

## Систематика и филогения отряда Nautilida

В. Н. Шиманский

**Содержание.** В статье сформулированы принципы систематики наутилоидей, приведена систематика отряда Nautilida и высказаны предположения о филогенетических связях отдельных ветвей, включаемых в этот отряд. Систематика отряда, предлагаемая автором, существенно отличается от схем, предлагаемых зарубежными авторами: отряд разделен на пять подотрядов, а последние на ряд надсемейств, объединяющих по несколько родственных семейств. В характеристику надсемейств, как правило, включено описание эмбриональной раковины, строение которой, по мнению автора, является одним из важнейших критериев для выяснения ранга и соподчиненности отдельных больших групп.

### ВВЕДЕНИЕ

Систематика наутилоидей подвергалась за последние десятилетия неоднократному пересмотру. Не имея возможности в рамках небольшой статьи излагать подробно историю вопроса, остановлюсь только на важнейших моментах.

Как известно, до 30-х годов настоящего столетия почти единогласно принятой считалась систематика, разработанная А. Хайеттом [4]. Наутилоидей в целом принимались за отряд, внутри которого выделялись пять подотрядов. С рядом поправок, внесенных в систематику А. Хайетта другими авторами, она была принята и в русском издании „Основ палеонтологии“ К. Циттеля [1]. Однако почти в те же годы К. Тейхертом была предложена принципиально иная классификация, за основу которой автор взял основные черты строения сифона. Часть наутилоидей была объединена под именем широкосифонных (*Eurysiphonata*), другая часть вошла в группу узкосифонных (*Stenosiphonata*) [18]. Широкого распространения эта классификация не получила, хотя высказанные Тейхертом мысли, безусловно, представляют большой интерес.

В последнее десятилетие появилось несколько крупных руководств и специальных статей [7, 16], в которых вновь поставлен вопрос о систематике наутилоидей. При этом намечаются существенные расхождения как в понимании ранга данной группы в целом, так и в количестве крупных единиц, объединяемых общим термином „наутилоидей“. Наибольший интерес представляет статья Р. Флауера и Б. Каммела. Эти авторы считают наутилоидей классом, включающим 14 отрядов: *Ellesmeroceratida*, *Endoceratida*, *Actinoceratida*, *Michelinoceratida*, *Ascoceratida*, *Bassleroceratida*, *Oncoceratida*, *Discosorida*, *Tarphyceratida*, *Barrandeoceratida*, *Ruto-ceratida*, *Centroceratida*, *Solenochilida*, *Nautilida*.

Эти же отряды приняты и в руководстве, издаваемом под редакцией Пивето [3], и в учебнике Р. Шрока и В. Твенхофела [17], но наутило-

идеи здесь рассматриваются в качестве подкласса класса Cephalopoda. За подкласс они приняты и в учебнике Р. Мура, К. Лаликера и А. Фишера [15], где подразделены не на четырнадцать отрядов, а на восемь. Уменьшение числа отрядов произошло за счет объединения *Bassleroceratida* и *Ellesmeroceratida* в один отряд и шести последних отрядов Р. Флауера и Б. Каммела — в отряд *Nautilida*.

В более поздних работах как Б. Каммел [11], так и Р. Флауер [6] также высказываются за включение *Centroceratida* в отряд *Nautilida*. Одновременно ими указывается на целесообразность выделения нового отряда *Liroceratida*. Изменения, предлагаемые авторами, объясняются появлением новых данных, в корне изменяющих старые представления о родственных связях крупных групп наутилоидей.

В схеме 1950 г. [7] предполагалось происхождение мезозойских наутилоидей от палеозойских лироцератид. Однако в 1953 г. Б. Каммел на основании изучения новых материалов высказал предположение о непосредственной связи мезозойских наутилоидей с палеозойскими *Centroceratida* [10]. Почти одновременно Флауером было высказано предположение о наличии родственных связей между *Rufoceratida* и *Oncoceratida*.

Многие вопросы, однако, остаются не вполне ясными и по настоящий день. Так, не решен вопрос о происхождении *Liroceratida*, о ранге и происхождении *Solenochilida* и некоторые другие. Различно понимаются разными авторами и другие, менее значительные, систематические единицы. Так, в работе А. К. Миллера и В. Янгквиста [14] установлено новое семейство *Domatoceratidae*, а в работе Б. Каммела [9] сам род *Domatoceras* рассматривается в качестве подрода в роде *Grypoceras*.

В процессе подготовки раздела о наутилоидеях для руководства „Основы палеонтологии“ автору настоящей статьи пришлось пересмотреть объем ряда групп палеозойских и мезозойских свернутых наутилоидей, чему способствовало наличие ряда новых материалов как опубликованных [2], так и коллекционных. В настоящей статье изложены результаты ревизии верхнепалеозойских и мезозойских *Nautilida*.

### О НЕКОТОРЫХ КРИТЕРИЯХ ВЫДЕЛЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ У НАУТИЛОИДЕЙ

Безусловно, одним из наиболее важных вопросов систематики является выяснение основных критериев выделения систематических единиц. Естественно, что для разных групп и в разные периоды их существования значение отдельных особенностей организма могло изменяться. Соответственно меняется и систематическая значимость того или другого диагностического признака. Поэтому совершенно невозможно, конечно, дать точные критерии для установления родов, семейств, надсемейств и т. д. Однако совершенно необходимо установить хотя бы общие принципы классификации данной группы, что возможно только на основании и в результате всестороннего изучения ископаемых представителей с обязательным привлечением всех известных материалов по современным животным как данной, так и близких ей групп. Лишь такое сравнительно-историческое изучение позволит выяснить комплекс основных особенностей каждой данной группы, обособляющих ее от других, близких, но развивающихся несколько иначе, групп.

При выделении крупных систематических единиц у наутилоидей сле-

дует в основном руководствоваться следующими критериями: 1) морфологической обособленностью по основным, существенно важным для всей группы, особенностям; 2) особенностями онтогенетического развития, говорящего о родстве и соподчинении групп; 3) хронологической обособленностью или взаимосвязанностью; 4) специфичностью путей развития группы в целом.

В развитии внешнераковинных головоногих одним из основных моментов были прочность и плавучесть раковины. Совершенно очевидно, что эти два требования могли противоречить друг другу. Увеличение прочности раковины за счет утолщения ее стенки вело к уменьшению плавучести.

Решение задачи у разных групп наутилоидей шло разными путями. У форм с ортоцераконовой и частично циртоцераконовой раковиной огромная роль принадлежала сифону, иногда очень широкому, с пластинками или отложениями внутри.

У форм с наутиликоновой раковиной камерных отложений почти ни у кого нет, сифон устроен сравнительно просто. Важной особенностью становится перегородка и перегородочная линия. Коррелятивно ведущие, основные особенности связаны, конечно, и с другими, иногда значительно менее важными признаками.

При выделении систематических групп необходимо помнить об их соподчиненности и родственных связях. Выяснение последнего требует детального изучения онтогенеза и в первую очередь эмбриональных раковин отдельных форм.

Так, крайне резко отличающиеся по форме раковин взрослых форм представители *Mosquoceratidae* (*Mosquoceras*, *Articheilus*, *Leonardocheilus*) имеют почти одинаковые эмбриональные раковины. У груборебристых *Sumatoceratidae* и гладкораквинных *Nautilidae* имеется одинаковая, тонко скульптурированная эмбриональная раковина. Наряду со сходством на эмбриональных раковинах можно хорошо выяснить также отличия и положение группы в системе. Так, у всех палеозойских *Nautilida* эмбриональная раковина менее оборота, у большинства триасовых, всех юрских, меловых и кайнозойских *Nautilida* эмбриональная раковина равняется обороту. Интересно, что этот процесс „свертывания“ эмбриональной раковины происходит параллельно в разных ветвях. О значении хронологического критерия говорить не приходится, так как этот вопрос детально разобран другими авторами. При очень сильно развитом у наутилоидей явлении конвергенции этот критерий приобретает особое значение.

Для иллюстрации последнего из указанных выше четырех критериев достаточно привести хотя бы один пример. Широко распространенные в карбоне, перми и триасе представители семейств *Tainoceratidae*, *Pleuonautilidae*, *Gzheloceratidae* и некоторых других, объединяемые мной в подотряд *Tainoceratina*, характеризуются эволютной формой раковины, наличием скульптуры и перегородочной линией с отчетливыми широкими вентральной и боковой и более узкой дорсальной лопастями. Одновременно существовавший подотряд *Liroceratina* (*Liroceratidae*, *Ephippio-ceratidae*, *Paranautilidae*, *Clydonautilidae*, *Siberionautilidae*) не менее отчетливо характеризуется инволютной или почти инволютной раковиной, почти постоянным отсутствием грубой скульптуры и совершенно иной перегородочной линией. У большинства она почти прямая или слабо извилистая, у части же триасовых форм имеет узкие глубокие лопасти. Этой особенностью развития данная группа (*Clydonautilaceae*) резко отличается от основной (*Lirocerataseae*), почему и заслуживает выделения в самостоятельное надсемейство. Приводимая ниже систематика отряда *Nautilida* основана главным образом на указанных выше критериях.

## СИСТЕМАТИКА ОТРЯДА NAUTILIDA

### ОТРЯД NAUTILIDA

Раковина наутилконовая, реже гиоцераконовая, циртоцераконовая или трохоцераконовая, гладкая или скульптурированная. Перегородочная линия часто с отчетливыми лопастями и седлами. Сифонные дудки прямые, реже слегка расширяющиеся. Соединительные кольца узкие. Внутрисифонных и внутрикамерных отложений нет. Эмбриональная раковина с чашеобразной первой камерой и узким, замкнутым в основании, сифоном. Девон — ныне. Включает пять подотрядов.

#### 1. Подотряд *Rutoceratina*

Раковина циртоцераконовая или гиоцераконовая, реже трохоцераконовая, очень редко наутилконовая, обычно скульптурированная. Перегородочная линия почти прямая или с очень слабо развитыми лопастями и седлами, иногда хорошо выражена узкая вентральная лопасть. Сифон прилегающий к вентральной стороне раковины, или близко к ней расположенный. Соединительные кольца от цилиндрических до почти четковидных. Девон — пермь. Включает два надсемейства.

#### Надсемейство *Rutocerataceae*

Раковина циртоцераконовая, гиоцераконовая, редко трохоцераконовая, медленно возрастающая в ширину и высоту. Соединительные кольца цилиндрические или веретеновидные, реже почти четковидные. Скульптура из бугорков или поперечных ребер. Перегородочная линия почти прямая или с небольшими лопастями. Девон — карбон. Включает два семейства.

#### Семейство *Rutoceratidae* Hyatt, 1884

(*Casteroceras* Flower, 1945; *Centrolitoceras* Flower, 1945; *Diademoce-  
ras* Flower, 1945; *Goldringia* Flower, 1945; *Halloceras* Hyatt, 1884; *Hercoceras* Barrande, 1865; *Hindeoceras* Flower, 1945; *Kophinoceras* Hyatt, 1884; *Pleurodoceras* Flower, 1950; *Ptyssoceras* Hyatt, 1884; *Roussanoffoceras* Foerste, 1925; *Rutoceras* Hyatt, 1884; *Tetranodoceras* Flower, 1936; *Trochoceras* Barrande, 1847;? *Muiroceras* Flower, 1949;? *Palaeogniatites* Hyatt, 1900)

#### Семейство *Neptunoceratidae* Fam. Nov.

Раковина очень слабо циртоцераконовая, незначительно расширяющаяся, с округло-четыреугольным поперечным сечением и скульптурой из тонких поперечных ребер. Карбон.

(*Neptunoceras* Shimansky, 1949; *Tetrapleuroceras* Shimansky, 1949)

#### Надсемейство *Solenochilaceae*

Раковина циртоцераконовая, гиоцераконовая, редко наутилконовая; гладкая или редко ребристая. Соединительные кольца цилиндрические. Карбон — пермь. Включает четыре семейства.

**Семейство Litogyroceratidae fam. nov.**

Раковина гиросцероконовая или наутиликоновая, эволютная, медленно возрастающая в высоту и ширину, с поперечно-овальным или округлым сечением оборота, гладкая, реже с продольными ребрышками на умбональной стенке. Перегородочная линия почти прямая или с хорошо выраженной узкой вентральной лопастью. Девон — карбон.

(*Litogyroceras* Teichert et Glenister, 1952; *Anomaloceras* Hyatt, 1884; *Syrreghmatoceras* Swerbilowa, 1957; *Librovitschiceras* gen. nov.)

**Род Librovitschiceras gen. nov.**

Тип рода *Nautilus atuberculatus* Tzwetaev, 1888; средний карбон Подмосковского бассейна.

Раковина наутиликоновая, широкоэволютная, гладкая; поперечное сечение оборота овальное, довольно резко сужающееся к дорсальной стороне. Перегородочная линия с широкой мелкой вентральной лопастью. Сифон расположен близ вентральной стороны.

**Семейство Scyphoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954**

(*Scyphoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Venatoroceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Mariceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Aipoceras* Hyatt, 1884)

**Семейство Dentoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954**

(*Dentoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954)

**Семейство Solenochilidae Hyatt, 1893**

(*Solenochilus* Meek et Worthen, 1870; *Asymptoceras* Ryckholt, 1852; *Oncodoceras* Hyatt, 1892; *Acanthonutilus* Foord, 1896)

**2. Подотряд Tainoceratina**

Раковина наутиликоновая, эволютная, редко гиросцероконовая, со скульптурой на латеральных сторонах раковины, состоящей из бугорков или ребер, обычно поперечных. Перегородочная линия, как правило, с хорошо развитой вентральной, латеральной и дорсальной лопастями, редко почти прямая. Сифон расположен близко к центру, с цилиндрическими соединительными кольцами. Девон — триас. Включает четыре надсемейства.

**Надсемейство Tainocerataceae**

Раковина наутиликоновая, дискоидальная, эволютная, редко гиросцероконовая с округло-многоугольным или трапециевидным сечением оборота. Скульптура из бугорков или поперечных ребер на латеральных сторонах. Сифон расположен между центром и вентральной стороной, ближе к центру. Перегородочная линия с широкими округлыми вентральной, латеральной и обычно дорсальной лопастями. Эмбриональная раковина менее оборота. Карбон — триас. Включает четыре семейства.

**Семейство Tetragonoceratidae Flower, 1945**

(*Diadiploceras* Hyatt, 1884; *Nassauoceras* Miller, 1932; *Tetragonoceras* Whiteaves, 1891; *Wellsoceras* Flower, 1945)

**Семейство Tainoceratidae Hyatt, 1884**

(*Aulametacoceras* Miller et Unklesbay, 1942; *Cooperoceras* Miller, 1945; *Foordiceras* Hyatt, 1893; *Huznghoceras* Grabau, 1922; *Metacoceras* Hyatt, 1884; *Pseudofoordiceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Pseudotemnocheilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Shansinautilus* Yabe et Mabuti, 1935; *Tainoceras* Hyatt, 1884; *Tainionutilus* Mojsisovics, 1902; *Tirolonautilus* Mojsisovics, 1902; ?*Tanchiashanites* Chao, 1954; ?*Tylodiscoceras* Miller et Collinson, 1950; ?*Hexagonites* Haya-saka, 1947)

**Семейство Mosquoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954**

(*Articheilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Leonardocheilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Mosquoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954)

**Семейство Pleuronautidae Hyatt, 1900**

(*Anoploceras* Hyatt, 1900; *Enoploceras* Hyatt, 1900; *Germanonautilus* Mojsisovics, 1902; *Pleuronautilus* Mojsisovics, 1882; *Phaedris-  
tocheilus* Shimansky et Erlanger, 1955; *Phloioceras* Hyatt, 1884; *Trachinautilus* Mojsisovics, 1902; ?*Holconutilus* Mojsisovics, 1902; ?*Mojsva-  
roceras* Hyatt, 1884; ?*Thuringionutilus* Mojsisovics, 1902)

**Надсемейство Encoilocerataceae**

Раковина наутиликоновая, дискоидальная, широкоэволютная с округло-гексагональным поперечным сечением оборота. Скульптура из поперечных ребер на латеральных сторонах. Перегородочная линия с широкими неглубокими вентральной и латеральной лопастями. Есть аннулярный отросток. Эмбриональная раковина равна обороту, в высоту и ширину нарастает медленно. Триас. Включает одно семейство.

**Семейство Encoiloceratidae Shimansky et Erlanger, 1955**

(*Encoiloceras* Hyatt, 1900)

**Надсемейство Temnocheilaceae**

Раковина наутиликоновая, эволютная, с округлым поперечным сечением оборота. Скульптура из бугорков или поперечных ребер на латеральных сторонах. Перегородочная линия слабо извилистая. Эмбриональная раковина менее оборота. Девон? — карбон — пермь. Включает два семейства.

**Семейство Temnocheilidae Mojsisovics, 1902**

(*Temnocheilus* M 'Coy, 1844; ?*Endolobus* Meek et Worthen, 1865; ?*Threaroceras* Flower, 1945)

**Семейство Gzheloceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954**

(*Brittsoceras* Miller, Downs et Yongquist, 1949; *Gzheloceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Heurecoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Hunanoceras* Chao, 1954; *Parametacoceras* Miller et Owen, 1934; *Tylonutilus* Pringle et Jackson, 1928)

**Надсемейство Rhiphaeocerataceae**

Раковина наутилконовая, дискоидальная, ширскоэволютная. Скульптура из коротких наклонных ребер или удлинённых бугорков на латеральных сторонах. Перегородочная линия с небольшой латеральной и глубокой воронковидной дорсальной лопастями. Вентральная лопасть, если есть, то очень небольшая. Эмбриональная раковина менее оборота. Пермь. Включает два семейства.

**Семейство Rhiphaeoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954**

(*Pararhiphaeoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Rhiphaeoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Rhiphaeonutilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Sholakoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Tungkuanoceras* Hayasaka, 1947)

**Семейство Actubonautilidae Ruzhencev et Shimansky, 1954**

(*Actubonautilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Basleonautilus* Ruzhencev et Shimansky, 1954)

### **3. Подотряд Centroceratina**

Раковина наутилконовая, эволютная, редко инволютная или гиросце-раконовая, гладкая или со скульптурой из продольных ребер, продольных и поперечных струек, редко бугорков. Перегородочная линия почти прямая или с отчетливыми лопастями и седлами. Сифон занимает различное положение, соединительные кольца цилиндрические. Девон — триас. Включает два надсемейства.

**Надсемейство Tribolocerataceae**

Раковина гиросце-раконовая или наутилконовая, широкоэволютная с едва выраженным контактовым желобком, округлым или многоугольным поперечным сечением оборота и продольными ребрами или кляями. Перегородочная линия почти прямая или с небольшими лопастями и седлами. Сифон расположен между центром и вентральной стороной. Карбон — пермь. Включает одно семейство.

**Семейство Triboloceratidae Hyatt, 1884**

(*Apogonoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Apheleceras* Hyatt, 1884; *Chouteauoceras* Miller et Garner, 1953; *Diodoceras* Hyatt, 1900; *Discitoceras* Hyatt, 1884; *Edaphoceras* Hyatt, 1884; *Knightoceras* Miller et Owen, 1934; *Lispoceras* Hyatt, 1893; *Mesochasmoceras* Foord, 1897; *Rinoceras* Hyatt, 1893; *Stroboceras* Hyatt, 1884; *Triboloceras* Hyatt 1884; *Trigonoceras* McCoy, 1844; *Vestinautilus* Rychkolt, 1852).

## Надсемейство Centrocerataceae

Раковина гиросцероконовая, чаще наутиликоновая, дискоидальная, эволютная, реже инволютная, гладкая или со скульптурой из бугорков или пересекающихся продольных и поперечных струек. Поперечное сечение оборота от полуэллиптического до округло-квадратного и трапециевидного. Перегородочная линия с латеральной, дорсальной, часто вентральной лопастями. Эмбриональная раковина менее оборота, медленно возрастает в ширину и высоту. Девон — триас. Включает шесть семейств.

### Семейство Centroceratidae Hyatt, 1900

(*Carloceras* Flower et Caster, 1935; *Centroceras* Hyatt, 1884; *Homaloceras* Whiteaves, 1891; *Strophiceras* Hyatt, 1884)

### Семейство Domatoceratidae Miller et Youngquist, 1949

(*Domatoceras* Hyatt, 1891; *Menuthionautilus* Collignon, 1933; *Neodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Paradomatoceras* Delepine, 1937; *Permodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Parastenopoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Parapenascoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Penascoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Plummeroceras* Kummel, 1953; *Pselioceras* Hyatt, 1884; *Stenopoceras* Hyatt, 1893; *Stenodomatoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Titanoceras* Hyatt, 1884; *Virgaloceras* Schindewolf, 1954; ?*Diorugoceras* Hyatt, 1893; ?*Phacoceras* Hyatt, 1884).

### Семейство Thrinoceratidae Ruzhencev et Shimansky, 1954

(*Neothrinoceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Thrinoceras* Hyatt, 1900; ?*Массоюцерас* Miller, Dunbar et Condra, 1933)

### Семейство Grypoceratidae Hyatt, 1900

(*Grypoceras* Hyatt, 1884; *Gryponautilus* Mojsisovics, 1902)

### Семейство Syringonautilidae Mojsisovics, 1902

(*Clymenonautilus* Hyatt, 1900; *Juvavionautilus* Mojsisovics, 1902; *Oxynautilus* Mojsisovics, 1902; *Syringoceras* Hyatt, 1894; *Syringonautilus* Mojsisovics, 1902)

### Семейство Permoceratidae Miller et Collinson, 1953

(*Permoceras* Miller et Collinson, 1953)

## 4. Подотряд Liroceratina

Раковина наутиликоновая, инволютная, полуинволютная, редко эволютная; гладкая или со скульптурой из поперечных и продольных струек, очень редко из поперечных ребер или бугорков на вентральной стороне. Перегородочная линия или почти прямая или с глубокими узкими вен-

тральной, латеральной, реже дорсальной лопастями. Сифон занимает различное положение, соединительные кольца цилиндрические. Карбон — нижний мел. Включает два надсемейства.

#### Надсемейство Lirocerataceae

Раковина наутиликоновая, субсферическая, реже толстодискоидальная, инволютная, полуэволютная, реже эволютная, гладкая или со скульптурой из пересекающихся продольных и поперечных струек. Перегородочная линия почти прямая или с очень высоким вентральным седлом. Карбон — триас. Включает три или четыре семейства.

##### Семейство Liroceratidae Miller et Youngquist, 1949

(*Coelogasteroceras* Hyatt, 1893; *Condraoceras* Miller, Lane et Unclesby, 1947; *Hemiliroceras* Ruzhencev et Shimansky, 1954; *Leuroceras* Hyatt, 1893; *Liroceras* Teichert, 1940; *Peripetoceras* Hyatt, 1894; *Stearoceras* Hyatt, 1893; *Permonutilus* Kruglov, 1933)

##### Семейство Ehippioceratidae Miller et Youngquist, 1949

(*Ehippioceras* Hyatt, 1884; *Megaglossoceras* Miller, Dunbar et Condra, 1933)

##### Семейство Paranautilidae Kummel, 1950

(*Paranautilus* Mojsisovics, 1902; *Indonautilus* Mojsisovics, 1902; *Sibyllonautilus* Diner, 1915)

##### Семейство Koninckioceratidae Hyatt, 1893

(*Koninckioceras* Hyatt, 1884; *Lophoceras* Hyatt, 1883;? *Planetoceras* Hyatt, 1893;? *Potoceras* Hyatt, 1894). Положение семейства уточняется.

#### Надсемейство Clydonautilaceae

Раковина наутиликоновая от дискоидальной до сферической, инволютная, гладкая или скульптурированная. Перегородочная линия с вентральной, иногда разделенной на две, и глубокой латеральной лопастями. Могут быть две-три дополнительные узкие латеральные и дорсальные лопасти. Эмбриональная раковина равняется первому обороту. Триас — нижний мел. Включает четыре семейства.

##### Семейство Clydonautilidae Hyatt, 1900

(*Callaionautilus* Kieslinger, 1924; *Clydonautilus* Mojsisovics, 1882; *Cosmonautilus* Hyatt et Smith, 1905; *Proclydonautilus* Mojsisovics, 1902; *Styrionautilus*, Mojsisovics, 1902).

##### Семейство Gonionautilidae Kummel, 1950

(*Gonionautilus* Mojsisovics, 1902).

Семейство *Siberionautilidae* Popov, 1951

(*Siberionautilus* Popov, 1951)

Семейство *Pseudonautilidae* Hyatt, 1900

(*Aulaconautilus* Spath, 1927; *Pseudonautilus* Meek, 1876; *Xenochelilus* Shimansky, 1957; *Platynautilus* Yabe et Ozaka, 1953)

5. Подотряд *Nautilina*

Раковина наутиликоновая, инволютная или полуинволютная, гладкая, редко продольно или поперечнорребристая. Перегородочная линия почти прямая или с хорошо развитыми латеральной и дорсальной и менее развитой умбональной лопастями. Иногда имеется мелкая, широкая вентральная лопасть. Сифон занимает различное положение, соединительные кольца цилиндрические или слабо расширяющиеся. Эмбриональная раковина равняется целому обороту. Триас — ныне. Включает одно надсемейство.

Надсемейство *Nautilaceae*

Диагноз тот же, что у подотряда. Включает четыре семейства.

Семейство *Nautilidae* Orbigny, 1840

(*Cenoceras* Hyatt, 1884; *Bisiphites* Montfort, 1808; *Digonioceras* Hyatt, 1894; *Eutrephoceras* Hyatt, 1894; *Nautilus* Linne, 1758; *Obinautilus* Kobayashi, 1954; *Ophionautilus* Spath, 1927; *Palelialia* Shimansky, 1954; *Pseudocenoceras* Spath, 1927; *Paracenoceras* Spath, 1927; *Somalinautilus* Spath, 1927; *Sphaeronautilus* Spath, 1927; *Strionautilus* Shimansky, 1951; *Tithonoceras* Retowski, 1893; ?*Carinonautilus* Spengler, 1910)

Семейство *Cymatoceratidae* Spath, 1927

(*Deltocymatoceras* Kummel, 1956; *Epicymatoceras* Kummel, 1956; *Cymatoceras* Hyatt, 1884; *Cymatonautilus* Spath, 1927; *Anglonautilus* Spath, 1927; *Eucymatoceras* Spath, 1927; *Neocymatoceras* Kobayashy, 1954; *Paracymatoceras* Spath, 1927; *Procymatoceras* Spath, 1927; *Syrionautilus* Spath, 1927; ?*Heminautilus* Spath, 1927)

Семейство *Hercoglossidae* Spath, 1927

(*Angulites* Montfort, 1808; *Cimomia* Conrad, 1866; *Hercoglossa* Conrad, 1866; *Hercoglossoceras* Spath, 1927; *Pseudaganides* Spath, 1927; *Teichertia* Glenister, Miller et Furnish, 1956; ?*Woodringia* Stenzel, 1927; ?*Deltoidonautilus* Spath, 1927)

Семейство *Aturidae* Hyatt, 1894

(*Aturia* Bronn, 1838; *Aturoidea* Vredenburg, 1925; *Megasiphonia* Orbigny, 1850)

## ОСНОВНЫЕ МОМЕНТЫ ФИЛОГЕНИИ NAUTILIDA

Детальное рассмотрение филогении отряда Nautilida в рамках небольшой статьи невозможно. Однако хотя бы кратко необходимо остановиться на некоторых, наиболее интересных моментах.

Наиболее примитивный характер имеют наутилоидеи, принадлежащие к семейству Rutoceratidae из подотряда Rutoceratina. У многих представителей этой группы сифон сохранил еще четковидную форму, характерную для предполагаемых предков рутоцератид — Опсoceratida. Значительное количество видов обладает циртоцераконовой раковиной, также сходной с раковиной онкоцератид. От рутоцератид произошло своеобразное семейство Litogyoceratidae. Как указано выше, данное семейство включает четыре рода, из которых три являются девонскими и один каменноугольным. Для всех родов характерно вентральное, иногда пристенное положение сифона и еще очень слабая, хотя и полная свернутость раковины. Таким образом, литогироцератиды, имея много общего с рутоцератидами, все же являются следующей, более высокой ступенью в эволюции наутилоидей. От этого семейства, очевидно, произошли Solenochilidae. Не вполне ясно происхождение Scyphoceratidae и Dentoceratidae. Эти крайне своеобразные и специализированные группы, развивавшиеся в обратном, по сравнению с другими группами наутилоидей, направлении, представляют значительный интерес для исследователя. У большинства наутилоидей в процессе эволюции возникала все более компактная, плотно свернутая раковина. У двух указанных групп в процессе эволюции не только не происходило свертывания раковины, но, наоборот, шло ее распрямление и редукция воздушных камер. Необходимы дальнейшие поиски, и, возможно, новые находки докажут непосредственную связь Scyphoceratidae и Dentoceratidae не с Solenochilidae, а с Rutoceratidae. Совершенно неизвестно происхождение небольшого семейства Neptunoceratidae, представители которого найдены пока только из верхнего карбона Урала. Не исключена возможность, что к этому же семейству принадлежат некоторые наутилоидеи из нижнего карбона Сибирского бассейна. Очень плохая сохранность остатков, находящихся в распоряжении автора, не позволяет решить окончательно вопрос об их систематической принадлежности. По-видимому, данное семейство происходит непосредственно от рутоцератид.

Одним из интереснейших вопросов настоящего времени является вопрос о происхождении подотряда Liroceratina. До последних открытий Р. Флауера и Б. Каммела предполагалось, как допускали и сами указанные авторы в работе 1950 г. [7], что все наутилконовые верхнепалеозойские и более поздние наутилоидеи родственно связаны с наутилконовыми силурийскими формами, принадлежащими к отряду Barrandeoceratida. Предполагалось также, что верхнепалеозойские Liroceratidae являются предками мезозойских наутилоидей. После пересмотра вопроса о происхождении рутоцератид и выяснения связи между мезозойскими Nautilidae и Syringonautilidae (из подотряда Centroceratina) группа верхнепалеозойских и триасовых форм (Liroceratidae, Ehippioceratidae, Paranautilidae, Clydonautilidae, Gonionautilidae) оказалась обособленной. Для нее было предложено наименование Liroceratida, но происхождение выяснено не было. Анализ литературных и фактических материалов позволяет предполагать происхождение подотряда Liroceratina от подотряда Rutoceratina и, в частности, от семейства Litogyoceratidae из надсемейства Solenochilaceae. На возможность таких связей указывает значительное сходство в строении раковин девонских *Anomaloceras* и отчасти *Syrreghmatoceras*, принадлежащих к семейству Litogyoceratidae, и де-

вонского рода *Potoceras*. Последний род, по мнению Р. Флауера [5], является первым представителем семейства *Liroceratidae*. Мне кажется, что данный род являлся предковым не только для *Liroceratidae*, но и для *Koninckioceratidae*. Последнее семейство следует относить к *Liroceratina*, сближая его с *Liroceratidae*, а не включать в *Rutoceratina*, как это сделано в схеме Р. Флауера и Б. Каммела [7].

Следует, однако, исключить из состава *Koninckioceratidae* роды *Endolobus* и *Knightoceras*, так как они как по строению взрослых раковин, так и по развитию значительно отличаются от *Koninckioceras*.

Подотряд *Liroceratina* включает два надсемейства. В первое, кроме указанных выше *Liroceratidae* и *Koninckioceratidae*, входят также верхнепалеозойское семейство *Ehippioceratidae* и триасовое *Paranautilidae*. Для представителей этого надсемейства характерна почти прямая слабо извилистая, реже образующая крупное вентральное седло, перегородочная линия. Второе надсемейство крайне резко отличается от первого сильно расчлененной перегородочной линией. Без всякого преувеличения можно сказать, что у форм, включаемых в это надсемейство, она достигла максимальной (для наутилоидей) сложности. Так, у *Gonionautilus* (семейство *Gonionautilidae*) перегородочная линия с разделенной высоким седлом на две, вентральной лопастью, очень глубокой латеральной и двумя узкими дорсальными лопастями. У *Siberionautilus* (семейство *Siberionautilidae*) перегородочная линия с узкими глубокими вентральной, тремя латеральными и умбональной лопастями. На основании изучения развития представителей основного семейства (*Clydonautilidae*) считают, что эта своеобразная группа происходит от наутилоидей типа лироцератид. Безусловно, детальное изучение клидонаутилид и близких к ним форм является одной из интереснейших и важнейших задач для познания наутилоидей в целом. Не исключено, что изучение онтогенеза ряда форм позволит обнаружить некоторые случаи конвергентного развития. В таком случае будет необходим пересмотр систематики. До известной степени условно приходится включать в надсемейство *Clydonautilaceae* оригинальное семейство *Pseudonautilidae*, известное из верхнеюрских и нижнемеловых отложений. До последнего времени включаемые в него роды относили к семействам *Hercoglossidae* и *Parascopoceratidae*. Изучение онтогенеза рода *Xenocheilus* показывает, однако, на его возможную связь с представителями *Clydonautilidae*. В частности, уже на ранних стадиях у *Xenocheilus* возникает вентральная лопасть.

Безусловно, от *Rutoceratina* в девоне же происходят подотряды *Tainoceratina* и *Centroceratina*. Первый объединяет формы с поперечно-ребристой или бугорчатой широкоэволютной, почти во всех случаях наутиликоновой раковиной. Несмотря на явное родство этой группы с *Rutoceratina*, она отличается совершенно отчетливо. Появление первых представителей подотряда в девоне являлось началом целого этапа в развитии наутилоидей, охватывавшего промежуток времени от девона до триаса. В девоне подотряд представлен всего одним семейством и четырьмя родами, в карбоне и перми — семью семействами и примерно двадцатью родами, в триасе — тремя семействами и десятью родами. Каменноугольная и пермская фауны весьма сходны даже по родовому составу, триасовая отличается несколько резче.

Развитие разных больших групп шло разными путями. В развитии более крупного надсемейства *Tainocerataseae* основную роль играло укрепление раковины за счет расчленения перегородочной линии. Выработался даже особый ее тип — с широкими вентральной, латеральной и более узкой и неглубокой дорсальной лопастями. В развитии второго надсемейства — *Temnocheilaseae* — перегородочная линия столь важной роли

не играла. Правда, именно от этих форм, вероятнее всего от *Gzheloceratidae*, возникает небольшое надсемейство *Rhiphaeocerataceae*, характернейшей чертой которого является наличие глубокой, воронковидной дорсальной лопасти. Крайне интересной ветвью является семейство *Mosquoceratidae*, представители которого отличаются крупными эмбриональными раковинами, крайне быстро возрастающими в высоту и ширину. Более детальное изучение позволяет относить это семейство к надсемейству *Tainocerataceae*. Очевидно, москвоцератида произошли от одного корня с тайноцератидами.

Несколько спорным является семейство *Pleuro-nautilidae*, распространенное в триасе. В работах последних лет это семейство отсутствует, роды же, к нему относимые, включаются в семейство *Tainoceratidae*. Действительно, триасовые формы весьма близки к верхнепалеозойским, но в то же время образуют группу, достаточно четко отличающуюся как по внешнему строению раковины, так и по строению перегородочной линии.

От *Pleuro-nautilidae* возникает надсемейство *Encoilocerataceae*, включающее всего один род и вид. Ранее эту форму считали или родом или только подродом в роде *Pleuro-nautilus*. В действительности, как это хорошо видно на всех известных изображениях, у *Encoiloceras* эмбриональная раковина достигает целого оборота.

Как уже упоминалось, превращение эмбриональной раковины из согнутой в свернутую наблюдалось в различных ветвях триасовых наутилоидей. В некоторых случаях, как, например, у *Clydonautilidae*, эмбриональная раковина приобрела большую компактность, в других случаях, как у *Encoiloceratidae*, она совершенно эволютная. Однако как в одном, так и в другом случае превращение эмбриональной раковины в целый оборот было связано с некоторым изменением развития организма. Правда, не во всех случаях такое прогрессивное изменение ранних стадий обеспечивало успех в эволюции группы. Если клидонаутиляции достигли довольно большой дифференциации и широкого распространения, то энкоилоцератации остались только небольшим штрихом в истории эволюции наутилоидей. Очевидно, даже достигнув целого оборота, эволютная эмбриональная раковина не давала ее обладателю существенных преимуществ. Равным образом не получили развития в палеозое ветви, у которых возникли крупные, быстро возрастающие эмбриональные раковины, например *Mosquoceratidae*.

Выше было сказано, что от рутоцератид в девоне произошел еще один подотряд — *Centroceratina*. В девоне подотряд представлен только одним семейством *Centroceratidae*. В каменноугольных отложениях известны уже три семейства, из которых одно (*Thrinoceratidae*) небольшое, два же других (*Triboloceratidae* и *Domatoceratidae*) включают около 20 родов каждое. Очевидно, *Thrinoceratidae* произошли от общего корня с *Domatoceratidae*, к которым они ближе как по общему строению раковины, так и по строению перегородочной линии. Родство двух указанных семейств с *Triboloceratidae* более отдаленное.

Это семейство включает значительное число гиоцераконных или широкоэволютных наутилоконовых форм, ранее относившихся к трем самостоятельным семействам (*Triboloceratidae*, *Trigonoceratidae*, *Rinoceratidae*). В работах последних лет [7, 13] эти три семейства рассматриваются как одно. Необходимо дальнейшее изучение этой группы, так как не исключена возможность, что некоторые формы из нее следует выделить в качестве самостоятельных семейств. Интереснейшей особенностью группы в целом является вторичное появление менее компактно свернутых форм. Этот своеобразный процесс эволюционного развития позволяет

выделить семейство Triboloceratidae в особое надсемейство Tribolocerataceae.

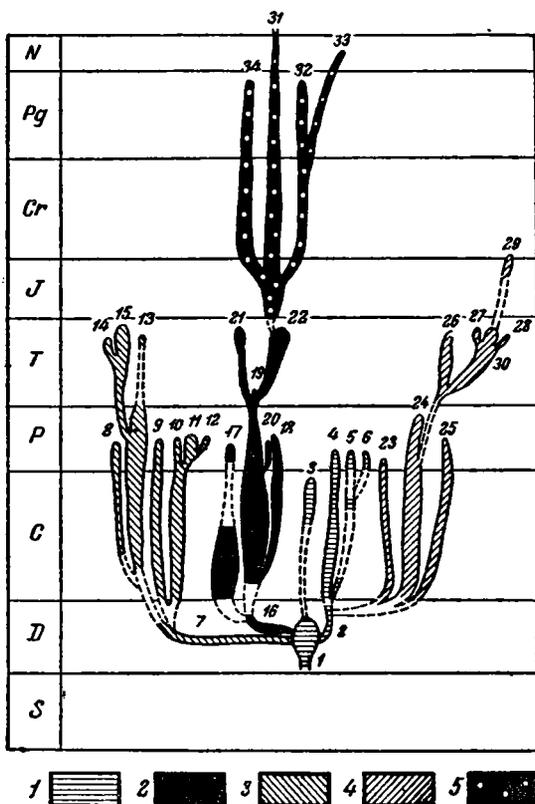
Остальные семейства подотряда Centroceratina следует объединить в надсемейство Centrocerataceae. Основное семейство этого надсемейства (Domatoceratidae) прекрасно известно как в каменноугольных, так в пермских отложениях всего земного шара. Пожалуй, доматоцератиды являются одними из наиболее распространенных форм этого времени. В триасе значение этого семейства резко уменьшается, но от него возникают сходные с ним, но достаточно четко отличающиеся семейства Grypoceratidae и Syringonautilidae. У доматоцератид в процессе эволюции основным моментом развития была дифференциация поверхности раковины и наружной части перегородочной линии. У грипocerатид, весьма близких к доматоцератидам, этот процесс сопровождался также более активной дифференциацией дорсальной части перегородочной линии и появлением своеобразной струйчатой скульптуры. У сирингонаутилид поверхность раковины и наружная часть перегородочной линии слабо дифференцированы, внутренняя часть перегородки усложнена аннулярным отростком.

Довольно загадочным является происхождение семейства Permoceratidae. Внешне как по форме раковины в целом, так и по строению ее элементов единственный представитель семейства — *Permoceras bitauniense* (Haniel) — очень похож на верхнеюрского *Pseudonautilus*. Еще интереснее, что это сходство распространяется и на перегородочную линию, почти неразличимую у этих двух форм. Авторы, установившие семейство Permoceratidae (Miller и Collinson [12]), полагают, однако, что в данном случае имеет место поразительная конвергенция. Для окончательного решения вопроса необходимо детальное, сравнительное изучение как тиморского пермского *Permoceras bitauniense*, так и верхнеюрских псевдонаутилид.

Последний подотряд — Nautilina — произошел, как выше указано, по последним данным, от сирингонаутилид. Этот подотряд объединяет почти всех наутилоидей, существовавших с юры до настоящего времени. В подавляющем большинстве случаев это формы с инволютной или полуинволютной, гладкой или ребристой раковиной и умеренно или довольно сильно расчлененной перегородочной линией. У всех представителей подотряда, насколько это известно, эмбриональная раковина, достигающая целого оборота, компактная, с маленьким умбональным отверстием или без него. Уже в верхнеюрских отложениях подотряд представлен тремя семействами (Nautilidae, Cymatoceratidae, Hercoglossidae). В конце мелового периода от Hercoglossidae произошло семейство Aturidae. Если в эволюции Cymatoceratidae основная роль принадлежала перегородочной линии и скульптуре, в эволюции Hercoglossidae — перегородочной линии, то в развитии Aturidae, кроме перегородочной линии, очень большое значение играл сифон. У атурий он массивный, прилегает к дорсальной стороне оборота, сифонные дудки длинные. Столь необычайных сифонов нет не только у мезозойских наутилоидей, но и у верхнепалеозойских. Атуриды быстро достигли расцвета и в палеогене обладали всемирным распространением. Хорошо известны в палеогеновых отложениях также Hercoglossidae и Nautilidae. В последнее время описаны, по-видимому, последние представители циматоцератид [8]. В неогене сохраняются только представители семейств Aturidae и Nautilidae.

Изложенная выше и изображенная на прилагаемом рисунке схема филогенетических отношений основных групп отряда Nautilida, возможно, нуждается в дальнейшей доработке и детализации. Не исключено, что придется некоторые семейства разделить, некоторые же перевести в ранг подсемейств. Все это будет возможно, однако, только после накопления

большого фактического материала по наиболее спорным группам. Опубликование данной схемы должно, по мысли автора, особенно заострить



1 — Rutoceratina; 2 — Centroceratina; 3 — Tainoceratina; 4 — Liroceratina; 5 — Nautilina

Объяснение цифр на схеме. Семейства:

- 1 — Rutoceratidae, 2 — Litogyroceratidae, 3 — Neptunoceratidae, 4 — Solenochillidae,  
 5 — Scyphoceratidae, 6 — Dentoceratidae, 7 — Tetragonoceratidae, 8 — Mosquoceratidae,  
 9 — Temnocheilidae, 10 — Gzheloceratidae, 11 — Rhiphaeoceratidae, 12 — Actubonautilidae,  
 13 — Tainoceratidae, 14 — Encoiloceratidae, 15 — Pleuronautilidae, 16 — Centroceratidae,  
 17 — Triboloceratidae, 18 — Thrinoceratidae, 19 — Domatoceratidae, 20 — Permoceratidae,  
 21 — Grypoceratidae, 22 — Syringonautilidae, 23 — Koninckloceratidae, 24 — Liroceratidae,  
 25 — Ehippioceratidae, 26 — Paranautilidae, 27 — Gonionautilidae, 28 — Siberionautilidae,  
 29 — Pseudonautilidae, 30 — Clydonauutilidae, 31 — Nautilidae, 32 — Hercoglossidae,  
 33 — At. ridae, 34 — Cymatoceratidae

внимание исследователей как на изучении этих групп, так и на сборах фактического материала.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Круглов М. В. и Лесникова А. Ф. В кн. „К. Циттель. Основы палеонтологии“, М., 1934.
2. Руженцев В. Е. и Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. Тр. Палеонтол. ин-та, т. I, 1954.
3. Basse E. Sous-classe des Nautiloidea. En Piveteau „Traité de Paléontologie“, t. II, 1952.

4. Hyatt A. Cephalopoda. In Zittel-Eastman textbok of Paleontology, vol. 1, London, 1900.
  5. Flower R. H. The ontogeny of *Centroceras* with remarks on the phylogeny of the Centroceratidae. Journ. Paleontology, vol. 26, No. 3, 1952.
  6. Flower R. H. Saltations in Nautiloid coiling. Evolution, vol. IX, No. 3, 1955.
  7. Flower R. H. and Kummel B. A classification of the Nautiloidea. Journ. Paleontology, vol. 24, No. 5, 1950.
  8. Kobayashi T. A new Cymatoceratid of Northern Kyushu in Japan. Japan. Journ. Geol. a. Geogr., vol. XXII, 1954.
  9. Kummel B. American Triassic coiled Nautiloids. US Geol. Surv., prof. pap., 250, 1953.
  10. Kummel B. The ancestry of the family Nautilidae. Breviora Mus. Compar. Zoology, No. 21, 1953.
  11. Kummel B. Status of invertebrate Paleontology. V. Mollusca. Bull. Mus. Compar. Zoology, vol. 112, No. 3, 1953 (1954).
  12. Miller A. K. and Collinson Ch. An aberrant Nautiloid of the Timor Permian. Journ. Paleontology, vol. 27, No. 2, 1953.
  13. Miller A. K. and Garner H. F. Lower mississippian Cephalopods of Michigan. Contr. Mus. Paleontol. Univers. of Michigan, vol. XI, No. 6, 1953.
  14. Miller A. K. and Youngquist W. American Permian Nautiloid. Geol. Soc. Amer., Mem. 41, 1949.
  15. Moore R. C., Lalicker C. G., Fischer A. G. Invertebrate fossils. N. York, Toronto, London, 1952.
  16. Schindewolf O. H. Grundfragen der Paleontologie. Stuttgart, 1950.
  17. Shrock R. R. and Twenhofel W. H. Principles of invertebrate Paleontology. N. York, 1953.
  18. Teichert C. Untersuchungen an Actinoceroiden Cephalopoden aus Nordgrønland. Meddelelser om Grønland udgivne af Kommissionen for Videnskab. undersøgelser i Grønland, Bd. 92, Nr. 10, 1934.
-