

В. Н. ШИМАНСКИЙ

К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ
ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ПРЯМЫХ ГОЛОВОНОГИХ

(Представлено академиком В. А. Обручевым 14 VI 1951)

Группа головоногих в целом является одной из наиболее интересных групп среди всей массы ископаемых беспозвоночных. До настоящего времени остаются неисследованными в достаточной мере эмбриональные стадии развития большинства форм, не решен окончательно вопрос об образе жизни этих животных, не известна функция отдельных органов животных. Даже происхождение целых крупных групп — белемноидей, а возможно, и аммоноидей остается неясным.

Между тем, как вся группа в целом, так и отдельные подгруппы (белемноидеи, аммоноидеи, наутилоидеи) дают ряд блестящих примеров взаимосвязи формы и функции, взаимосвязи организма с условиями его существования при ведущей роли последних и т. д. Группа прекрасно иллюстрирует положение В. О. Ковалевского об инадаптивных и адаптивных путях эволюции, дает возможность решить ряд вопросов о конкретных путях прогрессивного развития организмов и о путях их вымирания.

Из всех ископаемых головоногих хуже всего изучены прямые головоногие верхнего палеозоя. Весьма часто они описываются как *Orthoceras*, хотя в действительности данный род существовал только в силуре.

Между тем, эта группа имеет большое теоретическое значение, так как она является предшественницей белемноидей, и стратиграфическое, так как прямые головоногие могут встречаться в большом количестве. Весьма разнообразны верхнепалеозойские прямые головоногие и по своему составу. Кроме прямых наутилоидей из семейства *Orthoceratidae* и *Pseudorthoceratidae* в каменноугольных, а особенно в пермских отложениях встречаются весьма своеобразные бактритоидеи. Особый интерес представляют ширококонические бактритоидеи из рода *Parabactrites* Shimansky (2) и сходные с ним формы.

Не менее интересны также поперечноребристые бактритоидеи, для которых мною предложено название *Stenobactrites* gen. nov. Характерной особенностью этого рода является наличие на раковине отчетливых поперечных ребер, узких у одних видов и широких — у других. Высота камер и перегородочная линия как у *Bactrites*. Тип рода — *Stenobactrites costatus* sp. nov. (см. рис. 1 на вклейке) из верхней части сакмарского и нижней части артинского яруса Южного Урала.

Более полное знакомство с бактритоидеями позволяет считать эту своеобразную группу отрядом, внутри которого отчетливо намечаются три семейства: *Bactritidae* Hyatt, *Parabactritidae* fam. nov., *Stenobactritidae* fam. nov. Первое семейство характеризуется узкоконической раковиной, высокими камерами, прямыми сифонными трубками. Для второго

характерна ширококоническая раковина, оригинально отгибающиеся сифонные трубки, низкие камеры и более сложное строение стенки раковины, появление многослойности. Наконец, характерным признаком третьего семейства является поперечная ребристость раковины.

Интересный материал дает анализ эволюции фаун прямых головоногих с точки зрения изменения формы и структуры раковины, изменений сифона, связанных с изменениями мягкого тела животного, уменьшением или увеличением плавучести раковины и изменениями образа жизни.

В качестве признаков, изменение которых легко проследить, мы выбрали высоту камер, апикальный угол, форму сифонных трубок; мы отмечали также возникновение или исчезновение вторичного утолщения стенок раковины.

Удобнее анализировать отдельно циклоцератид и гладких прямых наутилоидей (ортоцератид, псевдортоцератид) и отдельно — бактритоидей.

Для всех пермских циклоцератид характерен размер апикального угла не более 10° (только у одной формы он больше), причем для большинства он не превышает 7° . Имеются формы, угол которых очень мал и раковина почти цилиндрическая. В противоположность этому для каменноугольных отложений весьма характерен целый род *Brachysuclogeras*, размер апикального угла у представителей которого колеблется от 17 до 20° . Правда, большинство циклоцератид каменноугольного времени также обладает небольшим апикальным углом. Такое же явление наблюдается и у гладких прямых наутилоидей. В пермских отложениях размеры апикального угла у прямых наутилоидей также не превышают 10° . Подавляющее большинство видов имеет апикальный угол не более 7° . Очень многие виды имеют почти цилиндрические раковины.

Сравнение верхнепалеозойских прямых наутилоидей с триасовыми показывает, что для последних характерны апикальные углы, не превышающие 5° . Исключений сравнительно мало, но и для них апикальный угол не превышает 10° .

Таким образом, налицо явное исчезновение всех ширококонусных циклоцератид и прямых гладких наутилоидей.

Не менее интересная картина получается, если сравнить изменения высоты камер у прямых гладких наутилоидей верхнего палеозоя и триаса. К сожалению, для циклоцератид это проследить затруднительно, так как для многих форм высота камер неизвестна.

В каменноугольных отложениях преобладают гладкие прямые наутилоидей с низкими камерами. Весьма часто высота камер равняется $\frac{1}{4}$, $\frac{1}{5}$ и даже $\frac{1}{6}$ диаметра. Довольно распространены формы, у которых она составляет $\frac{1}{2}$ и $\frac{1}{3}$ диаметра; весьма редки формы, у которых высота камер была бы равна диаметру. Для пермских отложений преобладающими являются формы, у которых высота камер равна диаметру или $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ диаметра. Значительно реже формы с низкими камерами. Для триасовых прямых наутилоидей характерными являются камеры, высота которых равна диаметру или более его. Формы, высота камер которых равна $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ диаметра, составляют очень редкое исключение. Таким образом, налицо безусловное увеличение высоты камер в процессе эволюции от карбона к триасу.

Суммируя все сказанное, можно прийти к выводу, что эволюция прямых наутилоидей в верхнем палеозое и триасе шла в сторону уменьшения апикального угла раковины и увеличения высоты их камер. Для гладких форм этот процесс осуществляется за счет уменьшения удельного веса семейства *Pseudorthoceratidae* и увеличения удельного веса семейства *Orthoceratidae*. Для ребристых — это произошло за счет вытеснения распространенного в каменноугольном периоде рода *Brachysuclogeras*. В конце палеозоя ребристые наутилоидей исчезли полностью. В триасе остаются только узкоконические, высококамерные гладкие

прямые наутилоидеи, причем среди последних появляется довольно большое количество новых видов.

Совершенно иным путем протекала эволюция бактритоидей. Из всех известных в каменноугольных отложениях представителей группы только раковины двух видов обладают низкими камерами и большим апикальным углом. Все остальные виды имеют почти цилиндрические раковины и высокие, иногда очень высокие, камеры.

В пермских отложениях совершенно ясно выделяются две группы бактритоидей. Одна включает пермских представителей семейства *Bactritidae* и семейство *Stenobactritidae* — с высокими камерами и небольшим апикальным углом. Вторая состоит из представителей семейства *Parabactritidae*, для которых характерны низкие и очень низкие камеры и большой апикальный угол. У первой группы высота камер равна диаметру или $\frac{1}{2}$ его, апикальный угол не превышает 10° . У второй группы высота камер равна $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{11}$ диаметра, апикальный угол может достигать до 30° . Таким образом налицо явное увеличение в пермских отложениях количества низкокамерных, ширококонических бактритоидей. Характерным для перми является также появление поперечноребристых бактритоидей и возникновение как у поперечноребристых, так и у ширококонических гладких многослойной раковины. Для ширококонических парабактритид характерно также значительное расширение сифонных трубок с превращением их из трубчатых в бокаловидные.

Итак, эволюция бактритоидей в верхнем палеозое шла в сторону уменьшения высоты камер, увеличения апикального угла, увеличения объема сифонных трубок и образования многослойной раковины.

Повидимому, такое изменение раковины бактритоидей стояло в тесной связи с условиями их существования. Более толстый сифон позволял животному значительно быстрее и лучше регулировать газовое состояние в камерах. Такое строение сифона было полезно для хорошо ныряющего животного, легко переходящего с одной глубины на другую. Естественно, что при подобных переходах важна была и прочность раковины. Последнее у парабактритид достигалось уменьшением высоты камер и появлением более частых перегородок, а также многослойной раковины. Значительное увеличение апикального угла с образованием ширококонусных форм легко объяснить двумя причинами. Во-первых, резким уменьшением высоты воздушных камер, связанным с очень частыми остановками в росте, что, при сохранении узких раковин, страшно замедлило бы общий прирост массы тела животного, выходом из создавшегося затруднения и явился рост в ширину и толщину. Во-вторых тем, что ширококоническая форма значительно удобнее для плавания, чем длинные почти цилиндрические формы. Интересно отметить, что из современных головоногих по форме тела более всего напоминают парабактритид кальмары. Очевидно, приобретая ширококоническую форму, бактритоидеи превращались в ловких, весьма подвижных хищников, активно и быстро плавающих и легко меняющих глубину обитания.

Своеобразное упрочение раковины наблюдалось и у прямых наутилоидей. В частности, для представителей семейства *Pseudorthoceratidae* характерно наличие вторичных отложений внутри камер, значительно утолщающее их стенку. Следует отметить, что именно у этих форм раковины более ширококонические, высота камер небольшая, сифон четковидный. Псевдортоцератиды начали развиваться с девона, тогда как бактритоидеи с укрепленной раковиной только в верхнем палеозое. Первоначально первые получили более широкое распространение и развитие, однако, затем были полностью вытеснены бактритоидеями, а позднее и белемноидеями. Можно предположить, что внутреннее утолщение раковины было связано с длительными периодами уменьшения активности организма, тогда как образование внешней оболочки на раковине не лишало животное активности. Безусловно, в этих двух ветвях пря-

мых головоногих мы видим хороший пример инадаптивного и адаптивного путей эволюции. Прямые наутилоидеи являются инадаптивной, бактритоидеи — адаптивной группой.

Нельзя также обойти молчанием очень оригинальную группу циртоцераконовых наутилоидей, довольно часто встречающихся в верхней части сакмарского и в нижней части артинского ярусов на Южном Урале. Характерной чертой всех форм этой группы является необычайно сильное увеличение размеров жилой камеры и уменьшение воздушных камер. Интересно, что встреченные раковины представителей одного рода, названного мной *Dentoceras* gen. nov., представляют собой всегда только жилые камеры. Судя по форме раковины, воздушные камеры или были чрезвычайно малы и хрупки, так что не сохранились после смерти животного, или же они утрачивались животным еще при жизни. Видимо, данная группа произошла от каменноугольных представителей, близких к *Welleroceras* Miller et Furnish⁽³⁾. Первым резким изменением в эволюции этих форм было смещение сифона к брюшной стороне раковины, вторым — редукция воздушных камер. Можно предположить, что эти своеобразные формы вели исключительно придонный ползающий образ жизни. Вероятно столь своеобразное изменение организма было связано с вытеснением сравнительно мало подвижных циртоцераконовых наутилоидей другими более ловкими хищниками — свернутыми наутилоидеями, аммоноидеями, бактритоидеями.

Позднее еще более прогрессивной группой явились белемноидеи. Имеющиеся материалы позволяют предполагать, что эти последние произошли от каких-то бактероидей из семейства *Parabactritidae*. Однако белемноидеи обладали перед бактритоидеями такими неоспоримыми преимуществами как очень хорошо уравновешенная раковина, снабженная солидным ростом и плавничками. Появление белемноидей в корне изменило соотношение сил в группе головоногих моллюсков. Мало заметные прямораковинные головоногие выходят на первый план. Не исключена возможность, что появление белемноидей было одной из причин, вызвавших усиленное исчезновение аммоноидей со сравнительно простой перегородочной линией. Следует отметить, что именно в начале мезозоя появляются и наутилоидеи с наиболее сильно расчлененной псевдогониатитовой перегородочной линией. Таковы, в частности, представители рода *Siberionutilus* Popow⁽¹⁾.

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Поступило
14 VI 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Ю. Попов, ДАН, 78, № 4 (1951). ² В. Н. Шиманский, ДАН, 60, № 1 (1948). ³ A. K. Miller and W. M. Furnich, Univ. Missouri Stud., 13, No. 4 (1938).



Рис. 1. *Stenobactrites*
costatus sp. nov.
(N 442/2×1) н. в.

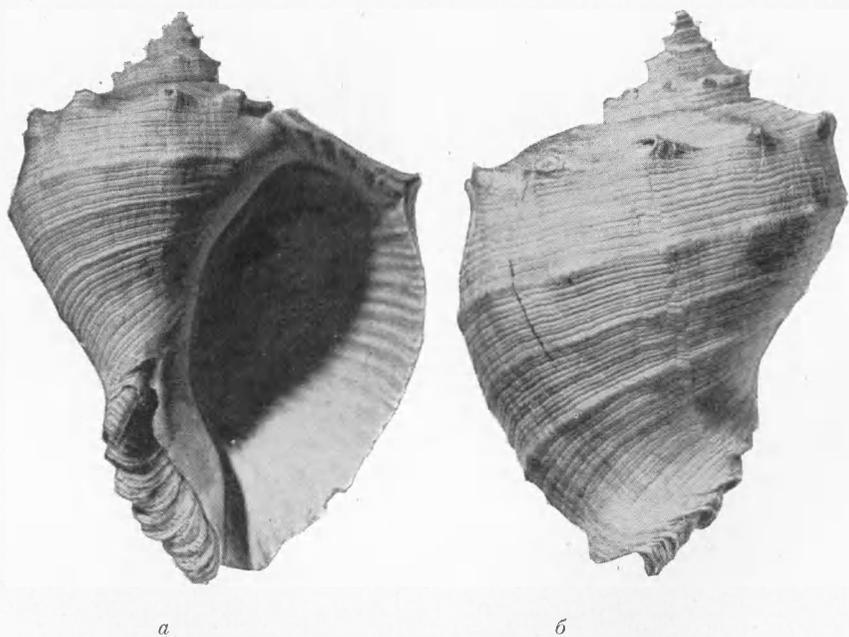


Рис. 1. *Rapana* sp. Экземпляр, выловленный осенью 1950 г. на устричной банке около Гудаут (от проф. В. А. Водяницкого, Севастопольская биологическая станция АН СССР). Вид раковины со стороны устья (а) и с противоположной стороны (б). Уменьш. 7:8