

Ю. А. Арендт

РЕГРЕССИВНЫЕ И НЕОТЕНИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ У КРИНОИДЕЙ HYPOCRINIDAE¹

Семейство палеозойских морских лилий *Hypocrinidae* заметно выделяется среди других групп криноидей благодаря отчетливости происшедших в нем регрессивных морфологических преобразований. Большое количество гипокринид автор обнаружил при сборах раннепермских иглокожих в Приуралье, относящихся к так называемой красноуфимской фауне, открытой в 1924 г. Г. Н. Фредериксом и исследовавшейся Н. Н. Яковлевым, проявившим к ней очень большой интерес (Яковлев, 1926, 1927, 1930, 1937, 1956). Эти сборы дали тысячи чашечек представителей данного семейства (Арендт, 1964₁, 1964₂).

Важнейшее значение в эволюции морских лилий имело, как известно, возникновение и развитие рук, общая длина которых часто могла быть весьма значительной. Именно благодаря развитию и усовершенствованию этого аппарата пассивного питания (а также в известной степени и стебля), позволявшего контролировать для извлечения пищевых частиц большие массы воды, криноидеи одержали верх над всеми другими «прикрепленными иглокожими». Последние полностью вымерли, большей частью уже в раннем и среднем палеозое, тогда как морские лилии не только преодолели рубеж между палеозоем и мезозоем, но дожили до современности, а коматулиды являются сейчас скорее процветающей группой.

Однако среди криноидей имелись и группы (*Hypocrinidae* и в меньшей мере некоторые другие), наиболее характерной особенностью которых была постепенная редукция аппарата рук, некогда хорошо развитого у их предков. У многих крайних форм гипокринид руки полностью атрофировались и произошел ряд других изменений регрессивного характера, а у некоторых безруких форм исчез также и стебель. Таким образом были утрачены характернейшие для криноидей как класса иглокожих особенности. Попытаемся проследить в общих чертах ход этого процесса и по возможности проанализировать его причины.

Представители силурийско-девонского семейства *Gasterocomidae*, исходного для *Hypocrinidae*, были, судя по строению скелета, организованы в общем значительно более сложно. Чашечка и тем более крона у них обычно крупнее, особенно в сравнении с полностью безрукими гипокринидами, а стебель, помимо центрального, может иметь еще и перифери-

¹ Автор выражает благодарность М. А. Шишкину за сделанные им замечания к статье.