

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

---

# ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

---

МОСКВА · 1991

УДК 564.52:551.761

© 1991 г.

СОБОЛЕВ Е. С.

## МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ КЛИДОНАУТИЛАЦЕЙ (NAUTILOIDEA)

Проведена ревизия клидонаутилацей. Предложено выделить эту группу триасовых наутилоид в подотряд *Clydonautilina* на основании сложнорассеченной перегородочной линии, уникального среди наутилоид строения сифона с внутрисифонными отложениями аннулярного типа и необычайно мелких размеров «эмбриональной» раковины, которая захватывает весь первый оборот.

Клидонаутилацеи являются доминирующей группой среди поздне триасовых наутилоидей. Вместе с аммоноидеями и пелагическими двустворками они играют существенную роль в биоценозах всех палеогеографических областей. Однако классификация этой группы остается нестабильной, как и положение клидонаутилацей в системе надотряда *Nautiloidea*.

В процессе изучения триасовых наутилоидей Северо-Восточной Азии автором получены новые данные, позволяющие внести определенные коррективы в существующие схемы и уточнить историю развития клидонаутилацей. При этом были учтены результаты ревизии основных разрезов триаса Европы и Азии, проведенной группой австрийских геологов и палеонтологов [12—21, 30, 31]. Эти данные в некоторых случаях существенно изменили представление о стратиграфическом распространении многих видов рассматриваемой группы.

Оригиналы коллекции, использованной в работе, хранятся в монографическом отделе геологического музея Института геологии и геофизики СО АН СССР в Новосибирске под № 759 и 935. Ряд положений, развиваемых в статье, был обсужден с А. С. Дагисом и В. Н. Шиманским, которым автор выражает свою благодарность.

### ИСТОРИЯ КЛАССИФИКАЦИИ КЛИДОНАУТИЛАЦЕЙ

Современная система наутилоидей в основном была разработана Р. Флауэром и Б. Каммелом [10]. В этой системе таксоны, относимые в настоящее время к клидонаутилацеям, объединены в два семейства: *Clydonautilidae* и *Gonionautilidae*, входящие в отряд *Nautilida*. Кроме клидонаутилацей в тот же отряд помещены некоторые позднепалеозойские (*Liroceratidae*, *Ephippioceratidae*) и триасовые (*Paranautilidae*) семейства, а также все послетриасовые наутилоидеи (*Nautilidae*, *Paracenosceratidae*, *Sumatoceratidae*, *Hercoglossidae*, *Aturiidae*). По представлениям авторов, клидонаутилацеи, вероятно, происходили от паранаутилоид и были высокоспециализированной, отклоняющейся ветвью. Происхождение клидонаутилоид от паранаутилоид основывалось главным образом на отсутствии у большей части таксонов обоих семейств аннулярной лопасти в перегородочной линии, а также на сходстве раковины. В основу классификации клидонаутилацей было положено строение перегородочной линии. Первое семейство объединяло роды *Styrionautilus*, *Proclydonautilus*, *Cosmonautilus*, *Callaionautilus*, *Clydonautilus*, характеризующиеся сложнорассеченной перегородочной линией клидонаутилоидового типа с глубокими лопастями на вентральной и латеральной сторонах. У второго семейства, представленного единственным родом *Gonionautilus*, перегородочная линия достигала еще большей степени сложности, выразившейся в раздвоении дорсальной лопасти. Усложнение перегородочной линии у клидонаутилацей достигло

кульминации в семействе *Siberionautilidae*, которое впервые было описано Ю. Н. Поповым [2] из верхнего триаса Северо-Восточной Азии. В этом семействе, которое включает *Siberionautilus* и *Yakutiaonautilus*, перегородочная линия клидонаутилусового типа, но с дополнительными лопастями между вентральной и латеральной лопастями. Якутионаутилусы, кроме того, отличались зазубренностью седел. Попов предложил выделить всех свернутых наутилоидей со сложнорассеченной перегородочной линией в большую группу *Anguloceratidae*. Однако его предложение не нашло поддержки.

Пересматривая классификацию наутилоидей, Шиманский [5] пришел к выводу, что все родственные группы позднепалеозойских, мезозойских и кайнозойских свернутых наутилоидей следует рассматривать в качестве одного отряда *Nautilida*, выделяя при этом обособленные крупные ветви в самостоятельные подотряды и надсемейства. В предложенной схеме клидонаутилацей были выделены в надсемейство *Clydonautilaceae*, которое вместе с лироцератацеями вошло в подотряд *Liroceratina*. Основные отличия клидонаутилацей заключались в присутствии сложнорассеченной перегородочной линии и «эмбриональной» раковины, захватывающей весь первый оборот. Объем клидонаутилацей был увеличен за счет двух семейств: позднетриасового *Siberionautilidae* и юрского-раннемелового *Pseudonautilidae*. В отличие от представлений Флауэра и Каммела, в схеме Шиманского клидонаутилацей происходили от пермских представителей семейства *Liroceratidae* и продолжали свое развитие в поздней юре и раннем мелу, представленными семейством *Pseudonautilidae*. Предложенная Шиманским система наутилид практически без изменений была отражена в отечественном руководстве по палеонтологии [4].

В схеме Каммела [23], опубликованной несколько позже в аналогичном американском издании, подотряды отсутствуют. Семейства клидонаутилацей и лироцератацей объединены в надсемейство *Clydonautilaceae*. Псевдонаутилиды были выведены из надсемейства, так как, по мнению автора, они происходили от пластичного лейасового рода *Cenoceras* из надсемейства *Nautilaceae*.

В классификации 1967 г. Шиманский [7] сохранил принципы построения системы клидонаутилацей 1957 г., согласившись, однако, с мнением Каммела о включении псевдонаутилид в надсемейство *Nautilaceae*.

Иная точка зрения на классификацию клидонаутилацей относительно недавно была высказана Е. Дзиков [9]. Этот автор на основании оптогенеза раковины и поперечного сечения оборотов разделил таксоны клидонаутилацей между двумя семействами: *Clydonautilidae* и *Liroceratidae*, которые он включил в подотряд *Tainocerotina*, формально объединяющий всех позднепалеозойских и триасовых наутилоидей. В первое семейство вошли *Calliaonautilus*, *Proclydonautilus* и *Clydonautilus*, причем синонимами двух последних родов автор считает *Cosmonautilus* и *Gonionautilus*. Во второе семейство помещены *Styrionautilus* и *Siberionautilus*.

Из краткого обзора наиболее значительных работ, посвященных наутилоидеям, видно, что система и филогения клидонаутилацей являются предметом дискуссий.

### ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ

В настоящей статье мы рассматриваем клидонаутилацей в том объеме, в каком их понимали Каммел [23] и Шиманский [7]. К ним относятся роды, близкие по форме раковины, объемлестности оборотов, характеру скульптуры, строению перегородочной линии и «эмбриональной» раковины. В последнее время важнейшим морфологическим признаком также считают строение сифона. Клидонаутилацей характеризуются инволютными, часто с закрытым умбо, дискоидальными, линзовидными, субсферическими и сферическими раковинами, с трапециевидными, полуэллиптическими, полуовальными и полукруглыми поперечными сечениями оборотов. *Clydonautilus* и *Gonionautilus* представлены в основном дискоидальными, *Proclydonautilus* и *Styrionautilus* — как дискоидальными, так и субсферическими и сферическими, *Cosmonautilus* и *Calliaonautilus* — дис-

коидальными и линзовидными, *Siberionautilus* — сферическими, а *Yakutiautilus* — в основном линзовидными раковинами. Поверхность раковины может быть гладкой (*Styrionautilus*, *Clydonautilus*, *Gonionautilus* и большая часть видов *Proclydonautilus*), с бугорками вдоль вентральных перегибов на ранних оборотах (*Cosmonautilus*), с привентральными бугорками на ранних оборотах и срединным килем на вентральной стороне поздних оборотов (*Callaionautilus*), с поперечными складками (*Proclydonautilus gasteroptylchus Dittmar*, *P. gasteroptylchus timorensis Kieslinger*), поперечными частыми ребрышками (*Proclydonautilus spirolobus (Dittmar)*, *P. goniatites (Hauer)*), поперечными и продольными ребрышками, образующими решетчатый орнамент (*Proclydonautilus natosini McLearn*, *P. seimkanense Bytschkov* и др., а также роды *Siberionautilus* и *Yakutiautilus*).

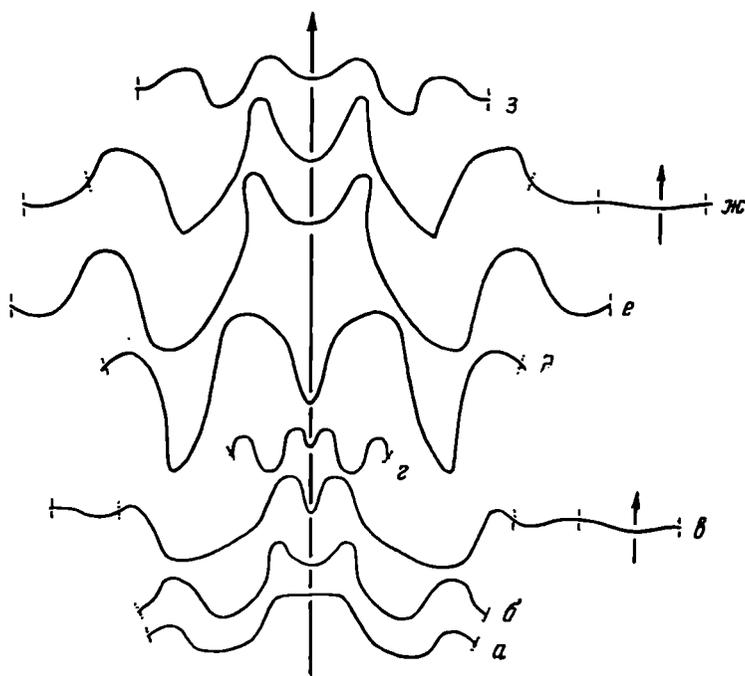


Рис. 1. Перегородочные линии клидонаутилид: а — *Styrionautilus discoidalis* (Welter); о. Тимор; карний [22]; б — *Proclydonautilus griesbachi* (Mojsisovics); Центральные Гималаи, Кумаон; норий [27]; в — *P. anianiensis* (Shimansky); экз. № 759/243 при  $V=66$  мм,  $\Pi=54$  мм; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; нижний карний; г — *P. spirolobus* (Dittmar); Австрия; верхний норий [28]; д — *P. natosini* McLearn; экз. № 759/215 при  $V=70$  мм;  $\Pi=75$  мм; Восточная Якутия, р. Багы; верхний норий; е — *Cosmonautilus dilleri* Hyatt et Smith; Калифорния; верхний карний [22]; ж — *C. polaris* Sobolev; экз. № 759/207 при  $V=68$  мм,  $\Pi=61$  мм; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; нижний карний; з — *Callaionautilus turgidus* Kieslinger; о. Тимор; норий [11]

Перегородочные линии клидонаутиляцев отличаются наибольшей степенью расчлененности среди наутилоидей. По сочетанию лопастей и седел, а также по их конфигурации и глубине перегородочные линии этой группы относятся к клидонаутиловому типу [6]. Основные особенности данного типа перегородочных линий следующие: вентральная лопасть подразделена центральным седлом на две или она узкая и глубокая. Латеральная лопасть глубокая и часто островершинная; между вентральной и латеральной лопастями могут быть дополнительные лопасти.

Наиболее простая перегородочная линия у *Styrionautilus*. Она характеризуется глубокой и широкой латеральной и менее глубокой умбиликальной лопастями. Дорсальная лопасть широкая и неглубокая. На вентральной стороне линия образует широкое седло (рис. 1, а). Однако у некоторых видов этого рода, например у *S. saurei* (Hauer), на заключительных

стадиях онтогенеза на вентральной стороне может появиться неглубокая лопасть [28, с. 209, рис. 6]. Перегородочная линия *Proclydonautilus* в отличие от предыдущего рода имеет хорошо выраженную вентральную лопасть. Конфигурация лопастей и седел у видов этого рода может изменяться (рис. 1, б—д). Вентральная и латеральные лопасти в одних случаях глубокие и узкие (*P. natosini* McLearn, *P. seimkanensis* Bytschkov, *P. goniatites* (Hauer), в других — широкие и неглубокие (*P. griesbachi* Mojsisovics, *P. singularis* Welter). Нередко встречается сочетание узкой и глубокой вентральной лопасти с широкими латеральными (*P. anianiensis* Shimansky, *P. ursensis* Smith). Близкую ко второму типу перегородочную линию имеет *Calliaionautilus* (рис. 1, э). Перегородочная линия *Cosmonautilus* по количеству лопастей аналогична *Proclydonautilus*, однако отличается их конфигурацией (рис. 1, е—ж). Как правило, у космонаутилусов вентральная лопасть широкая, равномерновогнутая, латеральная лопасть тоже широкая и нередко заостренная. Седла между вентральной и латеральными лопастями узкие и как бы развернуты в стороны.

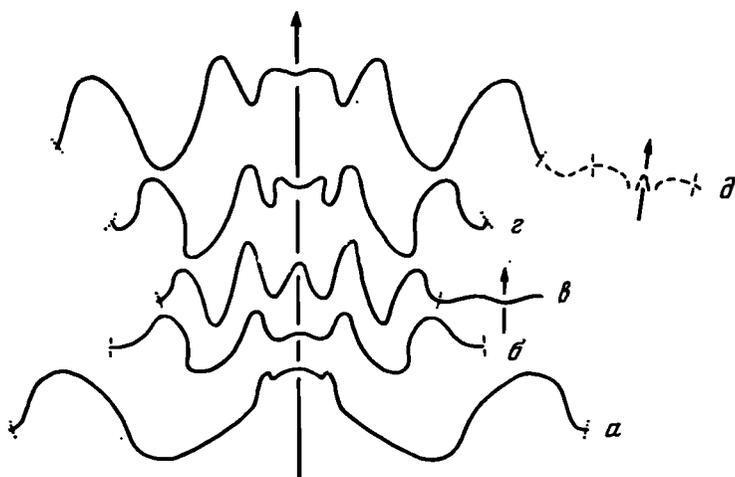


Рис. 2. Перегородочные линии клидонаутилид и гонионаутилид: а — *Clydonautilus ergmollii* Diener; о. Тимор; верхний карбий [11]; б — *C. biangularis* Mojsisovics; Центральные Гималаи, Кумаон; норий [27]; в — *Clydonautilus* sp.; Невада; верхний карбий [29]; г — *C. poricus* Mojsisovics; Австрия; норий [26]; д — *Gonionautilus securis* (Dittmar); Австрия; верхний норий [26]

У видов рода *Clydonautilus* в перегородочной линии появляется новый элемент — центральное седло, которое делит или только обозначает деление вентральной лопасти на две (рис. 2, а—г). Нередко на нем появляется широкая и неглубокая лопасть. А. Кислингер [11] отметил, что у некоторых видов вентральное седло появляется лишь на поздних стадиях онтогенеза. Аналогичной перегородочной линией на вентральной и латеральных сторонах характеризуется род *Gonionautilus*. Существенное отличие этого рода от *Clydonautilus* и всех остальных клидонаутилид заключается в присутствии разделенной на две срединным седлом дорсальной лопасти (рис. 2, д).

Как уже было отмечено выше, наиболее сложная перегородочная линия описана у *Siberionautilus* и *Yakutionautilus* из нория Сибири. Основными ее особенностями являются паличие от одной до трех дополнительных лопастей между узкими и заостренными вентральной и латеральной лопастями, а также зазубренность седел у *Yakutionautilus* (рис. 3). В онтогенезе сиберионаутилид сначала формируется перегородочная линия проклидонаутилусового облика, а затем уже начинается расчленение седла между вентральной и латеральной лопастями. Данный факт указывает на родство *Proclydonautilus* с сиберионаутилидами.

Безусловно, характер перегородочной линии является основным систематическим признаком клидонаутилид. Однако изучение сифонов, про-

веденное автором, показало, что данный признак также имеет исключительно важное значение в систематике группы. Главной особенностью морфологии сифонов изученных сибирских видов является присутствие внутрисифонных аннулярных отложений. Эти уникальные для отряда образования впервые детально описаны Н. Силберлингом [29] у представителей рода *Proclydonautilus* из верхнекарнийских отложений Невады и Калифорнии. Позже аналогичные образования были описаны Н. П. Счастливцевой [4] у *Proclydonautilus spirolobus* из нижнего карния Афганистана и у *P. altus* из верхнего нория Памира.

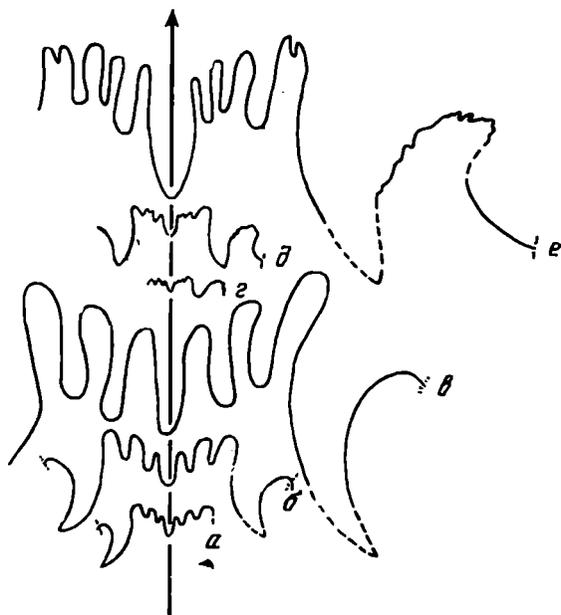


Рис. 3. Перегородочные линии сиберионаутилид: *a-e* — *Siberionautilus multilobatus* Popov; *a, б* — экз. № 759/232: *a* — при  $V=20$  мм,  $\text{Ш}=25$  мм, *б* — при  $V=33$  мм,  $\text{Ш}=33$  мм; север Средней Сибири, руч. Карадан; средний норий; *с* — экз. № 392/6399 (ЦНИГРмузей, Ленинград) при  $V=72$  мм,  $\text{Ш}=81$  мм; Северное Прихотье, р. Божекчан; возраст тот же; *г-e* — *Yakutionautilus kavalerovae* Arkhipov et Barskov; экз. № 759/228; *г* — при  $V=15$  мм,  $\text{Ш}=15$  мм, *д* — при  $V=25$  мм,  $\text{Ш}=30$  мм, *е* — при  $V=110$  мм,  $\text{Ш}=115$  мм; Восточная Якутия, р. Нельгехе; возраст тот же

Автором обнаружены внутрисифонные аннулярные отложения у сибирских представителей *Proclydonautilus* (*P. anianiensis* (Shimansky), *P. natosini* McLearn, *P. seimkanensis* Bytschkov, *P. pseudoseimkanensis* Sobolev), *Cosmonautilus* (*C. polaris* Sobolev) и *Yakutionautilus* (*Y. kavalerovae* Arkhipov et Barskov).

У перечисленных видов *Proclydonautilus* положение сифона субдорсальное. Строение сифона наиболее полно изучено у *P. seimkanensis* из нижнего нория Восточной Якутии. У данного вида сифон начинается в первой камере в виде слабоарширенного замкнутого сегмента — цекума (рис. 4, *a, б*). На втором и в начале третьего оборота перегородочные трубки относительно короткие, сужающиеся к центру сифона (локсохоанитовые). Соединительные кольца средней длины, субцилиндрические, с округленными контурами. На этой стадии онтогенеза на внутренней поверхности перегородочных трубок развиты внутрисифонные отложения аннулярного типа (рис. 4, *в*). Эти отложения по форме кольцевидные, выпуклые внутрь сифона, в медиальном сечении имеют вид полуовальных структур. На первом обороте аннулосифонатные кольца адапикально увеличиваются в толщину и формируют непрерывную подкладку внутри соединительных колец. На данной стадии онтогенеза и на последующих отложениях не перекрывают полностью перегородочное отверстие, оставляя узкий канал. В медиальных пришлифовках *P. anianiensis* из нижнего карния Тай-

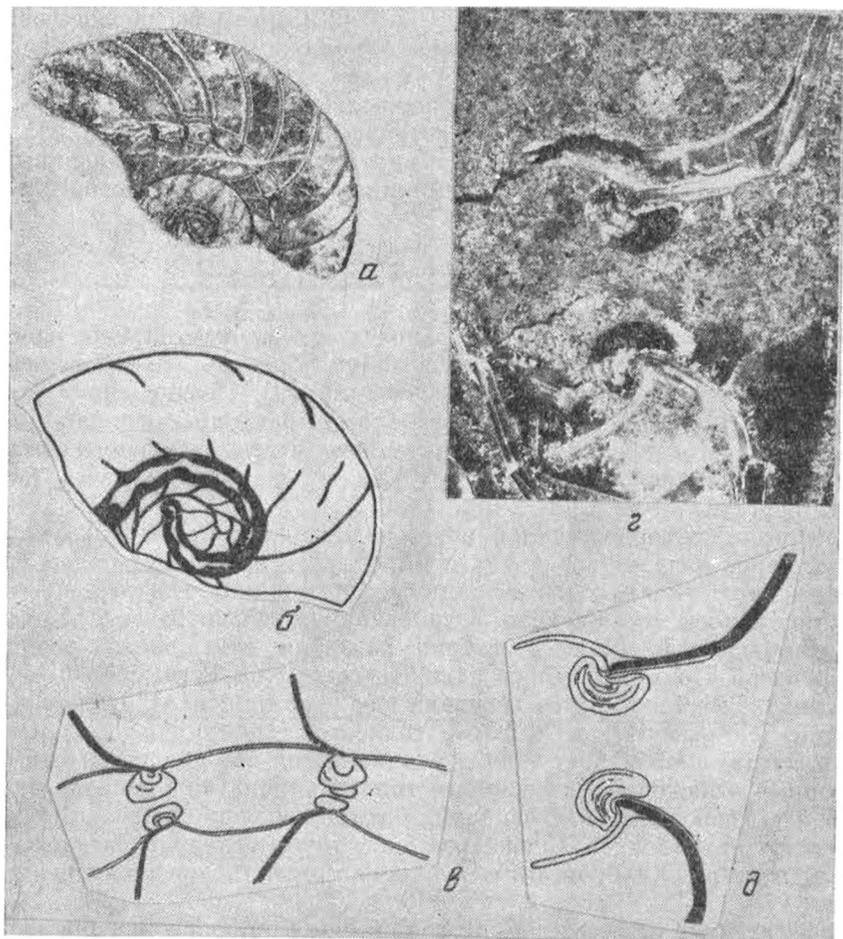


Рис. 4. Строение сифона клядонаутиляцей (пришлифовки): а-в — *Proclydonautilus seimkanensis* Bytschkov; экз. № 759/234; а — фрагмент ( $\times 3$ ), б — первый оборот ( $\times 9$ ), в — второй оборот ( $\times 18$ ); Восточная Якутия, р. Нельгехе; средний норий; г-д — *P. anianiensis* (Shimansky); экз. № 935/1, начало третьего оборота; г —  $\times 11$ , д —  $\times 9$ ; Восточный Таймыр, мыс Цветкова; нижний карвий

мира внутрисифонные отложения обнаруживают отчетливую слоистую структуру (рис. 4, г-д).

У *Cosmonautilus polaris* из нижнего карния Сибири положение сифона в онтогенезе меняется от дорсального на первом обороте до дорсоцентрального в конце третьего. На втором обороте перегородочные трубки короткие, локсохоанитовые. Соединительные кольца средней длины, субцилиндрические, с округленными очертаниями. На внутренней поверхности перегородочных трубок отчетливо обозначены внутрисифонные отложения аннулярного типа, аналогичные описанным у видов *Proclydonautilus*. Подобные внутрисифонные отложения также были обнаружены у *Yakutiautilus kavalegovaе* из среднего нория Восточной Якутии.

Наконец, внутрисифонные отложения аннулярного типа, вероятно, видны в медиальном сечении раковины *Clydonautilus salisburgensis* (Hauer) из верхнего нория Альп [28, табл. 11, фиг. 4].

К отличительным особенностям строения раковины клядонаутиляцей, кроме того, следует отнести исключительно маленькие размеры первого оборота, а точнее, «эмбриональной» раковины, поскольку эмбриональная раковина у данной группы захватывала весь первый оборот. Сибирские виды *Proclydonautilus* (*P. seimkanensis* и *P. pseudoseimkanensis*) имели размеры первого оборота, равные 5 и 6 мм. У североамериканских представителей того же рода (*P. triadicus* и *P. spirolobus*) диаметры первых обо-

ротов соответственно достигали 3,5 и 6 мм [22]. Размеры первого оборота у *Cosmonutilus polaris* колебались от 8,4 до 8,8 мм, у североамериканских видов — от 7 до 8 мм. Для сравнения укажем, что диаметры первых оборотов у большинства пермских наutilus колебались в пределах 12—40 мм [3], у триасовых — 12—24 мм и послетриасовых — 10—25 мм [8, 24].

Таким образом, анализ внешних и внутренних структур раковины клидонаутиляцей обнаруживает их принципиальное сходство, которое объясняется их общим происхождением.

### СИСТЕМА КЛИДОНАУТИЛЯЦЕЙ

Учитывая общность строения раковины клидонаутиляцей, вряд ли обоснованным можно считать их разделение, в результате которого часть клидонаутиляцей относится к лироцератидам [9]. Позднепалеозойские и триасовые лироцератиды при близких формах раковины отличаются почти прямой перегородочной линией, отсутствием внутрисифонных отложений и эмбриональной раковиной, которая не захватывала весь первый оборот.

Конечно, сложнорассеченная перегородочная линия клидонаутиляцей не уникальное явление среди наutilusоидей, хотя и обладает рядом специфических черт, таких, как сильная дифференциация вентральной части линии при слабом, как правило, расчленении дорсальной части. Усложнение перегородочной линии в истории развития наutilusоидей возникало периодически. Примером могут служить семейства *Permoceratidae* (ранняя пермь), *Pseudonautilidae* (поздняя юра — ранний мел), *Hercoglossidae* (поздний мел — неоген) и *Aturiidae* (палеоген — ранний неоген). Однако ни одно из них не обладает такой отличительной особенностью, как внутрисифонные отложения аннулярного типа. Клидонаутиляцей представляются собой высокоспециализированную, быстро эволюционировавшую тупиковую ветвь наutilusоидей. Скорее всего эту группу следует выделить в отдельный подотряд *Clydonautilina* в объеме семейств, предложенных Шиманским [7].

Существующие на сегодняшний день мнения о происхождении группы, как нам представляется, далеки от истины и требуют дальнейшего углубленного изучения. Поэтому мы не будем здесь останавливаться на данном вопросе, а рассмотрим пути развития клидонаутилин в позднем триасе.

В самом начале карния появляется, вероятно, первый представитель подотряда — род *Proclydonautilus*, который развивался в течение всего позднего триаса (рис. 5). Самые ранние его находки (фаза *tenuis*) известны с Таймыра, Омолонского массива и Северного Приохотья, самые поздние (рэт) — из Альпийского региона [25]. Это самый многочисленный род среди клидонаутилин, насчитывающий 25 видов, которые распространены в верхнетриасовых отложениях практически во всем мире. Вероятно, *Proclydonautilus* явился основным эволюционным стволом, от которого произошли все другие клидонаутилины. Однако не исключено, что он имеет гетерогенный характер.

В начале карнийского века в Тетической области (Альпы, Гималаи) появляется *Styrionautilus*, который просуществовал, по-видимому, до конца века. Почти одновременно с ним от *Proclydonautilus* ответвляется род *Cosmonautilus*, появившийся в Бореальной области (Сибирь) и распространившийся в позднем карнии в Северной Америке, Гималаях, а также на о. Тимор, где он продолжал развиваться в нории. В самом конце карния в Тетической области появляется род *Clydonautilus*, который был широко распространен в этой палеобиохории до начала рэта. Скорее всего от этого рода в позднем нории (фаза *suessi*) отделилось семейство *Gonionautilidae* с единственным родом *Gonionautilus*. От *Proclydonautilus* в среднем нории произошел *Callaionautilus*, известный только с о. Тимор и существовавший до конца нории. Эволюция клидонаутиляцей в Бореальной области имела специфические черты. Здесь на протяжении всего позднего триаса (до начала фазы *efimovae*) практически непрерывно развивались представители только одного рода *Proclydonautilus*. Лишь в начале среднего по-



Сравнение. Отличается от других подотрядов наutilus сложнорасчлененной перегородочной линией, наличием внутрисифонных отложений аннулярного типа и маленькой эмбриональной раковины.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР. 1962. 438 с.
2. Попов Ю. Н. Сложное расщепление сутурных линий у Nautiloidea // Докл. АН СССР. 1951. Т. 78. № 4. С. 765–767.
3. Руженцев В. Е., Шиманский В. Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наutilus-лоиды Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 150 с.
4. Счастливцева Н. П. Внутрисифонные отложения у триасовых наutilus. // Палеонтол. журн. 1982. № 1. С. 126–128.
5. Шиманский В. Н. Систематика и филогения отряда Nautilida // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 4. С. 105–120.
6. Шиманский В. Н. Надотряд Nautiloidea. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 33–72.
7. Шиманский В. Н. Каменноугольные Nautilida. М.: Наука, 1967. 258 с.
8. Шиманский В. Н. Меловые наutilus-лоиды. М.: Наука, 1975. 206 с.
9. Dzik J. Phylogeny of the Nautiloidea // Palaeontol. polon. 1984. № 45. P. 3–203.
10. Flower R. H., Kummel B. A classification of the Nautiloidea // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 5. P. 604–616.
11. Kieslinger A. Die Nautiloideen der Mittleren und Oberen Trias von Timor // Jaarb. Mijnw. nederland. Oost-Indie. 1924. Jahrg. 51. S. 53–124.
12. Krystyn L. Zur Ammoniten- und Conodonten-Stratigraphie der Hallstätter Obertrias (Salzkammergut, Oberreich) // Verhandl. Geol. Bundesanst. 1973. H. 1. S. 113–153.
13. Krystyn L. Probleme der biostratigraphischen Gliederung der alpin-mediterranen Obertrias // Die Stratigraphie der alpin-mediterranen Trias. Wien, 1974. B. 2. S. 137–144.
14. Krystyn L. Zur Grenzziehung Karn-Nor mit Ammoniten und Conodonten // Anz. Osterr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. 1974. № 4. S. 47–53.
15. Krystyn L. Eine neue Zonengliederung im alpin-mediterranen Unterkarn // Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Wien, 1978. B. 4. S. 37–75.
16. Krystyn L. Obertriassische Ammonoiten aus dem zentralnepalesischen Himalaya (Gebiet vom Jomsom) // Abhandl. Geol. Bundesanst. 1982. B. 36. S. 1–63.
17. Krystyn L., Plocher B., Lobitzer H. Triassic conodont localities of the Salzkammergut region (Northern Calcareous Alps) // Anhandl. Geol. Bundesanst. 1980. B. 35. S. 61–98.
18. Krystyn L., Schäffer G., Schlager W. Der Stratotypus des Nor // Magy. allami földt. intez. evijelent. 1971. K. 54. № 2. Old. 607–629.
19. Krystyn L., Schäffer G., Schlager W. Über die Fossil-Lagerstätten in den triadischen Hallstätter Kalke der Ostalpen // Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl. 1971. B. 137. H. 2. S. 284–304.
20. Krystyn L., Schlager W. Der Stratotypus des Tuval // Magy. allami földt. intez. evijelent. 1971. K. 54. № 2. Old. 591–605.
21. Krystyn L., Schönlberger W. Die Hallstätter Trias des Salzkammergutes // Exk.-Führer Tagung Paläontol. Ges. Wien. 1972. S. 61–106.
22. Kummel B. American Triassic coiled nautiloids // US Geol. Surv. Profess. Paper. 1953. V. 250. P. 1–104.
23. Kummel B. Nautiloidea – Nautilida // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. K. Mollusca 3. Cephalopoda. Nautiloidea. N. Y., Lawrence: Geol. Soc. America–Univ. Kansas Press, 1964. P. 383–466.
24. Landman N. H. Early ontogeny of Mesozoic ammonites and nautilids // Cephalopods–present and past. Stuttgart, 1988. P. 215–228.
25. Marchand D., Tintant H. Etudes statistiques sur Pseudaganides aganiticus (Schlotheim) et diverses especes voisines // Bull. Sci. Bourgogne. 1971. V. 28. P. 111–169.
26. Mojsisovics E. Das Gebirge um Hallstatt. Th. 1. Die Mollusken-Faunen der Zlaubach- und Hallstätter-Schichten // Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien. 1873–1875. B. 6. H. 1, 2. S. 1–174.
27. Mojsisovics E. Beiträge zur Kenntniss der obertriadischen Cephalopoden-Faunen des Himalaya // Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. 1896. B. 63. S. 575–701.
28. Mojsisovics E. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke // Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien. 1902. B. 6. Abt. 1. Suppl. H. S. 175–356.
29. Silberling N. J. Pre-Tertiary stratigraphy and Upper Triassic paleontology of the Union District Shoshone Mountains, Nevada // US Geol. Surv. Profess. Paper. 1959. № 322. 67 p.
30. Tatzreiter F. Ammoniten und Stratigraphie im höheren Nor (Alaun, Trias) der Tethys aufgrund neuer Untersuchungen in Timor // Denkschr. Osterr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. 1981. B. 121. S. 1–162.

31. Zapfe H. Die Stratotypen des Anis, Tuval und Nor und ihre Bedeutung für die Biostratigraphie und Biostratonomie der alpinen Trias // Magy. allami földt. intez. evijelent. 1971. K. 54. № 2. Old. 579-590.

Институт геологии и геофизики  
Новосибирск

Поступила в редакцию  
21.XI.1989

SOBOLEV E. S.

**MORPHOLOGY, SYSTEM AND EVOLUTION OF CLYDONAUTILACEAE  
(NAUTILOIDEA)**

The superfamily Clydonautilaceae is revised and raised to the rank of a suborder on the basis of the following morphological characters: highly differentiated suture, unique (within Nautilida) siphuncle with annular siphonal deposits and unusually small embryonic shell.