

**2р. 80 к.**

# СПРАВОЧНИК

## ПО СИСТЕМАТИКЕ ИСКОПАЕМЫХ ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО • НАУКА •



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ  
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ  
"ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ  
ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ"

СПРАВОЧНИК  
ПО СИСТЕМАТИКЕ  
ИСКОПАЕМЫХ  
ОРГАНИЗМОВ  
(таксоны отрядной  
и высших групп)

Ответственные редакторы  
академик *Л. П. Татаринов*,  
доктор биологических наук *В. Н. Шиманский*



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"  
*Москва 1984*

**Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп).**  
М.: Наука, 1984 г. 224 с.

Справочник по систематике ископаемых беспозвоночных, позвоночных и растений на уровне классной и отрядной групп. Основное внимание уделено данным, опубликованным в многочисленных зарубежных и отечественных работах после выхода в свет руководства "Основы палеонтологии" и многотомных американской и французской сводок, но имеются краткие сведения и по истории становления систематики крупных групп.

Для палеонтологов, геологов.

Табл. 3, библиогр. 641 назв.

#### Авторы:

О.В. Амитров, Ю.А. Арендт, Г.А. Афанасьева, И.С. Барсков,  
Н.Г. Беляева, В.В. Држиц, К.Ю. Еськов, А.И. Жамойда, А.П. Жузе,  
Е.Д. Заклинская, А.Б. Ивановский, Д.Л. Кальо, И.Н. Мананков,  
С.В. Мейен, И.П. Морозова, Е.И. Мягова, Л.А. Невеская,  
Л.И. Новицкая, А.П. Расницын, А.Ю. Розанов, А.П. Скабичевский,  
А.Н. Соловьёв, М.Н. Соловьева, Я.И. Старобогатов, В.А. Сысоев,  
Л.П. Татаринов, Б.А. Трофимов, Н.Е. Чернышова, В.Н. Шиманский,  
М.А. Шишкин, С.И. Шуменко

#### Рецензенты

А.Г. Пономаренко, И.А. Михайлова

### СПРАВОЧНИК ПО СИСТЕМАТИКЕ ИСКОПАЕМЫХ ОРГАНИЗМОВ (таксоны отрядной и высших групп)

*Утверждено к печати  
Палеонтологическим институтом Академии наук СССР  
Научным советом по проблеме "Пути и закономерности  
исторического развития животных и растительных организмов"*

Редактор издательства Д.В. Петрова  
Художник А.А. Лукьяченко. Художественный редактор И.Ю. Нестерова  
Технический редактор Н.А. Торгашова. Корректор В.П. Крылова

Набор выполнен в издательстве  
на электронной фотонаборной системе

ИБ N 27766

Подписано в печать 02.10.84 Т—19814. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>  
Бумага офсетная N 2. Гарнитура Таймс. Печать офсетная  
Усл.печ. л. 14,0. Усл.гр.-отт. 14,3. Уч.-изд. л. 18,3  
Тираж 1300 экз. Тираж зак. 1740. Цена 2р. 80к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП—7, Москва В—485, Профсоюзная ул., д. 90  
Ордена Трудового Красного Знамени 1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград В—34, 9-я линия, 12

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая читателю книга, составленная большим коллективом авторов в соответствии с планом комиссии по систематике и филогении Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов", является кратким справочником состояния систематики ископаемых беспозвоночных, позвоночных и растений на конец 70 — начало 80-х годов. Последними сводками, в которых эти вопросы были рассмотрены достаточно подробно, являются французский многотомник "Traité de Palaeontology" американское руководство "Treatise on invertebrate paleontology" и отечественные "Основы палеонтологии". Однако со времени опубликования этих работ прошло довольно много времени, появилось значительное число работ по разным группам, в которых систематика этих групп была уточнена, а иногда и основательно пересмотрена. Правда, начало выходить второе издание "Treatise on invertebrate paleontology", однако оно включает только материалы по беспозвоночным. Для широкого круга читателей необходим достаточно краткий, но в то же время полный справочник. Он полезен как начинающим специалистам по той или иной группе, так и преподавателям палеонтологии, а также зоологам и ботаникам в разных высших учебных заведениях.

Включить в одну книгу данные о таксонах всех рангов, начиная с рода и кончая классом, физически невозможно. Мы ограничились обзором таксонов только самых высших рангов — от подотряда до класса как наиболее дискуссионных и особенно важных для понимания общего хода исторического развития органического мира. Только в тех случаях, когда становление систематики на уровне отрядной группы непонятно без изложения материала по семейственной группе, допускалось перечисление надсемейств. Как правило, в очерках приводятся краткие данные по истории становления систематики группы. В большинстве случаев исторические обзоры не сопровождаются ссылками на литературу, указывается только автор той или иной систематической комбинации и год ее публикации. В случае необходимости эту литературу можно выяснить в соответствующих томах "Основ палеонтологии". Основная часть главы по каждой группе посвящена систематике, предлагаемой в указанных выше руководствах, и детальному обзору работ, опубликованных после этих сводок. Сопровождать сведения о системах групп диагнозами таксонов было невозможно; когда это

необходимо, в тексте указаны основные особенности групп, важность их для понимания систематики и т.д. Исключением являются только иглокожие, система которых очень сильно изменена в последних зарубежных сводках.

В приложении к этой главе приведены диагнозы всех классов иглокожих. В связи с разным объемом самих групп и большим или меньшим числом предложенных для этой группы систем объем разных глав оказался различным. Все разделы по позвоночным весьма сильно превышают разделы по беспозвоночным, главу по высшим растениям пришлось писать в виде единого связного очерка и т.д. Попытка "подогнать" все разделы под абсолютно единый стиль изложения принесла бы только вред. К сожалению, по разным причинам в справочнике нет разделов о некоторых группах, представляющих для палеонтологов определенный интерес: губках, ракообразных, высших рыбах — телеостеях. Крупным классам посвящены, как правило, отдельные очерки. Небольшие группы — многочисленные классы древних иглокожих, ряд классов моллюсков включены в соответствующие общие разделы по моллюскам и иглокожим. Все необходимые сведения об этих классах читатель там найдет.

В конце справочника помещен перечень (в алфавитном порядке) названий таксонов группы типа, предложенных разными исследователями для животных организмов. Нам кажется, что такой список представляет интерес для палеонтологов и неонтологов, так как нигде больше такого единого перечня нет и составление его потребовало упорного и кропотливого труда. Как бы продолжением названий группы типа является и небольшой раздел, о проблемах номенклатуры высших таксономических категорий. Обязательные окончания для этих групп, т.е. приведенные в "Международном кодексе зоологической номенклатуры", отсутствуют, однако унификация таких окончаний желательна. Представлялось целесообразным дать читателям познакомиться с работами, проводимыми в этом направлении.

К справочнику приложен большой список литературы. В него включены только наиболее интересные и важные (с точки зрения составителей разделов) работы преимущественно конца первой и второй половины нашего столетия. В составлении справочника принял участие большой коллектив авторов. Введение, список названий, предложенный разными авторами для таксонов группы типа, а также о проблемах номенклатуры высших таксономических категорий написаны Я.И. Старобогатовым, разделы по фораминиферам — М.Н. Соловьевой, радиоляриям — А.И. Жамойдой, археоциатам — А.Ю. Розановым, афросальпингатам и рецептакулитам — Е.И. Мягковой, кишечнополостным — А.Б. Ивановским, общему обзору моллюсков — В.Н. Шиманским, двустворкам — Л.А. Невесской, брюхоногим — О.В. Амитровым, головоногим — В.В. Друщице и В.Н. Шиманским, хиолитам — В.А. Сысоевым, брахиоподам — Г.А. Афанасьевой и И.Н. Мананковым, мшанкам — И.П. Морозовой, трилобитам — Н.Е. Чернышевой, хелицерным — К.Ю. Еськовым, насекомым — А.П. Расницыным, обзору иглокожих и морским ежам — А.Н. Соловьевым, морским лилиям —

Ю.А. Арендтом, морским звездам — Н.Г. Беляёвой, граптолитам — Д.Л. Кальо, конодонтам — И.С. Барсковым, бесчелюстным и челюстноротым — Л.И. Новицкой, батрахоморфным лабиринтодонтам — М.А. Шишкиным, пресмыкающимся — Л.П. Татариновым, млекопитающим — Б.А. Трофимовым, диатомовым водорослям — А.П. Жузе и А.П. Скабичевским, кокколитофоридам — С.И. Шуменко, высшим растениям — С.В. Мейеном, спорам и пыльце — Е.Д. Заклинской.



## ВВЕДЕНИЕ

Неверно было бы думать, что систематика (а точнее, систематическая биология, включающая и систематику в узком смысле, и филогенетику) служит для удобства описания и каталогизации органического мира — для этого был-бы гораздо удобнее алфавитный каталог (аннотированный надлежащим образом). Столь же неверна мысль, что эта отрасль биологии нужна для идентификации организмов — для этого были бы гораздо удобнее хорошие определительные таблицы, которые, как известно, являются только прикладным результатом систематики. Систематика в узком смысле нужна для выяснения естественной системы, т.е. некоего сложного закона природы, позволяющего по положению в этой системе предсказывать возможно более полно и точно неизвестные нам свойства живых организмов. Филогенетика, давая конкретное описание эволюции организмов, поставляет обширный фактический материал для обоснования закономерностей эволюционного процесса. Эти два обстоятельства обеспечивают неизбежность неограниченного прогресса систематической биологии.

Всякий прогресс науки состоит прежде всего из возникновения научных проблем и их решения. Естественно, что и перед систематической биологией стоят в настоящее время многочисленные и весьма трудно разрешимые проблемы, от которых зависит и решение практически важных биостратиграфических вопросов и общее понимание хода эволюции органического мира на Земле. Широко известно, что органический мир делится на две главные категории — царства растений и животных. В последнее время к ним стали добавлять прокариот (микроорганизмы) и вирусы, считаясь с тем обстоятельством, что разделение на животных и растения появилось после возникновения типичной (т.е. имеющей настоящее ядро) клетки. Однако именно тут систематическая биология вступает в некоторое противоречие с возможностями изучения объектов, основанными прежде всего на научной подготовке или, проще, специализации исследователей. Научные знания стали столь обширными, что уже нельзя быть просто биологом или даже палеонтологом, а приходится быть или зоологом, или ботаником (соответственно или палеозоологом, или палеоботаником), а чаще всего — специалистом по какой-нибудь достаточно ограниченной и конкретной группе живых организмов. Это, в свою очередь, привело к тому, что

деление на животные и растения в значительной мере перестало быть систематическим. Эти понятия теперь, скорее, имеют экологический смысл (автотрофы или гетеротрофы), включающий, кроме того, определенные элементы научной традиции (грибы по традиции относятся к растениям, несмотря на то, что они гетеротрофы, а гетеротрофные жгутиконосцы — збри — вообще почти забыты и зоологами, и ботаниками. В то же время эти две обширные категории живых организмов — животные и растения — сохраняют таксономический ранг высших таксонов биологической систематики (царств). Отсюда вытекает первейшая проблема современной систематической биологии — выяснение филогенетических взаимоотношений животных и растений и построение естественной системы низших представителей этих обширных таксономических групп (т.е. системы низших эукариотных организмов).

Низшие растения по систематике, принятой у ботаников, делятся на 15 высших таксонов — отделов (не считая, разумеется, прокариотных организмов). Если к этому добавить мохообразные и архегоннальные (иногда разделяемые на отделы несколько более дробно), то получается 17—19 отделов, составляющих вместе растительное царство. Из них 7—9 закономерно оставляют после гибели твердые части, так или иначе сохраняющиеся в ископаемом состоянии. Остальные сохраняются единично и нерегулярно при особо благоприятных обстоятельствах. Многоклеточные животные делятся на 22-25 типов (таксоны, по рангу равноценные ботаническим отделам), из которых 11—12 имеют скелетные образования, закономерно сохраняющиеся в ископаемом состоянии.

Одноклеточные (одно- и многоядерные) организмы в систематическом отношении еще более запутаны и различные авторы выделяют в этой группе (подцарство простейших) от 6 до 9 типов (Levine et al., 1980; Крылов и др., 1980). При этом жгутиконосцы зоологической системы (какой бы ранг им не придавался) соответствуют сразу 12 отделам ботанической системы и, кроме того, включают некоторое число групп, производных от каких-то из этих 12 отделов. Примерно то же следует сказать и о саркодовых, которые объединяют производных от каких-то из 14 отделов низших растений (ботанической системы). Остальные группы одноклеточных животных в этом отношении более "благополучны", так как представляют собой монолитные группы, явно монофилетичные по своему происхождению. Если к этому добавить, что филогенетические взаимоотношения фотосинтезирующих организмов выяснены несравненно лучше и хорошо обоснованы данными по ультраструктуре клетки и биохимической эволюции пигментов, то неизбежен вывод, что со временем придется размещать гетеротрофные группы одноклеточных организмов на филогенетическом древе автотрофов. Такова основная проблема современной систематической биологии.

Наряду с этой основной проблемой существует множество проблем разного ранга, касающихся филогенетических отношений отдельных групп и их системы. Особенно много их поставляют находки ископаемых остатков организмов кембрия и позднего докембрия.

Существует обширный список "проблематичных" организмов, описанных как биологические виды из отложений этого времени, систематическое положение которых до сих пор остается абсолютно неясным. Этой ясности нет и в отношении некоторых крупных и хорошо очерченных групп. Такую группу, как археоциаты, сближают (руководствуясь поверхностным сходством скелета и размерами) с губками. Однако многолетние и многократные попытки связать эти группы кончились полной неудачей. А есть ли серьезные доказательства, что археоциаты — многоклеточные организмы, а не многоядерные одноклеточные, подобные ведущим тот же самый образ жизни ксенофиофориям? Столь же неясен вопрос и о систематическом положении хиолитов. Одни их относят к моллюскам, наивно считая, раз есть известковая раковина определенной кристаллической структуры, значит, непременно это моллюски. Другие сближают с сипункулидами, столь же необоснованно считая, что раз есть извитой кишечник с передним анусом, значит, непременно близко к сипункулидам. И таких групп можно назвать достаточно много: стеноотекоиды, соаниты и др. Это вовсе не означает, что проблемы подобного рода возникают только в отношении вымерших групп организмов. Ныне живущая группа — губки — всегда считается принадлежащей к многоклеточным животным, хотя и несколько обособленной от остальных представителей этого подцарства. Аргументация тут совершенно очевидна и, казалось бы, предельно убедительная — многоклеточность, сложное личиночное развитие и т.д. Однако анализ некоторых ультраструктурных особенностей клеток губок не позволяет отвергать и противоположное мнение, что губки, вместе с их несомненными одноклеточными родичами — воротничковыми жгутиконосцами — развились независимо от многоклеточных животных и общими предками тех и других могут считаться только хлорофиллоносные автотрофные празиновые водоросли.

Не менее актуальны и более мелкие проблемы систематики и филогении организмов. Достаточно устоявшийся взгляд на филогению типа моллюсков был резко поколеблен данными о строении мягкого тела моноплакофор — класса моллюсков, считавшихся до 50-х годов вымершими в раннем палеозое. Теперь эти вопросы вновь оживленно обсуждаются, причем высказываются весьма разные мнения (Миничев, Старобогатов, 1975; Pojeta, 1980).

Предлагаемая книга, конечно, не может осветить состояние всех этих проблем. Однако она в какой-то мере вводит читателя в круг современных знаний по некоторым из этих вопросов и тем самым, несомненно, будет способствовать привлечению широкого круга биологов и палеобиологов к их решению.

## ПРОСТЕЙШИЕ (Protozoa)

### ФОРАМИНИФЕРЫ (FORAMINIFERA)

Вопросы систематики фораминифер привлекают внимание исследователей уже многие десятилетия, и на истории этого вопроса можно не останавливаться<sup>1</sup>.

При разработке систематики фораминифер в качестве основных критериев в настоящее время применяются: морфологический, онтофилогенетический, эволюционный, хронологический, географический, экологический. В последние годы усиление работы по систематике фораминифер связано с возможностью использования для этих целей электронно-микроскопической техники и световых микроскопов высокого разрешения (Михалевич, 1980). При построении системы учитывается своеобразие жизненных циклов, процессов размножения, строение ядерного аппарата. Правда, по осуществленному В.А. Михалевич подсчету, из тридцати тысяч видов фораминифер лишь для тридцати имеются данные по цитологии и жизненным циклам. Однако изменения цитологии и жизненных циклов идут параллельно с изменениями скелета и в целом подтверждают правильность выделения и соподчинения крупных таксонов в существующих системах фораминифер.

Вопросы систематики фораминифер, как и вообще Protozoa, являются задачей специального комитета при Интернациональном обществе протозоологов (Honigberg, Balemuth, Bovee et al, 1964; Levine, Corliss, Cox. et al., 1979). Обсуждались они и в монографиях крупных отечественных исследователей В.П. Догеля, Ю.И. Полянского, Е.М. Хейсина (1962), А.В. Фурсенко (1978) и др.

Наиболее общепринятыми в настоящее время являются системы, изложенные А.В. Фурсенко и Д.М. Раузер-Черноусовой в "Основах палеонтологии" (1959) и А.Р. Лебlichem и Г. Таппаном в "Treatise on Invertebrate paleontology [1964].

В первом из названных изданий в пределах подкласса Foraminifera выделялись отряды: Allogromiida, Astrorhizida, Ammodiscida, Endothyrida, Fusulinida, Textulariida, Ataxophragmiida, Miliolida, Lagenida, Rotaliida, Nummulitida, Buliminida, Heterohelicida. В основу классификации были положены "характер стенки, тип строения раковины, развитие дополнительного скелета, системы каналов, устья; учитывался также адаптивный характер изменения строения раковины..." (Фурсенко, 1978, с. 137). Также учитывались онтогене-

<sup>1</sup> Общий обзор систем XIX и XX в. осуществлен М.Н. Соловьевой, 1981).

тический, геохронологический, географический и экологический критерии. В "Treatise on invertebrate paleontology" предлагались следующие таксоны: отряд Foraminiferida Eichwald, 1830; подотряды: Allogromina Loeblich et Tappan, 1961, Textulariina Delage et Herouard, 1896; Fusulinina Wedekind, 1937; Miliolina Delage et Herouard, 1896; Rotaliina Delage et Herouard, 1896.

Как отмечалось (Фурсенко, 1978), принципы, положенные в основу рассматриваемой системы, в частности придание доминирующего значения при обособлении таксонов подотрядного ранга строению стенки и недостаточное внимание к онтофилогенетическому и геохронологическому критериям, не обеспечили безусловного успеха предложенной системе.

В последующие годы рядом исследователей осуществляются частичные пересмотры системы фораминифер (Григалис, 1978; Саидова, 1975; Маслакова, 1974 и др.). Последний по времени пересмотр осуществлен В.И. Михалеви́ч (1980). Ниже нами эта система приводится полностью.

Тип Sarcodina.

Подтип Foraminifera d'Orbigny, 1826.

Надкласс Tectinifera Vialov, 1968; класс Lagynea Mikhalevich, 1980; подкласс Lagynata Mikhalevich subcl. nov; отряд Lagynida Mikhalevich, 1980; подкласс Ammoscalariata Mikhalevich, 1980; отряд Ammoscalariida Mikhalevich, 1980.

Надкласс Silicifera Vialov 1968; класс Miliamminea Mikhalevich, 1980; подкласс Ammodiscata Mikhalevich, 1980; Ammodiscida Fursenko, 1958; подкласс Miliamminata Mikhalevich, 1980; отряд Miliamminida Mikhalevich, 1980.

Надкласс Calcifera Vialov, 1968; класс Rotaliea Mikhalevich, 1980; подкласс Textulariata Mikhalevich, 1980; отряды Astrorhizida Lankester, 1885; Ammodiscoidida Mikhalevich, 1980; Hormosinida Mikhalevich, 1980, Textulariida Delage et Herouard 1896; Nourida Mikhalevich, 1980; Lituolida Lankester, 1885; Ataxophragmiida Fursenko, 1958; Schlumberginida Mikhalevich, 1980; подкласс Rotaliata Mikhalevich, 1980; надотряд Fusulinoida Wedekind, 1937; отряды Parathuramminida Mikhalevich, 1980; Endothyrida Fursenko, 1958; Fusulinida Wedekind, 1937; надотряд Milioloida Delade et Herouard, 1896; отряды Cornuspirida Jirovle, 1953; Miliolida Delade et Herouard, 1896; Orbitolitida Wedekind, 1937; Alveolinida Mikhalevich, 1980; надотряд Nodosarioida Calkins, 1926; отряды Nodosariida Calkins, 1926; Lenticklinida Wedekind, 1937; Palymorphinida Wedekind, 1937; надотряд Rotaliida Lankester, 1885; отряды Rosalinida Delage et Herouard, 1896; Rotaliida Lankester, 1885; Nummulitida Lankester, 1885; Spirillinida Gorbachik et Manturova, 1980; Orbitoidida Mikhalevich, 1980; Buliminida Fursenko, 1958; Heterochelicida Fursenko; 1958; Cassidulinida Valoshinova, 1970; Chilostomellida Lankester, 1885; надотряд Robertinoida Mikhalevich, 1980; отряды Ceratobuliminida Mikhalevich, 1980; Robertinida Mikhalevich, 1980; надотряд Carterinoida Mikhalevich, 1980; отряд Carterinida Mikhalevich, 1980; класс Globigerinea Mikhalevich, 1980; отряды Globigerinida Lankester, 1885; Hantkeninida Mikhalevich, 1980; Globorotaliida Mikhalevich, 1980.

В основу выделения крупных таксонов (вплоть до надотрядов) положен признак строения стенки (химический состав, способ упаковки кристаллов кальцита и др.). В основу выделения отрядов кладутся признаки плана строения раковины и способ навивания, причем отмечается параллелизм в процессах усложнения цитоплазмы и ее функций и роста многообразия типов скелета.

Повышение ранга Foraminifera до подтипа обоснован Михалевич своеобразием цитологических особенностей фораминифер, уровнем их специализации и эволюционной продвинутостью. В предложенной системе, как писала автор, имеется много спорных вопросов, требующих решения, но несомненно она заслуживает самого серьезного рассмотрения, так как вносит существенные изменения в существующие представления. Отметим, что недостаточный учет некоторых критериев и неполнота цитологических данных, на наш взгляд, ответственны за излишнюю дробность системы и за спорные решения по оценке рангов и объемов таксонов.

Остра и проблема определения величины филетических расстояний, проблема ранжировки филетического разрыва и определения таксономического "веса" признаков. Однако построение системы с использованием онтофилогенетического, эволюционного, геохронологического и экологического критериев в целом осуществлено с достаточно высокой степенью корректности. Следует отметить, что все новые данные, полученные в процессе накопления фактических материалов за последние десятилетия, привели лишь к перестройкам системы, к переоценке рангов и состава ранее известных таксонов, но не к выделению принципиально новых групп высшего ранга.

#### РАДИОЛЯРИИ (RADIOLARIA)

Первые радиоларии были замечены в начале XIX в. среди других современных планктонных организмов В.Г. Тезелнусом — участником экспедиции И.Ф. Крузенштерна и Ю.Ф. Лисянского. В дальнейшем они были заново открыты дважды: Х. Эренбергом на ископаемом материале — в третичных отложениях о-ва Барбадос и С.В. Мейеном на современном материале.

В 1838 г. Х. Эренберг назвал эти организмы Polycystina, разделив их на два отряда, и не причислил их к простейшим. Название Radiolaria ввел в 1858 г. И. Мюллер для группы, объединяющей Thalassicolla, Polycystina и Acanthometra и входящей в подкласс простейших — Rhizopoda.

Первая научная систематика была разработана Э. Геккелем в 1887 г. Класс Radiolaria был разделен на два подкласса: Porulosa (отряды—"легионы" Spumellaria и Acantharia) и Osculosa (отряды—"легионы" Nassellaria и Phaeodaria). В "Основах палеонтологии" (1959) радиолариям был присвоен ранг подкласса и к четырем перечисленным отрядам добавлен отряд Sticholnchea.

В проекте новой классификации Protozoa, подготовленной специальным комитетом Международного конгресса протозоологов

(Levine et al., 1979), в рамках типа *Sarcomastigophora* предусмотрен надкласс *Actinopoda* Calkins, 1909, состоящий из четырех классов: *Acantharea* Haeckel, 1881; *Polycystinea* Ehrenberg, 1838 (отряды *Spumellarida* Ehrenberg, 1875 и *Nassellarida* Ehrenberg, 1875); *Phaeodarea* Haeckel, 1879 и *Heliozoa* (включая *Sticholonchea*) Haeckel, 1866.

М.Г. Петрушевская (1981) предложила в надклассе *Actinopoda* классы *Heliozoa* и *Radiolaria*, разделив последний на два подкласса — *Acantharia* и *Euradiolaria*, состоящий из надотрядов *Phaeodaria* и *Polycystina* (отряды *Collodaria*, *Albaillellaria*, *Sphaerellaria* и *Nassellaria*).

С.С. Шульман и В.В. Решетняк (1980), проанализировав результаты последних исследований аксоподиальной системы у разных групп простейших, пришли к выводу, что *Actinopoda* является искусственной группировкой. Они предложили в рамках типа *Sarcomastigophora* Dujardin, 1938 выделить 9 подтипов, среди которых подтип *Heliozoa* (исключив *Sticholonchea*), подтип *Taxopoda* Fol, 1883 с единственным классом *Sticholonchea* Petrushevskaja, 1977 и подтип *Radiolaria* Müller, 1858 с классами *Polycystinea* и *Phaeodaria*. Акантрий авторы рассматривают в качестве самостоятельного типа подцарства *Protozoa*—*Acantharea* Müller, 1855; emend. Reschethjak (без *Actinelida* Haeckel, 1855).

*Acantharia* и *Sticholonchea* не встречены в ископаемом состоянии; представители *Phaeodaria* найдены лишь в единичных экземплярах в миоценовых отложениях, а их систематика основана исключительно на изучении современных фаун. Поэтому рассмотрим систематику лишь собственно радиолярий или полицистин. Классификация их в начале (Э. Геккель) была построена на особенностях симметрии внешнего скелета, состоящего из кремнезема, с учетом строения центральной капсулы. На этом основании в "Основах палеонтологии" (1959) отряд *Spumellaria* состоял из подотрядов *Sphaerocollidae* (скелет из отдельных или спаянных игл), *Collodaria* и *Polycyttaria* в систематике Ж. Дефляндра), *Sphaeroidea*, *Prunoidea*, *Discoidea* и *Largoidea* (скелеты сфероидные или дисковидные). Исключительно по типу симметрии скелета А.И. Жамойда и Г.Э. Козлова (1971) объединили три последних таксона в подотряд *Spyrozo-nidea*, а сфероидей именовали *Actinoidea*. Правомерность такой группировки была отмечена и ранее на основе изучения нуклеоаксоподиального аппарата (Hollande, Enjume, 1960).

М.Г. Петрушевская (Petrushevskaja, 1975) разделила отряд *Sphaerellaria* на четыре надсемейства: *Hexastylinoidea*, *Halimmoidea*, *Lithelioidea* и *Spongodiscoidea*, выделив в их составе в целом 12 семейств. Группировка семейств и родов существенно отличается от традиционной, принятой палеонтологами. Более удачным (или удобным для палеонтологов) представляется новый вариант системы отряда на уровне семейств (Петрушевская, 1979). Систему спумеллярий, предложенную В. Риделем (Riedell et al., 1967), нельзя признать доработанной, поскольку в 11 выделенных семействах не все равноценны, а равноценные таксоны не группируются в более высокие по рангу.

Трудно объяснимая исключительная консервативность родов сфереллярий (в системе Э. Геккеля) была в какой-то мере устранена находкой у палеозойских представителей внутренней спиккулы, позволивший выделить семейства *Entactiniidae* Riedel (1967) и *Polyentactiniidae* Nazarov (Назаров, 1975). Возможно, что оба указанных семейства следует объединить в новое надсемейство, имея в виду их значение в палеозое и точно энтактиниды могли быть предками не только сфероидей, но и некоторых дискоидей и ларкоидей (по Геккелю). Пруноиды Э. Геккеля рядом исследователей включались в *Sphaeroidea* (Deflandre, 1953; Riedel et al., 1967).

Отряд *Nassellaria* в "Основах палеонтологии" (1959) подразделялся на три подотряда: *Nassoidea* (без скелета), *Plectellaria* (скелет в виде спиккулы, иногда сложной) и *Cyrtellaria*, (с хорошо развитым пористым скелетом, обычно вытянутым по оси вращения). Из трех семейств этого подотряда в ископаемом состоянии известно только одно — *Cyrtoidae*. Оно разделялось на подсемейства по числу камер и наличию отростков (игл). В результате изучения устройства цефалиса (начальной камеры скелета) выявилась непредставительность признака количества камер, что было учтено частично в классификации Риделя (1967) и Петрушевской (Petrushevskaja, Kozlova, 1972), примененной для большинства палеогеновых и некоторых меловых радиолярий. Последний автор предлагает разделение циртоидей (подотряд *Cyrtida*) на надсемейства *Eucyrtidioidea*, *Capnobotryoidea* и *Plagioacanthoidea*. Группировка семейств и родов существенно отличается от традиционной, принятой палеонтологами.

Отряд *Albaillelaria* Deflandre, 1953 (по Б.Б. Назарову — подотряд) характеризуется гетерополярным скелетом, построенным из строго стабилизированных игл и их отростков. Представители отряда известны только в палеозое.

Практически идентичная система радиолярий на уровне отрядов признается палеонтологами и неонтологами. Более или менее сходно понимаются признаки родов, если они встречаются в ископаемом состоянии и обитают в современных океанах. В то же время группировки родов — подсемейства, семейства, надсемейства, предложенные неонтологами на основе изучения тонкого строения внутреннего скелета и тем более строения аксоподий, на палеонтологическом материале чаще всего не применимы, в особенности при изучении скелетов в шлифах. Большинство палеонтологов используют в систематике особенности симметрии "внешнего" скелета, по возможности учитывая строение внутреннего скелета.

Особенности устройства нуклеоаксоподиального аппарата и тесно связанный с ним внутренний скелет, а также общий план симметрии "внешнего" скелета являются признаками высших таксонов: от отряда до надсемейства. Особенности симметрии "внешнего" скелета составляют признаками семейства и подсемейства; детали скелета, не относящиеся к симметрии, являются родовыми и видовыми признаками (Жамойда, 1975).

Основными проблемами систематики радиолярий являются следующие: а) выявление предков мезозойских отрядов (насселлярии и



часть спумеллярий) в палеозое, что позволит уточнить соотношение крупных таксонов в общей системе; 2) выявление корреляций признаков "внешнего" скелета с внутренним скелетом и строения "мягкого тела", что позволит приблизить системы, используемые неонтологами и большинством палеонтологов.

В последние годы неожиданно всплыла номенклатурная проблема, поскольку некоторые исследователи и упомянутый выше комитет МКП предложили, основываясь на приоритете, заменить название *Radiolaria* названием *Polycystina*. Однако, учитывая, что последнее практически не употреблялось в течение более 100 лет, а первое название широко вошло в научную литературу по зоологии, палеонтологии, стратиграфии, литологии, общей геологии и др., следует сохранить его как таксон—надотряд, объединяющий четыре выше охарактеризованных отряда.

### АРХЕОЦИАТЫ (*Archaeocyatha*)

История создания системы археоциат начинается с Тэйлора (Taylor, 1910), впервые сгруппировавшего известные тогда роды в семейства. Фактически Тэйлор, несмотря на достаточно ограниченный материал, заложил основу представлений о современных подотрядах *Dokidocyathina*, *Vologd.*, 1957, *Ajascicyathina*, *Bedf.*, 1939, *Coscipocyathina* *Zhur.*, 1955 и т.д., приняв за основу строение интерваллума (присутствие или отсутствие тех или иных элементов), как это делают современные исследователи археоциат (Журавлева, 1960; Debreppe, 1964; Розанов, 1973).

В предвоенное время существенное значение на развитие представлений о систематике археоциат оказали работы А.Г. Вологодина (1931, 1932, 1940 а, б), Бедфордов (R. and J. Bedford, 1939) и Окулич (Okulitch, 1935), описавших прежде всего много новых структур и соответственно огромное количество новых таксонов. Именно этим исследователям принадлежит заслуга разграничения правильных и неправильных археоциат. В те же годы вышли работы Тина (Ting, 1937) и Симона (Simon, 1939), посвященные систематике археоциат. Располагая небольшим материалом, оба автора шли по пути создания формальной периодической системы. И хотя эти работы не сыграли заметной роли в истории становления представлений о системе группы, они вместе с тем были предвестниками современных тенденций в разработке системы археоциат. Позднее логическим продолжением этих идей была работа П.С. Краснопеевой (1955).

В 40—50-е годы была создана еще большая серия разных вариантов классификаций археоциат (Вологдин, 1940а, 1956, 1961; Okulitch, 1943, 1955; Краснопеева, 1955; Журавлева, 1955, и др.), в которых продолжались поиски наиболее логичного варианта. В результате они завершились двумя крупными сводками с принципиально различными классификациями (Журавлева, 1960, Вологдин в "Основах палеонтологии" 1962).

Не останавливаясь на разборе работ этого периода, который дан в трудах Журавлевой (1960), Вологдина (1962), Дербени (Derbene, 1964) и Розанова (1973), отметим, что систематика, данная в "Основах палеонтологии", в дальнейшем так и не была использована ни одним исследователем, в то время как работа Журавлевой легла в основу современного понимания системы археоциат.

И.Т. Журавлева в типе *Archaeocyathi* (тип установлен Вологдиным в 1937 г.) выделяет класс настоящих археоциат — *Euarcheocyathi* Zhur., 1960, который делится на два подкласса: *Regulares* Vologd., 1937 и *Irregulares* Vologd., 1937 (ранее в разных работах они рассматривались то в ранге класса, то подкласса).

Подкласс *Regulares* делится на два отряда: *Monocyathida* Okulitch, 1935 и *Ajascyathida*, Bedf. 1939, различия между которыми в отсутствии внутренней стенки у *Monocyathida*. В отряде *Monocyathida* выделялись только два семейства, в то время как в отряде *Ajascyathida* выделялись соответственно подотряды, надсемейства, семейства и т.д. (кроме *Dokidocyathina*, где надсемейства не выделяются). Отряд *Ajascyathida* состоял из 4 подотрядов: *Dokidocyathina* Vologd., 1957 (в интерваллуме только стержни), *Ajascyathina* Bedf., 1939 (в интерваллуме. — перегородки), *Nochoroicyathina* Zhur., 1956 (перегородки и гребенчатые днища) и *Cosciniocyathina* Zhur., 1955 (перегородки и нормальные днища). Кроме того, здесь же рассматривается группа *Incerti ordinis* археоциат с днищами, но без перегородок (семейство *Putapocyathidae*, роды *Putapocyathus* и *Aptocyathus*).

Подкласс *Irregularis* делится на три отряда — *Rhizacyathida*, Zhur., 1955 (одностенные археоциаты без интерваллума), *Archaeocyathida* Okulitch, 1935 (двустенные археоциаты со стерженьками, тениями, днищами в интерваллуме) и *Syringocnematida* Okulitch, 1935 (с трубками). В подклассе *Irregularis* рассмотрены также группы *Incerti ordinis* — семейство *Vesiculoidae* Vologd. и *Szeczyathidae* Vologd. Отряд *Rhizacyathida* делился сразу на семейства, в составе отряда *Syringocnematida* выделялось только одно семейство, а отряд *Archaeocyathida* состоял из двух подотрядов: *Archaeocyathina* Okulitch, 1935 (в интерваллуме стержни или тении) и *Archaeosyconina* Zhur., 1950 (присутствуют также и днища).

Следует отметить чрезвычайную неравномерность изучения *Regularis* и *Irregularis*. Если по первому подклассу было опубликовано много десятков работ, то по второму — единицы. Изученность этих двух подклассов просто не соизмерима, и поэтому целесообразно дальнейшие изменения в систематике этих двух подклассов рассмотреть отдельно.

Подкласс *Regulares*. В 1964 г. И.Т. Журавлева (Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964) выделяет в составе отряда *Monocyathida* подотряд *Capsulocyathina*, для представителей которого характерна мешковидная форма кубка, наличие эксцентричной внутренней стенки, которая плавно переходит в наружную (без пельты), и отсутствие скелетных элементов под стенками. Таким образом, отряд *Monocyathida* стал включать в себя два подотряда. Основная масса типичных конических и цилиндрических одностенников стала рассматри-

ваться как подотряд *Monocyathina*. Позднее О.Г. Окунева (1969) выделяет в этом же отряде подотряд *Clobosocyathina*, характерным отличием представителей которого от представителей *Capsulocyathina* является присутствие пельты. Подотряды отряда *Monocyathida* делятся на семейства.

Долгое время не находили своего места двустенные археоциаты с днищами и их ранг менялся от семейственного до отрядного. Однако после исследований К.Н. Конюшкова (Журавлева, Конюшков, Розанов, 1964) стало ясно, что подотряд (но не отряд) *Putarasyathina* Vologd., 1962 имеет право на существование, и он был помещен в отряд *Ajacyathida*. Не исключено, что часть форм, отнесенных к этому подотряду, может оказаться принадлежащими к подклассу *Yrgularis*.

Таким образом, в настоящее время в отряде *Monocyathida* выделяется три подотряда: *Monocyathina* Okulitch, 1935, *Capsulocyathina* Zhur., 1964 и *Globosocyathina* Okuneva, 1969, а в отряде *Ajacyathida* пять подотрядов: *Putarasyathina*, Vologd., 1962, *Dokidocyathina*, Vologd., 1957, *Ajacyathina*, Bedf., 1939, *Nochorocyathina* Zhur., 1956 и *Coscipocyathina* Zhur., 1955. Уже к 1973 г. (Розанов, 1973) во всех подотрядах выделены надсемейства и семейства, причем вся система построена по одному принципу: надсемейства выделены по строению наружной стенки, а семейства — внутренней.

Именно этот принцип равнозначного определения таксономического значения признаков во всех параллельно развивавшихся группах в сочетании с анализом гомологических серий позволил стабилизировать систематику археоциат (по крайней мере подкласса *Regularis*). Интересно, что созданная система удивительно согласуется с данными по онтогенезам и пространственно-временного распространения таксонов. Поэтому система археоциат, несмотря на ее внешнюю формальность, может оказаться гораздо более естественной, чем это кажется на первый взгляд. Конечно, не следует забывать, что это, вероятно, связано с очень низкой биологической организацией самой группы.

Несмотря на то, что изложенная система принята всеми исследователями как нашей страны, так и за рубежом, остается ряд сложных вопросов, требующих дополнительных исследований. Это в первую очередь вопрос о значении гребенчатых днищ и о подотряде *Nochorocyathina*. С момента выделения подотряда *Nochorocyathina* (Журавлева, 1955) и по настоящее время возникают сомнения в таксономической ценности гребенчатых днищ и реальности существования этого подотряда. Такие представления базируются на следующих соображениях: 1) в онтогенезе гребенчатые днища возникают значительно позже других скелетных элементов; 2) очень часто (но не всегда) формы с гребенчатыми днищами и без них, но имеющие в остальном тождественную морфологию, встречаются совместно; 3) как правило, среди десятков изучаемых экземпляров одного вида без гребенчатых днищ могут быть обнаружены единичные экземпляры с гребенчатыми днищами (или псевдоднищами, которые трудно отличить от гребенчатых).

В последнее время существует тенденция к объединению *Ajaci-*

cyathina и Nochorocyathina. Однако на пути безусловного объединения Ajacicyathina и Nochorocyathina стоят и серьезные трудности. По крайней мере две группы фактов не позволяют сделать это безоговорочно. Во-первых, это данные по онтогенезу некоторых Nochorocyathina, когда в начальной стадии наблюдаются непористые и практически непористые перегородки, не характерные для взрослых экземпляров. Такое явление наблюдается, например, у *Lencyathus lenaicus* (Розанов, 1973) и свидетельствует, скорее, о глубоком параллелизме в развитии самостоятельных групп (Nochorocyathina, Ajacicyathina), когда у одной группы некоторые возможности проявились лишь в онтогенезе. Вторая группа факторов связана со стратиграфическим распространением некоторых родов. Например, роды *Aldanocyathus* и *Robustocyathus* существуют параллельно, начиная с верхов зоны *A. sunnaginicus* (Томмотского яруса), в то время как виды рода *Nochorocyathus* с одним рядом пор на внутренней стенке (аналогичных *Robustocyathus*) появляются лишь с аттабанского яруса.

Не менее важен вопрос о конструкции подотряда *Coscincocyathina*. Морфологически в пределах подотряда выделяется ряд различных групп по соотношению днищ со стенками. Данные онтогенеза, пока очень малочисленные, показывают, что есть формы, у которых днища закладываются позднее перегородок, и формы, у которых днища закладываются много ранее перегородок. Таким образом, не исключена возможность, что подотряд *Coscincocyathina* гетерогенен и может расчлениваться на два или даже более подотрядов.

Подкласс *Irregularis*. В 1962 г. К.Н. Конюшков выделяет отряд *Kazakhstanicyathida* в составе одного семейства и одного рода. Эти археоциаты имеют одну стенку, днища и некоторое количество стерженьков. Материал, описанный Конюшковым, крайне беден и фрагментарен, повторить его пока не удалось, поэтому реальность существования такого отряда вызывает у исследователей определенные сомнения. В "Treatise on invertebrate paleontology" (1972) указывается на невалидность рода *Rhizacyathus* и на этом основании отряд *Rhizacyathida* Zhur., 1955 переименовывается в *Thalassocyathida* Vologd., 1962. Однако не все ясно и с родом *Thalassocyathus* и, вероятно, будут новые перемены в номенклатуре.

Гораздо более серьезные изменения происходят в самое последнее время, когда все более и более стали очевидными глубокие различия между неправильными археоциатами с тениями и стерженьками в интерваллуме. Это отчетливо проявляется не только в морфологии, но и в онтогенезе.

В 1982 г. В.Д. Фонин (Граница кембрия и докембрия..., 1982) предлагает выделять самостоятельный отряд *Archaeosyconida* в составе трех подотрядов *Chouberticyathina* Debrenne, *Archaeosyconina* Zhur. и *Dictyocyathina* Vologd., выделявшихся и ранее в ранге отрядов или подотрядов. Подкласс *Irregularia* состоит теперь из четырех отрядов. При рассмотрении системы *Irregularia* также необходимо отметить главные нерешенные проблемы. Одна из них — глубина различий между тенияльными и стерженьковыми архео-

циями. Если эти различия приведут нас к выделению самостоятельных классов — Irregularia и "Dictionalia", то и вопрос о самостоятельности чем-то разных одностенников в ранге отрядов встанет очень остро. Другой крупнейший вопрос — о таксономическом значении дннш, сейчас решается разными исследователями по-разному. И, наконец, крайне интересен вопрос о глубине морфологического параллелизма между Regularia и Irregularia, от которого зависит дальнейшее направление развития представлений о систематике неправильных археоциат.

Выше мы касались рассмотрения современного состояния систематики настоящих археоциат (Euarchozoa). Однако, как положение самих археоциат долгое время понималось по-разному в системе, так и к археоциатам присоединялись различные морфологически сходные группы.

За последние четыре-пять десятилетий достаточно утвердилось представление о том, что археоциаты — самостоятельный тип животных, по организации близкий к губкам. Однако в самые последние годы появилось представление о принадлежности их вместе с рядом других групп (афросальпингоиды, соаниты, рецептакулиты и т.п.) к самостоятельному царству, названному Archaeata (Журавлева, Мягкова, 1970, 1972, 1981). Губки при этом не включены в состав Archaeata. Авторы акцентируют внимание на общий план строения этих групп и единство их микроструктуры. В царстве Archaeata (Журавлева, Мягков, 1981; Мягкова, 1981), таким образом, выделяются тип Euarchozoa с двумя подтипами Euarchozoa и Aphrosalpingata и тип Receptaculita Мягкова, 1981 с двумя классами Soanitida Мягкова, 1981 и Receptaculitida Мягкова, 1981. Особняком в царстве стоит класс Radiozoa Debréne, G. Termier et H. Termier, 1971. Эта интересная идея, однако, встречает ряд затруднений. Во-первых, не все группы имеют одинаковую так называемую гипидиоморфную микроструктуру, которую, кстати, имеют и водоросли Eriphyton, Renalcis и др., а во-вторых, совершенно аналогичный план строения имеют некоторые заведомые губки, сфинктозоа и др.

Обнаружение одной микроструктуры у археоциат, афросальпингоид, крибрициатид и синезеленых (?) и красных (?) водорослей наводит на мысль, что или археоциаты это тоже водоросли или, что по-видимому, более вероятно, механизмы карбонатоотложения ряда водорослей, как и скелетообразования безтканевых Metazoa (или Archaeata) очень сходны.

Сложно оказалось интерпретировать полученные результаты по крибрициатидам. А.Г. Вологдин (1932) считал сначала крибрициатиды личинками археоциат. Позднее (Вологдин, 1964) он выделил эти образования в самостоятельный класс в типе археоциат, а Т.В. Янкаускас (1965) считал их самостоятельным типом, не имеющим отношения к археоциатам. Позже М. Глесснер сравнивает их с полихетами. Затем И.Т. Журавлева снова приходит к мысли о возможности интерпретации их как особой формы существования археоциат или как планктонной их стадии. Не имея возможности здесь

в деталях обсуждать эту проблему, заметим все же, что позиция о значительной самостоятельности кривощеполюсов (класс, или, может быть, даже тип) представляется более реальной, поскольку соображения в пользу их тесной связи с конкретными археоциатами (Журавлева, Окунева, 1981) не соответствуют фактическому материалу.

По-прежнему не вполне ясны взаимоотношения настоящих археоциат с такими группами, как афросальпингоиды, палеошадиды, рецептакулиты, соаниты, радиоциаты, т.е. всеми группами которые включаются в Archaeata либо как самостоятельные группы, либо как классы типа археоциат.

На сегодня ясно лишь, что из этих групп соаниты, рецептакулиты и радиоциаты имеют серьезные морфологические (наличие стеллатных структур) и микроструктурные отличия. Крайне натянутым является и сравнение с археоциатами соанитов. Поэтому, как нам кажется, сегодня в составе типа может обсуждаться в значительной мере условно лишь еще один класс (?) *Aphrosalpingoida*, состоящий из двух отрядов (?) — *Aphrosalpingida* и *Palaeoschadida*. Классификация собственно археоциат в настоящее время представляется следующей.

Тип *Archaeocyatha* Vologd., 1937.

Класс *Euaracheocyathii* Zhur., 1960.

Подкласс *Regularis* Vologd., 1936, отряд *Monocyathida* Okulitch., 1935 (подотряды *Monocyathina* Okulitch., 1935, *Capsulocyathina* Zhur., 1964, *Globosocyathina*, Okuneva, 1969); отряд *Ajacyathida* Bedf., 1939 (подотряды *Putaracyathina* Vologd., 1962, *Dokidocyathina* Vologd., 1957, *Ajacyathina* Bedf., 1939, *Nochoroicyathina* Zhur., 1956, *Coscynocyathina* Zhur., 1955).

Подкласс *Irregularis* Vologd., 1937, отряд *Thalassocyathida* Vologd., 1962, отряд *Archaeocyathida* Okulitch., 1935 (подотряды *Bicyathina* Subord. nov., *Archaeocyathina* Okulitch., 1935); отряд *Archaeosyonina* nida Fonin, 1982 (подотряды *Chouberticyathina* Dehrenne, *Archaeoscorina* Zhur., 1950, *Dictyocyathina* Vologd., 1956); отряд *Syringocnematida* Okulitch., 1935; отряд *Kazakhstanicyathida* Konyushkov, 1967.

#### АФРОСАЛЬПИНГАТА (APHROSALPINGATA)

Афросальпингаты — слабоизученная группа, известная из верхнего силура Урала, Салаира и из девона Аляски<sup>1</sup>. По этой группе нет ни определителей, ни каталогов, но она вошла в справочники "Основы палеонтологии" (1962) и "Treatise on invertebrate Palaeontology" part E. (1972).

Первое описание афросальпингат было дано в 1955 г. (Мягкова, 1955а, б) под названиями *Aphrosalpinx textieis*, *Nematosalpinx dixhotomica* и *Palaeoschada crassimuralis*. Тогда же была предложена система: тип *Archaeocyatha*, Okulich et Laubenfels, 1953; класс *Aphrosalpingoida* Miagkova, 1955; отряды: *Aphrosalpingiformes*, Miagkova, 1955, *Palaeoscha-*

<sup>1</sup> Письменное сообщение д-ра В. Blodgett.

diformes, Miagkova, 1955. А.Г. Вологдин (1956), разбирая вопрос о классификации типа *Archaeoscyatha*, объединил афросальпингиды и сиринокнемиды в класс *Aphrosalpingoidea*. В этом виде система афросальпингат была включена в "Основы палеонтологии" (1962): тип *Archaeoscyatha*, Okulich et Laubenfels, 1955; класс *Aphrosalpingoidea*; отряды: *Syringocnemida*, *Aphrosalpingida*, *Palaeoschadida*<sup>2</sup>.

Позднее Д. Хилл (Hill, 1972) высказала предположение, ссылаясь на Циглера и Ритшеля (Ziegler, Ritschel, 1970), что класс и отряд афросальпингат, возможно, следует отнести к кадиацевым водорослям.

В последнее время И.Т. Журавлева и Е.И. Мягкова (1981) снова возвращаются к вопросу о систематическом положении этой группы. Как и ранее, она рассматривается в качестве самостоятельного класса, включаемого в ранг особого подтипа *Aphrosalpingata* в тип *Archaeoscyatha*. Уместно также именно здесь сказать, что указанные авторы относят тип археоциат вместе с типом рецептакулитов к особому царству *Archaeata*, предложенному и подробно рассматриваемому ими ранее (Журавлева, Мягкова, 1972, 1981).

## РЕЦЕПТАКУЛИТЫ (*Receptaculita*)

Описываемые ниже *Receptaculitida*, *Soanitida* и *Radioscyatha* рассматриваются Мягковой (1981б) в качестве особого типа, включаемого вместе с типом *Archaeoscyatha* в особое царство *Archaeata*.

## РЕЦЕПТАКУЛИТИДЫ (*RECEPTACULITIDA*)

Положение рецептакулитид в системе органического мира до сих пор твердо не установлено, несмотря на то, что они известны более 150 лет и описывались в разных группах органического мира. В прошлом столетии их отнесли к водорослям, саговым пальмам, фораминиферам, губкам, кораллам. Различны были взгляды и на ранг группы.

В начале 60-х годов нашего века М.А. Сушкин ("Основы палеонтологии", 1962) предложил новый класс *Squamiferida* (= *Receptaculitida*) с единственным отрядом *Receptaculitida*; класс был помещен в этом издании между губками и археоциатами, без точного указания типа, к которому он принадлежит.

Дискуссия о положении рецептакулитов в системе органического мира продолжается и в настоящее время. Есть сторонники отнесения рецептакулитов к водорослям, сближения их с губками или археоциатами. В качестве примеров можно указать работу Ритшеля (Ritschel, 1969), относящего отряд *Receptaculitales* Ritschel, 1969 к *Tallophyta*. Нитецкий и Туми (Niteckii, Toomey, 1979) признают класс *Receptaculitaphyceae* Weiss, 1954 с одним отрядом *Receptaculitales*

<sup>2</sup> Редакцией "Основы палеонтологии" была сделана существенная оговорка, что афросальпингиды, возможно, не являются настоящими археоциатами и заслуживают выделения в особую категорию как *incertae sedis*.

James, 1885 в типе Chlorophyta. Мюллер (Müller, 1967) считает, что отряд рецептакулиtida следует размещать вблизи порифер и археоциат. Фостер (Foster, 1973) утверждает, что рецептакулиты имеют структуру, значительно отличающуюся от структуры всех известных организмов.

Подробнее на взглядах разных авторов можно не останавливаться, так как значительное число работ, в которых рецептакулиты трактуются по-разному, указано в последней статье Журавлевой и Мягковой (1981). Как сказано выше, сами они считают рецептакулитов самостоятельным классом и типом, включаемым в царство археат.

Степень изученности рецептакулитов в СССР весьма слабая. Со времени Эйхвальда этой группой занимались только М.А. Сушкин, А.Н. Иванов, Е.И. Мягкова. Небольшие коллекции рецептакулитов хранятся в музеях Ленинградского университета и Московского геологоразведочного института. В Институте геологии и геофизики СО АН СССР в настоящее время подобрана коллекция, содержащая более 150 экземпляров. В нее входят сборы из ордовикских известняков Чукотки, Сетте-Дабана, Урала, Прибалтики, из силурийских отложений Средней Азии и из девона о-ва Вайгач.

В других странах, судя по литературным данным, за последние несколько десятков лет новых сборов в значительных количествах также нет. Основной материал, подвергшийся обработке, был переполнен и переизучен из старых коллекций, хранящихся в различных музеях и геологических учреждениях.

В существующей литературе по рецептакулитам очень мало работ справочного характера: каталог Баслера (Bassler, 1915), есть частные сводки (Kecling, Graham, 1962), в которых перечисляется когда и кем род *Ischadites* был описан под этим названием или в синонимах и указывается его предположительное положение в системе органического мира. В некоторых работах (Rietschel, 1969) упоминается, что за все время изучения из группы рецептакулитов описано 100 видов, но списков не дается. Из всех предложенных в последнее время классификаций наиболее полной является классификация М.Б. Лобенфелса (Treatise..., 1955) и наиболее близкая к ней М.А. Сушкина (Основы..., 1962).

#### СОАНИТИДЫ (SOANITIDA)

Саониты<sup>1</sup> — вымершие морские бентосные примитивные многоклеточные, одиночные или колониальные, двустенные и одностенные. Наружная стенка в своей основе построена стеллатными четырехлучевыми структурами, расположенными в шахматном порядке. Интерваллум заполнен радиалами. Внутренняя стенка массивная, пронизана каналами прямыми и разветвленными, в начальных стадиях роста кубка соединена в отдельных участках губчатой

<sup>1</sup> В связи с отсутствием описания саонитов в "Основах палеонтологии" и большинстве учебников в виде исключения в данном разделе приводятся краткие сведения о группе.



массой с наружной стенкой. Центральная полость четко выражена, формируется по мере роста кубка. Выросты наружной стенки типа амфоры возникают на всех уровнях развития кубка. Радикатус массивный. Соаниты размножаются путем выростов, в которых формируются и самостоятельные кубки. Размеры их от нескольких миллиметров до 60—80 мм и более в высоту и диаметром 40—50 мм. Скелет органоминеральный. Соаниты существовали в мелководье, строили совместно с водорослями и губками биогермы. Время распространения соанитид — ордовик—ранний силур. Соаниты впервые были описаны Мягковой (1965) в ранге семейства, положение которого в системе органического мира не было определено. Позднее Нитецкий (Nitecki, 1969a, в) отнес их совместно с рецептакулитами к сифоновым водорослям.

В 1865 г. Биллингсом был описан род *Calathium* (Billings, 1865), который в настоящее время включен в состав рассматриваемого класса *Soanitida*. Биллингс относил *Calathium* к кремневым губкам, другие к мшанкам (Kelley, Silver, 1952), к квази губкам (Toomey, Ingels, 1964), к археоциатам (H. et G. Termier, 1968), к сифоновым водорослям и водорослям в широком понимании (Nitecki, 1969). В последнее время Е.И. Мягковой (1981, а) соаниты выделены в самостоятельный класс *Soanitida*, в который на уровне родовой категории включены и калатиды (*Calathium* Billings, 1865).

#### РАДИОЦИАТЫ (RADIOCYATHIDA)

Радиоциаты имеют двустенный кубок, центральную полость и пористость. Наружная стенка состоит из низастров, которые образуются из звездчатой с неровными лучами пластинки и радиала. На разных этапах изучения радиоциаты относились к археоциатам (Okulitch, 1943), известковым губкам (Bedford, 1934, 1936), к губкам неопределенного систематического положения (Основы, 1962), а также к иглокожим (Горянский, 1973). Дебрени и Термье (Debrenne, Termier, 1971a, в) выделили класс *Radiocyatha*. Нитецкий и Дебрени (Nitecki, Debrenne 1979) также рассматривают радиоциаты в ранге класса, который с некоторой степенью условности относят к археатам. В другой работе Нитецким совместно с Туми (Nitecki, Toomey, 1979) дана следующая классификация: тип *Chlorophyta*; класс *Receptaculitaphyceae* Weiss, 1954; отряды: *Receptaculitaceae* Eichwald, 1860; *Radiocyatales* Debrenne, Termier, Termier, 1971. Как видим, окончательного мнения о положении этой группы нет. Нами класс с некоторой долей условности включен в тип рецептакулитов.

## КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (Coelenterata)

Подразделение типа кишечнополостных (Coelenterata Frey, Leuckart, 1847) на два подтипа: обладающих книдобластами (Cnidaria Hatschek, 1888) и лишенных стрекательных клеточек (Stenophora Eschscholtz, 1829; гребневики) — установилось еще с конца прошлого столетия. Также общепринято выделение в составе книдарий трех классов — Hydrozoa Owen, 1843 (гидроидные), Anthozoa Ehrenberg, 1834 (коралловые) и Scyphozoa Götze, 1887 (сцифоидные). На следующем систематическом уровне точки зрения исследователей, прежде всего палеонтологов и неонтологов, в значительной степени не совпадают. Подавляющее большинство неонтологов либо игнорируют данные палеонтологии, либо таковые вообще им неизвестны, а многие палеонтологи не знают или не учитывают данных, полученных в результате исследования разнообразных групп современных кишечнополостных. Во всех предложенных неонтологами системах Coelenterata таксономический ранг вымерших групп существенно занижен, а в системах, разработанных палеонтологами, наоборот, завышен (Ивановский, 1978). Ниже мы остановимся на отдельных классах.

### ГИДРОИДНЫЕ (HYDROZOA)

В системе Аллуато (Traité..., 1952) класс Hydrozoa представлен шестью отрядами — Hydroidea, Spheractinoidea, Spongiomorphida, Trachylidea, Labechoidea, Stromatoporoidea (сюда включены и палеозойские, и мезозойские строматопороидеи). Немногим позже была предложена система гидроидных полипов (Treatise..., 1956, Pt. F), разработанная коллективом авторов (Хилл, Уэллс, Харрингтон, Моор, Бошма, Леконт). Эта схема довольно существенно отличается от предыдущей уже на уровне отрядов, которых выделено семь: Hydroidea, Spongiomorphida, Milleporina, Stylasterina, Trachylinida, Siphonophorida, Stromatoporoidea. В этой же схеме в ранге самостоятельных классов фигурируют брукселлиды (класс Protomedusae, отряд Brooksellida) и диккинсониды (класс Dipleurozoa, отряд Dickinsoniida<sup>1</sup>).

Принятая в "Основах палеонтологии" (1962) система гидроидных является как бы синтезом обеих этих схем. Здесь класс Hydrozoa подразделен на два подкласса: Hydroidea (отряды Trachylinida, Hydroidea, Sphaeractinida, Spongiomorphida, Hydrocorallina) и Siphonophora (отряды не выделены). В качестве групп неопределенного систематического ранга рассматриваются Stromatoporoidea и Chaetetida. Вслед за Харрингтоном и Р. Моором (Treatise..., 1956) здесь также выделены классы Protomedusae и Dipleurozoa.

После работ крупных палеонтологов прошлого века господствующим стало мнение о гидроидной природе строматопороидеи. Несмотря на это, были высказывания об их близости к губкам,

<sup>1</sup> Результаты новейших исследований свидетельствуют о том, что Dickinsonia являются представителями кольчатых, а возможно, и плоских червей, но не кишечнополостных.

фораминиферам, склероспонгиям (Stearn, 1972, на основе работ Гартмана и Горо). Иногда строматопороидей относят вместе с археоциатами, соанитами и др. к сборному надтипу *Archaeata*. Непонятна появившаяся в последние годы попытка связать строматопороидей с деятельностью синезелёных водорослей по аналогии со строматолитами.

Аллуато (Traité..., 1952), Леконт (Treatise..., 1956), Геллоуэй (Galloway, 1957) считали строматопороидей отрядом (отрядами) класса *Hydrozoa*, в составе которого выделяли ряд семейств. В.И. Яворский (Основы..., 1962), В.К. Халфина и В.И. Яворский (1974) рассматривали их как группу в классе *Hydrozoa*, состоящую из нескольких надсемейств и семейств. Были предложены и другие систематические схемы строматопороидей, в том числе О.В. Богоявленской (1976) и Х.Э. Нестором (1978). По Богоявленской, строматопороидеи (*Stromatoporata*) являются подклассом *Hydrozoa*, включающим отряды *Labechiida*, *Clathrodictyida*, *Actinostromatida*, *Gerronostromatida*, *Syringostromatida*, *Stromatoporida*.

Нестор рассматривает строматопороидей в качестве подкласса *Stromatoporata* нового класса *Coenozoa*, включающего также гелиолитоидей и гидрокораллов. Среди строматопорат он выделяет отряды *Labechiida*, *Clathrodictyida*, *Actinostromatida*, *Stromatoporida*, *Lophiostromatida*; представители последнего, по мнению некоторых палеонтологов, являются древнейшими строматопороидеями. Богоявленская и Нестор отрицают строматопороидную природу кембрийских организмов типа *Korovinella* и *Praeactinostroma*.

В итоге можно заключить, что палеозойские и мезозойские строматопороидеи представляют собой единую генетическую ветвь колониальных гидроидных полипов с ценостеумом эктодермального происхождения, образованным ценосарком и располагавшимися в астроризах зооидами. Все предложенные схемы их классификации аналогичны, разница заключается лишь в том, какой придать им ранг — отряд, включающий надсемейства и семейства, или подкласс (соответственно отряды и семейства). По нашему мнению первый вариант предпочтительнее.

Остается неясным систематическое положение брукселлид, с одной стороны не исключены их близость *Hydrozoa*, а с другой — они, возможно, представляют собой самостоятельную генетическую ветвь кишечнополостных высокого ранга — класс *Protomedusae* Caster, 1945.

#### КОРАЛЛОВЫЕ ПОЛИПЫ (ANTHOZOA)

Мнение о том, что к кораллам относятся такие группы кишечнополостных, как альционарии, табуляты, гелиолитоидеи, ругозы, гетерокораллы, склерактинии и некоторые бесскелетные *Anthozoa*, почти единодушно. Более или менее одинаково понимается ранг восьмилучевых кораллов как подкласс *Alcyonaria* (= *Octocorallia*). По остальным группам единства взглядов пока нет.

Аллуато (Traité..., 1952. Т. 1) среди *Anthozoa* различал подклассы

Alcyonaria (отряды Alcyonida, Gorgonida, Pennatulida) и "Actinanthides". В состав последнего вошел только один отряд, среди представителей которого известны ископаемые формы — Madreporaria.

По Аллуато, мадрепорарии — единая генетическая ветвь формировавших скелет кораллов с простыми (неперистыми) щупальцами и количеством мезентерий, кратным шести. Среди палеозойских мадрепорарий выделены подотряды Tetracoralla, Tabulata и Heliolitida, а среди послепалеозойских — объединяющие только склерактиний Archeoceniida, Stylinida, Astracoida, Meandriida, Amphiastracida, Caryophyllida, Fungiida, Eupsammida.

В сводке "Treatise on invertebrate paleontology" 1956 система Anthozoa, разработанная известными специалистами по кораллам (Байер, Хилл, Стамм, Уэлс и др.), выглядит следующим образом.

Подкласс Ceriantipatharia (отряды Antipatharia и Ceriantharia).

Подкласс Octocorallia. Отряды Stoloniifera, Telestacea, Alcyonacea, Trachypsammiaacea, Coenothecalia, Gorgonacea, Pennatulacea. Представители всех отрядов, кроме Coenothecalia (гелиопориды), обладают внутренним спикульным скелетом.

Подкласс Zoantharia (отряды Zoanthiniaria, Corallimorpharia, Actiniaria, Rugosa (подотряды Streptelasmatina, Columnariina, Cystiphyllina), Heterocorallia, Scleractinia (подотряды Astrocoeniina, Fungiina, Faviina, Caryophyllina, Dendrophyllina), Tabulata. В состав отряда табулят включены хететиды (в ранге подсемейства семейства Lichenariidae и гелиолитоидеи (отдельное семейство).

Система Anthozoa в "Основах палеонтологии" (1962) также составлена большим коллективом: табуляты и гелиолитондеи — Б.С. Соколовым (основы этой системы были опубликованы ранее; см.: Соколов, 1955), ругозы — Е.Д. Сошкиной, Т.А. Добролюбовой и Н.В. Кабакович, склерактинии — Н.С. Бендукидзе и А.А. Чиковаи, октокораллы — И.И. Чудиновой.

Систематическая схема имеет следующий вид.

Подкласс Tabulata; отряды Favositida, Syringoporida, Sarcinulida, Auloporida, Lichenariida, Tetradiida, Halysitida.

Подкласс Heliolitoidae; отряды Protaracida, Heliolitida, Proporida.

Подкласс Tetracoralla; отряды Cystiphyllida, Streptelasmatina, Evenkiellida, Columnariida, Heterocorallia.

Подкласс Hexacoralla; отряды Actiniaria, Ceriantharia, Zoantharia, Antipatharia, Scleractinia (подотряды Archeoceniida, Stylinida, Astracoida, Meandriida, Amphiastracida, Caryophyllida, Fungiida, Eupsammida).

Подкласс Octocoralla; надотряд Endosclerata — восьмилучевые кораллы, обладающие внутренним скелетом (отряды Alcyonida, Gorgonida, Pennatulida, Telestida и Tubiporida), и надотряд Exosclerata — кораллы с наружным скелетом (отряд Helioporida). Через десять лет после выхода "Основ палеонтологии" Б.С. Соколов (1971) кратко сформулировал основные принципы систематики табулят и предложил выделить в составе класса Anthozoa новый подкласс Tabulatomorpha, включающий отряд Tabulata, Heliolitida и Chaetetida.

Позже А.Б. Ивановский (1978) провел анализ упомянутых здесь и

некоторых других классификаций Anthozoa и предложил свою схему коралловых полипов.

Подкласс Octocorallia Haeckel, 1866; отряды Pennatulida Verrill, 1865, Gorgoniida Lamouroux, 1816, Alcyonida Lamouroux, 1816, Coenothecaliida Bourne, 1895.

Подкласс Ceriantipatharia van Beneden, 1898; отряды Antipathida M.-Edwards et Haime, 1857 и Cerianthida Perrier, 1893.

Подкласс Tabulatomorpha Sokolov, 1971; отряды Chaetetida Okulitch, 1936, Auloporida Sokolov, 1950, Tabulata M.-Edwards et Haime, 1850 (подотряды Lichenariina Sokolov, 1950, Favositina Wedekind, 1937, Sarcinulina Sokolov, 1955, Halysitina Sokolov, 1950, Syringoporina Sokolov, 1947, Tetradiina Okulitch, 1936), Heliolitida Frech, 1897.

Подкласс Sclerocorallia Ivanovsky, 1966; отряды Rugosa M.-Edwards et Haime, 1850 (подотряды Streptelasmatina Wedekind, 1927, Columnariina Rominger, 1876, Cystiphyllina Nicholson in Nicholson et Lydekker, 1889), Heterocorallia Schindewolf, 1941, Scleractinia Bourne, 1900 (подотряды Astrocoeniina Vaughan et Wells, 1943, Fungiina Verrill, 1865, Faviina Vaughan et Wells, 1943).

Подкласс Zoantharia de Blainville, 1830; отряды Actiniaria Hertwig, 1882, Corallimorpharia Stephenson, 1937, Zoanthiniaria van Beneden, 1898.

Во втором издании "Treatise on invertebrate paleontology" (Hill, 1981) Д. Хилл предложила новую систематическую схему табулят и ругоз, рассматриваемых в качестве подклассов класса Anthozoa.

Среди табулят выделены отряды и подотряды Chaetetida, Tetradiida, Sarcinulida, Favositida (Favositina, Alveolitina), Heliolitida (Halysitina, Heliolitina), Auloporida.

За некоторыми исключениями, эта схема аналогична схеме, предложенной Соколовым. Существенным следует признать объединение в составе одного отряда гелиолитоидей и хализитид, что, с одной стороны, подчеркивает целостность самих хализитид, а с другой — их большее сходство с гелиолитоидеями, чем с любой другой группой табулят. Что касается хететид, то Хилл исключила из их состава мезозойские формы, прежде всего Variopageticidae, признав их скорее Solenopogaseae.

В системе ругоз указаны отряды Cystiphyllida, Stauriida (подотряды Stauriina, Streptelasmatina, Calostylina, Metriophyllina, Arachnophyllina, Ketophyllina, Ptenophyllina, Lykophyllina, Columnariina, Cyathophyllina, Stereolasmatina, Plerophyllina, Caniniina, Aulophyllina, Lithostrotionina, Lonsdaleiina),? Heterocorallia.

Итак, среди ругоз выделены два подразделения первого порядка, основанных на типе септального аппарата — шиповидного (Cystiphyllida) и пластинчатого (Stauriida). Касаясь возможных генетических связей палеозойских и мезозойских кораллов, Хилл указывает, что не поддерживает теории, согласно которой склерактинии произошли от ругоз, окончательно вымерших в конце перми. Этим и объясняется повышение их ранга с отряда до подкласса.

Главная проблема, возникающая при систематизации Anthozoa, это взаимоотношения их представителей, формировавших и не фор-

мировавших скелет. До сих пор не установлены генетические связи вендских мягкотелых и палеозойских целентерат, обладавших твердым карбонатным или иным скелетом, что не допускает уверенного включения тех и других в единые таксоны ранга подкласса, а иногда даже класса. Эта проблема касается и кораллов фанерозоя. До сих пор мы не можем считать окончательно решенным вопрос о непосредственной генетической преемственности мезозойско-кайнозойских склерактиний в отношении ругоз; у нас нет достаточных оснований ни для объединения таких обладавших скелетом зоантарий, как ругозы, гетерокораллы и склерактинии, в единый подкласс *Sclerocoallia*, ни для утверждения, что склерактинии произошли от бесскелетных предков.

Нельзя считать установленным и систематическое положение хететид, которых считали водорослями, гидрондными, кораллами (как самостоятельный таксон или же как таксон, подчиненный табулятам).

Фишер (Fischer, 1977), основываясь на работах Гартмана и Горо (Hartman, Goreau, 1970, 1972 и др.), вряд ли был прав, признав весь отряд *Chaetetida* (*Chaetetidae* и *Varioparietidae*) совместно с современными *Tabulospongida* и *Ceratoporellida* за *Sclerospongia*; если среди мезозойских вариопариетид и оказались губки (или водоросли), то это не значит, что все подряд хететиды должны быть к ним причислены.

Отчасти это касается и табулят, так как Флюгель (Flügel, 1975), а вслед за ним и некоторые другие исследователи предположили склероспонгиевую природу и фавозитид. Неясно положение в системе кораллов трахипсаммид. Монтанаро-Галлителли (Treasure, 1956) считает их отрядом подкласса *Ostocoallia*, Соколов и многие другие рассматривают трахипсаммид как семейство табулят подрода *Thamnoporina*, а Хилл (Hill, 1981), хотя и условно, сближает их с аулопоридами.

До сих пор не выяснено систематическое значение способности кораллов формировать колонии. Известны попытки выделить среди ругоз систематические подразделения отрядной группы, основанные на форме существования. Так, Н.Я. Спасский (1965) разделил подкласс *Tetracoallia* на два надотряда — *Associata* и *Solitaria*, а позднее (Спасский и др., 1974) для колониальных цистиморфных ругоз был предложен самостоятельный отряд *Zonastreaida*.

Вызывает неуверенность обособленное положение среди альционарий гелиопорид (отряд *Coenithesaliida*), хотя и имеющих много общего с восьмилучевыми кораллами, но весьма существенно от них отличающихся массивным скелетом. Вообще же внешнее сходство многих мезозойских, современных и палеозойских кораллов наводит на мысль, что склерактинии — гетерогенная группа и что в истории целентерат итерации не были редкостью.

Исследованием деталей скелетных структур и ультраструктур кораллов занимались многие палеонтологи, привлекая при этом материалы по ныне живущим склерактиниям (Д. Хилл, Ван Хунцин, А. Шуппэ и П. Штакуль, К. Экенторп, Дж. Джелл, Дж. Сорауф,

Ж.-П. Кюиф и др.). Установлено, что всем madreporovым кораллам присущи трабекулы вполне определенных типов. В своей основе каждая из двух известных среди кораллов типов скелетной склерехимы — ламеллярная и фиброзная — построена по одному и тому же плану. Все это несомненно роднит все кораллы между собой, с одной стороны, а с другой — не допускает выделения на этой основе среди них систематических единиц рангов отряда и тем более класса. Этим можно объяснить неудачу попытки Ван Хунцинга (Wang, 1950) построить систему ругоз, основанную на деталях структуры септ и стенок.

#### СЦИФОИДНЫЕ (SCYPHOZOA)

Система сцифоидных была разработана еще в XIX в. и с тех пор общепринята. Особое значение имеют работы Кидерлена (Kiderlen, 1937), доказавшего сцифоидную (а не птероподовую, как предполагалось ранее) природу конулярий. Этот вывод в дальнейшем был подтвержден трудами многих исследователей и в самые последние годы — Бишофом (Bischoff, 1978). В настоящее время классификация сцифоидных имеет следующий вид.

Подкласс Scyphomedusae Lankaster, 1881; отряды Stauromedusida Haeckel, 1880, Carybdeida Claus, 1886, Coronatida Vanhöffen, 1892, Semaestomatida Agassiz, 1862, Lithorhizostomatida von Ammon, 1886, Rhizostomatida Cucier, 1799.

Подкласс Conulata Moore et Harrington, 1956; отряд Conulariida Miller et Gurley, 1896; (подотряды Conchopeltina Moore et Harrington, 1956, Conulariina Miller et Gurley, 1896, Circonulariina Bischoff, 1978).

Обычно в состав целентерат включают также птеридиниид (иначе — рангеид) — колониальных бесскелетных Metazoa, объединяемых в класс (или подкласс) Pteridiniida (=Rangeida), отпечатки которых известны пока только из венда. Хилл (Treatise..., 1956) связывала птеридиниид с Stenophora, тогда как большинство палеонтологов, вслед за Глесснером (Glaessner, 1960 и др.), считают их древнейшими представителями альционарий. Существует точка зрения (Pflüg, 1970 и др.), что птеридинииды относятся к совершенно особому типу Petalonatae. Возможно также, что они являлись совершенно особой, самостоятельной, но недолговечной группой, отличной от всех известных нам классов кишечнополостных (Ивановский, 1980).

Необходимо указать также класс Hydrozoozoa с подклассами Rogata и Arogata, установленный в типе кишечнополостных К.Б. Кордэ (1963). Она отнесла к нему кембрийские (но, возможно, существовавшие вплоть до мела) организмы, обладавшие очень своеобразным карбонатным скелетом. Вполне вероятно, что Hydrozoozoa также представляли собой самостоятельную генетическую ветвь кишечнополостных высокого ранга.

Подводя итог всему сказанному, можно утверждать, что среди книдарий уверенно выделяются три класса: Hydrozoa, Anthozoa и

Scyphozoa, а также, вероятно, и еще три, отнесенные к кишечно-полостным пока в определенной степени условно: Protomedusae, Pteridiniida и Hydroconozoa, причем первые представители всех их появились почти одновременно — в венде или в начале кембрия.

Подавляющее большинство специалистов по ругозам придерживается систематической схемы, разработанной Хилл (Treatise, 1956), а палеонтологи, занимающиеся табулятами, — системы Соколова (1955).

## МОЛЛЮСКИ (Mollusca)

Тип моллюсков является одним из наиболее крупных в мире животных, уступая в этом отношении только членистоногим. Он объединяет самых различных животных — от низкоорганизованных и даже внешне напоминающих червей, до очень высокоорганизованных, занимающих одну из высших ступеней по организации среди беспозвоночных, каковы, например, современные головоногие моллюски.

Вполне понятно, что систематика такой сложной группы также должна быть достаточно сложной и подвергаться сильным периодическим пересмотрам: достаточно общепризнанными являются классы: Solenogastres (=Aplacophora), Loricata (=Placophora =Poliplacophora), Monoplacophora [=Tribliidiida], Gastropoda, Scaphopoda, Bivalvia (=Lamellibranchiata, =Pelecypoda), Cephalopoda. В некоторых работах два первых класса рассматриваются в качестве одного Amphineura с двумя подклассами или отрядами. Иногда, наоборот, из соленогастров в самостоятельный класс выделяют очень своеобразную группу Caudovoveta. Существовала точка зрения, что моноплакофоры являются только подклассом гастропод (Основы 1960; Федотов, 1966). Скапопод в первом томе известной зоологической сводке Uraania Tierreich опубликованном в 1967 г. считают синонимом Solenoponcha. К соленоконхам<sup>1</sup> относит и Я.И. Старобогатов (1974), но он, как будет сказано ниже, понимает этот класс значительно шире.

Нет единства и в понимании объема классов. Мы не будем говорить о двустворчатых, брюхоногих и головоногих моллюсках, о которых имеются специальные очерки, и кратко перечислим только предложения, касающиеся других классов.

Класс моноплакофор, по мнению С.И. Розова (1975), включает отряды Kirengellida Rosov, Tribliidida Lemche, Archinacellida и Cyrtoneilida Hognu. Некоторые авторы предлагали делить этот класс на подклассы. Одни считали рациональным подразделять его на два подкласса Tergomya и Cyclomya (Розов, 1976) другие (Старобогатов, 1974) — на три: Cyrtoneillea, Cyrtolitea, Pilinea, каждый из которых включает по одному отряду. Отряды имеют названия, не совпадаю-

<sup>1</sup> По Старобогатову, Solenoponchia Lacaze-Dutier, 1857.



щие с названиями подклассов: *CyrtoneUida*, *Sinuitopsida*, *Tribliiida* (Старобогатов, 1974). Почти в то же время было предложено делить класс на три отряда, два из которых (*CyrtoneUida*, *Tribliiida*) включают моноплакофор в указанном выше смысле, а третий (*Bellerophontida*) — некоторые беллерофоноподобные формы, довольно значительно отличающиеся от типичных гастропод (Runnegar, Yell, 1976). Возможность отнесения нескольких родов этой группы к моноплакофорам высказывалась и ранее (Yochelson, 1967; Rollins, Batter, 1968). С этим согласны не все и существует мнение, что беллерофонтиций следует считать гастроподами (Berg-Madson, Pell, 1978).

Вероятно, дальнейшая работа с моноплакофорами может дать много неожиданного. Очень интересен, в частности, род *Knightoconus*, раковина которого имеет совершенно отчетливые поперечные перегородки. По мнению авторов, описавших род (Yochelson, Flower, Webers, 1973), не исключено, что это говорит о связях моноплакофор с головоногими моллюсками. Имеются указания на различное строение раковины, изучавшейся под электронным микроскопом у *Neopilina*, *Pilina*, *Triblidium*, *Scenella* (Ergen, Flajs, Siehl, 1968).

Нет единства в понимании класса полиплакофор. Были известны классификации, учитывающие современных представителей группы, или основанные на особенностях раковины, которая только и сохраняется в ископаемом состоянии. В последнее время Я.И. Старобогатовым и Б.И. Сиренко (1975) предложена система, в какой-то степени объединяющая те и другие. По мнению этих авторов, класс полиплакофор следует подразделить на подкласс *Paleoloricata* *Bergenhayn* с отрядом *Chelodida* *Bergenhayn* и подкласс *Neoloricata* *Bergenhayn* с отрядами *Scanochitonida* *Starobogatov et Sirenco*, *Lepidopleurida* *Thiele*, *Chitonida* *Thiele*.

Скафопод чаще подразделяют на семейства, но Старобогатов считает возможным выделять в этом классе два отряда: *Dentaliida* *da Costa* и *Gadilida* *Starobogatov* (Старобогатов, 1974).

Кроме этих классов, которые в том или ином составе, но практически признаются всеми исследователями, известен еще ряд групп, полностью вымерших, которые одними исследователями признаются за самостоятельные классы в типе моллюсков, другими — не признаются. Относительно некоторых из них существует сомнение и вообще в принадлежности их к этому типу.

В первую очередь следует назвать класс *Rostroconchia* (Pojeta et. al., 1972). Ростроконхий объединяют группу своеобразных моллюсков, известных с кембрия до перми включительно и внешне напоминающих двустворчатых моллюсков. Класс фигурирует в ряде работ (Runnegar, Pojeta, 1974; Pojeta, Runnegar, 1976; Runnegar, et. al., 1979; Pojeta, 1980) и ему отводится большая роль в понимании филогении типа, так как предполагается, что от них произошел ряд классов моллюсков. Однако Старобогатов (1977) в специальной статье высказал мысль, что группа в действительности принадлежит к двустворчатым моллюскам и может рассматриваться только в качестве самостоятельного отряда *Conocardiida*.

Интересны *Xenopconchia*, выделенные в качестве самостоятельного

класса В.Н. Шиманским (1963). Это небольшая группа, включающая моллюсков с высокой пулевидной раковиной, внешне очень напоминающей ростверки белемнитов. Основная масса ксеноконхий происходит из намюра и нижней перми Южного Урала, но автор не исключал принадлежности к этой группе и некоторых форм из нижнего палеозоя Сибири. Позже (Шиманский, 1971) была высказана мысль о близости ксеноконхов к гастроподам и моноплакофорам. Объем группы ограничен каменноугольными и пермскими формами с Урала. Интересно подошел к проблеме систематического положения ксеноконхий Старобогатов (1974), предложивший рассматривать их в качестве самостоятельного подкласса в классе *Solenopconchia*, вторым подклассом которого указаны скафоподы. К ксеноконхиям этим автором отнесен еще ряд групп моллюсков, в том числе очень своеобразное семейство *Dentoceratidae* Ruzhencev et Shimansky из перми Урала, включавшееся его авторами в класс головоногих моллюсков. Не исключено, что Старобогатов в этом отношении прав, так как от головоногих описанные формы действительно сильно отличаются отсутствием у всех найденных экземпляров камерной части раковины. Безусловно сравнение ксеноконхий с скафоподами в достаточной степени правомочно, так как, возможно, основным отличием первых от вторых является лишь отсутствие отверстия на апикальном конце раковины. Однако это говорит об отсутствии сифона, о существенно ином строении организма. Ксеноконхи оказались распространены шире, чем было известно в момент установления класса. К этой же группе следует относить род *Macrothesa* Waagen из перми Соляного Кряжа, Тимора и Гренландии (Peel, Yochelson, 1980). Однако названные авторы считают ксеноконхий хиолитами.

Попытки объединить ксеноконхий с любым классом моллюсков связаны с целым рядом допущений. В силу этого группу логичнее рассматривать в ранге самостоятельного класса. Одной из первоочередных задач является поиск более древних форм, безусловно принадлежащих к данной группе, что позволит выяснить вопрос о ее родственных связях.

Исключительно своеобразный остаток, описанный Уолкоттом в конце прошлого века из кембрийских отложений Северной Америки под именем *Matthevia variabilis* и относившийся некогда к хиолитам (Treasure, 1962, Pt. W.), был переизучен в шестидесятых годах нашего века группой авторов во главе с Э. Йохельсоном. Указанный исследователь несколько позже описал даже новый класс моллюсков *Matthewa* (Yochelson, 1966). Однако в статье Поджеты, посвященной филогении моллюсков (Pojeta, 1980), маттевиа рассматривается в качестве формы, принадлежащей к полиплакофорам.

Одной из популярных групп среди специалистов по силуру — девону, безусловно, являются tentaкулиты. Первоначально их сближали с птероподами. Позже они входили в сочетании с другими группами в класс *Odontomorpha*, установленный А. Нефом, и *Eopteropodes*, предложенный Ж. и А. Терье в 1947 г. Поскольку гетерогенность этих групп была достаточно очевидной, Ляшенко

(1957, 1959) предложила новый класс *Coniconchia*, включающий три отряда: *Tentaculitida*, *Novakiida*, *Styliolinida*. Позже в этот класс в качестве надотряда (первый надотряд составляли тентакулиты) были включены хиолиты, что и нашло отражение в соответствующем томе "Основ палеонтологии" (1958). В появившемся вскоре "Treatise on invertebrate paleontology" (1962) Д. Фишером было предложено разделить тентакулитов и хиолитов и считать их самостоятельными классами. Первый из них получил наименование *Cricosconarida* и включал отряды *Tentaculitida* и *Dacryoconarida* (объединивший два других отряда тентакулитов), а второй — *Calyptoptomatida*. В 1966 г. для класса было предложено Боучеком название *Tentaculita*. Подробнее на истории становления классификации тентакулитов можно не останавливаться, так как она достаточно подробно изложена как в уже упомянутых работах, так и нами (Шиманский, 1971).

В настоящее время большинство исследователей считают тентакулитов самостоятельным классом, хотя в наименовании его полного согласия нет. Нескóлько сложнее обстоит дело с делением класса на отряды. В одной из последних обобщающих работ Ляшенко (1973) признавала четыре отряда: *Tentaculitida*, *Homotenenida*, *Nowakiida*, *Styliolinida*.

Необходимо сказать об очень интересной работе Блинда и Штюрмера, в которой говорится о щупальцах и сифоне, обнаруженных у девонских тентакулитов (Blind, Stürmer, 1977). Безусловно, эта проблема представляет исключительный интерес, хотя вряд ли тентакулитов следует объединять с головоногими моллюсками в один класс.

Следует указать еще один класс очень интересных животных, который был описан в качестве моллюсков, хотя в действительности вряд ли к ним имеет отношение. Речь идет о группе родов, первоначально включавшихся в качестве особого отряда *Cambriidiida* в класс моноплакофор. Позже было установлено, что раковина этих организмов имеет две створки и почти одновременно группа была выделена в качестве самостоятельного класса *Stenothecoida* Йохельсоном (Yochelson, 1968, 1969) и *Probivalvia* Аксариной (1968). Оба автора считали этих животных моллюсками, хотя первый и указывал на некоторое функциональное сходство стенотекоидов с брахиоподами. О систематической принадлежности стенотекоидов существуют разные мнения. Часть авторов продолжает считать их моллюсками, часть исключает из моллюсков и опять-таки сравнивает с брахиоподами, но к брахиоподам, естественно, не относит. В принадлежности класса к моллюскам в настоящее время сомневается и сама Аксарина (1978). Вне всякого сомнения эта группа исключительно интересна для всех занимающихся проблемой становления типов животного мира; представляет она интерес и для стратиграфии, так как стенотекоиды достаточно широко распространены в кембрийских отложениях разных регионов.

Как видно из всего сказанного, палеонтологам предстоит большая работа по уточнению систематики типа моллюсков. В настоящее

время нет единого мнения даже относительно деления типа на подтипы. Большинство палеонтологов придерживаются тех же взглядов, что и неонтологи, и делят тип на два подтипа: *Amphineura* (класс *Solenogastres*, *Loricata*) и *Conchifera* (все остальные пять классов, существующие в настоящее время). Существует и иная точка зрения, высказанная Поджетой (Pojeta, 1980). Предлагается тип моллюсков подразделять на подтип *Amphineura* (классы *Aplacophora*, *Polyplocophora*), *Cyrtosoma* (классы *Monoplacophora*, *Gastropoda*, *Cephalopoda*), *Diasoma* (классы *Rostroconchia*, *Pelecypoda*, *Scaphopoda*).

Особый интерес представляют различные группы кембрийских организмов, вполне вероятно принадлежащие к моллюскам и достойные выделения в самостоятельные классы (Yochelson, 1978).

### ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ (BIVALVIA)

Единой общепринятой системы класса двустворчатых моллюсков до сих пор не существует. Основой для классификации этого класса служили самые различные признаки раковины и мягкого тела: соотношение створок, степень слияния мантийных лопастей, характер сифонов, присутствие или отсутствие синуса мантийной линии, число мускулов-аддукторов, характер и положение лигамента, тип замочного аппарата, строение жабр, строение пищеварительной системы. Наиболее удачными оказались классификации, построенные на характере замочного аппарата, с одной стороны, и на строении жабр — с другой. Первая предложенная впервые Неймайром (Neumayr, 1883, 1891), получила распространение среди палеонтологов, а вторая, разработанная Пельзенером (Pelsneer, 1889, 1903), использовалась неонтологами.

Система Неймайра с небольшими изменениями была принята во многих палеонтологических справочниках и руководствах: "Traité de Paleontologie" (1952, т. 2); И.А. Коробков (1954); "Основы палеонтологии" (1960) и др. Так, в "Основах палеонтологии" класс *Bivalvia* Linné, 1758 разделен на шесть отрядов: *Taxodonta* Neumayr, 1883 (с двумя подотрядами — *Palaeotaxodonta* Korobkov, 1954 и *Neotaxodonta* Korobkov, 1954), *Anisomyaria* Neumayr, 1891, *Schizodonta* Steinmann, 1888, *Heterodonta* Neumayr, 1883, *Desmodonta* Neumayr, 1883 и *Rudistae* Blainville, 1825.

Строение замка положено также в основу системы *Bivalvia*, принятой в издании "Treatise on invertebrate paleontology" (Pt. N, 1969), хотя приняты во внимание и другие признаки — структура стенки раковины, строение жабр, сифонов, мантии. Согласно этой системе в пределах класса выделены шесть подклассов, представленных четырнадцатью отрядами: подкласс *Palaeotaxodonta* Korobkov, 1954 включает один отряд *Nuculoida* Dall, 1889, подкласс *Cryptodonta* Neumayr, 1883 — отряды *Solemyoida* Dall, 1889 и *Pracardioida* Newell, 1965, подкласс *Pteriomorphia* Beurlen, 1944 — отряды *Arcoida* Stoliczka, 1871, *Mytiloida* Ferussac, 1822 и *Pterioda* Newell, 1965, подкласс *Palaeoheterodonta* Newell, 1965 — отряды *Modiomorphoida*, Newell, 1969, *Unioidea* Stoliczka, 1871 и *Trigonioida* Dall, 1889, подкласс

Heterodonta Neumayr, 1883 — отряды Hippuritoida Newell, 1965, Veneroida H. Adams et A. Adams, 1856 и Myoida Stoliczka, 1871, подкласс Anomalodesmata Dall, 1889 — один отряд Pholadomyoida Newell, 1965; неопределенное положение занимает отряд Conocardioda Neumayr, 1891.

По сравнению с принятой в "Основах палеонтологии" (1960) системой отряд Taxodonta оказался вследствие своей полифилетичности разделенным между двумя подклассами: Paleotaxodonta и Pteriomorphia, к которому были отнесены представители отряда Argcoida. Отряд Anisomyaria "Основ..." соответствует подклассу Pteriomorphia, кроме отнесения к последнему Argcoida и исключения некоторых семейств. Отряд Schizodonta полностью отвечает подклассу Palaeoheterodonta. Отряд Rudistae соответствует отряду Hippuritoida, отнесенному в "Treatise..." к подклассу Heterodonta. Отряд Heterodonta имеет значительно меньший объем, чем подкласс Heterodonta в "Treatise...", к которому отнесены здесь также отряд Rudistae и часть отряда Desmodonta. Отряд Desmodonta, так же, как и Taxodonta, оказался полифилетическим и в "Treatise..." разделен между подклассами Heterodonta (отряд Myoida), Anomalodesmata (отряд Pholadomyoida, включая септибранхные формы) и Cryptodonta (отряд Solemyoida).

В зоологических руководствах и сводках наиболее часто принимается система Ж. Тиле (Thiele, 1935) и Ф. Хааса (Haas, 1929), которые постарались объединить системы Неймайра и Пельзенера, т.е. учесть как строение замка, так и мягкого тела — мускулов-аддукторов, жаберного аппарата и пр.

По этой системе выделяются три отряда: Taxodonta Neumayr, 1883, Anisomyaria Neumayr, 1891 и Eulamellibranchia Pelseneer, 1889 (Eulamellibranchiata), причем последний отряд подразделяется на 4 подотряда: Schizodonta Steinmann, 1888, Heterodonta Neumayr, 1883, Adapedonta Cossmann et Peyrot, 1909 (Desmodonta Neumayr, 1883) и Anomalodesmata Dall, 1889 (Anomalodesmata).

Чисто "анатомической" является классификация Bivalvia, построенная на основании характера пищеварительной системы, выдвинутая Парчоном (Purchon, 1959, 1963). Этот автор делит класс Bivalvia на два подкласса: Oligosyringia Purchon, 1959 и Polisyngia Purchon, 1959 по числу протоков пищеварительных дивертикул. В составе первого подкласса выделяются два отряда: Gastroproteia Purchon, 1959, или Protobranchia Pelseneer, 1889, и Gastroteteia Purchon, 1959, или Septibranchia Pelseneer, 1888, а второй подкласс состоит из трех отрядов: Gastrotriteia Purchon, 1959, Gastrotetartica Purchon, 1959 и Gastropempta Purchon, 1959.

Важно отметить, что системы, построенные на анатомической основе (Pelseneer, 1889, 1903; Purchon, 1959, 1963 и др.), очень сильно отличались от "конхологических" систем (Neumayr, 1883; Коробков, 1954; Основы, 1960 и т.д.).

Следует остановиться еще на одном типе систем, при котором в основу была положена экологическая дифференциация моллюсков. Такая система была впервые предложена А. Дувийе (Douvillé), а

затем разработана Л. Коксом (Cox, 1960) и уточнена Р.Л. Мерклиным (1965). По Коксу, в составе класса *Bivalvia* можно выделить три подкласса, отвечающих трем первичным направлениям адаптивной радиации, приведшей к разделению на три ветви (сохранивших активное передвижение, сидячих и зарывающихся). Это подклассы: 1) *Protobranchia* Pelseneer, 1889, включающий отряды *Palaeotaxodonta* Korobkov, 1954, *Lipodontida* Iredale, 1939 и *Cryptodontida* Neumayr, 1883; 2) *Pteriomorpha* Beurlen, 1944, в который входят отряды *Eutaxodontida*, Cox, 1960, *Pteronchida* Cox, 1960, *Colloconchida* Cox, 1960, *Isofillibranchida* Iredale, 1939 и *Rostroconchida* Cox, 1960 и 3) *Heteroconchia* Hertuig, 1845 из восьми отрядов (*Pantodontida* Dall, 1895, *Eudesmodontida* Cox, 1960, *Asthenodontida* Dall, 1895, *Pachyodontida* Steinmann, 1903, *Naiadida* Cox, 1960, *Heterodontida* Neumayr, 1883, *Septibranchida* Pelseneer, 1888. Однако эта система не получила широкого распространения.

Системы, принятые малакологами в настоящее время и опубликованные в основных руководствах (Thiele, 1935; *Traité de Paleontologie*, 1952; Коробков, 1954; Основы..., 1960; Жизнь животных, 1968, т. 2; *Treatise*, 1969, Pt. N.), принадлежат в основном к категории "конхологических" систем, хотя отмечается некоторое приближение их к "анатомическому" типу. Преодолеть противоречия между этими двумя категориями и создать единую систему для ископаемых и современных двусторок можно только путем комплексного рассмотрения филогенетических изменений всех особенностей представителей класса для выявления случаев параллельного или конвергентного развития сходных признаков как мягкого тела, так и раковины.

Такое комплексное исследование всех важнейших особенностей морфологии, в частности жаберного аппарата, пищеварительной системы и замка, с учетом филогенетического развития отдельных групп, привело к подразделению класса *Bivalvia* на три надотряда: *Protobranchia* Pelseneer, 1889, *Autobranchia* Pelseneer, 1889 и *Septibranchia* Pelseneer, 1888 (Невесская, Скарлато, Старобогатов, Эберзин, 1971). Диагнозы надотрядов содержали характеристику жабр, пищеварительной системы, ноги, сифонов, способов питания, размножения и строения замочного аппарата раковины.

Внутри надотрядов были выделены четырнадцать отрядов. Надотряд *Protobranchia* согласно этой классификации состоит из отрядов *Stenodontida* Douvillé, 1912 (= *Nuculida* Dall, 1889, по Скарлато и Старобогатову, 1979), *Solemyida* Dall, 1889 и *Praecardiida* Newell, 1965 (последний позже О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатов перенесли в надотряд *Autobranchia*); в надотряде *Autobranchia* выделены *Actinodontida* Douvillé, 1912 (= *Unionida*, Stoliczka, 1871, по Скарлато и Старобогатову, 1979), *Cyrtodontida* Scarlato et Starobogatov, 1971 (= *Mytilida*, Férussac, 1822, по Скарлато и Старобогатову, 1979), *Pectinida* H. Adams et A. Adams, 1857, *Pholadomyida* Newell, 1965, *Astartida* Scarlato, Starobogatov, 1971 (= *Lucinida* Stoliczka, 1871, по Скарлато и Старобогатову, 1979), *Carditida* Scarlato, Starobogatov, 1971, *Hippuritida* Newell, 1965, *Venerida* H. Adams et A. Adams, 1856, а в надотряде *Septibranchia* — *Verticordiida*, Scarlato, Starobogatov, 1971,

Poromyida Newell, 1965 и Cuspidariida. Впоследствии из состава последнего отряда Скарлато и Старобогатов выделили в качестве самостоятельного отряда Conocardiida Scarlato, Starobogatov, 1971.

Эта система может быть использована как неонтологами, так и палеонтологами. Что касается ее "естественности", т.е. монофилетичности высоких таксонов, то об этом судить трудно, так как филогенетические отношения надотрядов не вполне ясны. Можно только сказать, что все они существуют по крайней мере с конца кембрия. Отношения отдельных отрядов внутри этих надотрядов также в большинстве случаев спорны и не могут быть представлены однозначно, а следовательно, любая предложенная система не может считаться полностью филогенетической. Тем не менее предложенная коллективом авторов (Невесская, Скарлато и др., 1971) система учитывает явную полифилетичность ряда отрядов "конхологических" классификаций, в частности, отрядов Taходonta, Desmodonta и Heterodonta "Основ палеонтологии", и в этом отношении значительно более отвечает требованиям, предъявляемым к филогенетическим системам.

Основные отличия от системы "Treatise..." заключаются в выделении в виде самостоятельного надотряда септибранхных форм, значительно отличающихся от всех других представителей класса строением жабр, пищеварительной системы и типом питания, отказ от расчленения Autobranchia, как достаточно единой группы на ряд высоких таксонов (уровня подкласса или надотряда), выделение отряда Pectinida, представители которого обладают своеобразным типом строения пищеварительной системы, и другая группировка в отряды форм с гетеродонтным типом замка.

Что касается классификации на семейственном уровне, то она достаточно общепринята и понимание объема отдельных семейств (и надсемейств) в разных справочниках и сводках весьма близко, хотя, конечно, есть исключения.

Применение новой методики исследований (изучение микро- и ультраструктуры, нумерическая таксономия) пока не внесло ничего нового в систему класса на уровне отряда и выше.

Дальнейшая ревизия системы Bivalvia должна происходить на основе изучения дополнительных материалов, как палеонтологических, так и зоологических, которые помогут выявить более точные взаимоотношения между отдельными таксонами, установить случаи конвергентного и параллельного развития и приблизиться к созданию монофилетической системы класса.

### БРЮХОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (GASTROPODA)

До недавнего времени систематика гастропод на уровне подклассов и отрядов казалась довольно стабильной. В крупнейшей сводке Венца (Wenz, 1938—1944; Wenz, Zilch, 1960) почти без изменений была принята система Тиле (Thiele, 1921—1931); ее же в общем приняли Коробков (1955) и авторы "Основ палеонтологии" (1960). В сводке Коробкова система выглядит так: подкласс Prosobranchia — отряды

Archaeogastropoda, Mesogastropoda и Neogastropoda, подкласс Opisthobranchia — отряды Tectibranchia, Pteropoda и Acoela, подкласс Pulmonata — отряды Basommatophora и Stylommatophora. В издании "Treatise on invertebrate paleontology" по гастроподам (Treatise, 1960, Pt. I) есть только описание археогастропод; там указывалось, что в следующем томе, посвященном остальным гастроподам, отряды Mesogastropoda и Neogastropoda объединяются в Gaenogastropoda. Других существенных изменений в системе, по-видимому, не предполагалось.

Главное различие между системами в сводках разных лет в положении моноплакофор: у Венца это часть отряда Archaeogastropoda, в "Основах палеонтологии" — самостоятельный подкласс Anisopleura (остальные гастроподы там отнесены к подклассу Isopleura). При этом общепринятые подклассы Prosobranchia и др. понижены в ранге до отрядов, а отряды Archaeogastropoda и др. — соответственно до подотрядов. В "Treatise on invertebrate paleontology" моноплакофоры рассматриваются как самостоятельный класс. Сейчас эта точка зрения общепринята. Вызвало разногласия и положение некоторых других групп. Например, Pyramidellidae, по Венцу и Коробкову, — Mesogastropoda, по "Основам палеонтологии" — Archaeogastropoda, а по "Treatise..." — Opisthobranchia.

С конца 60-х годов начали выходить работы Старобогатова и его соавторов (Голиков, Старобогатов, 1968; Golikov, Starobogatov, 1975; Миничев, Старобогатов, 1975, а, б, 1979; Старобогатов, 1976, б), где систематика гастропод подверглась очень серьезным изменениям. Вместо прежних трех установлено восемь подклассов, а число отрядов стало более пятидесяти вместо прежних семи-восьми. Во многих подклассах отряды группируются в надотряды. Авторы считают, что признаки прежних подклассов (стрептоневрия или эвтиневрия, положение мантийного комплекса органов, раздельнополость или гермафродитизм) — это черты эволюционного уровня, возникавшие неоднократно в разных ветвях. Истинные филогенетические различия связаны, по их мнению, с тем, что появление торсиона затруднило процесс дыхания, и разные группы гастропод нашли разные "выходы из положения". Основные эволюционные стволы возникли еще в докембрии, а в ордовике обособились все восемь стволов, выделяемых в подклассы.

В 1982 г. Старобогатов представил для данного очерка последний вариант системы гастропод. По сравнению с опубликованными данными здесь пересмотрена систематическая принадлежность некоторых групп, введены новые отряды, а также внесено общее номенклатурное изменение: для всех таксонов, кроме подклассов, описательные названия заменены на типифицированные со стандартными концовками. Большинство систематических изменений обосновано в статьях, которые находятся в печати и, может быть, выйдут раньше этой книги. На настоящий момент система представляется ее авторам следующей.

Подкласс Cyclobranchia Cuvier, 1817 (=Patelliones Gol. et Star., nom. nov.); надотряд Archinacelliformii Kight et Yochelson, 1958; отряды Helcionelliformes Golikov et Starobogatov, 1975; Archinacelliformes



Khight et Yochelson, 1958; надотряд Patelliformii Ihering, 1876; отряд Patelliformes Ihering, 1876 (=Docoglossa Troschel, 1886).

Подкласс Scutibranchia Cuvier, 1817 (=Pleurotomariiones Gol. et Star., nom. nov.), отряды Bellerophonitiformes Ulrich et Scofield, 1897, Trochoneumatiformes Starobogatov, ordo, nov., Pleurotomariiformes Cox et Kight, 1960.

Подкласс Pectinibranchia Blainville, 1814 (=Trochiones Golikov et Starobogatov, nom. nov.); надотряд Trochiformii Ferussac, 1822 (=Anisobranchia Ihering, 1876), отряд Trochiformes Ferussac, 1822; надотряд Neritopsiformii Cox et Kight, 1960, отряд Neritopsiformes Cox et Knight, 1960; надотряд Vivipariformii Sitnikova et Starobogatov, 1982, отряды Vivipariformes Sitnikova et Starobogatov, 1982, Cypraeiformes Sitnikova et Starobogatov, 1982; надотряд Calyptraeiformii Ferussac, 1822, отряды Pediculariiformes Golikov et Starobogatov, nom. nov., Littoriniiformes Pchelintsev, 1963 (=Discopoda Fischer, 1884), Calyptraeiformes Ferussac, 1822 (=Echinospirida Fretter et Graham, 1962, part.), Strombiformes Pchelintsev, 1963 (=Alata Lamarck, 1809), Atlantiformes Golikov et Starobogatov, 1981 (=Heteropoda Lamarck, 1812), Naticiformes Pchelintsev, 1963 (=Aspidophora Fischer, 1884), Cassidiformes Golikov et Starobogatov in Scarlato, 1981 (=Canalifera Fischer, 1884); надотряд Cerithiiformii Golikov et Starobogatov, 1975, отряд Cerithiiformes Golikov et Starobogatov, 1975 (=Entomostoma Blainville, 1824); надотряд Bucciniformii Ferussac, 1822, отряды Bucciniformes Ferussac, 1822 (=Hamiglossa Gray, 1853), Coniformes Golikov et Starobogatov in Scarlato, 1981 (=Toxoglossa Gray, 1853).

Подкласс Divasibranchia Minichev et Starobogatov, 1975 (=Macluritiones Minichev et Starobogatov, nom. nov.), отряды Macluritiformes Cox et Kight, 1960, Siphonariiformes Minichev et Starobogatov, 1975.

Подкласс Sinistrobranchia Minichev et Starobogatov, 1979 (=Pyramideliones Minichev et Starobogatov, nom. nov.), надотряд Architectoniciformii Minichev et Starobogatov, 1979; отряды Architectoniciformes Minichev et Starobogatov, 1979, Janthiniiformes Minichev et Starobogatov, 1979 (=Ptenoglossa Gray, 1853); надотряд Melanelliformii Minichev et Starobogatov, 1979, отряд Melanelliformes Minichev et Starobogatov, 1979; Pyramideliformii Golikov et Starobogatov, 1975, отряды Ringiculiformes Minichev et Starobogatov, 1979, Pyramideliformes Golikov et Starobogatov, 1975.

Подкласс Opisthobranchia Milne-Edwards, 1848 (=Bulliones Minichev et Starobogatov, nom. nov.); надотряд Phyllidiiformii Ferussac, 1822, отряды Acteoniformes Minichev, 1967, Pleurobranchiiformes Deshayes, 1830, Phyllidiiformes Ferussac, 1822 (=Anthobranchia Ferussac, 1819), Tritoniiformes Ferussac, 1822 (=Nudibranchia Blainville, 1814); надотряд Polybranchiiformii Ferussac, 1822 (=Saccoglossa Ihering, 1876), отряды Oxynoiformes Baba, 1966, Stiligeriformes Minichev et Starobogatov, 1979, Polybranchiiformes Ferussac, 1822; надотряд Bulliformii Ferussac, 1822, отряды Bulliformes Ferussac, 1822 (=Cephalaspidea Fischer, 1887), Runciiformes Burn, 1963, Aplysiiformes Franc, 1968 (=Anaspidea Fischer, 1883), Pneumodermatiformes Minichev et Starobogatov, 1975 (=Gymnoglossa Blainville, 1824), Tamarovalviformes Kawaguti et Baba, 1959.

Подкласс Dextrobranchia Minichev et Starobogatov, 1975 (=Peracliones Minichev et Starobogatov, nom. nov.); надотряд Onychochiliiformii Starobo-

gator, superordo nov., отряд Onychochiliformes Starobogatov, ordo nov., надотряд Umbraculiformii Minichev et Starobogatov, 1975; отряд Umbraculiformes Minichev et Starobogatov, 1975; надотряд Acochilidiiformii Odnher, 1939, Acochilidiiformes Odnher, 1939; надотряд Peracliformii Minichev et Starobogatov, 1975 (=Thecostomata Blainville, 1824), отряды Peracliformes Minichev et Starobogatov, 1975 (=Pseudothecostomata Meisenheimer, 1905), Cavoliniiformes Minichev et Starobogatov, 1975 (=Euthecostomata Meisenheimer, 1905); надотряд Onchidiiformii Minichev et Slavoshevskaja, 1971; отряды Onchidiiformes Minichev et Slavoshevskaja, 1971, Phodopiformes Minichev et Slavoshevskaja, 1971, Veronicelliformes Minichev et Starobogatov, 1975 (=Soleolifera Thiele, 1931).

Подкласс Pulmonata Cuvier, 1817 (=Heliciones Starobogatov, nom. nov.), надотряд Limaciformii Ferussac, 1829 (=Stylommatophora A. Schmidt, 1855), отряды Limaciformes Ferussac, 1829 (=Helicida Shileyko, 1979), Succineiformes Minichev et Slavoshevskaja, 1971, Ayluiformes Minichev et Slavoshevskaja, 1971, Athoracophoriformes Starobogatov, nom. nov. (=Tracheopulmonata Plate, 1898); надотряд Lymnaeiformii Ferussac, 1822 (=Basommatophora A. Schmidt, 1855, part.); отряды Subulitiformes Pcelintsev, 1963 (=Ellobiida Minichev et Starobogatov, 1975), Trimusculiformes Minichev et Starobogatov, 1975, Lymnaeiformes Ferussac, 1822; надотряд Amphiboliformii Starobogatov, 1970 (=Basommatophora A. Schmidt, 1855, part.), отряд Amphiboliformes Starobogatov, 1970.

Подклассы Scutibranchia и Cyclobranchia соответствуют части прежнего отряда Archaeogastropoda. Подкласс Pectinibranchia включил в себя почти всех остальных археогастропод, большую часть Mesogastropoda и всех Neogastropoda. Вместе эти три подкласса охватывают бывший подкласс Prosobranchia, за исключением некоторых групп. Подклассы Opisthobranchia и Pulmonata сохранили свои названия, но из них тоже исключены некоторые группы и в Pulmonata включены субулитиды, относившиеся раньше к археогастроподам или (в Treatise...) к ценогастроподам. Часть бывших Opisthobranchia (преимущественно безраковинные группы, не известные в ископаемом состоянии), а также палеозойские онихохилиды, относившиеся к археогастроподам, вошли в подкласс Dextrobranchia. Этот подкласс филогенетически ближе к Pulmonata, чем к Opisthobranchia. Исходным для всех эвтиневральных гастропод авторы считают подкласс Divasibranchia, куда вошли маклюритиды, относившиеся к археогастроподам, и сифонариды, относившиеся к Pulmonata. В подкласс Sinistrobranchia, филогенетически стоящий между Divasibranchia и Opisthobranchia, вошли рингикулиды, раньше относившиеся к Opisthobranchia, меланеллиды, пирамиделлиды и неринейды, положение которых вызывало разногласия, а также архитектонниды, матильдиы, эпитонииды и некоторые другие группы, считавшиеся мезогастроподами.

Если принять новую систему, то многие старые таксоны оказываются сборными. Это почти не касается археогастропод: формы, относившиеся к этому отряду, вошли почти во все подклассы новой системы, но они составляют либо эти подклассы целиком, либо их корни, неразделенные между собой на филогенетическом древе представителями других отрядов, так что здесь нет полифилии. Неогастроподы тоже не оказались полифилетичной группой. По последнему варианту системы

они примерно соответствуют по объему надотряду *Bucciniformii*, состоящему из двух отрядов (правда, в один из них входят и трифориды, раньше относившиеся к мезогастроподам), так что формально неогастроподы повышены в ранге, но при общем повышении рангов они несколько "затерялись" среди многочисленных надотрядов пектинибранхий. Наиболее сборными оказались мезогастроподы: основная масса их вошла в подкласс *Pectinibranchia*, но ряд семейств оказался в *Sinistrobranchia*, причем в нескольких случаях другие семейства, относившиеся к тем же надсемействам, остались в составе пектинибранхий.

На последнем примере, казалось бы, видно, что новая классификация менее удобна для палеонтологов: ведь по общей форме и многим особенностям раковин представители *Sinistrobranchia* значительно менее сходны между собой, чем с теми группами, с которыми их сближали раньше (матильдиды — с туррителлидами, архитектонициды — с омалаксидами, рингикулиды — с актеонидами и т.д.). Правда, для многих синистробранхий характерна такая важная особенность, как гетерострофный протоконх, но некоторые представители подкласса не имеют гетерострофии (по мнению авторов, утратили ее). Однако авторы новой системы утверждают, что установленные ими подклассы и отряды в общем можно охарактеризовать и по раковине, хотя меньшее значение будут иметь ее общая форма и скульптура и большее — некоторые особенности протоконха, формы устья, линий нарастания и т.д., которые до сих пор не считались столь важными для систематики таксонов высокого ранга. Впрочем, ведь и прежние системы гастропод на уровне подклассов и отрядов строились в основном по мягкому телу, а не по внешним признакам раковины, поскольку еще в первой половине прошлого века было известно, что группы гастропод, сильно различающиеся по строению мягкого тела, могут иметь похожие раковины и наоборот. Старая система кажется палеонтологам удобной, потому что она привычна, но даже в учебном определителе (Бондаренко, Михайлова, 1969) для гастропод, в отличие от других групп, оказалось невозможным построить дихотомический ключ так, чтобы последовательные шаги определения соответствовали движению от высших таксонов к низшим.

В прошлом веке авторы важнейших классификаций были одновременно палеонтологами и неонтологами. В нашем веке палеонтологи Венц и другие почти без изменений приняли систему подклассов и отрядов гастропод, разработанную неонтологом Тиле на современном материале. Благоприятствовало то, что среди общепринятых отрядов нет ни одного вымершего (среди 55 отрядов, принятых Старобогатовым и его соавторами, не более шести вымерших). Классификации, принятые разными палеонтологами или разными неонтологами, могут различаться больше, чем классификации палеонтолога и неонтолога. Например, далеко не все палеонтологи признают предложенный В.Ф. Пчелинцевым (1965) отряд *Murchisoniata* (по крайней мере в указанном им объеме). Система А.Н. Голикова, Ю.С. Миничева и Я.И. Старобогатова еще не получила всеобщего признания зоологов. В редакционном замечании журнала "*Malacologia*" (1975) при публикации статьи Голикова и Старобогатова подчеркнуто, что она печатается в порядке дискуссии. Тем не менее она уже принята в нескольких

регионально-описательных работах советских малакологов, в том числе и палеонтологов. Вероятно, что со временем, когда новая система будет доработана и более детально обоснована, она станет общепризнанной.

Кратко коснемся состояния систематики на семейственном уровне. В рассмотренных сводках она не сильно различается, хотя постепенно шло разукрупнение некоторых надсемейств и в меньшей степени семейств. Более резкое разукрупнение провели Старобогатов и его соавторы. Многие бывшие надсемейства в их системе соответствуют по объему подотрядам и отрядам; бывшие семейства — надсемействам, разделенным на новые семейства (частично им соответствуют бывшие подсемейства). Трудно сказать, насколько быстро и легко это войдет в региональные работы, особенно в палеонтологические. Если точное определение родов и семейств и не имеет большого значения для местных стратиграфических корреляций, то оно важно при палеоэкологических, зоогеографических, да и при стратиграфических исследованиях широкого масштаба, когда выводы могут делаться на основании родового и семейственного состава фаунистических комплексов без определения видов. Можно надеяться, что и новые семейства будут входить в употребление по мере уяснения их практической ценности.

#### ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ (CERHALOPODA)

История классификации головоногих моллюсков, в том числе ископаемых, началась в конце XVIII в., но останавливаться подробно на ранних работах вряд ли целесообразно, так как эти вопросы достаточно подробно освещены в печати (Друщиц, 1956; Руженцев, 1960; Шиманский и Журавлева, 1961; Журавлева, 1972, 1978). Укажем только основные моменты истории и детальнее скажем о взглядах на систематику современных исследователей.

Первый этап начинается с выделения в 1797 г. Кювье класса цефалопод, и деления современных головоногих по числу жабр в 1836 г. Оуэном на два подкласса: *Dibranchiata*, или двужаберные, и *Tetrabranchiata*, или четырехжаберные.

Второй этап охватывает отрезок времени от работ Хайэтта в 80—90-х годах прошлого века до 50—60-х годов XX в. Хайэтт в работах 1883—1884 гг. и 1900 г. использовал для систематики головоногих моллюсков (наутилоидей и аммоноидей), особенности строения сифона, септальных трубок, начальных частей раковины, у аммонитов — очертание наружного седла лопастной линии. Следует отметить, что специалисты по наутилоидам в дальнейшем и не делали попыток найти другие основы для систематики группы, тогда как специалисты по аммоноидам это делали.

Необходимо также указать работу Шварца 1894 г., предложившего подразделять головоногих моллюсков не по числу жабр (что невозможно на ископаемом материале), а по положению раковины на подклассы эктокохлий, или наружнораковинных, и эндокохлий, или внутреннераковинных (*Ectocochlia* и *Endocochlia*).

Интересно, что уже в то время существовала точка зрения о при-

надлежности аммонойд к дибранхиатам, поддерживаемая, в частности, А.А. Борисяком (1905). К этому же этапу относятся работы Тейхерта (Teichert); опубликованные в 1933—1937 годах предложившего на основании особенностей строения сифона объединить головоногих с широким сифоном в подкласс *Eurysiphnata* (эндоцератиты и актиноцератиты), а с узким — в подкласс *Stenosiphonata*; к последнему подклассу были отнесены аммонойды и наутилоиды с узким сифоном.

Третий этап в изучении цефалопод связан с ревизией всех таксонов отрядно-классного и более низкого ранга в связи с подготовкой к изданию сводок по палеонтологии во Франции, США, Советском Союзе. В начале пятидесятых годов Флауер и Каммел (Flower, Kummel, 1950) публикуют работу, посвященную ревизии так называемых наутилоидей. Предложено 14 отрядов наутилоидных головоногих: *Ellesmeroceratida*, *Endoceratida*, *Actinoceratida*, *Michelinoceratida*, *Ascoceratida*, *Bassleroceratida*, *Oncoceratida*, *Discosorida*, *Tarphyceratida*, *Barandeoceratida*, *Rutoceratida*, *Centroceratida*, *Solenochilida*, *Nautilida*. Некоторые из них фигурировали в ранге отряда и в работах других исследователей, но большинство было поднято до ранга отряда Флауером в данной работе. В 1951 г. В.Н. Шиманским был установлен отряд *Bactritoidea*, промежуточный между наутилоидеями и аммонойдами. В "Traite de Paleintologie" (1952) Басс, Делепин и Роже (Basse, Delepine, Roger) рассматривали класс цефалопод в составе трех подклассов: *Nautiloidea*, *Ammonoidea* и *Dibranchiata*. Подкласс наутилоидей объединял 14 отрядов, предложенных Флауером и Каммелом, подкласс аммонойд включал отряды аммонитид и климениид (соответственно экстрасифонат и интрасифонат); в первый отряд в ранге подотрядов включены: аммонитины, литоцератитины, филлоцератитины и гониатитины. Дибранхиат Роже разделил, как принято у биологов, на декапод и октопод; к первым отнес белемнойд, теутоидей и сепиоидей, ко вторым — осьминогов.

При подготовке к изданию "Основ палеонтологии" Шиманский и Журавлева (1961) рассмотрели основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. Руженцев (1960) предложил принципы систематики, систему и филогению палеозойских аммонойд. Шиманский и Журавлева предложили наружиораквинных головоногих разделить на пять надотрядов: *Nautiloidea*, *Endoceratoidea*, *Actinoceratoidea*, *Bactritoidea* и *Ammonoidea*. Руженцев, используя принципы систематики и филогении (хронологический, гомологий, онтогенетический, основного звена и хорологический), в надотряде аммонойд выделил пять отрядов: *Agoniatitida*, *Goniatiitida*, *Clymeniida*, *Ceratitida* и *Ammonitida*. В "Основах палеонтологии" (1958, 1962) класс головоногих моллюсков был разделен на два подкласса и 19 отрядов.

Подкласс *Ectocochlia*, надотряд *Nautiloidea*; отряды: *Volborthelida*, *Ellesmeroceratida*, *Tarphyceratida*, *Orthoceratida*, *Ascoceratida*, *Discosorida*, *Oncoceratida*, *Nautilida*. Надотряд *Endoceratoidea*; отряды: *Endoceratida*, *Intejoceratida*. Надотряд *Actinoceratoidea*, отряд *Actinoceratida*. Надотряд *Bactritoidea*, отряд *Bactritida*. Надотряд *Ammonoidea*; отряды: *Clymeniida*, *Goniatiitida*, *Agoniatitida*, *Ceratitida*, *Ammonitida* (подотряды: *Lytoceratina* *Phylloceratina*, *Ammonitina*).

Подкласс Endocochlia. Отряд Decapoda (подотряды: Belemnoidea, Sepioidea, Teuthoidea), отряд Octopoda.

В 1963 г. И.С. Барсковым часть отряда ортоцератид была выделена в самостоятельный отряд Pseudorthoceratida, отнесенный автором к актиноцератондеям.

В "Treatise on Invertebrate Paleontology" (1964) была принята система, близкая к классификации "Основ палеонтологии", но авторы отказались от деления цефалопод на подклассы эктокохлий эндокохлий и разделили их на шесть подклассов.

Из класса цефалопод был исключен отряд Volborthellida Kobayshi 1937 и добавлен отряд Barrandeocerida (американские палеонтологи для окончания отрядов использовали окончание — cerida). В подкласс аммоноидей вместо отряда Agoniatitida, Ruzhencev, 1957 были приняты два отряда Anarcestida и Prolecanitida и подотряды аммонитид подняты до ранга отрядов. Для подкласса Coleoidea (=Dibranchiata) систематику разработал канадский палеонтолог Елецкий.

Следует сказать, что в "Treatise" была опубликована только сама систематика Coleoidea, а работа с описанием таксонов вышла позже (Jeletzky, 1966). Кроме указанных ниже, в ней фигурирует также отряд Aulacocerida Stolley, 1919.

В целом система головоногих моллюсков, принятая в "Treatise...", имела следующий вид.

Подкласс Nautiloidea Agassiz, 1847; отряды Ellesmerocerida; Flower, 1950, Tarphycerida Flower, 1950, Orthocerida Kuhn, 1940, Ascocerida Kuhn, 1949, Discosorida Flower, 1950, Oncocerida Flower, 1950, Nautilida Agassiz, 1847; Barrandeocerida Flower, 1950.

Подкласс Endoceratoidea Teichert, 1933; отряды Endocerida Teichert, 1933, Intejocerida Balashov, 1960.

Подкласс Actinoceratoidea Teichert, 1933; отряды Actinocerida Teichert, 1933.

Подкласс Bactritoidea Shimanskiy, 1951; отряд Bactritida Shimansky, 1951.

Подкласс Ammonoidea Zittel, 1884; отряды Anarcestida Miller et Furnish, 1954, Clymeniida Hyatt, 1884, Goniatitida Hyatt, 1884, Prolecanitida Miller et Furnish, 1954, Ceratitida Hyatt, 1884, Phylloceratida Arkell, 1950, Lytoceratida Hyatt, 1889, Ammonitida Zittel, 1884.

Подкласс Coleoidea Bather, 1888; отряды Belemnitida Naef, 1912, Sepiida Naef, 1916, Octopodida Leach, 1818, Teuthitida Naef, 1916, Phragmoteuthida ord. nov.

В том же году Журавлевой был установлен на совершенно неизвестном ранее материале новый отряд Dissidoceratida, а Флауером из состава эллемероцератид выделена особая группа плектронцератид (Журавлева, 1972). Одновременно появились еще две очень интересные работы. В первой Доноуэн (Donovan, 1964) предложил делить головоногих на семь мегатаксонов (не давая им названия и не указывая ранга): I. Plectronaceratidae, Discosorida, II. Barrandeoceratida, Tarphyceratida, Ammonoidea, III. Oncoceratida, Rutoceratida, Nautilida, IV. Michelinoceratida, Ascoceratida, V. Coleoidea, VI. Actinoceratida, VII. Endoceratida. Наиболее своеобразным моментом этой схемы

является объединение аммоноидей с частью свернутых наутилоидей в один таксон. Точка зрения, допускающая происхождение аммоноидей от свернутых наутилоидей, а не от бактритоидей, принималась и некоторыми другими исследователями.

Во второй работе (Mutvei, 1964) на основании анализа мускулов ретракторов предложено выделять группы *Oncoceratomorphi*, *Nautilomorphi* и *Orthoceratomorphi*, соответствующие по рангу аммоноидеям и белемнитоидеям. Материала по актиноцератоидеям и эндоцератоидеям у автора не было.

В течение нескольких лет в литературе по головоногим моллюскам достаточно широко была распространена классификация по "Treatise on invertebrate paleontology". В конце 60-х и в начале 70-х годов начался новый этап в изучении систематики и филогении головоногих моллюсков.

Тейхерт (Teichert, 1967) предложил разделить головоногих моллюсков на семь подклассов. Седьмым подклассом стали *Orthoceratoidea*, включающие отряды *Ellesmerocerida*, *Orthocerida*, *Ascocerida*, выведенные из подкласса *Nautiloidea*.

Почти одновременно Шиндевольф (Schindewolf, 1968) предложил сохранить деление головоногих на два подкласса *Ectocochlia* и *Coleoidea*, разделив первых на два надотряда и 12 отрядов, а вторых на 6 отрядов.

Подкласс *Ectocochlia*; надотряд *Nautiloidea*; отряды *Ellesmeroceratida*, *Orthoceratida*, *Nautilida*, *Discosorida*, *Oncoceratida*, *Endoceratida*, *Actinoceratida*; надотряд *Ammonoidea*; отряды *Bactritida*, *Goniatitida*, *Clymenida*, *Phylloceratida*, *Lytoceratida*.

Подкласс *Coleoidea*; отряды *Aulacoceratida*, *Phragmoteuthida*, *Teuthida*, *Octopida*, *Sepiida*, *Belemnitida*.

В то же время Цейсс (Zeiss, 1968, 1969), частично основываясь на данных о строении мягких частей тела, рекомендовал разделить головоногих на два подкласса: *Nautiloidea* и *Coleoidea*. В первый, состоящий из надотряда *Ectocochlia*, был включен отряд наутилид и пять подотрядов: басслероцерин, тарфицерин, баррандеоцерин, онкоцерин и наутилин. Подкласс *Coleoidea* объединял головоногих с наружной и внутренней раковиной и состоял из двух надотрядов *Eusochlia* и *Endosochlia*. У зукохлий была наружная раковина и предположительно одна пара жабр, они объединяли пять отрядов: ортоцерид, актиноцерид, эндоцерид, бактритид и аммонитид. В состав ортоцерид включены подотряды: ортоцерин, фольбортеллин, эллесмероцерин, аскоцерин и дискоцерин. При рентгеноскопическом просвечивании раковин среднедевонских бактритов и аммонитов Цейсс установил, что по выявленному небольшому числу руд и присутствию чернильного мешка, несмотря на наличие наружной раковины, бактриты и аммониты стоят к дибранхиатам ближе, чем к тетрабранхиатам. Как видно из приведенного состава, зукохлии объединяют головоногих с узким и широким сифоном, с различным типом строения начальной камеры и ранних стадий развития. Состав эндокохлий изменений не претерпел.

Позднее Журавлева (1972) предложила вариант системы головоногих, внешне сходной с системой Цейсса, но отличающейся значительно в деталях. Класс головоногих предлагается разделить так-

же на два подкласса — *Nautiloda* и *Orthoceroda*. Наиболее древним и крупным подклассом является подкласс ортоцерод, состоящий из шести надотрядов: *Orthoceratoidea*, *Endoceratoidea*, *Actinoceratoidea*, *Bactritoidea*, *Ammonoidea* и *Coleoidea*. Первый объединяет отряды *Volborthellida*, *Ellesmeroceratida*, *Ascoceratida*, из которых основным является отряд эллесмероцератид; от них произошли ортоцератиды, фольбортеллиды, аскоцератиды, а в начале раннего ордовика — эндоцератоиды и несколько позже актиноцератоиды. К эндоцератоидеям отнесены отряды *Endoceratida*, *Intejoceratida* и *Dissidoceratida*, а к актиноцератоидеям — один единственный отряд.

Анализ скудных данных о строении мягкого тела у вымерших головоногих (небольшое число мускулов-ретракторов, малое число рук) послужил основанием для отнесения ортоцератид совместно с их прямыми и непрямыми потомками (эндоцератитами, актиноцератитами, бактритами, аммонитами и колеоидеями) к двужаберным. Три надотряда — бактритоидей, аммоноидей и колеоидей — относятся также к двужаберным, но их более дробная систематика не рассматривается. Второй подкласс включает один надотряд и пять отрядов: *Plectronoceratida*, *Discosorida*, *Oncoceratida*, *Tarphyceratida* и *Nautilida*. В прошлом десятилетия высказывались и другие взгляды на систематику головоногих и родственные связи разных групп. Так, Шиманский (1971) высказался за деление их на восемь равнозначных групп. Кроме принятых в "Основах палеонтологии" могут быть добавлены *Orthoceratoidea*, *Teuthoidea* (=Decapoda) и *Octopodoidea* (=Octopoda). Все названные таксоны, по мнению Шиманского, в дальнейшем могут быть объединены в 3—4 подкласса.

В одной из последних сводок об аммонитах Леман (Lehmann, 1976) предлагает несколько упрощенную (как пишет сам автор) систему современных и вымерших головоногих; класс разделен на инфраклассы эктокохий и эндокохий; первый представлен пятью подклассами: наутилоидей, эндоцератиты, актиноцератиты, бактриты и аммониты. (В то же время на схеме филогении головоногих сохранены три ветви — наутилоидей, аммониты и дибранхиаты. К первым в ранге отрядов отнесены актиноцератиты и эндоцератиты). Работа Лемана интересна тем, что в ней сведены все новые данные о строении радулы, чернильного мешка, челюстей у аммонитов, дибранхиат и наутилуса. Леман говорит о наличии среди головоногих группы с узкой радулой (*Anguste-Radulata*, аммониты и дибранхиаты) и с широкой радулой (*Late-Radulata*, современный *Nautilus*) и предполагает, что это деление по мере новых находок радулы у вымерших головоногих будет иметь большое таксономическое значение. (Надо сказать, что идея о возможности выделения по строению радулы таксонов ранга подкласса высказывалась Леманом в 1967 г.).

Исследование внутреннего строения раковины аммонитов, новые данные о строении цекума и фиксатора, положение сифона, строение септальных трубок и стенки раковины, полученные в электронном сканирующем микроскопе, позволили уточнить диагнозы отрядов аммонитид (*Clymeniida*, *Goniatiatida*, *Agoniatitida*, *Ceratitida*, *Ammonitida*, *Phylloceratida* и *Lytoceratida*) и высказать предположение о проис-



хождении цератитид от гониатитид, а не агониатитид, как предполагалось ранее (Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976).

Старобогатов (1976,а) подошел к классификации древних и современных головоногих с позиции морфологических преобразований, которые привели к становлению современных представителей класса головоногих: 1 — превращение посторальных щупалец и их "подставок" в систему лопастей (у наутилуса) или в систему рук (у кальмаров, осьминогов), 2 — превращение апикального участка внутренностного мешка в сифон и перемещение этого участка в пределах раковин в дорсовентральном направлении, 3 — олигомеризация мантийного комплекса, 4 — олигомеризация и полимеризация ретракторов тела, 5 — переход от использования газожидкостного поплавка (между раковиной и телом) к использованию жидкостного (внутри тела), 6 — переход от развития с велигером к прямому развитию, 7 — превращение наружной раковины в эндоскелетное образование с последующей редукцией. На этом основании он предлагает разделять современных и вымерших головоногих моллюсков на пять подклассов: Actinoceratea, Nautilia, Endoceratea, Ammonitea, Belemnitea. Название последнего подкласса предлагается взамен Dibranchea и Coleoidea. В состав наутилей включены два отряда: Barrandeoceratida и Nautilida, в актиноцератеи — надотряды Tarphyceratoida, Oncoceratoida, Actinoceratoida, в эндоцератеи — надотряды Orthoceratoida, Endoceratoida, в аммонитеи — Bactritoida и Ammonitoida, в подкласс белемнитей — надотряды Belemnitoida и Ocotopoida.

В последние годы появился ряд новых сообщений. Журавлева (1978) установила новый отряд Bajaloceratida и отнесла его к Disidoceratida (правда, с некоторым сомнением) к надотряду Orthoceratoidea (ранее семейство Bajaloceratidae, послужившее основой для отряда, включалось в отряд Jntejoceratida). Из кембрия Китая (что является очень интересным, так как кембрийские головоногие пока известны очень мало) установлены новые отряды Protactinoceratida и Yanheoceratida, возможно являющиеся предковыми для актиноцератоидей и эндоцератоидей. Появилась работа по бактритоидеям позднего палеозоя Сев. Америки (Mares, 1979), в которой описан еще один отряд — Annulobactritida, характерной особенностью которого является наличие первой конической камеры раковины, а не сферической, как у типичных бактритов.

Представляют интерес последние работы по колеоидеям. Подотряд Diplobelina (установленный Елецким в 1966 г.) поднят до ранга самостоятельного отряда Diplobelida (Друщиц, Кабанов, Нероденко, 1984). Предложено рассматривать в ранге отряда Belemnoteuthida еще одну группу, рассматривавшуюся ранее в качестве семейства отряда белемнитид (Engeser, Reitner, 1981). Эти данные очень интересны, так как говорят о стремлении придать диагностическую четкость отрядам внутреннераковинных. Для двух последних отрядов характерен в значительной степени видоизмененный ростр, кроме того, у второго первая камера фрагмокона колпачковидная, а не сферическая.

Подводя итог всему сказанному выше, можно прийти к выводу о том, что в настоящее время нет окончательного суждения о числе подклассов головоногих моллюсков: число их колеблется от двух до

семи. Немалую роль играют при этом тенденции возведения в ранг подклассов больших групп, достаточно четко диагностируемых, или же выделение очень крупных филогенетических ветвей, хотя бы и без четкого диагноза. В одном случае преобладает чисто систематическое стремление подчеркнуть различие и особенность групп, в другом — филогенетическое — подчеркнуть единство и взаимосвязь групп.

Число отрядов головоногих непрерывно увеличивается и они, как правило, являются хорошо диагностируемыми группами. Большинство их основано на известных давно таксонах семейственной группы, но есть некоторые (причем только среди неаммоидных головоногих с наружной раковиной), установленные на совершенно новых уникальных материалах.

### ХИОЛИТЫ (*Hyolithozoes*)

Род *Hyolithes* был описан в 1840 г. Э. Эйхвальдом, который условно сравнивал его с некоторыми представителями головоногих моллюсков. В последующие годы появилось предположение, что хиолиты являются крылоногими моллюсками. Наряду с названием, данным Эйхвальдом, употреблялись и другие: *Theca Sowerby*, *Pugiunculus Barrande*, *Vaginella Daudin*, *Cleodom Peron et Lesueur*. В сводке по палеонтологии России, вышедшей в 1860 г., Эйхвальд подчеркнул приоритет своего названия; в дальнейшем оно и утвердилось в литературе.

В семидесятых годах прошлого века было установлено семейство *Hyolithidae*, в которое, кроме собственно рода хиолитес, было включено несколько родов неясной систематической принадлежности и весьма далеких от хиолитов. В конце восьмидесятых годов О. Новаком был установлен еще один род хиолитов — *Orthotheca*, для которого характерно отсутствие губы у устья. Мы специально останавливаемся на этом моменте, так как именно с этого времени стало ясно, что существуют две разные группы хиолитов: с губой и без губы.

Надо сказать, что исследователи неоднократно возвращались и к вопросу о принадлежности хиолитов к тому или иному классу и даже типу животных. Их, как сказано выше, считали птероподами, головоногими, даже червями. Однако группа всегда рассматривалась в составе только одного семейства, включающего два или один род (*Orthotheca* иногда принималась в качестве подрода *Hyolithes*).

На рубеже XIX—XX вв. вышли в свет работы двух исследователей, содержащие очень интересные мысли, которые, однако, тогда не были приняты. Первый труд принадлежит Холму (*Holm*, 1893), создавшему своеобразную систему иерархического соподчинения групп хиолитов и предложившего даже филогенетическую схему для этих групп. О сложности системы говорит тот факт, что в одной из групп (*Transversistriati*) число соподчиняющихся элементов было равно девяти. К сожалению, Холм не сделал второго шага — не поставил вопроса о таксономическом ранге всех этих подразделений. Хиолиты по-прежнему рассматриваются им в составе одного семейства и даже од-

ного рода. С современной точки зрения большинство "высших" подразделений Холма соответствуют отрядам и группам семейств.

Другой исследователь, Метью (Matthew, 1901), предложил совершенно новую трактовку элементов скелета хиолитов. Он сравнивал собственно раковину хиолитов (т.е. коническую часть скелета) с брюшной створкой *Acrothyra* Matthew, а крышечку — со спинной створкой. Брахиоподы и хиолиты сопоставляются этим автором как два самостоятельные типа (интересно, что в одном из разделов статьи хиолиты сравниваются только с беззамковыми брахиоподами). В этой работе впервые была высказана мысль об очень высоком таксономическом ранге хиолитов и их совершенно особом месте в животном мире. Вызывает некоторое удивление, что, несмотря на это, вопрос о соподчинении таксонов внутри группы у Метью не возник — по-прежнему использованы только названия одного семейства и одного рода.

В конце первой четверти нашего века Неф (Naef, 1924) выделил новый класс моллюсков *Odontomorpha*, объединив в него стилиолин, конулярий и хиолитов. Позже Найт (Knight, 1941) поддержал идею Метью, обособив хиолитов в особый тип животных. Чуть позже супруги Термье (H. et G. Termier, 1947) устанавливают новый класс *Eopteropoda*, почти соответствующий по объему классу, предложенному Нефом. В следующем десятилетии Г.П. Ляшенко (1955) выделяет класс *Coniconchia*, включающий тентакулитов, стилиолин и новакий. Одновременно высказывается предположение, что, возможно, в состав этого класса входят и хиолиты. Почти одновременно Сысоевым (1957) в специальной статье, посвященной систематике и систематическому положению хиолитов, было установлено несколько отрядов внутри этой группы, которые и вошли в опубликованный в следующем году том "Основ палеонтологии". В этом издании (Основы..., 1958) мы выделили хиолитов в надотряд *Hyolithoidea* в составе класса кониконхий. Надотряд включал пять отрядов *Hyolithida*, *Diplotheccida*, *Camerothecida*, *Globorilida*, *Hyolithellida*. Присоединение к хиолитам хиолителлид в какой-то степени было шагом назад по сравнению с работами более ранних исследователей. Вопрос о статусе и даже реальности камеротецид и диплотецид остается открытым до сих пор. Глоборилиды, вероятно, являются особой группой животного мира, не связанной с хиолитами. Следует отметить, что автором была сделана попытка учесть строение личиночных раковин при выделении указанных выше групп.

Несколько позже Фишером в "Treatise on invertebrate paleontology" (Treatise..., 1962) хиолиты выделены в качестве нового класса *Calyptrotomatida*. Отряд *Hyolithellida* исключен из состава хиолитов и его название заменено на *Hyolithelminthes*. В составе хиолитов в ранге подотряда включены маттевии, не имеющие к хиолитам никакого отношения.

Почти одновременно Марек (Marek, 1963, 1966, 1967) выделил хиолитов в особый класс моллюсков *Hyolitha*. Из состава класса были выведены некоторые группы, явно не имеющие отношения к хиолитам. Установлен новый отряд *Orthothecida* в составе единственного одноименного семейства. Подчеркнута важность для систематики морфологии крышечки, особенно ее внутреннего строения.

В те же годы вышли в свет работы В.В. Миссаржевского (1968, 1969), в которых автором подчеркнута формальность систематики хиолитов; в основу ее взято соотношение спинной и брюшной стороны раковины. Класс *Hyolitha* принимается в составе отрядов *Orthothecida* и *Hyolithida*.

\* \* \*

Все эти представления о системе хиолитов, в сущности, мало чем отличаются друг от друга. Им свойствен в значительной степени формальный подход: использован неполный набор морфологических признаков, осталась неясной биологическая природа животных, отсутствовало четкое представление о ранге группы, не было анализа происхождения и исторической судьбы входящих в нее подгрупп.

В шестидесятых и семидесятых годах мы (Сысоев, 1968, 1972, 1976, 1981) на основании анализа ряда новых фактов пришли к выводу о правильности идеи Метью, рассматривавшего хиолитов в качестве самостоятельной группы очень высокого ранга. Хиолиты выделены в самостоятельный тип *Hyolithozoes* в надтипе актинотрохных животных (тентакулат). Они сравниваются с мшанками, форонидами, фосфатными брахиоподами. Автором достаточно ясно показано, что имеющиеся данные не позволяют считать хиолитов моллюсками (Сысоев, 1981). По мнению автора, коническая раковина и крышечка являются брюшной и спинной створками, а устьевые придатки — скелетными поддержками лофофора. Именно с последним связаны мускулы, оставившие небольшие отпечатки на внутренней поверхности плоской створки. Прямая ветвь кишки трактуется как желудок, а извитая — как тонкая кишка. При таком понимании хиолитов макушка конической створки должна быть серединой брюшной стороны, плоская створка ("крышечка") является спинным элементом скелета, а сторона конической (т.е. брюшной) створки с губой — морфологически задней. Нельзя полностью исключить и возможность противоположного направления спинно-брюшной оси, однако такой вариант строения среди современных животных неизвестен. Надо думать, что у хиолитов был хорошо развит целом, латеральные и переднезадние мезентерии; могла быть пелагическая личинка типа моллеулы (Старобогатов, 1979). Возможно существование личинки, подобной актинотрохе. Тип хиолитозой включает два класса, несколько подклассов, отрядов, подотрядов, надсемейств. В целом система хиолитов имеет следующий вид.

Класс *Orthothecimorpha* Sysoev, 1968. Отряд *Orthothecida* Marek, 1966 (надсемейства *Tchuranithecoidea*, *Orthothecoidea*, *Jsitithecoidea*), отряд *Circothecida* Sysoev, 1968 отряд *Exilithecida* Sysoev, 1968.

Класс *Hyolithomorpha* Sysoev, 1968. Отряд *Hyolithida* Sysoev, 1957; подотряд *Hyolithina* (надсемейства *Crestjahitoidea*, *Altaicornoidea*, *Hyolithoidea*); подотряд *Notabilitina* (надсемейства *Notabilitoidea*, *Nelegogocoinoidea*). Для второго класса характерно наличие губы у конической створки, латеральных поддержек лофофора, хорошо развитые мускулы-ретракторы, соединение створок парными передними и задними мускулами. Для первого не менее характерно отсутствие губы, и скелетных поддержек лофофора, слабое развитие мускулов-ретракторов, отсутствие мускулов, связывающих створки.

Выяснилось, что темпы исторического морфогенеза в разных группах одного ранга не совпадали — одинаковая форма скелета и его отдельных элементов неоднократно повторялась на разных стадиях развития группы как в кембрии, где происходило основное развитие всех групп, так и в более поздние эпохи. В основу подразделения на отряды, подотряды, надсемейства положено как внешняя форма скелета, так и внутреннее строение: наличие нескольких перегородок, одной перегородки, полное отсутствие перегородок, сохранение или растворение личиночной части скелета. Безусловно, необходимо учитывать и образ жизни. В принципе все хиолиты принадлежат к нейстону или свободнолежащему бентосу, но в разных группах были свои отличия. Так циркутециды были только нейстонными формами, ортотециды в раннем кембрии были нейстонными, а позже в основном бентосными и т.д.

Новая система более разветвлена и сложна, чем предшествующие, но это неизбежно в связи с ростом наших знаний о группе в целом и значительным увеличением числа таксонов семейственной и более низких групп. Особенно сильно за последнее десятилетие возрастает число семейств (Мешкова, 1974; Вальков, 1975).

Преимущество новой системы и в объяснении взаимосвязи между высшими таксонами. Становятся понятными явления повторного возникновения сходства как во внешней форме скелета, так и его отдельных элементов в разные моменты эволюции группы. Явление параллелизма в развитии групп, при разных темпах эволюции исключительно важно, так как без учета этого явления можно допустить большие ошибки при установлении систематической принадлежности групп. Одинаковые по форме (а с формальных позиций одноименные) таксоны среди хиолитов известны из отложений нижнего кембрия и девона, среднего кембрия и ордовика и т.д. Безусловно, в будущем большое внимание должно быть уделено изучению плоских створок ("крышечек"), так как по своему строению эта часть скелета не менее разнообразна, чем коническая. К сожалению, в большинстве местонахождений эти два элемента скелета встречаются отдельно друг от друга.

## БРАХИОПОДЫ (*Brachiopoda*)

Первоначально система брахиопод строилась в основном на признаках наружного строения раковины. Не учитывалось широко распространенное среди брахиопод явление близкого внешнего сходства в разной мере родственных форм (гомеоморфия), что привело к большой таксономической путанице. В дальнейшем для построения системы стали использоваться признаки как внешнего, так и внутреннего строения раковины. Была разработана методика изучения внутреннего строения на сериях последовательных срезов раковины, которая с успехом применяется до сих пор. Типологические систематические схемы брахиопод, основанные на учете сходства и различия признаков, созданные на данном этапе, сыграли определенную роль в познании разнообразия группы, но привели к чрезвычайному таксономическому дробительству (Иванова, 1979).

Поворотным моментом в исследованиях по систематике брахиопод явилось введение филогенетической основы в построение системы в тридцатые годы нашего столетия. Эти построения базируются главным образом на анализе данных сравнительной анатомии, онтогенеза и исторического морфогенеза (метод тройного параллелизма).

Современные исследования по систематике брахиопод характеризуют расширение арсенала технических средств и методов, применяемых для познания строения этих животных: применение различных материалов для получения слепков с ядер и отпечатков и для изготовления реплик и пришлифовок, исследование структуры раковины под электронным микроскопом, изучение минералогического и элементарного состава раковины.

В настоящее время систематика брахиопод усиленно разрабатывается. За последние 10 лет исследованиям в этой области посвящены более 80 только крупных монографий. Однако систему брахиопод и сейчас нельзя считать разработанной. Одна из причин этого — неравномерность в исследовании разных групп. Так, например, все еще недостаточно изученными остаются палеозойские теребратулиды, беззамковые брахиоподы, неполны сведения о составе брахиопод кембрия и т.д. Другая причина — в неразработанности методической стороны исследований в данной области, в отсутствии единого методического подхода к построению системы. На фоне необычайного обилия публикаций по систематике отдельных групп брахиопод лишь единичные работы затрагивают вопросы о принципах построения системы и содержат поиск объективных критериев выделения систематических единиц и определения таксономического значения признаков.

Общепринятой системы брахиопод в настоящее время не существует. Современные палеонтологи при составлении описаний пользуются схемами, которые были разработаны при подготовке двух глобальных сводок по брахиоподам на родовом уровне: "Основы палеонтологии" (1960) и "Treatise on invertebrate paleontology" (1965). Эти сводки содержат также обзоры истории исследований по систематике брахиопод. И в том, и в другом издании в основу разделения брахиопод на классы положены в основном наличие или отсутствие специальных структур для жесткого сочленения створок, характер мускулатуры, осуществляющий открывание и закрывание раковины, состав раковины. Отряды, подотряды и надсемейства выделены на основании главным образом особенностей строения скелетных образований, связанных с прикреплением лофофора, скульптуры и структуры раковины. Ниже мы приводим эти схемы на уровнях классов, отрядов, подотрядов и надсемейств.

В сводке Основы палеонтологии приведена следующая классификация:

Тип *Brachiopoda* Dumeril, 1806.

Класс *Inarticulata* Huxley, 1869; отряд *Rustellida* Walcott, 1908 (надсемейство *Rustellacea*), отряд *Lingulida* Waagen, 1885 (надсемейства *Oboleacea*, *Lingulacea*, *Trimerellacea*), отряд *Craniida* Waagen, 1885 (надсемейство *Craniacea*), отряд *Acrotretida* Kuhn, 1949 (надсемейства *Acrotretacea*, *Discinacea*), отряд *Siphonotretida* Kutorga, 1848 (надсемейства *Obole-*

lacea, Siphonotretacea), отряд Kutorginida Kuhn, 1949 (надсемейства Paterinacea, Kutorginacea).

Класс Articulata Huxley, 1869; отряд Orthida Schuchert et Cooper, 1932 (надсемейства Orthacea, Rhipidomellacea, Enteletea, Clitambonitacea), отряд Pentamerida, Schuchert et Cooper, 1931 (надсемейства Porambonitacea, Camerellacea, Pentameracea), Incerti ordinis (надсемейство Triplesiacea), отряд Strophomenida Opik, 1934 (надсемейства Plectambonitacea, Strophomenacea, Stropheodontacea, Orthotetacea), отряд Productida Waagen, 1883 (надсемейства Chonetacea, Productacea, Lytoniaceae), отряд Phynchonellida Kuhn, 1949 (надсемейства Rhynchonellacea, Rhynchoporaacea), отряд Atrypida Moore, 1952 (надсемейства Cyclospiracea, Atrypacea, Coelospiracea, Dayiacea), отряд Spiriferida Waagen, 1883 (надсемейства Spiriferacea, Delthyriacea, Spiriferinacea). Incerti ordinis (надсемейство Athyracea), отряд Terebratulida Waagen, 1883 (надсемейство Terebratulacea, Terebratellacea, ? Thecideacea). Классификация принятая в Treatise of invertebrate paleontology иная.

Тип Brachiopoda Dumeril, 1806.

Класс Inarticulata Huxley, 1869; отряд Lingulida Waagen, 1885 (надсемейства Lingulacea, Trimerellacea), отряд Acrotretida, Kuhn, 1949, подотряд Acrotretidina Kuhn, 1949 (надсемейства Acrotretacea, Discinacea, Siphonotretacea), подотряд Craniidina Waagen, 1885 (надсемейство Craniacea), отряд Obolellida Rowell, 1965 (надсемейство Obolellacea), отряд Paterinida Rowell, 1965 (надсемейство Paterinacea), Incerti classia: отряд Kutorginida Kuhn, 1949 (надсемейство Kutorginacea).

Класс Articulata Huxley, 1869; отряд Orthida Schuchert et Cooper, 1932, подотряд Orthidina Schuchert et Cooper, 1932 (надсемейства Billingsellacea, Orthacea, Enteletea), подотряд Clitambonitidina Opik, 1934 (надсемейства Clitambonitacea, Gonambonitacea), подотряд Triplesiidina (надсемейство Triplesiacea), Incerti ordinis, подотряд Dictionellidina Cooper, 1956 (надсемейство Eichwaldiacea), отряд Strophomenida Opik, 1934, подотряд Strophomenidina Opik, 1934 (надсемейства Plectambonitacea, Strophomenacea, Davidsoniacea), подотряд Chonetidina Muir-Wood, 1955 (надсемейства Chonetacea, Cadomellacea), подотряд Productidina Waagen, 1883 (надсемейства Strophalosiacea, Richthofeniacea, Productacea), отряд Pentamerida Schuchert et Cooper, 1931, подотряд Syntrophiidina Ulrich et Cooper, 1936 (надсемейство Porambonitacea), подотряд Pentameridina Schuchert et Cooper, 1931 (надсемейство Pentameracea), отряд Phynchonellida Kuhn, 1949 (надсемейства Rhynchonellacea, Stenoscismatacea, Rhynchoporaacea), отряд Spiriferida Waagen, 1883, подотряд Atrypidina Moore, 1952 (надсемейства Atrypacea, Dayiacea), подотряд Retziidina Boucot, Johnson et Staton, 1964 (надсемейство Retziacea), подотряд Athyrididina Boucot, Johnson et Staton, 1964 (надсемейства Athyridacea, Koninckinacea), подотряд Spiriferidina Waagen, 1883 (надсемейства Cyrtinacea, Suessiacea, Spiriferacea, Spiriferinacea, Reticulariacea), отряд Terebratulida Waagen, 1883, подотряд Centronellidina Stehr, 1965 (надсемейство Stringochalacea), подотряд Terebratulidina Waagen, 1883 (надсемейства Dielasmatacea, Terebratulacea), подотряд Terebratellidina Muir-Wood, 1955 (надсемейство Cryptonellacea, Zalleriacea, Terebratellacea), Incerti ordinis, подотряд Thecideidina Elliott, 1958 (надсемейство Thecideacea).

Заслуживает упоминания также книга Радвика (Rudwick, 1970), в которой обобщены сведения по различным направлениям изучения этих животных. Радвик приводит схему системы брахиопод, опубликованную в "Treatise on invertebrate paleontology", но со следующими изменениями, основанными на собственной произвольной оценке систематического значения структуры раковины и некоторых морфологических признаков: отряд Kutorginida помещен в Inarticulata; надсемейство Clitambonitacea включает Gonambonitacea; надсемейство Thecidacea отнесено к отряду Strophomenida; надсемейство Triplesiaea перемещено из отряда Orthis в Strophomenida; надсемейство Koninckinacea, в которое включено также и Cadomellacea, изъято из отряда Spiriferida и помещено в Strophomenida; надсемейство Richthofenicea включено в Strophalosiacea; надсемейство Stenosismatacea перемещено из отряда Rhynchonellida в отряд Pentamerida; надсемейство Rhynchonellacea включает Phynchoporacea; Atrypida понимается в качестве самостоятельного отряда, состоящего из надсемейств Atrypacea, Dayiacea, Retziacea и Athyridacea; надсемейство Retziacea включает Athyrisinacea; отряд Spiriferida по объему соответствует только подотряду Spiriferidina, по "Treatise on invertebrate Paleontology", надсемейство Cyrtinacea включает Suessiaea; надсемейство Zeilleriaea включает палеозойских представителей Cyrtotellacea.

Специалистами по отдельным группам брахиопод эти схемы используются как по отдельности, так и в некотором сочетании. Объединение продуктид и хонетид в единый отряд со строфоменидами, предложенное в "Treatise on invertebrate paleontology", принимается только зарубежными палеонтологами. В Советском Союзе эти группы обычно рассматриваются в качестве самостоятельных, а Д.В. Наливкиным (1979) хонетиды выделены в отдельный отряд. То же самое касается объединения атрипид со спириферами в американском справочнике. В Советском Союзе атрипиды и атирииды (ранг последних до отряда повышен А.С. Дагисом, 1974) принимаются в качестве самостоятельных отрядов наряду со спириферами.

Некоторые изменения в систему отдельных отрядов были внесены после выхода упомянутых сводок. Так, Е.А. Ивановой (1972) была предложена следующая систематическая схема отряда Spiriferida.

Отряд Spiriferida, подотряд Spiriferidina (надсемейства Cyrtiacea, Cyrtospiriferacea, Spiriferacea, Syringothyridacea), подотряд Delthyrididina (надсемейства Delthyridacea, Reticulariacea, Martiniacea), подотряд Spiriferinidina (надсемейства ? Cyrtinacea, ? Suessiaea, Spiriferinacea).

Позже (Иванова, 1981) в составе подотряда Spiriferidina выделено еще надсемейство Paeckelmannellacea. А.С. Дагис (1974) в пределах отряда Strophomenida повысил ранг текоспирид до надсемейства. Им же в отряде Rhynchonellida дополнительно выделяется надсемейство Basiliolacea, а в отряде Terebratulida — надсемейства Cranaenacea, Loboiothyridacea, Dallinacea.

Особо следует остановиться на проблемах положения брахиопод в системе многоклеточных животных и систематики брахиопод на уровне типа и класса, поскольку они почти не освещены в палеонтологических сводках.



Вопрос о положении брахиопод в системе Metazoa остается открытым. Образование дефинитивного рта на месте переднего конца щелевидного бластопора (Concllin, 1902, Jatsu, 1902; Plenk, 1913) сближает брахиопод с первичноротыми животными<sup>1</sup>, однако в отличие от них у брахиопод наблюдается недетерминированное дробление яйца и способы закладки энтометазодермы, сближающие их с вторичноротыми. В строении нервной системы брахиопод также можно найти некоторое сходство с вторичноротыми. У брахиопод апикальная пластинка и апикальный нервный ганглий при метаморфозе личинки исчезают и не дают начало мозгу, как у первичноротых. Главную роль в нервной системе взрослых брахиопод играет вентральный ганглий, по гистологическому строению сходный с эктоневральной нервной системой вторичноротых (Беклемишев, 1964,а; Малахов, 1976).

Большинство зоологов помещают брахиопод в Protostomia (например, Старобогатов, 1979), другие определяют их положение на этом таксономическом уровне как промежуточное, выделяя их в отдельный подраздел, соответствующий подразделам Protostomia и Deuterostomia внутри раздела Bilateria (Беклемишев, 1964). Некоторые исследователи относят брахиопод к вторичноротым (Иванов, 1937; Малахов, 1976), основываясь при этом на разных фактах. Для П.П. Иванова основным служит образование энтероцельного целома у замковых брахиопод; для В.В. Малахова, отрицающего присутствие у брахиопод настоящей энтероцели, — строение нервной системы. К.В. Беклемишев (1974) считает, что нет причин для резкого разделения на первично- и вторичноротых, рассматривает брахиопод вместе с щетинкоцелостными в качестве одного из независимых стволів Bilateria. Кларк (Clarke, 1979) расценивает лофофорат (мшанки, брахиоподы, форониды) как самостоятельный ствол Metazoa, равноценный первично- и вторичноротым.

Нет общепринятой классификации брахиопод на уровне типа. Современные зоологи наряду с тем, что рассматривают брахиопод в качестве самостоятельного типа (Малахов, 1976), как это принято у палеонтологов, принимают его и как класс внутри типа Tentaculata, включающего также мшанок и форонид (Иванова-Казас, 1977). Класс брахиопод делится при этом на подклассы Ecardidines (Inarticulata) и Testicardines (Articulata). С другой стороны, существует тенденция расчленять тип брахиопод по крайней мере на два типа (Percival, 1944), соответствующие замковым и беззамковым брахиоподам на основании их различий главным образом в эмбриональном и постэмбриональном развитии. Эти различия начинаются со способа закладки энтометазодермы и образования целома. Однако наряду с признанием такого высокого таксономического значения этих различий существует мнение, что, хотя у других Metazoa способ закладки целома и образования мезодермы характеризует даже группы ранга типа, у брахиопод он имеет сравнительно небольшой систематический вес, характеризуя лишь группы родов или даже отдельные роды, по-видимому свидетельствуя о том, что брахиоподы рано обособились от остальных Metazoa и эн-

<sup>1</sup> По мнению О.М. Ивановой-Казас (1977), соответствие рта брахиопод (по положению) бластопору является сомнительным.

люция способа закладки энтомезодермы и образования целома шла у них независимо от остальных стволов животного царства (Малахов, 1976).

Отличия замковых и беззамковых состоят также в характере метаморфоза личинки, который у артикулят протекает с превращением — с поворотом мантийных лопастей на  $180^\circ$ , а у инартикулят метаморфоз носит эволютивный характер. Кроме того, по-видимому, полюс бластопора у артикулят соответствует брюшной стороне тела, а у инартикулят становится передним концом животного. Однако есть тенденции объяснить эти различия личиночными адаптациями (Rudwick, 1970).

Наряду с выделением беззамковых брахиопод в отдельный тип существует суждение о сборном характере Inarticulata и о необходимости выделения отряда Craniida на основании отсутствия ножки и наличия известковой раковины, т.е. о необходимости разделения беззамковых на два типа — кранииды, с одной стороны, и все остальные беззамковые брахиоподы — с другой (Brunton, 1975). Действительно, кранииды занимают несколько аномальное положение среди инартикулят по составу раковины как по известковой природе ее, так и по аминокислотным данным, однако при этом нужно иметь в виду, что, хотя хитинофосфатная раковина считается типичной для инартикулят, по последним данным 26% беззамковых брахиопод имеют скелет, состоящий из склеропротейна и карбоната кальция (Williams, Hurst, 1977). Известковая раковина у инартикулят развивается независимо и неоднократно в разных стволах. Что же касается ножки, то отсутствие ее у краниид пока нельзя считать доказанным, так как имеются лишь данные о том, что личинка ныне живущей Crania anomala с тремя парами ресничек уже имеет двустворчатую раковину, приросшую к субстрату (Rowell, 1960). Более ранние стадии развития не изучены, поэтому нельзя исключать и вторичную атрофию ножки. На сборный характер Inarticulata указывает также Райт (Wright, 1979), который отмечает, что если класс Articulata монофилитичен, то объединение остальных групп брахиопод, происходящих по крайней мере от 5 разных докембрийских предков ("брахиофорат"), в класс Inarticulata только вводит в заблуждение относительно степени их единства.

В.Ю. Горюнов и Л.Е. Попов (1981) считают, что идея о полифлии инартикулят находит подтверждение в последних сравнительно-морфологических и биохимических исследованиях. Объем класса Inarticulata эти авторы предлагают ограничить отрядом Craniida и вновь установленным отрядом Trimerellida. Формы с хитиново-фосфатной раковиной, относящиеся к отрядам Lingulida, Acrotretida, Siphonotretida, и Paterinida, объединены ими в особый класс Lingulata. Положение отрядов Obolllida и Kutorginida считается неопределенным в связи с их недостаточной изученностью. Другие исследователи приводят аргументы, касающиеся плана строения, анатомии, морфологии и структуры раковины, в пользу монофилии вообще всех замковых и беззамковых брахиопод (Williams, Hurst, 1977; Rowell, 1981a, b; 1982).

Были сделаны также попытки разделить на подклассы класс Articulata. Однако эти подклассы не получили признания среди палеонтологов. Так, Януссон (Janusson, 1971), изучивший эволюцию замка

брахиопод, приходит к выводу о том, что выделенные им два типа зубов — дельтидиодонтный (зубы в виде выростов по краю интерареи) и циртоматодонтный (зубы росли от дна створки) объединяют брахиопод в подразделения, соответствующие отрядам *Protremata* и *Telotre-mata* Бичера (Beecher, 1891), которые Януссон предлагает принять в качестве подклассов.

Ю. И. Кацем и А. М. Поповым (1974) на основании анализа развития типов микроструктуры раковины брахиопод было предложено разделение на 2 подкласса: *Inferioarticulata* (низшие замковые), куда помещены отряды с развитым третичным слоем, и *Superioarticulata* (высшие замковые), объединивший отряды, где раковина состоит только из первичного и вторичного слоев. Нам кажется выделение этих подклассов необоснованным в связи с тем, что в настоящее время сведения о микроструктуре раковины брахиопод все еще очень неполны, в особенности по палеозойским брахиоподам, где они носят чисто эпизодический характер, да и таксономическое значение третичного слоя весьма дискуссионно.

Несколько слов следует сказать о группах, отнесение которых к какому-либо классу носит условный характер, принимая разделение брахиопод на *Inarticulata* и *Articulata*. Это патериниды из кембрия — раннего ордовика и куторгиниды из раннего-среднего кембрия. Патериниды близки беззамковым брахиоподам по хитино-фосфатному составу раковины и отсутствию артикуляции между створками, но имеют мускульные отпечатки и ареи, как у замковых. У куторгинид с известковой раковинной, помимо этого, намечены элементы артикуляции створок. Детальное изучение морфологии этих групп, по-видимому, представляет большой интерес для понимания эволюции и филогении брахиопод на ранних этапах.

Система брахиопод нуждается в дополнительной разработке и унифицировании. В отношении надсемейств и, возможно, отрядов помимо дополнительного изучения недостаточно изученных групп необходима разработка методической стороны систематических построений. Соответствие систематики брахиопод современному морфобиологическому уровню биосистематики (Юдин, 1974) могло бы быть достигнуто введением адаптивного, функционального аспекта в филогенетические построения, положенные в основу систематических схем (Афанасьева, 1968; Иванова, 1971, 1979).

Определенные перспективы развития систематики на этом уровне связаны, по-видимому, с исследованиями микроструктуры раковины, результаты которых все чаще и чаще используются при создании систематических схем. Анализ распространения некоторых типов структуры раковины брахиопод показал, что в развитии этих типов обнаруживаются параллелизмы, которые сопровождаются дивергентным развитием морфологических признаков (Манаков, 1979б; Афанасьева, 1980). Морфологический и микроструктурный аспекты эволюции скелета брахиопод могут не совпадать, но как тот, так и другой могут быть использованы для понимания хода развития группы и тем самым служить основой систематических построений (Манаков, 1979а, б).

Перспективы развития систематики брахиопод на уровне типа и

класса нельзя связать с морфобиологическими исследованиями, так как отличительные признаки типа и классов не сводятся к адаптациям. Основные структурные типы этих таксонов брахиопод, как и других животных, сложились на ранних этапах развития группы и на них наложился результат ряда последующих адаптивных радиаций. Такие таксоны определяются только посредством характеристики основного типа строения. На первый план здесь выступают сведения по эмбриологии и анатомии брахиопод, которые носят очень неполный характер и базируются на единичных, в основном давних наблюдениях. Таким образом, перспективы развития систематики группы на этом таксономическом уровне связаны с получением дополнительных данных по анатомии и эмбриологии современных брахиопод.

### МШАНКИ (Bryozoa)

Современные и ископаемые мшанки изучаются уже более двух столетий. Тем не менее их система, состав, таксономический ранг и положение в общей иерархии беспозвоночных до сих пор остаются дискуссионными. Основной причиной такого положения вещей является трудность изучения эмбриологии и онтогенеза современных форм — личинки мшанок вследствие "катастрофического" метаморфоза разрушаются в момент их прикрепления к субстрату. Кроме того, отсутствуют данные о большом начальном, "бесскелетном" этапе эволюции мшанок, в течение которого произошло формирование основных их филогенетических ветвей (древнейшие мшанки с обызвествленным скелетом, представленные уже всеми известными в палеозое отрядами, одновременно встречены в отложениях нижнего ордовика).

До второй половины XVIII в. мшанки считались растениями, затем вместе с кораллами — промежуточной группой между растениями и животными — зоофитами. В особую группу мшанки были выделены лишь в тридцатых годах XIX в., когда в 1830 г. ирландец Дж. Томсон обнаружил сложное строение особей, составляющих колонии мшанок, и отнес эту группу к новому таксону — Polyzoa.

Почти одновременно с ним (точнее, в 1831 г.) немецкий зоолог Э. Эренбург выделил из состава зоофитов две крупные систематические группировки — мшанок с названием "Bryozoa" и кишечнополостных с названием "Coelenterata". Эти названия были приняты исследователями всех стран, за исключением англичан, все еще употребляющих для мшанок название Polyzoa.

Мшанки долгое время рассматривались как класс в составе разных типов — Molluscoidea; Vermoidea или Vermidea; Podaxonia; Tentaculata (Lophophorata), объединявших многие группы мелких целомических животных за близкое к трохофорному строению их личинок и наличие лофофора; и сейчас отдельные зоологи относят мшанок вместе с форондами и брахиоподами к типу Tentaculata (Андросова, 1974; Иванова-Казас, 1977).

Крупный вклад в разработку систематики мшанок внес Х. Нитче (Nits-

che, 1869), который разделил их на микроскопических животных с анусом, расположенным внутри венчика щупалец, названных "Entoprocta" и настоящих мшанок, получивших название "Ectoprocta" в связи с положением у них ануса вне венчика щупалец. В дальнейшем было установлено, что энтопрокты отличаются не только положением анального отверстия, но и отсутствием целома, характером эмбрионального развития, отсутствием скелета и преобладанием одиночных форм, на основании чего Хачек (Hatschek, 1877) поднял Entoprocta и Ectoprocta до уровней самостоятельных типов. В начале нашего века были опубликованы результаты блестящих исследований анатомии и эмбриологии современных мшанок, подтвердившие их высокий таксономический ранг (Borg, 1926; Marcus, 1926 и др). Вслед за ними энтопрокты были выделены в тип Kamptozoa (Corti, 1929), а мшанки большинством зоологов стали рассматриваться как тип, занимающий промежуточное положение между первичноротыми и вторичноротыми. После работы Хайман (Huxley, 1959), четко показавшей таксономическую самостоятельность мшанок в объеме эктопрокт, значительное число американских авторов стало употреблять для них вместо Bryozoa название Ectoprocta. Это название и сейчас употребляется многими американцами, несмотря на обстоятельные доводы Эрнста Майра в пользу сохранения за мшанками широко известного названия Bryozoa (Mayr, 1968). С целью обоснования замены Bryozoa на Ectoprocta опубликованы даже специальные работы (Schopf, 1968).

В современной литературе для мшанок употребляются все три названия: наиболее часто — Bryozoa, менее распространены — Ectoprocta и Polyzoa. Советские зоологи и палеонтологи с самого начала приняли для мшанок название Bryozoa. Следует еще отметить, что родственные связи мшанок с Entoprocta окончательно не выяснены. Существует мнение об общности происхождения этих групп, при этом некоторыми исследователями энтопрокты считаются прямыми предками мшанок (Nielsen, 1971).

Важным этапом становления системы группы явилось разделение ее на два порядка (впоследствии класса) — Phylactolaemata — небольшая группа пресноводных мшанок и Gymnolaemata — разнообразнейшие морские мшанки (Allman, 1856). В составе современных гимнолемат были выделены подпорядки (отряды): Cyclostomata Busk, 1852; Cheilostomata Busk, 1852; Stenostomata Busk, 1852; пополненные затем ископаемыми отрядами Cryptostomata Vine, 1883 и Trepotomata Ulrich, 1888. Позднее для морских мшанок были установлены еще два класса, признанные не всеми специалистами: класс Stenolaemata Borg, 1926 и класс Eurystomata Marcus, 1938. Борг предложил класс стенолемат в объеме отряда Cyclostomata, предполагая его родственные связи с вымершими мшанками палеозойского отряда Trepotomata. Он противопоставлял этих мшанок всем остальным в связи с терминальным положением отверстий их зооидов, отсутствием париетальных мышц у современных форм, наличием перепончатого мешка и полиэмбрионии. В составе стенолемат Борг выделил четыре отряда — Camptostega, Acamptostega, Pachystega и Calyptrastega. Класс Eurystomata был предложен Маркусом в объеме двух отрядов — Cheilostomata и Stenosto-

mata, отличающихся от всех остальных морских мшанок строением полипидов с укороченными зооцециями и положением отверстий зооидов на фронтальной поверхности колонии, а также развитием выводковых камер (овицелл).

Указанные выше таксоны, за исключением только что рассмотренных двух классов и предложенных Боргом отрядов, выделенные на основании различий в строении полипидов для современных мшанок и различий в строении зооцеций, отражающих особенности морфологии мягкого тела, — для ископаемых, до середины текущего столетия в основном оставались общепринятыми. Не было лишь единого мнения в оценке таксономического ранга некоторых из этих таксонов.

В разработке основ систематики палеозойских мшанок в конце прошлого века особенно большую роль сыграли работы Ульриха (Ulrich), опубликованные в 1882—1890 годах. Ульрих — автор многих семейств и родов, впервые с применением микроскопического метода показал огромное систематическое разнообразие ископаемых мшанок Америки. Его работы не только уточнили систему мшанок, но и послужили основой для построения первых филогенетических схем крупных таксонов этой группы (Buge, 1952).

Приведенная ниже сложившаяся к середине двадцатого века система мшанок изложена Бесслером в американском справочнике "Treatise on invertebrate paleontology (1953)". Она имеет следующий вид.

Тип Bryozoa Ehrenberg, 1831 (=Polyzoa Thompson, 1830).

Подтип Entoprocta Nitsche, 1869 с двумя современными семействами.

Подтип Ectoprocta Nitsche, 1869, класс Gymnolaemata Allman, 1956; отряд Stenostomata Busk, 1852 (4 подотряда); отряд Cyclostomata Busk, 1852 (9 подотрядов); отряд Trepostomata Ulrich, 1888 (два подотряда); отряд Cryptostomata Vine, 1883 (13 семейств); отряд Cheilostomata Busk, 1852 (два подотряда); класс Phylactolaemata Allman, 1856 (одно семейство).

Большой вклад в разработку системы палеозойских мшанок внесли советские палеонтологи. Широко используя микроскопический метод изучения морфологии скелетных структур колоний при изучении обширных коллекций мшанок из разных стратиграфических уровней, они существенно пополнили систематический состав палеозойских мшанок и доказали гетерогенность ряда общепринятых крупных таксонов. На основе сравнительного морфофункционального анализа мшанок были выявлены филогенетические отношения и пути исторического развития многих таксонов различного ранга. Первая работа такого плана выполнена в 1928 г. В.П. Нехорошевым, который установил родственные связи и пути исторического развития родов крупнейшей группы, составившей в дальнейшем основу отряда Fenestrida, объединявшихся в то время в семейство Fenestellidae. Позднее было доказано близкое родство и выявлены пути исторического развития трех семейств, объединяющих двуслойно-симметричных мшанок, находящихся первоначально в разных отрядах и впоследствии объединенных в подотряд Hexagonellina отряда Cystoporida (Морозова, 1970). В процессе ревизии палеозойских мшанок была доказана гетерогенность отряда Cryptosto-

mata, в составе которого установлены три подотряда, независимо развивавшихся на протяжении всего палеозоя (Астрова, Морозова, 1956) и отнесенных в дальнейшем к самостоятельным отрядам (Шишова, 1958).

Результаты работы советских палеонтологов по ревизии системы палеозойских мшанок нашли отражение в "Основах палеонтологии" (1960). Правда, на уровне отрядов систематика группы в этом издании не отличалась от таковой в американском. Тип *Bryozoa* включает два класса: *Cymnolaemata* и *Phylactolaemata*. Первый из них подразделен на отряды: *Cyclostomata* (8 подотрядов), *Treplostomata*, *Stenostomata* (4 подотряда), *Cryptostomata* (3 подотряда), *Cheilostomata* (2 подотряда). Однако уже на уровне подотрядов, как видно из приведенных выше цифр, имеются значительные отличия: Дальнейшая ревизия мшанок привела к установлению новых палеозойских отрядов, подотрядов и семейств (Астрова, 1964; Морозова, 1966; Шишова, 1968).

Основные результаты работы по уточнению системы мшанок изложены в крупных монографиях, посвященных всестороннему анализу раннепалеозойских и позднепалеозойских мшанок (Астрова, 1965, 1978; Морозова, 1970). В этих работах обоснована филогенетическая система палеозойских мшанок и дана схема исторического развития всех отрядов типа, в уточненном виде опубликованная Морозовой и Висковой (1977).

Попытку ревизии всех выделенных когда-либо крупных таксонов мшанок предпринял американский исследователь Каффи (Cuffey, 1973). Используя принципы равной значимости признаков для построения системы и обработав основные признаки всех надродовых таксонов с помощью ЭВМ, он разработал следующую нумерическую систему мшанок, оказавшуюся в значительной мере искусственной.

Надтип *Bryozoa* Ehrenberg, 1881.

Тип *Entoprocta* Nitsche, 1869.

Класс *Calyssozoa* Clark, 1921; отряд *Pedicellinida* Boettger, 1952; подотряд *Loxosomatina* Cuffey, nov.; подотряд *Pedicellinina* Boettger, 1952.

Тип *Ectoprocta* Nitsche, 1869.

Надкласс *Pyxibryozoa* Cuffey, nov.

Класс *Phylactolaemata* Allman, 1856; отряд *Plumatellida* Pennak, 1953; подотряд *Plumatellina* Pennak, 1953; инфраотряд *Plumatellita* Pennak, 1953; инфраотряд *Pectinatellita* Cuffey, nov.

Класс *Cymnolaemata* Allman, 1856.

Подкласс *Eurystomata* Marcus, 1938; отряд *Stenostomida* Busk, 1852; подотряд *Stenostomina* Busk, 1852; инфраотряд *Stolonifera* Ehlers, 1876; инфраотряд *Carnosits* Cray, 1841; отряд *Cheilostomida* Busk, 1852; подотряд *Anascina* Levinsen, 1909; подотряд *Cribrimorphina* Lang, 1916; подотряд *Ascophorina* Levinsen, 1909;

Надкласс *Tubulobryozoa* Cuffey, nov.

Класс *Stenolaemata* Borg, 1926

Подкласс *Curtaulata* Cuffey, nov., отряд *Cryptostomida* Vine, 1883, подотряд *Fenestrina* Elias, and Condra, 1957; подотряд *Habrovirgatina* Cuffey, nov.; инфраотряд *Ptilodictyita* Astrova et Morozova, 1956; инфраотряд *Rhabdomesita* Astrova et Morozova, 1956

Подкласс *Leptaulata* Cuffey, nov.; инфракласс *Expletocystata* Cuffey, nov.; отряд *Expletocystida* Cuffey, nov.; подотряд *Trepostomina* Ulrich, 1882; подотряд *Cystoporina* Astrova, 1964; инфракласс *Cyclostomata* Busk, 1852.

Главными ошибками в этой системе являются неоправданно большое число крупных новых таксонов; объединение в один надкласс пресноводных филактолемат с морскими гимнолематами и противопоставление им неравноценного таксона — второго "надкласса" — стенолемата. Особенно необоснованной и искусственной оказалась система палеозойских мшанок, выработанных в результате неравноценности взятых признаков. Положительным моментом работы Каффи можно считать то, что она привлекла внимание исследователей к вопросам, связанным с системой мшанок. Кроме того, Каффи впервые упорядочил окончания названий всех надсемейственных таксонов мшанок. В последнее время появились исследования, посвященные критическому анализу содержания и положения в системе крупных таксонов типа. В частности, Банта и Карсон (Carson, Banta, 1977) пришли к выводу, что класс *Phylactolaemata* должен находиться на одном таксономическом уровне с классом *Gymnolaemata*, тогда как классы *Stenolaemata* и *Eurystomata* правильнее рассматривать в качестве подклассов гимнолемат.

Пресноводные мшанки *Phylactolaemata* резко отличаются от всех морских развитием над ротовым отверстием полипида специального придатка — эпистома, особой формой подковообразного лофофора, развитием ценосарка, отсутствием полиморфизма, особенностями почкования, при котором образуются слившиеся цистиды, характером полового размножения с образованием статобластов. В отличие от филактолемат все морские мшанки характеризуются наличием круглого лофофора без эпистома и обособленными цистидами с обызвествлением стенок. Их связывает характер колониального развития, протекавшего обычно по пути усиления полиморфизма, и близкий тип почкования у древнейших мшанок разных отрядов. Палеонтологические данные подтверждают, что морские мшанки представляют собой единый крупный таксон, развивавшийся на протяжении всей истории фанерозоя в виде двух крупных филогенетических ветвей, связанных общим происхождением и многими общими закономерностями развития.

Учитывая сказанное, система мшанок нами принимается в настоящее время в следующем виде.

Тип *Bryozoa* Ehrenberg, 1831 (= *Polyzoa* Thompson, 1830, = *Ectopogta* Nitsche, 1869).

Класс *Gymnolaemata* Allman, 1856.

Подкласс *Stenolaemata* Borg, отряд *Cyclostomida* Busk, 1852; подотряды *Articulina* Busk, 1859; *Tubuliporina* Milne-Edwards, 1838; *Paleotubuliporina* Brood, 1973; *Cancellina* Gregory, 1896; *Cerioporina* Hagenow, 1851; *Rectangulina* Waters, 1887; *Dactyletrina* Gregory, 1896; *Salpingina* Hagenow, 1851; *Hederellina* Bassler, 1939. Отряд *Cystoporida* Astrova, 1964; подотряды *Ceramoporina* Bassler, 1913; *Fistuliporina* Astrova, 1964; *Hexagonellina* Morozova, 1970. Отряд *Trepostomida* Ulrich, 1888; подотряды *Esthonioporina* Astrova, 1978; *Halloporina* Astrova, 1965; *Amplexoporina* Astrova, 1965; отряд *Cryptostomida* Vine, 1883; подотряды



*Psilodictyina* Astrova et Morozova, 1956, *Timanodictyina* Morozova, 1966; отряд *Rhabdomesonida* Astrova et Morozova 1956.

Подкласс *Eurystomata* Marcus, 1938; отряд *Fenestrata* Elias et Condra 1957; подотряды *Phylloporinina* Lavrentjeva, 1979; *Fenestellina* Astrova et Morozova, 1956; отряд *Cheilostomida* Busk, 1852; подотряды *Anascina* Levinsen, 1909; *Ascophorina* Levinsen, 1909; *Cribrimorphina* Lang, 1916; отряд *Stenostomida* Busk, 1852; подотряды *Carnosina* Gray, 1841, *Paludicellina* Allman, 1856; *Vesicularina* Johnston, 1847; *Stoloniferina* Ehlers, 1876.

Класс *Phylactolaemata* Allman, 1856; отряд *Plumatellida* Pennak, 1953.

Ближайшими задачами систематиков являются выяснение происхождения типа в целом и уточнение системы мезозойских (особенно триасовых и юрских) и кайнозойских мшанок на основе широкого применения новейших методов исследования.

Наиболее слабо разработанной остается система крупнейшего процветающего в современных морях отряда *Cheilostomida*. Этот отряд, насчитывающий в своем составе 110 семейств и более 650 родов, разделен на три подотряда, сборный состав которых многократно отмечался исследователями. В последнее время все чаще подвергаются сомнению диагностические признаки, положенные в основу деления отряда на более низшие таксоны. Спорными являются и представления о происхождении, родственных связях отряда и ранге всех его более низких таксонов. Не вызывает сомнений, что представления о полифилетическом происхождении хейлостомид (Brown, 1952) отражают гетерогенность его систематического состава.

## ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (*Arthropoda*)

### ТРИЛОБИТЫ (*TRILOBITA*)

Первые авторы, имевшие в своем распоряжении небольшой материал, систематизировали трилобитов по одному-двум внешним морфологическим признакам: наличию или отсутствию глаз, их строению, количеству сегментов торакса, характеру пигидия, сворачиванию, строению плевроторакса. Попытка естественной классификации трилобитов была предпринята Бичером (Beecher, 1897), который предположил, что глаза и подвижные щеки первоначально закладывались на брюшной стороне личинки и в дальнейшем передвигались на спинную сторону. Взрослые формы, лишённые глаз и лицевых швов, считались наиболее примитивными и были объединены в отряд *Nuroparia* Beecher, 1897. Остальные трилобиты отнесены к двум отрядам — *Opisthoparia* Beecher, 1897 и *Proparia* Beecher, 1897. Последний из них является наиболее высокоорганизованным, поскольку у него предположительно глаза закладывались сразу на спинной стороне. Классификация Бичера подверглась критике последующих исследователей, основанной главным образом на более поздних открытиях, хотя схемы классификации по строению лицевых швов разрабатывались и другими авторами. По современ-

ным представлениям, отсутствие глаз у трилобитов объясняется вторичной потерей органов зрения в связи с приспособлением к определенным условиям жизни.

Широкое распространение получили выделенные Искелем (Jackel, 1909) по числу сегментов торакса отряды *Miomera* Jackel, 1909 (с 2—3 сегментами) и *Polymera* Jackel, 1909 (свыше пяти сегментов). Позже Хеннингсмен (Henningsmoen, 1951) подразделил всех трилобитов на 12 надсемейств по строению глабели и боковых борозд с учетом направления лицевого шва, общего строения цефалона, строения глаз и т.д. Почти одновременно Юпэ (Hupé, 1953) принимает деление трилобитов на два отряда *Miomera* и *Polymera*. В первом из них достигает максимума пedomорфная тенденция в развитии, т.е. в процессе филогенеза у потомков на взрослой стадии имеются особенности строения, которыми их предки обладали лишь на стадии личинки. В отряде *Polymera* больше проявляется герантоморфная тенденция, в результате которой у потомков на взрослых стадиях появляются новые особенности, дополнительные к таковым взрослых форм их предков. Отряды делятся на надсемейства.

В конце пятидесятых — начале шестидесятых годов появляются две известные сводки по палеонтологии. В первой из них, а именно в "Treatise on invertebrate paleontology" (1959). Харрингтоном в основу классификации положены признаки в строении глабели, швов цефалона и характер пигидия. Класс трилобитов делится на семь отрядов: *Agnostida* Salter, 1864, *Redlichiida* Richter, 1933, *Corynexochida* Kobajashi, 1935, *Ptychopariida* Swinnerton, 1915, *Phacopida* Salter, 1864, *Lochida* Moore, 1959 и *Odonotopleurida* Whittington, 1959. Большинство отрядов разделены на подотряды, затем на надсемейства, семейства и иногда подсемейства.

В справочнике "Основы палеонтологии" (1960) систематическая принадлежность трилобитов устанавливается на основании комплекса признаков, характеризующих особенности строения цефалона, пигидия и торакса. Принято деление класса трилобитов на два отряда *Miomera* и *Polymera* и 23 надсемейства. Классификация обсуждалась коллективом авторов и в основном соответствует классификации Юпэ; изменения касаются количества надсемейств и объема некоторых из них.

В последние годы ведутся исследования, посвященные вопросам классификации трилобитов, в несколько ином аспекте. Ху Чунхунь (Hu Chung-hun, 1971) принял за основу новой, как он пишет, "фундаментальной" перегруппировки трилобитов строение подвижных щек и рострума. Рассматривая характер их сочленения, он выделил пять групп, не придавая им пока таксономического ранга. Автор отмечает, что у многих трилобитов подвижные щеки и рострум неизвестны и необходимы поиски и специальное изучение как взрослых форм, так и личиночных. По мнению Бергстрёма (Bergström, 1973), этот признак варьирует даже внутри некоторых родов. Ж. и Р. Хан (G. et R. Hahn, 1975) тоже считают, что сочленение рострума с щеками следует учитывать, но группы, выделенные Ху, находятся в противоречии с филогенетической классификацией.

И. Бергстром придает значение способности трилобитов сворачи-

ваться, хотя отдает себе отчет в том, что один тип сворачивания мог развиваться не однажды. Эволюция типов сворачивания имеет малое значение в классификации ранних трилобитов с первичным отсутствием этой способности. Но у более поздних групп при помощи типов сворачивания сделана попытка разделения на отряды, подотряды и надсемейства, которые могут быть естественными. Учитывая результаты предшествующих исследований, Бергстром признает девять отрядов трилобитов: *Olenellida*, *Ptychopariida*, *Redlichiida*, *Iliaenida*, *Phacopida*, *Odontopleurida*, *Lichida*, *Corynexochida*, *Agnostida*. По сравнению с Харрингтоном Бергстром оставил неизменными только отряды *Agnostida*, *Corynexochida* и *Lichida*. Остальные изменены в объеме и составе входящих в них более мелких подразделений. Из *Redlichiida* он выделил *Olenellina* Resser, 1938 и придал последнему ранг отряда. Большая перегруппировка произведена в отрядах *Ptychopariida*, *Phacopida* и *Odontopleurida*. Бергстром не считает свою схему окончательной, и предложенный им метод не является единственно возможным. По мнению Хан (G. et R. Hahn, 1975), значение способа сворачивания переоценено, и некоторые группы Бергстрома объединены искусственно.

В схеме филогенетического развития трилобитов, представленной Ж. и Р. Хан, показаны вспышки формообразования. Первая произошла в кембрии и дала начало трем крупным эволюционным ветвям: 1) *Olenellida* и *Redlichiida*, 2) *Agnostida*, 3) *Corynexochida* и *Ptychopariida*. Результатом второй вспышки (в среднем и начале позднего кембрия) было возникновение от *Ptychopariida* разных групп, характеризующихся самыми разными комбинациями признаков. Филогенетические построения Хан очень схематичны.

Во всех крупных работах, касающихся классификации трилобитов, подчеркивается отсутствие единства во взглядах у разных исследователей; нет четкого понимания важности диагностических признаков при установлении семейств, надсемейств и других таксонов.

Трудности в разработке классификации трилобитов связаны с рядом обстоятельств. В доступном палеонтологам материале, по-видимому, недостает отдельных звеньев в развитии трилобитов, так как предполагается существование на ранних этапах развития группы трилобитов без минерализованного панциря, который мог бы сохраниться в ископаемом состоянии. Поскольку трилобиты полностью вымерли в пермском периоде, нет возможности использовать актуалистический метод в их изучении. Отсутствуют сведения о внутренней анатомии трилобитов, в частности нервной системы, мало материала по морфологии брюшной стороны и конечностей. Для очень немногих родов известен онтогенез, так как панцири на ранних стадиях развития редко сохраняются. Выяснение филогенетического развития родов затрудняет возможное конвергентное сходство ряда форм.

В работах советских палеонтологов пока используется схема классификации трилобитов, принятая в "Основах палеонтологии", но накапливаются материалы для ее пересмотра. Новые данные показали, что по числу сегментов торакса нет резкой разницы между *Miomera* и *Polymera*, как это считалось ранее. Среди типичных *Polymera* обнаружены формы с четырьмя сегментами торакса (род *Vanuxemella* Wal-

cott, 1916 из Zecanthoididae и Ovatoryctocara N. Tchernysheva, 1962 из Oryctocephalidae) и даже с двумя (Thoracoscare Robison et Campbell, 1973 из Corynexochidae). Вполне вероятно, что наименования *Miomera* и *Polymera* должны оставаться для характеристики трилобитов наравне с *Opisthopteria* и *Propteria*, но без определенного таксономического ранга. Если же сохранять понятие, вкладываемое в название *Miomera*, т.е. малочленистые трилобиты, то предпочтительнее называть их *Agnostida* Salter. Надо сказать, что агностиды отличаются от всех многочленистых трилобитов не только количеством сегментов торакса, но формой и расчленением цефалона и пигидия, а также строением гипостомы. *Agnostida* может быть принят в качестве естественного отряда с подразделением на надсемейства *Eodiscoidea* и *Agnostoidea*.

Систематикой отдельных групп многочленистых трилобитов занимается ряд советских специалистов, которые высказываются за повышение ранга некоторых надсемейств до отряда или подотряда. Наиболее древние трилобиты кембрийского возраста детально изучаются Н.П. Суворовой. В ее монографиях (1956, 1960, 1964) разобраны филогенетические отношения кембрийских надсемейств, а также связи семейств в надсемействах *Redlichioidea* и *Corynexochioidea* и родов в семействе *Protolenidae*. Систематика надсемейства *Redlichioidea* разработана в 1969 г. Л.Н. Репиной; ею же в 1979 г. дана схема филогенетики семейств в надсемействе *Olenelloidea*. Работа Е.А. Балашовой (1976) посвящена систематике ордовикских азафин, выделенных в подотряд *Asaphina* Salter, 1864. Основные девонские надсемейства (*Phacopioidea*, *Scutelloidea*, *Proctoidea* и др.) детально исследованы З.А. Максимовой. Имеются работы, касающиеся отдельных семейств трилобитов, например, кембрийских *Conopogyphidae*, силурийских и девоиских *Dechellidae* и т.д.

Раннекембрийские надсемейства могут быть отнесены в основном к отрядам *Redlichiida* и *Corynexochida*. Сложной и запутанной является большая группа трилобитов, которая механически объединяется рядом авторов в отряд *Ptychopariida*. В него входят надсемейства *Ptychoparioidea* и *Solenopleuroidea*, которые в начале своего развития (конец раннего кембрия) были морфологически весьма сходны, но в более позднее время *Solenopleuroidea* приобрели резко отличные черты. От птихопарийных и соленоплевридных предков произошли проетиды. С кембрийскими родами птихопарийд имеют морфологическое сходство представители *Nomalonotidae*, в то же время родственное ему *Calymenidae* имеет специфическую характеристику и, по-видимому, заслуживает выделения в самостоятельный отряд. Крупной группой, в которую можно объединить несколько надсемейств, является *Dikelocephalida* Miller, 1889. По морфологическому своеобразию, вероятно, следует признать самостоятельными отрядами также *Scutellida* R. et E. Richter 1925 (= *Iliaenida*, Jaanusson, 1959), *Harpida* Haule et Corda, 1847, *Trinucleida* Haule et Corda, 1847, *Cheirurida* Salter, 1864, *Phacopida* Salter, 1864, *Lichida* Moore, 1959, *Odontopleurida* Whittington, 1959.

В результате изучения основных групп трилобитов у нас и за рубежом получила обоснование общая система класса.

Хелицеровые — одна из основных ветвей членистоногих, представители которой отличаются от жабродышащих и комплекса "трахейнодышащих": 1) полной редукцией первой пары конечностей (антеннул) и иннервирующего их дейтоцеребрального отдела головного мозга; 2) преобразованием второй пары конечностей (антенн) в клешневидные придатки — хелицеры; 3) отсутствием обособленной головы (жевательные отростки имеются на всех парах ходильных ног, как у трилобитов).

Основными направлениями морфологической эволюции хелицеровых являются: 1) изгибание первичной морфологической оси тела: переднего конца — вверх-назад, заднего — вниз-вперед; 2) рудиментация, вплоть до редукции, 7 сегмента, лежащего на сгибе между просомой и опистосомой; 3) преобразование мезосоматических конечностей, первоначально представленных жабрами, в легкие (book-lungs), половые придатки, гребневидные и паутинные органы, или их редукция; 4) олигомеризация, проявляющаяся в уменьшении числа сегментов опистосомы вплоть до полной редукции метасомы и даже части сегментов мезосомы (клещи *Ascariformes*); 5) интеграция, охватывающая просому (образование единого карапакса в большинстве отрядов), реже — опистосому (высшие пауки) или все тело (высшие клещи).

В состав хелицеровых входят две первичноводные группы, мечехвосты и ракоскорпионы, и одна наземная — паукообразные<sup>1</sup>. В оценке взаимоотношений хелицеровых и морских пауков (класс *Ruspogonides* Latveile, 1810, =*Pantopoda* Gerstaecker, 1863; =*Podosomata* Leach, 1815) наблюдаются сильные разночтения.

Многие исследователи (Fage, 1949; Kästner, 1956; Дубинин, 1957, 1959, 1962; Firstman, 1973; Weygoldt, Paulus, 1979) рассматривают пикногонид как "сестринскую группу" хелицеровых, рано обособившуюся от общего с ними трилобитного предка, и считают возможным объединить эти группы в единый таксон<sup>2</sup>, иногда пикногонид считает одной из трех или четырех равноценных ветвей ранней эволюции хелицеровых, наравне с мечехвостами, ракоскорпионами и паукообразными (Petrunkovich, 1949; Savory, 1977a, b, Grasshoff, 1978). Другие авторы (Stormer, 1944; Hedgpeth in Treatise, 1955; Беклемишев, 1964; Иванова-Казас, 1979) полагают, что пикногониды являются столь же обособленной ветвью членистоногих, как хелицеровые и жабродышащие, а Шаров (Sharov, 1966), объединяя их с кембрийскими *Orania* в надкласс *Proboscifera*, Sharov, 1966, считает последний наиболее примитивной ветвью членистоногих. Наконец, некоторые авторы (Захваткин, 1952; Klaus, 1976; Van-der-Hammen, 1977) просто не рассматривают эту группу в рамках системы хелицеровых. Обсуждение состава хелицеровых начинаем "снизу" с уровня отряда, так как состав группировок более высокого таксономического ранга у различных авторов различается слишком значительно.

<sup>1</sup> Первые представители отряда скорпионов, который обычно включают в паукообразных, несомненно были связаны с водной средой, так как имели жабры (Stormer, 1970).

<sup>2</sup> Дубинин (1959) находит при этом ряд общих черт у пикногонид и сольпуг и даже обсуждает возможность родства между ними.

Мечехвосты (*Xyphosura* Størmer, 1944) состоит из двух отрядов — *Aglaspida* Walcott, 1911 и *Xiphosurida* Latreille, 1902 (Størmer in Treatise, 1955a). Последний часто разделяют на отряды *Synxyphosura* R. et E. Richter, 1929 и *Limulida* R. et E. Richter, 1929 (Беклемишев, 1964), а иногда выделяют и четвертый самостоятельный отряд — *Chasmatapsida* Caster et Brooks, 1956 (Дубинин, 1959, 1962; Новожилов в "Основах...", 1962). Все отряды, кроме *Limulida*, представленного ныне несколькими видами, вымерли в палеозое. Ракоскорпионы были представлены единственным палеозойским отрядом — *Eurypterida* Burmeister, 1843 (= *Gigantostraca* Haeckel, 1896). Некоторые авторы (Дубинин, 1959, 1962; Sharov, 1966) обозначают мечехвостов как *Merostomata* Woodward, 1886, однако в большинстве классификаций (Pocock, 1911; Fage, 1949a; Petrunkevich, 1949; Størmer, 1944; Størmer in Treatise..., 1955) под *Merostomata* понимают таксон, объединяющий в своем составе мечехвостов и ракоскорпионов.

Поддаляющее большинство современных хелицеровых представлено наземными формами, составляющими группу паукообразных (*Arachnida* Lamarck, 1801). В ее состав входят отряды скорпионов (*Scorpiones* Hemprich et Ehrenberg, 1810), жгутоногих скорпионов (*Uropygi* Thorell, 1882; = *Thelyphonida* Cambridge, 1872) жгутоногих пауков (*Amblypygi* Thorell, 1883; = *Phrynida* Pocock, 1902), схизомид (*Schizomida* Petrunkevich, 1945; = *Schizopeltidia* Börner, 1904; = *Tartarides* Cambridge, 1872), пауков (*Aranei* Clerk, 1757; *Araneae* auct.), пальпиград (*Palpigradi* Thorell, 1888; = *Microthelyphonida* Grassi et Calandraccio, 1885), сенокосцев (*Opiliones* Sundevall, 1883; = *Phalangida* Perty, 1833), ложноскорпионов (*Pseudoscorpiones* Pavesi, 1880; = *Cheliferes* Gervais, 1844; = *Chernetidae* Menge, 1855; = *Chelonethi* Thorell, 1882), сольпуг (*Solifugae* Sundevall, 1883; *Solpugida* Leach, 1815), рицинулей (*Ricinulei* Thorell, 1897; = *Podogonata* Cook, 1800; = *Meridiogastra* Karsch, 1892) и клещей (*Acari* Sundevall, 1833), а также отряды *Kustarachnida* Scudder, 1890, *Naftopoda* Pocock, 1911, *Architarbi* Petrunkevich, 1949 (= *Phalangiatarbi* Haase, 1890), *Anthracomarti* Karsch, 1882 *Trigonotarbi* Petrunkevich, 1949, вымершие в палеозое.

Самостоятельность отрядов *Amblypygi*, *Uropygi* и *Schizomida*, ранее объединявшихся в единый отряд жгутоногих (*Pedipalpi*), принимается в большинстве современных классификаций; некоторые авторы, однако, объединяют *Uropygi* и *Schizomida* в один отряд (Дубинин, 1957, 1959, 1962; Weygoldt Paulus, 1979). В рамках некоторых систем отряд клещей (*Acari*) делится на самостоятельные отряды *Acariformes* A. Zachvatkin, 1959, *Parasitiformes* A. Zachvatkin, 1952 и *Opilioacarida* With, 1902 (Захваткин, 1952, 1952a) или *Actinotrichida* Cranjean, 1935 и *Apactinotrichida* Granjean, 1935 (Van-der-Hammen, 1972, 1977), причем речь идет не о простом повышении таксономического ранга основных групп клещей, проводимом, например, Дубининым (1957, 1959, 1962), а о констатации полифилитичности "отряда" *Acari*. Иногда считают необходимым придать статус отдельного отряда сенокосцам подотряда *Cyphophthalmi* Simon, 1879 (Savory, 1977, 1977a). Кроме того, Дубинин (1957, 1962) выделяет 4 самостоятельных отряда пауков — *Liphistiomor-*

phae Pocock, 1892, Mygalomorphae Pocock, 1892, Arachnomorpha Petrunkevich, 1949<sup>1</sup> и Araneomorphae Millot, 1883.

Объединение отрядов хелицеровых в таксоны более высокого ранга очень сильно различается у различных авторов, что является естественным следствием разногласий в оценке эволюционных путей этой группы. Хелицеровые, бывшие первоначально морскими животными, совершили выход на сушу, который не мог не сопровождаться радикальными перестройками в анатомии, физиологии, экологии и поведении, искажающими первичный план их строения. Очередность приобретения различными группами хелицеровых определенных адаптаций к наземному образу жизни, трактовка их как доказательств общности происхождения или параллелизмов, установление апо- и плезиоморфных состояний морфологических структур, вероятность филетических инверсий — все эти вопросы пока не имеют однозначных решений. Следствием этого является отсутствие общепринятой системы хелицеровых.

Предками хелицеровых считают неспециализированных трилобитов, часто указывая при этом на конкретное семейство — Olenellidae (Raw, 1957; Sharov, 1966; Weygoldt, Paulus, 1979). Происхождение хелицеровых от трилобитов и непосредственное родство между различными водными хелицеровыми, а также скорпионами в настоящее время является практически общепризнанным (Størmer, 1944; Дубинин, 1959; Беклемишев, 1964). Вообще филетический ряд трилобиты — мечехвосты-эвриптериды — скорпионы, подтвержденный множеством сравнительно-анатомических, сравнительно-эмбриологических и палеонтологических данных, является одним из самых красивых во всем арсенале эволюционной зоологии. Что же касается остальных (кроме скорпионов) отрядов наземных хелицеровых, то почти все их связи, как с водными предками, так и между собой, представляются в высшей степени гипотетическими. Как указывает Ланге (1969), современные отряды хелицеровых обособились, судя по всему, настолько давно, что реконструировать их гипотетических общих предков очень трудно, а непосредственно выводить одни современные отряды из других — просто невозможно.

Могут быть допущены 2 альтернативные гипотезы. 1. Выход на сушу произошел единственный раз, и все сухопутные хелицеровые (Arachnida) являются потомками каких-то "первичных скорпионов". 2. Различные отряды наземных хелицеровых вышли на сушу различными путями, независимыми от "генеральной линии" мечехвосты — скорпионы, и являются потомками каких-то водных хелицеровых, не попавших в палеонтологическую летопись. Принципиально возможна и третья гипотеза, являющаяся предельным случаем второй: различные ветви хелицеровых, некоторые из которых независимо выходят на сушу, являются к тому же потомками различных групп трилобитов. Беклемишев (1964), однако, рассмотрев такую возможность, счел незави-

<sup>1</sup> Выделение Дубининым Arachnomorphae в качестве самостоятельного таксона связано с терминологической путаницей: Петрункевич (Petrunkevich, 1949) просто обозначил как Arachnomorphae палеозойских Araneomorphae.

симое появление в различных ветвях трилобитов сложного комплекса признаков хелицерат малореальным.

Все старые классификации (Størmer, 1944; Størmer in Treatise..., 1955; Petrunkevich, 1949; Millot, 1949) и некоторые новые (например, Weygoldt, Paulus, 1979), в рамках которых существует такой таксон, как паукообразные (Arachnida), базируются на первой гипотезе; только в ее рамках Arachnida являются таксоном, т.е. монофилитической группой, "кладой", по современной терминологии. Авторы, принявшие эту гипотезу, оказываются вынужденными признать скорпионов самыми примитивными из арахнид, а затем в качестве следующего шага выводить все остальные отряды из "проскорпионов". На этом пути сразу возникают непреодолимые трудности, так как скорпионы характеризуются не только примитивными признаками (сохранение исходных для хелицерат 19 сегментов и полного набора мезосоматических конечностей), но и прогрессивными (слияние тергитов просомы в единый карапакс и редукция 7-го сегмента); совокупность эмбриологических данных также свидетельствует не о примитивности скорпионов, а лишь об их долгом обособленном развитии (Иванова-Казас, 1979). Особые трудности вызывает выведение из проскорпионов отрядов с рагондным типом расчленения просомы. Не случайно Сэвори (Savory, 1977a), "поселив" на суше одних скорпионов, сразу же переходит к обсуждению филогении в 5 выделяемых им эволюционных линиях паукообразных, ни словом не упомянув о том, откуда эти линии взялись.

Попыткой обойти эту трудность и спасти монофилию Arachnida является отрицание гомологичности рагондного типа расчленения расчленению трилобитов и признание его производным признаком (Shagov, 1966; Weygoldt, Paulus, 1979). Однако рагондное расчленение — не единственный примитивный признак, который в рамках этой концепции приходится признать вторичным (в связи с отсутствием его у скорпионов). И если вторичное возникновение у ряда клещей *Asafigormes* (например, *Spelcorchestes primordiales* Lauge) 4-членистых хелицер из 3-членистых еще можно допустить, то вторичность возникновения в этой группе анаморфного развития представляется совершенно нереальной. Другой возможностью объяснить появление у продвинутых отрядов явно анцестральных признаков является гипотеза их неотейнического происхождения. Эта гипотеза была разработана Фестманом (Firstman, 1973).

В рамках второй гипотезы — о многократном и независимом выходе на сушу различных водных хелицерных — Arachnida становятся не таксоном, а эволюционным уровнем, "градой" по современной терминологии. На то обстоятельство, что Merostomata и Arachnida являются сборными и, по сути, экологическими группировками хелицерных, указывали в различной форме Захваткин (1952), Краус (Kraus, 1976), Бриньоли (Brignoli, 1980); наиболее четкую формулировку эта концепция получила в работах Беклемишева (1964), Ланге (Lange, 1971), Ван-дер-Хаммена (Van-der-Hammen, 1977) и Грасхофа (Graschoff, 1978). Грасхоф предполагает независимый от других арахнид выход на сушу скорпионов и сольпуг. Ван-дер-Хаммен, указывая на существование пальпиград и акариформных клещей, обитающих в



интерстициали, считает такой образ жизни первичным для представителей этих отрядов, объединяемых им в класс *Epimerata* V. d. Hammen, 1977. Таким образом, предполагается существование как минимум двух независимых путей выхода хелицеровых на сушу: крупные бентические хищники шли непосредственно через литораль, дав начало скорпионам и другим отрядам с легочным дыханием, а мелкие формы, подобные пальпиградам и клещам, — через интерстициаль.

Разумируя, отметим, что вторая концепция выгодно отличается тем, что в ее рамках более просто и естественно объясняется наличие у некоторых наземных отрядов примитивных признаков, которые отсутствуют у "первичных скорпионов". Первая же концепция может объяснить этот факт только основываясь на допущении наличия в эволюции хелицеровых целого ряда труднообъяснимых филетических инверсий.

Переходя к обсуждению существующих систем хелицеровых, отметим, что большинство классификаций первой половины века ограничивалось разделением *Chelicerata* на *Merostomata* и *Arachnida* (или аналогичные им по характеру и объему группировки); попытки к установлению степени родства между отрядами арахнид носили довольно ограниченный характер. Первую последовательную классификацию хелицеровых предложил Петрункевич (Petrunkevich 1949, 1953; Treatise, 1955). По его мнению, в подтипе *Chelicerata* обособились 4 эволюционные линии — классы *Ruspogonida*, *Xiphosura*, *Euripterida*, *Arachnida*. В последнем, в свою очередь, обособились 4 эволюционные линии — подклассы *Stethostomata* Petrunkevich, 1949, *Latigastra* Petrunkevich, 1949, *Caulogastra* Pocock, 1911 и *Soluta* Petrunkevich, 1949. *Stethostomata* (отряды *Naptopoda* и *Anthracomarti*) характеризуются смещением рта назад от кокс педипальп, а кокс хелицер — в промежуток между последними. *Latigastra* (*Scorpiones*, *Pseudoscorpiones*, *Opiliones*, *Architarbi* и *Asari*) характеризуются тенденцией к соединению просомы с опистосомой по всей ширине первого опистосоматического сегмента. *Caulogastra* характеризуются преобразованием первого опистосоматического сегмента в стебелек, благодаря чему увеличивается подвижность опистосомы; в этом подклассе обособляются 5 эволюционных линий. *Somastostomata* (*Schiromida*, *Uropygi* и *Kustarachnida*) характеризуются слиянием кокс педипальп между собой и образованием специфического ротового аппарата — комаростома. У *Labellata* (*Aranei* и *Amblypygi*) коксы педипальп превращаются в подвижные максиллы. Остальные 3 ветви — *Latisterna*, *Rostrata* и *Cululifera* — претерпевают различные специфические модификации (к которым Петрункевич причисляет и появление расчлененной просомы) и выделяют по одному отряду: *Palpigradi*, *Solifugae* и *Ricinulei* соответственно. Последний подкласс, *Saluta*, включающий единственный отряд *Trigonotarbi*, не имеет специфических черт и характеризуется совмещением морфологических тенденций, представленных в остальных подклассах.

Система Петрункевича базируется на весьма ограниченном числе признаков, затрагивающих лишь наружную морфологию. Это сделало ее удобной формальной классификацией, в качестве которой ее приняли палеонтологи (например, Waterlot in Treatise, 1953), но свело

к минимуму ее ценность в качестве реального отражения филогении.

Захваткин (1952, 1952a) прежде всего ликвидировал разделение *Chelicerata* на *Merostomata* и *Arachnida*. Все отряды, и водные и наземные, он сгруппировал в 4 надотряда: *Xiphosura* Størmer, 1944 (*Aglas-pida*, *Synziphوزura*, *Limulida*); *Holactinochitinosi* A. Zachvatkin, 1952 (*Euripterida*, *Scorpionida*, *Uropygi*); *Actinochaeta* A. Zachvatkin, 1952 (*Palpigradi*, *Schizomida*, *Solifugae*, *Pseudoscorpionida*); *Actinoderina* A. Zachvatkin, 1952 (*Amblypygi*, *Aranei*, *Ricinulei*, *Anthracomarti*, *Kustarachnida*). Отряд клещей (*Acari*), по его мнению, полифилитичен и является искусственным объединением трех неродственных групп ранга самостоятельных отрядов, одна из которых (*Acari-formes*) принадлежит к *Actinochaeta*, а две другие (*Opilioacarida* и *Parasitiformes*) — к *Actinoderma*. Представители двух указанных надотрядов, включая соответствующих "клещей", различаются между собой по 9 кардинальным признакам, таким, как характер расчленения просомы, степень редукции 7-го сегмента, наличие следов анаморфоза в онтогенезе и т.д. Дубинин (1959, 1962) утверждал, что система Захваткина базируется в основном на локализации актинохитина в кутикуле и ее производных; нам, однако, не показалось, что Захваткин придает этому признаку большее значение, чем 8 остальным, хотя названия надотрядов, действительно, даны по этому признаку.

Итак, Захваткин был первым, кто отказался от выделения тако-го таксона, как паукообразные (*Arachnida*). Что касается полифилии "отряда" клещей, то эту идею высказывали, вслед за Гранжаном (Granjean, 1935), многие исследователи (см. обзор в Wooley, 1961); но Захваткин продемонстрировал не только искусственность объединения трех отрядов клещеобразных арахнид, но и связи каждого из них с другими отрядами хелицерных.

Систему Захваткина принял Беклемишев (1964), который пришел к выводу о том, что происхождение всех отрядов паукообразных от известных нам водных хелицерных весьма маловероятно; паукообразные, таким образом, являются просто экологической группой, объединяющей наземных представителей различных эволюционных ветвей хелицерных. Идеи Захваткина о полифилии клещей разрабатывал Ланге (1957, 1960, 1962, 1969); подвергнув всестороннему изучению обе известные "синопоморфии" клещей, он пришел к выводу, что в разных отрядах клещеобразных арахнид образование гнатосомы и развитие шестиногой личинки достигается принципиально различными способами.

Дубинин (1959) счел принципиально неверными попытки разделить *Chelicerata* на *Merostomata* и *Arachnida*, однако аргументировал это не полифилией указанных групп, а тем, что "наземных и водных хелицерных необходимо рассматривать как преемственно связанные, родственные группы (с. 1181)". Подобный подход привел современных кладистов к представлениям о невозможности выделения птиц из архозавров, всеохрыльх из жуков и т.д. В системе Дубинина (1957, 1959, 1962) надкласс *Chelicerata* объединяется с надклассом *Ruspogonida* в подтип *Chelicerophora* W. Dubinin, 1957 и разделяется на 5 классов

(каждый из которых соответствует по рангу Crustacea, Insecta или Myriapoda). Отряды Eurypterida, Scorpiones, Palpigradi, Uropygi, Amblypygi, Ricinulei, Pseudoscorpiones, характеризующиеся прямой продольной осью тела, наличием легких (иногда преобразующихся в трахеи) и мощных клешневидных педипальп, составляют наиболее примитивный класс — Scorpionomorpha W. Dubinin, 1957, ведущий происхождение от примитивных представителей класса мечехвостов (Merostomata s. str) типа Aglaspida; Eurypterida и Scorpiones составляют подкласс Holactinochitinosi A. Zachvatkin, 1952, а остальные отряды — подкласс Pedipalpi W. Dubinin, 1957. Класс Solifugomorpha W. Dubinin, 1957, характеризующийся рагоидным типом расчленения, сохранением прямой оси тела и крупных, хотя и не хватательных педипальп, включает единственный отряд — Solifugae. Класс Acarimorpha W. Dubinin, 1957, объединяющий 3 отряда клещей, характеризуется преобразованием 2 передних сегментов тела в гнатосому и загибанием заднего конца продольной оси тела на брюшную сторону. Оба эти класса (Solifugomorpha — более примитивный) происходят от примитивных форм подкласса Pedipalpi, в частности от организмов типа Palpigradi и Schizomida. Класс Arachnida (Haptopoda, Architarbi, Anthracomarti, Trigonotarbi, Opiliones и 4 отряда пауков) характеризуется наличием обособленной просомы, видоизмененных брюшных конечностей, резким изгибанием заднего конца продольной оси тела на брюшную сторону и ведет происхождение от комплекса более специализированных Pedipalpi, в частности от примитивных Amblypygi и Ricinulei.

Наиболее уязвимым моментом в построениях Дубинина является то, что он не отрицает гомологичности рагоидного расчленения трилобитному и соответственно его примитивности. Это делает необъяснимым происхождение таких форм, как Solifugae, от Eurypterida или даже от Aglaspida, уже имеющих интегрированную просому. Принявший систему Дубинина Шаров (Sharov, 1966) пытался разрешить это противоречие, утверждая вторичность "трилобитоидного" расчленения на том основании, что оно "впервые появляется у Pedipalpis и не наблюдается у каких-либо древнейших и примитивнейших хелицерowych (с. 45)"; "примитивность" группы, однако, при этом определяется исходя из ее положения в той же самой системе Дубинина. Подобную логическую цепочку нельзя не охарактеризовать как "порочный круг".

Дубинин в своей системе отстаивал идею монофилии клещей; при этом он, однако, не вступал в сколько-нибудь детальную полемику с Захваткиным (см. выше), ограничиваясь утверждением, что выделяемые последним надотряды Actinopchaeta и Actinoderma искусственны, что и ведет к разобщению отрядов клещей в разные надотряды. Аргументы в пользу монофилитического происхождения клещей были недавно суммированы Ситниковой (1978), которая, в частности, пришла к выводу, что различия в способах образования шестиногой личинки в различных подотрядах или отрядах клещей, вопреки мнению Лаанге (см. выше), являются вторичными<sup>1</sup>. Кроме того, Ситникова настаивает на вторичности анаморфоза Acariformes, однако аргументирует это

<sup>1</sup> Того же мнения придерживается и Иванова-Казас (1979).

лишь тем, что у Parasitiformes, которых она считает наиболее примитивными из клещей, анаморфоз отсутствует. Здесь, так же как и в построениях Шарова, характер вывода полностью предопределяется исходной гипотезой.

Фестман (Firstman, 1973) на основании детального сравнительно-анатомического анализа взаимосвязей эндостернитов, кровеносной, дыхательной и нервной систем в различных отрядах хелицеровых пришел к выводу, что как Arachnida в целом, так и группы отрядов с легочным дыханием — Pulmonata Firstman, 1973 (Scorpiones, Uropygi Schizomida, Amblypygi, Aranei) и отрядов, не имеющих легких — Apulmonata Firstman, 1973 (Palpigradi, Acari, Opiliones, Ricinulei, Pseudoscorpiones, Solifugae), являются естественными монофилетическими категориями: При этом Pulmonata ведут происхождение от Merostomata, а Apulmonata — от Pulmonata. Кроме того, он счел некоторые анатомические структуры пикногонид гомологичными имеющимся у меростомовых и арахнид, рассматривая все эти 3 класса в составе хелицеровых.

Так как происхождение скорпионов от водных форм (эвриптерид и далее мечехвостов) считается твердо установленным, Фестман указывает на необходимость или выводить всех арахнид их скорпионоподобных предков, или признать их полифилетическое (как минимум, дифилетическое) происхождение; последняя точка зрения противоречит подробно аргументированным представлениям автора о единстве арахнид и их основных подразделений. С другой стороны, ни современные скорпионы, ни их ископаемые предки никак не могут быть признаны примитивнейшими из арахнид. В частности, Palpigradi по целому ряду проанализированных автором анатомических признаков оказываются гораздо примитивнее, чем мечехвосты, и ближе к архетипу хелицеровых.

Указанные противоречия находят разрешение в рамках предлагаемой автором гипотезы о неотеническом происхождении основных групп арахнид. Первичные скорпионы являются неотеническими эвриптеридами (неотения в развитии легких, конечностей, глаз, эндостернитов и артериальной системы); их дальнейшая эволюция привела к обособлению современных скорпионов, сохраняющих максимальное число анцестральных черт, и, с другой стороны, остальных отрядов легочных арахнид. Первичные же безлегочные арахниды являются неотеническими скорпионами (неотения в развитии головогрудных стернитов и пельтидия, конечностей, дыхательных органов, эндостернитов и брюшного отдела). Их эволюция привела к обособлению современных пальпиград, сохраняющих максимальное число анцестральных черт, и, с другой стороны — остальных отрядов безлегочных арахнид.

Йошикура (Yoshikura, 1975) считает Arachnida естественной группой, ведущей свое происхождение от эвриптерид, не приводя специальных аргументов в пользу этого положения, переходит к анализу их филогении. Выбрав 40 анатомических и эмбриологических характеристик, подробно обсуждаемых в первой части работы, он составил матрицы сходства между отрядами по каждой из них. 40 получившихся матриц он свел в единую, суммарную матрицу сходства между отря-

дами, которую он затем представил в виде дендрограммы, которая, по его мнению, отражает филогенетические отношения между отрядами. Таким путем выделяются подклассы *Solifugomorpha* Yoshikura 1975 (*Ricinulei*, *Solifugae*, *Opiliones*, *Acari*), *Arachnomorphae* Yoshikura, 1975 (*Palpigradi*, *Uropygi*, *Amblypygi*, *Aranei*); отряды *Scorpiones* Yoshikura, 1975 и *Pseudoscorpiones* Yoshikura, 1975 обособлены и формируют собственные подклассы. Три последних подкласса обнаруживают большее сходство между собой и противопоставляются *Solifugomorpha*. Наибольшая "концентрация" примитивных признаков наблюдается у *Uropygi* и *Solifugae*, которые признаются "центральными группами" соответствующих подклассов.

Эволюция арахнид интерпретируется автором следующим образом. Переход к наземному образу жизни вызвал у эвриптеридных предков арахнид ряд модификаций, главные из которых касались репродуктивной системы и полового поведения. Эти предковые формы дали начало двум ветвям, в первой из которых самцы изготовляли сперматофор, а во второй — переносили сперму прямо в половые пути самки. Из первой ветви впоследствии обособились *Scorpionomorpha*, *Pseudoscorpionomorpha* и *Arachnomorpha*, а из второй — *Solifugomorpha*. Скорпионы живородящие и яйцеживородящие. Ложноскорпионы яйцекладущие, но их способ размножения весьма напоминает живорождение; их трахеи, вероятно, происходят из легких. *Arachnomorpha* яйцекладущие, но имеют яйцевой мешок и поведение, сходное с поведением ложноскорпионов; дыхание также легочное, кроме *Palpigradi*, чьи брюшные мешочки автор считает гомологами рудиментарных трахей членистоногих пауков *Heptatella*. *Solifugomorpha* яйцекладущие и яйцеживородящие, откладывают яйца прямо на субстрат и имеют исключительно трахейное дыхание.

Таким образом, система Йошикуры фактически представляет собой фенотипическую, полученную в результате таксономического анализа по 40 невзвешенным признакам; эволюционные построения привлекаются для интерпретации уже готовой картины. Правомочность такого подхода, вероятно, нуждается в специальных обоснованиях.

Система Ван-дер-Хаммена (*Van-der-Hammen*, 1977) в значительной степени основана на строении ходильных ног в различных отрядах хелицерных; при этом учтены число члеников (наличие кокс и дополнительного расчленения таза и бедра), характер коленного соединения, принадлежность каждого из межчлениковых "суставов" к одному из трех выделяемых автором типов. Группировки отрядов, выделяемые на основании указанных признаков, могут быть также охарактеризованы строением дыхательных органов, единым в каждой из них. Следует отметить, что Ван-дер-Хаммен является сторонником дифилетического происхождения клещей, которых он рассматривает как два неродственных между собой отряда, *Actinotrichida* и *Anactinotrichida* (последние соответствуют совокупности *Opilioacarida* и *Paragitiformes* Захваткина); ранее им были отмечены глубокие различия между этими отрядами, касающиеся, в частности, строения гнатосомы (*Van-der-Hammen*, 1972). Все отряды хелицерных (без выделения *Arachnida* в качестве таксона) он разделил на 7 группировок: *Epimerata*

V.D. Hammen, 1977 (Actinotrichida, Palpigradi); Cryptognomae V.d. Hammen, 1977 (Anactinotrichida, Ricinulei, Architarbi?); Opilionidea V.d. Hammen, 1977 (Opiliones); Apatellata V.d. Hammen, 1977 (Solifugae, Pseudoscorpiones, Kustarachnida?); Arachnidea V.d. Hammen, 1977 (Schizomida, Uropygi, Amblypygi, Aranei, Trigonotarbi?); Merostomata Størmer, 1944 (Xiphosura, Eurypterida); Scorpionidea V.d. Hammen, 1977 (Scorpiones) и в качестве особой группы отряды Haptopoda и Antbracomarti. Этой группе автор названия не дал, но она в точности соответствует Stethostomata Петрункевича. Иерархические отношения этих группировок не обсуждаются.

Так как Ван-дер-Хаммен принимает концепцию Мэнтон о полифилетическом происхождении Arthropoda и считает эту группировку эволюционной ступенью, "градой", он придает Chelicerata ранг типа, а выделяемым им группировкам отрядов — ранг классов. Он полагает также, что "хелицеровые произошли от неизвестного типа морских животных", не принимая, таким образом, теории о их происхождении от трилобитов. Корреляцию между единством плана строения конечностей и дыхательных органов в пределах класса он считает одним из главных аргументов в пользу той концепции, что разные классы независимо друг от друга выходили на сушу и приобретали адаптации к наземному образу жизни. Выдвигается предположение, что мелкие формы из класса Erimetata совершили выход на сушу не непосредственно, а через интерстициаль; с интерстициально до сих пор связаны некоторые пальпиграды и акариформные клещи.

Критикуя взгляды Ван-дер-Хаммена о первичности обитания Palpigradi в морской интерстициали, Вейгольдт и Паулюс (Weygoldt, Paulus, 1979) пишут: "Относительно недавний переход пальпиград к жизни на суше совершенно невероятен, так как они имеют внекишечное пищеварение и такое строение рта, которое делает невозможным прием пищи в воде (с. 181). На это можно возразить, что интерстициальные пальпиграды все-таки существуют, а значит, питаются, причем делают это не обращая внимания на наши гипотезы о "возможности" или "невозможности" этого процесса.

Резюмируя, отметим, что взгляды Ван-дер-Хаммена относительно полифилии клещей, характера связи их естественных групп (отрядов) с другими отрядами хелицеровых, а также идея многократного, независимого выхода на сушу различных водных хелицеровых во многом повторяют взгляды Захваткина, Беклемишева и Ланге. Особенно интересно то, что он, судя по всему, пришел к этим взглядам независимо, причем основываясь преимущественно на строении локомоторной системы, ранее не привлекавшей к себе должного внимания.

Сэвори (Savory, 1977a, b) считает, что первичные хелицеровые, происходящие от "анцестральных членистоногих", характеризовались смещением рта с терминального конца на вентральную поверхность тела, стабилизацией числа опистосоматических сегментов на 12 и редукцией дейтоцеребрума. Эти морские организмы эволюционировали в трех направлениях, дав начало Ruspogonida, Xiphosura и Eurypterida; литоральные эвриптериды затем совершили выход на сушу, приведший к возникновению Arachnida. Первыми арахнидами Сэвори считает

анцестральных представителей отрядов Schizomida, Cyphophthalmi, Pseudoscorpiones и Palpigradi — мелкие, нежные формы, обитавшие в очень влажных затененных местообитаниях; Palpigradi сохранили этот морфотип и поныне. Тенденция к увеличению размеров тела привела к тому, что Schizomida дали начало Uropygi, Cyphophthalmi — первым Opiliones, а Pseudoscorpiones — Solifugae. В дальнейшем отказ от сперматофорного оплодотворения и редукция постабдоминальной нити привела к преобразованию Uropygi в Amblypygi и, наконец, в Aranei, использующих для оплодотворения пальпу самца. Потомками Cyphophthalmi были, с одной стороны, Acani, с другой — Opiliones и Ricinulei, выработавшие одни пенис, а другие — оплодотворение с помощью третьей пары ног самца. Solifugae стали использовать для оплодотворения хелицеры, так что эволюционные курсы в этих трех группах (подклассах) в целом параллельны.

Сэвори ничего не говорит о том, как и от каких предков обособились первые отряды арахнид. Вызывает недоумение и практикуемое им непосредственное выведение одних современных отрядов из других. Так, считая расчлененной карапакс примитивным признаком и ставя поэтому Schizomida в основание соответствующего ствола, Сэвори тут же выводит Solifugae из Pseudoscorpiones, имеющих интегрированную просому. Неясно, как можно вывести непосредственно из Schizomida, сохраняющих в виде легких лишь 1 пару мезосоматических конечностей, Uropygi и Amblypygi, имеющих по 2 пары, а из последних — Aranei, имеющих 4 пары (легкие и паутинные бородавки). Точка зрения Сэвори на статус Cyphophthalmi как отдельного отряда и притом исходной группы в эволюции соответствующего подкласса (Savary, 1977b) была подвергнута резкой и детальной критике Широм (Shear, 1980). Шир считает, что два других подотряда сенокосцев, Laniatores и Palpatores, не характеризуются каким-либо синапоморфиями и не составляют единой монофилетической группы по отношению к Cyphophthalmi, напротив, последние имеют ряд четких синапоморфий с Palpatores. Если Шир прав, то Cyphophthalmi, вероятно, придется рассматривать не как примитивных, а как наиболее продвинутых сенокосцев, вторично перешедших к эндогейному образу жизни.

Предлагаемая Сэвори система хелицеровых не всегда совершенно логична. Объединение отрядов, проводимое на чисто типологической основе, соседствует в его построениях с признанием Trigonotarbi предками Anthracomarti и Haptopoda на том основании, что первые известны в палеонтологической летописи с девона, а вторые — с карбона. Объединяя Acani, Opiliones и Architarbi, он характеризует эту группу рядом второстепенных, явно адаптивных признаков (толщина и скульптура кутикулы, тип пигментации) и одним главным — наличием шестиногой личинки, хотя число ног у личинки вымерших Architarbi никому не известно, а сенокосцы имеют нормальную восьминогую личинку. Вслед за этим Сэвори указывает, что перечисленные признаки столь хорошо характеризуют Ricinulei, что явно указывают на необходимость отнесения их к этой группе.

Система Сэвори строго нерархична и включает большое число

промежуточных между классом и отрядом рангов (инфракласс, когорта и т.д.).

Грасхоф (Grasshoff, 1978) не предложил системы группы в общепринятом смысле, однако разработанную им филограмму при желании легко превратить в таковую, обозначив выделяемые им "эволюционные ветви" как таксоны и дав им названия. По мнению Грасхофа, хелицеровые произошли от каких-то гомономно сегментированных морских членистоногих, не от трилобитов. Первичные хелицеровые дали 3 эволюционные ветви. Пикногониды, перешедшие к эндопаразитизму на кораллах и мшанках, сохранили слабую интегрированность тела и приобрели специализированный ротовой аппарат и редуцированный абдомен. Мечехвосты специализировались на сборе неподвижной и малоподвижной добычи со дна; они сохранили жевательные отростки на всех парах ходильных ног и приобрели интегрированную просому. Представители третьей эволюционной линии перешли к питанию животными, активно плавающими в толще воды, двигаясь при помощи как прыжков, так и волнообразного изгибания тела ("jumping actions, brought about by the legs, combined with the flexion of body"). Необходимость изгибания тела привела к сохранению в просоме свободных сегментов. Некоторые из этих "первичных хищников" периодически выходили на сушу, используя для передвижения ноги, служившие им в водной среде для преследования добычи с помощью прыжков. Эта линия привела к Solifugae, в просоме которых интегрированы лишь 3 передних сегмента, в некоторых родах — 4. У остальных "первичных хищников" произошла интеграция первых 4 сегментов просомы, а 2 задних остались свободными; конечности первых использовались для ходьбы, а вторых — для прыжков. Затем в одной из ветвей интеграция просомы охватила все 6 составляющих ее сегментов; эта линия привела к образованию активно плавающих Eurypterida и ползающих по дну Scorpiones, которые впоследствии вышли на сушу. Представители другой ветви вышли на сушу, сохраняя 2 задних сегмента просомы свободными. От них ведут происхождение Asa-i и Opiliones, имеющие примитивные 3-членистые хелицеры; большинство представителей последних в дальнейшем приобретают единую 6-сегментную просому. Остальные наземные хелицеровые приобретают способность к внешнему пищеварению, связанную с развитием предротовой полости. Architarbi, Stethostomata и Palpigradi — наиболее примитивные представители этой группы, сохраняющие 3-членистые хелицеры. Первые две группы приобретают интегрированную просому, а Palpigradi сохраняют просому расчлененной, что увеличивает гибкость их тела, необходимую для передвижения в почве. Остальные представители "группы, имеющей внешнее пищеварение", приобретают 2-членистые хелицеры; Ricinulei и Pseudoscorpiones сохраняют более примитивные для этого уровня клешневидные хелицеры, а в третьей ветви возникают клыковидные хелицеры. В пределах последних обособляется ветвь, приобретающая камаростомный ротовой аппарат (Schizomida, сохраняющие расчлененную просому, и берущие от них начало Uropygi); ветвь, приобретающая постцеребральный



глоточный насос и стебелек на месте 7-го сегмента (*Amblypygi* и *Aganei*); ветвь, ведущая к *Trigonotarbi*. Все представители двух последних ветвей имеют интегрированную просому.

С целым рядом построений Грасхофа невозможно согласиться. Так, "первичные хищные хелицеровые", по его представлениям, имеют ноги для передвижения при помощи прыжков и гибкое тело с неинтегрированной просомой для передвижения с помощью изгибания тела. Возможность сочетания у одних и тех же организмов морфологических адаптаций к двум принципиально различным способам локомоции представляется крайне сомнительной. Во всех группах животных,двигающихся за счет волнообразного изгибания тела, конечности превращаются в рули или редуцируются, а в группах, плавающих при помощи конечностей, тело теряет подвижность, приобретая гидродинамически выгодную форму. Внешнее пищеварение рассматривается Грасхофом как фактическая синапоморфия группы наземных хелицеровых. Тем не менее этот признак возникает у скорпионов и сольпуг, относимых автором к другим эволюционным ветвям; следовательно, нет никакой гарантии, что для указанной группы наружное пищеварение является синапоморфией, а не результатом конвергенции. Непонятно, на каком основании просома *Oriopiles* признана расчлененной, а *Pseudoscorpiones* — интегрированной. Грасхоф вовсе исключает из рассмотрения такой важнейший признак, как судьбу мезосоматических конечностей. В итоге группа арахнид, имеющих легкие, прямое происхождение которых из жаберных ножек общепризнано, выводится из предковых форм, испытавших если не редукцию жаберных ножек, то их глубокие преобразования. Отметим в этой связи прямое выведение *Uropygi*, сохраняющих две пары легких, из *Schizomida*, сохраняющих лишь одну пару. Произвольность той предпосылки Грасхофа, что тело хелицеровых, сохраняющих расчлененную просому, характеризуется большей подвижностью, была ранее отмечена Бриньоли (*Brignoli*, 1980).

Вейгольдт и Паулус (*Weygoldt, Paulus*, 1979) предприняли единственный пока опыт построения кладистической системы хелицеровых. Приняв за основу деидрограмму Фестмана, они охарактеризовали син- и аутапоморфиями все подразделения, принимаемые ими как монофилетические. Хелицеровые, по их мнению, монофилетический таксон, характеризующийся редукцией первых антенн, преобразованием вторых в хелицеры, образованием цельной просомы и переходом к хищничеству; их плезиоморфной сестринской группой являются трилобиты из семейства *Olenellidae*. *Aglaspidae* являются сестринской группой по отношению ко всем остальным хелицеровым (*Euchelicerata* *Weygoldt, Paulus*, 1979). Среди *Euchelicerata* *Xiphosura* являются плезиоморфной сестринской группой по отношению ко всем остальным *Metastomata* *Weygoldt et Paulus*, 1979, которые, в свою очередь, подразделяются на *Eurypterida* и *Arachnida*; последние совершают выход на сушу. В пределах арахнид *Stenopodora* *Pocock*, 1873 (отряд *Scorpiones*) являются сестринской группой остальных (*Lipostena* *Pocock*, 1893). Среди последних *Uropygi*,

Amblypygi и Aranei являются сестринской группой Megoperculata Börner, 1902 по отношению ко всем остальным (Apulmonata Firstman, 1979) и делятся на Uropygi и Labellata Petrunkevich, 1949 (Aranei и Amblypygi). Apulmonata рано разбиваются на Palpigradi и Holotracheata Börner, 1902, а последние, в свою очередь, на Haplochemata Börner, 1904 (Pseudoscorpiones, Solifugae) и Cryptoperculata Börner, 1904 (Acari, Opiliones, Ricimlei). Acari признаются монофилетической группой. Ruspogonida принадлежат к хелицеровым и составляют сестринскую группу всем Chelicerata или только Euchelicerata.

Оценывая предыдущие системы хелицеровых, Вейгольдт и Паулюс считают основным их недостатком отсутствие разграничения между апо- и плезиоморфными характеристиками, тогда как их система базируется исключительно на син- и аутапоморфиях. В рамках предлагаемой ими системы Arachnida и группы, соответствующие Pulmonata и Apulmonata Фестмана, являются монофилетическими таксонами, а Merostomata прежних авторов становятся "градой".

Упреки, которые мы предъявляем системе Вейгольдта и Паулюса, можно переадресовать фактически любому кладистическому построению. Кардинальный вопрос, какое из двух альтернативных состояний морфологической структуры является апоморфным, лишь в редчайших случаях может быть решен однозначно путем анализа полных палеонтологических и эмбриологических рядов. Как правило, этот вопрос решают на основании внегруппового сравнения (outgroup comparison), т.е. сравнения с состоянием анализируемой структуры в группе, которая признается сестринской по отношению к изучаемой; таким образом, кладистический анализ фактически превращается в формальное обоснование априорно принятой филетической системы. Для Вейгольдта и Паулюса такой деидрограммой, на ветви которой осталось лишь "нанизать" соответствующие ау- и синапоморфии, стала система Фестмана. Вполне понятно, что такие построения вызывают ряд вопросов.

Не ясно почему образование единой просомы является синапоморфией хелицеровых по отношению к трилобитам? Синапоморфии арахнид выявлены на основе "межгруппового сравнения" с мечехвостами, которые, в рамках гипотезы Фестмана, являются единственными предками наземных хелицеровых. Однако если мы будем базироваться на гипотезе Беклемишева о происхождении различных арахнид от различных водных предков, остающихся пока неизвестными, то сравнение всех отрядов арахнид с мечехвостами станет бессмысленным. В этом случае выявленные синапоморфии арахнид, например щелевидные органы, характер строения рабдома боковых глаз и сперматозоидов, автоматически превратятся в симплезиоморфии, а альтернативные состояния этих структур, наблюдаемые у мечехвостов, — в аутапоморфии этой группы. Таким образом, сама оценка апо- и плезиоморфности радикально различается при рассмотрении одних и тех же структур в рамках разных априорных гипотез.

Вейгольдт и Паулюс оценивают как синапоморфии арахнид такие их признаки, как наличие мальпигиевых сосудов и внеки-

шечного пищеварения. Штермер (Størmer, 1976), однако, показал, что эти признаки являются необходимыми адаптациями к наземному образу жизни и проявляются во всех наземных классах членистоногих. Внекишечное пищеварение связано с развитием у наземных хелицеровых предротовой полости, которое, судя по всему, происходило независимо в разных отрядах (Kästner, 1925, 1940, 1940; цит. по: Størmer, 1976). Отметим, что ряд арахнид (Opiliones и некоторые Acariformes) питаются твердой пищей (Ланге, 1969; Grasshoff, 1979), причем нет никаких доказательств вторичности этого явления.

Кладистические методы анализа зачастую приводят исследователей от опоры на апоморфии, что совершенно правильно, к полному игнорированию плезиоморфий. При этом многократно возрастает опасность спутать истинную синапоморфию с результатом конвергенции. Так, Вейгольд и Паулюс вновь подтверждают монофилию клещей на основании наличия у них гнатосомы и общность клещей с рацинулеями на основании наличия у обеих групп шестиногой личинки; при этом не приведено никаких конкретных возражений против имеющейся аргументации в пользу конвергентного развития этих признаков.

Число проанализированных Вейгольдом и Паулюсом признаков достаточно велико, но все-таки конечно, а потому выбор их все равно произволен. Давайте начнем построение кладограммы монофилетического (в рамках предлагаемой системы) таксона *Agachnida* с рассматривания такого неиспользованного авторами признака, как тип онтогенеза (анаморфоз или эпиморфоз). Тогда наличие у ряда клещей *Acariformes* анаморфного развития, являющегося симплезиоморфией этой группы с *Trilobita*, *Xiphosura* и *Eurypterida* (по Беклемишеву, 1964), сразу превратит *Acar* в плезиоморфную сестринскую группу всех остальных арахнид (включая *Scorpiones*); она будет при этом охарактеризована целым рядом аутапоморфий, от редукции мезосоматических конечностей до образования гнатосомы. Все остальные отряды арахнид сформируют при этом монофилетическую группу, характеризуемую четкой синапоморфией — исчезновением анаморфоза и переходом к чисто эпиморфному развитию. Итоговая кладограмма будет совершенно иной, чем нарисованная Вейгольдом и Паулюсом. Указанная ситуация вполне обычна для кладистических систем; их жесткость и зарегулированность приводят к тому, что вовлечение в сферу таксономического анализа не использовавшихся ранее признаков или открытие неизвестных ранее членов таксона вызывает, как правило, не корректировку системы, а ее полное разрушение.

Резюмируя, отметим, что система Вейгольда и Паулюса, как и любое кладистическое построение, претендуя на объективность, фактически является формальным обоснованием априорно принятой гипотезы. Применяемые логические построения циркулярны, т.е. в основу системы кладутся ее же собственные следствия. Все это, однако, не отрицает того, что эта априорная гипотеза сама по себе может оказаться верной.

## НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

В энтомологии традиционно не возникает противоречий между системами, используемыми палеонтологами и неонтологами, поскольку палеоэнтомологи, как правило, не создают особых систем, предназначенных для ископаемых насекомых. Основной тому причиной служит огромное разнообразие насекомых и несколько запоздавшее развитие палеоэнтомологии. В течение долгого времени ископаемые насекомые были редкостью, почти курьезом, и изучали их преимущественно энтомологи. Немногие из них специализировались как палеоэнтомологи, и, поскольку число последних всегда было невелико, а значение насекомых для геологии до последних десятилетий было весьма скромным, то свои работы они писали в основном не для геологов или для других палеоэнтомологов, а для энтомологов-неонтологов. Это, естественно, не оставляло возможности для возникновения специально палеонтологических систем (исключая специфические ситуации с сугубо паратаксономическими объектами, заведомо не определяемыми до таксонов естественной системы, каковы, например, ископаемые домики ручейников, Вялов, Сукачева, 1976). С другой стороны, малочисленность палеоэнтомологов вынуждала многих из них охватывать своими исследованиями все разнообразие ископаемых насекомых. В результате именно палеоэнтомологами оказывались многие из специалистов, наиболее широко охватившие систему класса в целом и предложившие ее преобразования, так что перестройки системы насекомых в текущем столетии связаны с именами палеонтологов. Однако их системы были ориентированы на всех насекомых, как вымерших, так и современных.

Первая из таких систем, имеющая уже лишь историческое значение, была разработана А. Гандлиршем (Handlirsch, 1906—1908). Вторая была предложена А.В. Мартыновым (Martynov, 1925; Мартынов, 1938) и быстро приобрела всеобщее признание. Она неоднократно подвергалась сравнительно небольшим изменениям и в последнем наиболее полном варианте (Основы палеонтологии, 1962) выглядит следующим образом (в скобках указаны важнейшие варианты, встречающиеся в других работах последнего времени).

Класс Insecta разделен на подклассы Apterygota с отрядами Collembola<sup>1</sup>, Diplura, Protura, Thysanura (=Zygentoma+ Archaognatha Microcoryphia) и Monura и Pterygota с инфраклассами Palaeoptera и Neoptera. Первый включает надотряды Palaeodictyopteroidea с отрядами Palaeodictyoptera, Eubleptodea, Archodonata и Ephemeroptera; Megasecopteroidea с отрядами Megasecoptera, Diaphanopteroidea=Campylopteroidea и Odonatoidea с отрядом Odonata (включая Protodonata). Neoptera разделены на когорты Archaeoptera с единственным одноименным отрядом, Polyneoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera. Polyneoptera включают три надотряда: Blattopteroidea с отрядами Blattodea, Mantodea, Isoptera, Dermaptera, Protelyptoptera (включая Protocoleopte-

<sup>1</sup>Сведения об авторе и годе установления таксона для большинства групп имеются в работе Гандлирша (Handlirsch, 1925).

ra), Protoblattodea; Plecopteroidea с отрядами Paraplecoptera (включая Protoperlaria; =Protorthoptera s.l. excl. Sthenaropodidae), Plecoptera, Embioptera, Miomoptera, Caloneuroidea; Orthopteroidea с отрядами Protorthoptera s. str., Orthoptera, Glosselytroidea, Phasmatodea.

В когорте Paraneoptera три надотряда: Rhynchota с отрядами Homoptera и Heteroptera; Psocopteroidea с отрядами Psocoptera, Perilytroidea, Anoplura, Mallophaga и Zoraptera и Thysanopteroidea с единственным отрядом Thysanoptera.

Последняя когорта Oligoneoptera (=Holometabola) включает надотряды Coleopteroidea с отрядами Coleoptera и Strepsiptera; Neuropteroidea с отрядами Megaloptera, Raphidioptera и Neuroptera; Mecopteroidea с отрядами Mecoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera и Aphaniptera и Hymenopteroidea с отрядом Hymenoptera.

Позднее Б.Б. Родендорф (1968, Rohdendorf, 1969) внес в систему некоторые существенные изменения, исключив вслед за Ремингтоном (Remington, 1955) из состава насекомых (у Ремингтона секция Amyosegata) первые три из перечисленных выше отрядов Apterygota и отказавшись от выделения инфраклассов в подклассе Pterygota. При этом в составе бывших Palaeoptera были выделены когорты Hydropalaeoptera с надотрядами Odonatoidea и Ephemeropteroidea и Protorthynchota с надотрядами Palaeodictyopteroidea и Megasecopteroidea. Кроме того, в систему был введен отряд Protoptera, выделенный в 1966 г. А.Г. Шаровым из Paraplecoptera. Систематическое положение протоптер (принадлежность к когорте Archaeoptera или к особой когорте) в этих работах не было уточнено.

Существенные изменения системы Мартынова, в основном сводящиеся к введению ряда промежуточных таксонов и повышению ранга некоторых примитивных групп насекомых, были внесены также В. Геннигом (Hennig, 1969) и Н.П. Кристенсеном (Kristensen, 1975). Однако эти новшества пока не получили широкого признания.

В последние годы палеознтомологи разработали новую систему насекомых, значительно отличающуюся от системы Мартынова (Расницын, 1980; Историческое развитие класса насекомых, 1980). Одновременно была проведена рационализация названий старших таксонов с их типификацией, предложенная Родендорфом (1977). Фактически это выразилось в объединении групп отряда и класса с группой семейства с использованием единого принципа типового рода и введении единого набора концовок для названий всех категорий (класс -oda, подкласс -ona, инфракласс -ones, когорта -iformes, надотряд -idea, отряд -ida, подотряд -ina, инфраотряд -omorpha, например, класс Scarabaeoda =Insecta, подкласс Scarabaeona =Pterygota, инфракласс Scarabaeones, когорта Scarabaeiformes =Oligoneoptera, надотряд Scarabaeidea = Coleopteroidea, отряд Scarabaeida = Coleoptera, подотряд Scarabaeina = Polyphaga, инфраотряд Scarabaeomorpha = Scarabaeiformia).

Новая система насекомых выглядит следующим образом (в скобках указаны названия тех же таксонов в прежней системе, если такое соответствие имеет место): класс Scarabaeoda (=Insecta) разделен на два подкласса: Lepismatona =Apterygota s. str.) с отря-

дами Lepismatida (=Thysanura s. str. =Zygentoma) и Machilida (=Archaeognatha + Monura) и Scarabaeona (=Pterygota) с тремя инфраклассами. Инфракласс Scarabaeones разделен на четыре когорты: Paoliiformes с отрядом Paoliida (=Protoptera), Ephemeriformes с отрядом Ephemerida (=Ephemeroptera) и две большие когорты Cimiciformes и Scarabaeiformes. Cimiciformes включает надотряды Caloneuridea с отрядами Caloneurida (=Caloneuroidea) и Blattinopseida (ordo nov.); Hyuperlidea с отрядом Hyuperlida (ordo nov., включая Perielytroidea); Dictyoneuridea с отрядами Dictyoneurida (=Palaeodictyoptera + Eubleptodea), Mischopterida (=Megasecoptera) и Permothemistida (=Archodonata); Diaphanopteridea с отрядом Diaphanopterida (=Diaphanopteridea); Psocidea с отрядами Psocida (=Psocoptera), Pediculida (=Anoplura), Nyrmida (=Mallophaga), Haematomyzida (=Rhynchopterygoptera); Cimicidea с отрядом Cimicida (=Hemiptera =Rhynchota =Homoptera +Heteroptera) и Thripidea с отрядом Thripida (=Thysanoptera), а также отряд Zorotypida (=Zoraptera), систематическое положение которого остается неясным. В когорте Scarabaeiformes (=Oligoneoptera) четыре надотряда: Palaeomanteidea с отрядом Palaeomanteida (=Miomoptera); Vespidea с отрядом Vespida (=Hymenoptera); Scarabaeidea с отрядом Scarabaeida (=Coleoptera; ранг группы всеорокрылых — самостоятельный отряд Stylopida =Strepsiptera или таксон различного ранга в отряде жуков — точно не установлен); Myrmeleontidea с отрядами Jurinida (=Glosselytroidea), Corydalida (=Megaloptera), Raphidiida (=Raphidioptera) и Myrmeleontida (=Neuroptera); и надотряд Papilionidea с отрядами Panorpidia (=Mecoptera), Pulicida (=Aphaniptera), Phryganeida (=Trichoptera), Papilionida (=Lepidoptera) и Muscida (=Diptera). Инфракласс Libellulones включает единственный отряд Libellulida (=Odonata +Campylopteroidea). Инфракласс Gryllones на когорты не делится, включает четыре надотряда: Blattidea с отрядами Eoblattida (=Protoblattodea s. str.); Blattida (=Blattodea), Mantida (=Mantodea) и Termitida (=Isoptera); Geraridea с отрядом Gerarida (ordo nov.); Perlidea с отрядами Grylloblattida=Grylloblattodea +Paraplecoptera (=Protoblattodea p. p. =Protorthoptera p. p.), Perlida (=Plecoptera), Protelytrida (=Protelytroptera) и Forficulida (=Dermaptera); Gryllidea с отрядами Gryllida (=Orthoptera +Protorthoptera s. str. +Titanoptera) и Phasmatida (=Phasmatodea).

Основные отличия новой системы насекомых от прежней состоят (помимо изменения названий) в следующем. В подклассе Lapismatona отряд Monura объединен с отрядом Machilida. Подкласс Scarabaeona разделен таким образом, что в особые инфраклассы выделены не Palaeoptera, а Polyneoptera и стрекозы (под названиями соответственно Gryllones и Libellulones). Когорта Archaeoptera упразднена, так как относимые к ним ископаемые оказались не принадлежащими к насекомым. Palaeoptera потеряли свое единство и самостоятельность, распавшись на три отдельные группы: упомянутый выше инфракласс стрекоз, когорта Ephemeriformes с отрядом поденок в инфраклассе Scarabaeones, и бывшие Protorynchota, объединенные в виде двух надотрядов Dictyoneuridea и Diaphanopteridea с бывшими Paraneoptera (надотряды Psocidea, Thripidea и Cimicidea)

и двумя новыми надотрядами (Hypoperlidae и Caloneuridae) в когорте Cimiciformes. Эта когорта, не имеющая прямого аналога в системе Мартынова, также включена в инфракласс Scarabeones. Сюда же вошли новая когорта Paoliiformes и когорта Scarabaeiformes, отличающаяся от Oligoneoptera включением в нее нового надотряда Palaeomanteidae, единственный отряд которого ранее числился среди Polyneoptera и отряда Jurinida (=Glosselytroidea), перенесенного из Orthopteroidea Myrmeleptidae (=Neuropteroidea). Изменения в системе Gryllonea по сравнению с Polyneoptera состоят в выделении надотряда Geraridea, единственный отряд которого соответствует части прежнего отряда Paraplesoptera, в восстановлении самостоятельности Protoblattodea s. str. (здесь Eoblattida), объединявшихся с Paraplesoptera А.Г. Шаровым (1968), и объединении Paraplesoptera с современными реликтовыми Grylloblattidae в отряд Grylloblattida, а Titanoptera и Protothoptera s. str. (семейство Sthenagopodidae) с отрядом Orthoptera (теперь Gryllida).

Среди других менее существенных изменений системы на уровне отряда можно отметить ликвидацию нескольких отрядов, установленных по плохо описанным ископаемым остаткам (Eubleptodea включены в Dictyoneurida, Perieulytroidea в Hypoperlida, Campilopteroidea в Libellulida).

С момента опубликования новой системы насекомых (1980 г.) до написания настоящего очерка (январь 1981 г.) прошло слишком мало времени. Поэтому о дальнейшей судьбе этой системы говорить преждевременно. Однако мы рассчитываем на признание и предполагаем, что параллельное использование энтомологами (включая палеоэнтомологов) двух различных систем насекомых — явление временное и недолговечное.

## ИГЛОКОЖИЕ (Echinodermata)

Традиционное деление типа иглокожих на подтип Pelmatozoa, объединяющий стебельчатые, прикрепленные формы, и подтип Eleutherozoa, включающий свободноживущих животных, давно подвергалось справедливой критике. Действительно, чисто экологический принцип, положенный в основу такого деления, был явно неудовлетворительным. Большинство классов каждого из этих подтипов значительно отличаются по плану строения и, скорее всего, не связаны близким филогенетическим родством. Несмотря на это, в крупных сводных работах середины XX в. (Cuenot, Dawydoff, 1948; Федотов, 1951; Vergounioux et al., 1953; Нуман, 1955) это положение сохранялось. Деление на названные подтипы принято Д.М. Федотовым и в "Основах палеонтологии" (1964). К подтипу Pelmatozoa отнесены классы Carpoidea, Thecoidea, Cystoidea, Blastoidea, Paracrinoidea, Eocrinoidea, Crinoidea, а подтип Eleutherozoa объединяет надкласс Asterozoa (с классами Somasteroidea, Asterozoidea, Ophiuroidea), а также классы Ophiocistia, Echinoidea и Holothurioidea.

Причина этого, по-видимому, в том, что в других, предлагаемых разными авторами схемах классификации типа либо не было кардинального решения проблемы в целом, либо они были не менее уязвимы для критики, чем старая схема.

При подготовке издания "Treatise on invertebrate paleontology" была выработана принципиально иная, впервые предложенная Х.Б. Феллом (Fell, 1962a) классификация, учитывающая данные эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии. В основу деления иглокожих на четыре подтипа (Homalozoa, Crinozoa, Asterozoa и Echinozoa) были положены тип симметрии, характерные градиенты роста и характер придатков тела.

Классификация Фелла была принята в частях S (1967) и U (1966) "Treatise on invertebrate paleontology", где рассматриваются все группы иглокожих, за исключением морских лилий. В последующие годы вышло много работ, в которых эта классификация была подвергнута критике, предложены значительные изменения и дополнения, вплоть до выделения новых подтипов и классов, перенесения классов из одного подтипа в другой и т.д. После большого перерыва вышла последняя по иглокожим часть сводки (Treatise... 1978, Pt. T.), посвященная морским лилиям. В первом томе этой части Ж. Убагсом написан раздел, в котором в сжатой форме подводятся итоги дискуссии по поводу классификации иглокожих. Признавая важность и логичность некоторых предложений относительно изменения системы иглокожих, включая и собственные (Breimer, Ubaghs, 1974), он считает, однако, что в настоящее время в целях сохранения стабильности не следует снова подвергать классификацию коренному пересмотру, тем более что классификация, принятая в данной сводке, является плодом труда большого коллектива крупных специалистов. Поэтому Ж. Убагс рекомендует схему классификации иглокожих, принятую в частях S и U с небольшими изменениями и дополнениями.

В этом очерке принимается схема Убагса с рядом дополнений, которые внесены нами на основании данных, опубликованных главным образом после 1978 г.

Тип иглокожих подразделяется на подтипы Homalozoa, Crinozoa, Asterozoa, Echinozoa. Подтип Homalozoa включает классы Stenocystoidea, Stylophora, Homostelea, Homoiostelea. Подтип Crinozoa — классы Eocrinoidea, Rhombifera, Diploporita, Blastoidea, Parablastoidea, Coronioidea, Paracrinoidea, Hemistreptocrinoidea, Crinoidea. Подтип Asterozoa состоит из одного класса Stelleroidea. Подтип Echinozoa включает классы Helicoplacoidae, Camptostromatoidea, Edriasteroidea, Edrioblastoidea, Cyclocystoidea, Ophiocystioidea, Echinoidea, Holothuroidea. Нам представляется, что эта классификация, несмотря на ряд спорных положений, является наиболее продуманной и отвечающей современному состоянию изученности типа иглокожих в целом.

Какие же стороны этой классификации вызывают сомнения? Во-первых, это обилие классов; их количество теперь примерно

<sup>1</sup> В связи с тем, что для большинства читателей этой книги многие из названных классов неизвестны, далее дана их краткая характеристика.



вдвое превышает то, которое было в предыдущих классификациях. Очевидно, с одной стороны, это отражает естественный процесс открытия новых своеобразных иглокожих, таких, например, как раннекембрийский *Helicoplacus*, послуживший основой для установления класса *Helicoplacoides*. С другой стороны, пересмотр морфологии и основ организации некоторых групп заставляет повышать ранг старых таксонов; так, *Rhombifera* и *Diploporita*, бывшие подклассами класса *Cystoidea*, стали теперь самостоятельными классами.

Но редкие и достаточно необычные формы из кембрия и ордовика, по-видимому, не всегда заслуживают выделения в таксоны столь высокого ранга. У истоков развития групп мы часто имеем дело с так называемым архаическим многообразием. Ранняя эволюционная радиация приводит к возникновению форм с признаками, как-будто не укладывающимися в привычные диагнозы известных классов. Эти формы обычно существовали достаточно короткое время; в руки палеонтологов они попадают сплошь и рядом в виде единичных экземпляров. Поэтому не удивительно, что мы не имеем промежуточных форм или промежуточных морфологических рядов между ними и представителями "больших" классов, хотя на самом деле они могут быть связаны довольно близким родством.

И, наконец, недостаточно хорошая сохранность, фрагментарность ископаемого материала иногда создает у исследователя ложное представление об уникальности объектов.

Так, роды *Cymbionites* и *Peridionites* из среднего кембрия Австралии иногда рассматривались как единственные представители двух классов *Cycloidea* и *Cyathoidea* самостоятельного подтипа *Naplozoa* Whitehouse, 1941. По мнению Убагса, их загадочные скелеты дают так мало информации по организации организмов, которым они принадлежали, что он предложил не придавать им определенного систематического положения. Однако недавние исследования остатков *Cymbionites scaticula* Whitehouse, принятые А. Смитом (Smith 1982), показали, что образования, принимаемые ранее за полный скелет, представляют собой базальный венчик зокриноидей, таблички которого утолщены и спаяны вместе вторичным стереомом. На базальных венчиках обнаружены текальные таблички с эписпирами, а также мелкие брахиоларные таблички. Остатки рода *Peridionites* также трактуются как базальный скелет зокриноидей. Смит считает, что в настоящее время наиболее правильно поместить эти два рода в класс *Eocrinioidea* среди родов неопределенного систематического положения.

Участь двух праздненных классов постигла также класс *Lepidocystoidea* Durham, 1967, который был также переведен в класс *Eocrinioidea* в качестве самостоятельного отряда (Sprinkle, 1973).

Значительные разногласия вызывает состав отдельных подтипов, а иногда и их количество. Это видно, в частности, и в некоторых работах последних лет (Haugh, Bell, 1980; Арендт, 1983). Безусловно, и в этих, и в более ранних публикациях, часть из которых отмечена в примечаниях в "Приложении", есть более или менее удачные решения отдельных вопросов систематики. В част-

ности, делаются попытки изменить объем наиболее гетерогенного, с нашей точки зрения, подтипа Echinozoa. Но, как нам кажется, решение этих частных вопросов порождает новые проблемы, и пока, по-видимому, нет новой схемы классификации иглокожих, которая в целом была бы более удачной, чем система, принятая в "Treatise..."

Необходимо сделать еще несколько замечаний. По-видимому, окончательно решен вопрос о выведении из состава типа Echinodermata группы Machaeridia. Убагс (Treatise..., 1978), ссылаясь на устное сообщение С. Бенгстона, указывает, что микроструктура скелетных пластинок у иглокожих и махеридий совершенно различная. У последней группы пластинки имеют, скорее всего, экзоскелетное происхождение. Джелл (Jell, 1979) на основании новых находок из девона Австралии показал, что махеридии были метамерными билатерально симметричными животными с обособленными передним и задним концами тела; их надо относить к типу Annelida, а не к членистоногим или иглокожим.

Еще в шестидесятых годах Джеффрис (Jefferies, 1967) высказал мнение, что Stylophora являются не иглокожими, а хордовыми, связанными с иглокожими родством. Он предложил подтип Calcichordata Jefferies, 1967 внутри типа Chordata. Этот тезис высказывался и ранее Мацумото и Гисленом, а после выхода статьи Джеффриса он был с одобрением принят Итоном и Боиз.

С другой стороны, многие авторы, в частности Убагс в нескольких статьях, а также Филип (Philip, 1979) отвергли эту точку зрения. Действительно, эта остроумная и оригинальная гипотеза сталкивается с многими трудностями. В частности, известно, что скелет стилофор по всем признакам — типичный для иглокожих. Трудно представить себе, что этот уникальный для животного царства скелет мог присутствовать в сочетании с такими мягкими тканями, как нотохорд, мускульные блоки, дорзальный нервный тяж, мозг и краниальные нервы, более или менее сходные с подобными структурами рыб. Критики гипотезы Джеффриса подчеркивают, что морфологические особенности стилофор вполне (и значительно более просто) могут быть объяснены с точки зрения их принадлежности к иглокожим.

**СИСТЕМА ТИПА ECHINODERMATA,  
ПРИНЯТАЯ В TREATISE ON INVERTEBRATE PALEONTOLOGY,  
UBAGHS, 1978 (С ИЗМЕНЕНИЯМИ И ДОПОЛНЕНИЯМИ)**

**Подтип Homalozoa Whitehouse, 1941**

Иглокожие с полным отсутствием радиальной симметрии; тека уплощенная, асимметричная, иногда иссушая признаки вторичной билатерализации. Средний кембрий — средний девон.

**Класс Ctenocystoidea Robison et Sprinkle, 1969**

Тело состоит из теки без придатков; ее очертания почти симметричные; маргинальные и центральные пластинки обычно дифференцированы; маргинальный скелет двурядный; рот вблизи переднего конца середины нижней поверхности, с хорошо развитым

ктеноидным аппаратом; анус вблизи середины заднего конца. Средний кембрий. Одно семейство и один род.

**Класс Stylophora Gill et Caster, 1960.**

Тело состоит из теки и одного рукоподобного придатка — аулакофора, без стелы; рот, вероятно, интратекальный, на проксимальном конце аулакофора или вблизи него; анус на противоположном конце теки; аулакофор подразделен на три хорошо выраженных отдела. Средний кембрий — средний девон. Два отряда *Cornuta* Jaekel, 1901 и *Mitrata* Jaekel, 1918.

**Класс Homostelea Gill et Caster, 1960**

Тело состоит из теки и стелы, рукоподобный придаток отсутствует; очертания теки умеренно симметричные; маргинальный скелет однорядный, строго дифференцированный; одно большое и одно маленькое отверстия находятся на краю, противоположном стеле; один или два эпитекальных (? амбулакральных) желобка подходят к маленькому отверстию; стела не подразделена на отделы. Средний кембрий. Один отряд *Cincta* (с двумя семействами).

**Класс Homoiostelea Gill et Caster, 1960**

Тело состоит из теки, стелы и рукоподобного придатка, тека от умеренно асимметричной до почти билатерально симметричной; маргинальный скелет, как правило, не выражен; рот интратекальный, по-видимому, вблизи проксимального конца руки; анус, обычно — около левого постеролатерального края; стела подразделена на 3 отдела. Верхний кембрий — нижний девон. Один отряд *Soluta* (7 семейств).

**Подтип Crinozoa Matsumoto, 1929<sup>1</sup> (=Pelmatozoa Leuckart, 1848)**

Радиально симметричные иглокожие, обычно в течение всей жизни или на ранних стадиях прикрепленные стеблем, отходящим от аборальной поверхности; внутренние органы заключены в более или менее шаровидную чашечку или теку, состоящую из пластинок; рот находится на свободном поле теки или вблизи него, открытый или прикрытый крышкой; анус обычно на адоральной части теки и никогда не бывает аборальным; амбулакры в виде пищевых желобков, продолжающихся дистально на выступающие придатки (руки и брахиолы). Нижний кембрий — ныне.

**Класс Eocrinoidea Jaekel, 1918<sup>2</sup>**

Кринозои с двурядными брахиолами; тека шаровидная, грушевидная или уплощенная, обычно состоящая из многочисленных беспорядочно расположенных пластинок, которые могут быть черепитчатыми; сутуральные поры или эписпиры имеются или отсутст-

<sup>1</sup> Браймер и Убарс (Breimer, Ubags, 1974) показали, что название *Crinozoa* Matsumoto, 1929 является синонимом *Pelmatozoa* Leuckart, 1848 и, таким образом — излишнее. Однако, чтобы сохранить термин, принятый в части *S Treatise*, Убарс согласился отдать в этом томе предпочтение младшему синониму.

<sup>2</sup> Д. Спринкл (Sprinkle, 1973) установил подтип *Blastozoa*, содержащий классы *Eocrinoidea*, *Rhombifera*, *Blastoidea* и *Parablastoidea*. Убарс считает, что для подтверждения правомочности этой концепции нужны дальнейшие исследования. К этому же подтипу был недавно отнесен класс *Coronoidea* [Brett et al., 1983].

вуют; от двух до пяти амбулакральных желобков, расположенных на адоральном конце теки и подходящих к прямым брахиолам; стебель состоит из члеников или беспорядочно располагающихся многочисленных пластинок, редко отсутствует. Нижний кембрий — средний ордовик, ?силур. Шесть отрядов указываются Д. Спринклем (Sprinkle, 1973), но только одному дано название — *Imbricata* (=класс *Lepidocystoidea* Durham, 1967).

**Класс Rhombifera Zittel, 1879<sup>1</sup>.**

Кринозои с двурядными брахиолами; шаровидная, грушевидная или овальная тека; экзотекальные или эндотекальные поровые структуры, состоящие из ромбовидных групп текальных каналов. Нижний ордовик — верхний девон. Отряды *Dichoporita* Jaekel, 1899 и *Fistuliporita* Paul, 1968.

**Класс Diploporita Müller, 1854.**

Кринозои с однорядными придатками (по-видимому, брахиолами), сохраняющимися чрезвычайно редко; шаровидная или грушевидная тека обычно состоит из большого числа беспорядочно расположенных пластинок; экзотекальные поровые структуры (диплопоры) представлены обособленными текальными каналами, обычно они присутствуют на всех пластинках теки; стебель имеется или отсутствует у взрослых. Нижний ордовик — средний девон. Трн надсемейства и 8 семейств.

**Класс Blastoidea Say, 1825.**

Кринозои с двурядными брахиолами, окаймляющими амбулакральные поля; хорошо выражена пятилучевая симметрия; 17 главных пластинок располагаются в трех венцах; кроме того, от 1 до 6 анальных дельтоидных пластинок в интеррадиусе CD; амбулакральная система с находящимися в основании ланцетовидными пластинками; складчатые, тонкостенные, известковые, вытянутые в длину структуры (гидроспиры) по обе стороны каждого амбулакра пересекают шов между пластинками. Силур — пермь. Отряды *Fissiculata* Jaekel, 1918 и *Spiraculata* Jaekel, 1918.

**Класс Parablastoidea Hudson, 1907.**

Кринозои с двурядными брахиолами, окаймляющими амбулакральные поля; хорошо выражена пятилучевая симметрия; тека бластоидного типа с многочисленными, правильно расположенными пластинками; амбулакральные поля состоят из двух рядов пластинок, ланцетовидные пластинки отсутствуют; дельтоидные пластинки значительно выпуклые; наружные щели катаспир развиты только на дельтоидных пластинках (не пересекают швы пластинок). Нижний — средний ордовик. Одно семейство с двумя родами.

**Класс Coronoidea Brett, Frest, 1983<sup>1</sup>.**

Конусовидная тека построена из трех правильно расположенных венчиков пластинок; пять коротких амбулакров ограничены вершиной теки; имеются разветвленные двурядные экзотекальные выросты; респираторные структуры состоят из U-образных целомических кана-

<sup>1</sup> Эта группа ранее рассматривалась в ранге отряда внутри подкласса *Inadunata* класса морских лилий (Treatise..., 1978., Pt. T).

лов, продолжающихся в корональные отростки. Ср. ордовик (карадок) — Верхн. силур (лудлов). Отряд *Coronata* Jaekel, 1918 (5 родов).

#### Класс *Paracrinoidea* Regnell, 1945<sup>1</sup>

Кринозои с типично однорядными, свободными или прилежащими придатками, улавливающими пищу, несут однорядные боковые ветви, располагающиеся также в один ряд; тека коробковидная, многопластинчатая, асимметричная, но проявляющая тенденцию становиться скорее билатерально (чем радиально) симметричной; перистом и стебель противолечащие; имеются или отсутствуют открывающиеся внутрь поперечные сутуральные щели, которые различным образом пронизывают пластинки, но не открываются наружу. Средний—верхний ордовик, ?силур. Отряды *Varicata* Jaekel, 1900 и *Brachiata* Jaekel, 1900

#### Класс *Hemistrentocrinoidea* Arendt, 1976<sup>2</sup>

Кринозои с текой, состоящей из 3—7 венчиков пластинок. Смещение пластинок одного венчика относительно соседнего неполное — около 16°; оральная сторона хорошо обособлена от аборальной; полость теки очень узкая и глубокая; на пластинках дистального края теки имеются фасетки для прикрепления ? рук или ? брахиол; стебель с очень узким звездчатым осевым каналом иногда отсутствует. Нижний, средний ордовик. Один отряд *Hemistreptocrinida* Arendt, 1976.

#### Класс *Crinoidea* Miller, 1821

Кринозои, обладающие настоящими руками; пятилучевая симметрия развита хорошо; тека подразделяется на аборальную чашку и адоральный тегмен; имеется 5 радиальных пластинок, от которых, независимо от аборального скелета, начинаются руки; система радиального роста сосредоточена в руках, которые направлены от теки; стебель обычно хорошо развит, отсутствует на послеличиночной стадии у некоторых форм. Средний кембрий; нижний ордовик — ныне. 5 подклассов: *Echmatocrinea* Sprinkle et Moore, 1978<sup>3</sup>; *Camerata* Wachsmuth et Springer, 1885; *Inadunata* Wachsmuth et Springer, 1885; *Flexibilia* Zittel, 1895; *Articulata* Zittel, 1879.

#### Подтип *Asterozoa* Haeckel in Zittel, 1895

Свободно живущие радиальные иглокожие, у которых радиально-расходящийся характер роста приводит к образованию выступающих лучей и звездообразного тела; рот на нижней стороне. Нижний ордовик — ныне.

<sup>1</sup> Р. Парсли и Л. Минц (Parsley, Mintz, 1975) выделили этот класс как новый подтип *Paracrinozoa*.

<sup>2</sup> Этот класс был установлен (Арендт, 1976) после того, как часть Т. "Treatise" была подготовлена к печати, поэтому в схеме Убагса он отсутствует.

<sup>3</sup> Согласно Спринклу, эта среднекембрийская группа, представленная единственным родом *Echmatocrinus*, может принадлежать исходному, самому древнему эволюционному стволу морских лилий (остальные группы класса — не древнее ордовика). Однако Убагс считает, что морфологические особенности этого рода не соответствуют общепринятому диагнозу класса *Crinoidea*.

### **Класс Stelleroidea Lamarck, 1816<sup>1</sup>**

Признаки подтипа. Нижний ордовик — ныне.

Подкласс Somasteroidea Spencer, 1951.

Астерозои с нижним амбулакральным желобком, образованным двумя рядами амбулакральных пластинок, каждый из которых дает начало поперечным рядам (метапннулам) прутьевидных косточек (виргалий); радиальный водный канал, в различной степени, заключен между амбулакральными пластинками. Нижний ордовик — верхний девон; ? ныне<sup>2</sup>. Один отряд Goniactinida Spencer, 1951.

Подкласс Asteroidea de Blainville, 1830

Астерозои с относительно широкими полыми руками, в которых находятся большие лопасти полости тела и внутренних органов; руки обычно не обособлены от центрального диска; радиальный водный канал с наружной стороны амбулакрального скелета. Нижний ордовик — ныне. Надотряды Platyasteracea и Valvatacea; 12 отрядов.

Подкласс Ophiuroidea Matsumoto, 1915

Астерозои с тонкими, простыми или ветвящимися руками, резко обособленными от диска и в типичном случае поддерживающимися внутренним рядом амбулакральных косточек; обычно нет открытых амбулакральных желобков; дыхание осуществляется посредством жабр, обычно находящихся в интеррадиусах. Нижний ордовик — ныне. Отряды Stenurida Spencer, 1951; Oegophiurida Matsumoto, 1915; Phrynophiurida Matsumoto, 1915; Ophiurida Müller et Troschel, 1840.

Подтип Echinozoa Haeckel in Zittel, 1895

Иглокожие, большей частью радиально симметричные с шаровидным, цилиндрическим или дисковидным телом, у которого обычно отсутствуют руки, брахиолы или выступающие лучи. Нижний кембрий — ныне.

Класс Helicoplacoidea Durham et Caster, 1963

Свободно живущие не радиальные иглокожие со спирально построенным веретеновидным или грушевидным панцирем; рот на одном из концов тела. Нижний кембрий.

Подкласс Helicoplacida Durham et Caster, 1963

Пластинки панциря расположены рядами. Нижний кембрий.

Подкласс Polyplacida Durham, 1967.

Панцирь построен из мозаично расположенных мелких пластинок. Нижний кембрий.

Класс Camptostromatoidea Durham, 1966

По-видимому, медузоподобные радиально симметричные иглокожие; имеются покрытые пластинками выросты, прикрепленные к панцирю по его периферии; рот и анус на противоположных полях; имеются обильные сутуральные поры, за исключением области аборального поля. Нижний кембрий. Одно семейство, один род.

<sup>1</sup>Большинство советских специалистов считают излишним введение класса Stelleroidea; соматероиден, офиуры и морские звезды рассматриваются ими как самостоятельные классы.

<sup>2</sup>Х.Б. Фелл (Fell, 1962, в) отнес к соматероидеям современный вид *Plaasterias latiradialata* Gray. Однако многие исследователи не разделяют точку зрения Фелла и считают более правильным относить этот вид к классу морских звезд; соматероиден в таком случае представляет собой группу, полностью вымершую в палеозое.

### **Класс Edrioasteroidea Billings, 1858**

Сидячие, радиальные (обычно пятилучевые) иглокожие с куполовидной, булабовидной или шаровидной многопластинчатой текой, у которой отсутствует стебель; амбулакры эндотекальные, образованные амбулакральными и кроющими пластинками; анус на адоральной поверхности. Нижний кембрий — верхний карбон. Отряды *Stromatocystoidea* Termier, 1969; *Isophorida* Bell, 1976, *Edrioasterida* Bell, 1976.

### **Класс Edrioblastoidea Fay, 1962**

Чашечка состоит из многих пластинок, расположенных венцами, имеется пятилопастной стебель; хорошо развита пятилучевая симметрия; большинство крупных пластинок чашечки с сутуральными вырезами, по-видимому проникающими внутрь чашечки, пять длинных амбулакров, построенных из половинок, расположенных вдоль краев дельтоидных пластинок; желобок окаймлен рядами пор и покрыт двумя рядами кроющих пластинок. Средний ордовик. Один род и один вид.

### **Класс Cyclocystoidea Miller et Gurley, 1895**

Дисковидное тело с субмаргинальным скелетом из толстых орнаментированных пластинок, окружающих центральные ареи, покрытые тонкопластинчатыми перепонками и с каймой мелких пластинок вокруг края; на одной из центральных арей имеются сутуральные поры; субмаргинальные пластинки снабжены крупными чашевидными порами и мелкими внутренними каналами, ведущими внутрь тела. Средний кембрий — средний девон. Одно семейство и один род.

### **Класс Ophiocystioidea Sollas, 1899**

Свободноживущие пятилучевые иглокожие с пластинчатой аборальной поверхностью и пластинчатой или непластинчатой адоральной поверхностью; перистом центральный с 5 челюстями; амбулакры ограничены адоральной поверхностью, состоят из трех рядов пластинок; выросты (? гигантские ножки), располагающиеся на адоральной поверхности, покрыты черепитчатыми чешуйками; перипрокт аборальный, не противоположащий перистому. Нижний ордовик — нижний карбон. Четыре семейства, 5 родов.

### **Класс Echinoidea Leske, 1778**

Свободноживущие пятилучевые иглокожие с пластинчатым панцирем, несущим наружные подвижные придатки (иглы, педицеллярии, сферидии); рот направлен к субстату; имеется челюстной аппарат, который вторично может утрачиваться; двуглавных системы пластинок: 1. апикальная система, постоянно включающая 5 окулярных пластинок и 5 или меньшее число генитальных пластинок; 2. корональная система, состоящая из 5 амбулакральных и 5 интерамбулакральных полей, каждое из которых может состоять из одного, двух или большего числа меридиональных рядов; амбулакральные пластинки несут поры для выхода амбулакральных ножек. Ордовик — ныне. Подклассы *Perischoechinoidea* M'Coy, 1849 и *Euechinoidea* Bronn, 1860.

### **Класс Holothuroidea de Blainville, 1834**

Иглокожие, главным образом свободноживущие, обычно с телом, удлинненным вдоль орально-аборальной оси и с вторичной билате-

ральной симметрией; рот окружен щупальцами; пищевод окружен известковым кольцом; амбулакральные желобки отсутствуют; скелет обычно представлен микроскопическими склеритами, находящимися в стенке тела; единственная гонада. Ордовик — ныне. Подклассы *Dendrochirota* Brandt, 1835 (ордовик — ныне); *Aspidochirota* Brandt, 1835 (нижний карбон — ныне); *Apodacea* Brandt, 1835 (карбон — ныне); 7 отрядов.

### МОРСКИЕ ЛИЛИИ (CRINOIDEA)

В настоящее время систематика криноидей находится, вероятно, в наилучшем состоянии за всю свою историю. Это связано с выходом в свет трех томов в сводке "Treatise on invertebrate paleontology" (1978), подготовленной 15 лучшими специалистами во главе с Р.С. Моором. Криноидей описывали еще со средневековья, но их серьезное исследование связано с работой Дж.С. Миллера в 1821 г.

Наиболее глубоко разработаны в конце прошлого — начале настоящего столетия классификации Ч. Уэксмута и Ф. Спрингера в 1885 и 1897 гг., Ф.А. Бэзера в 1899 и 1900 гг. и О. Иекеля в 1894 и 1918 гг.

Свои первые, приближающиеся к современным очертания классификация получила в начале XX в. с разделением класса криноидей Ф. Спрингером (Springer, 1913, 1920) на четыре отряда — *Camerata*, *Inadunata*, *Flexibilia* (палеозой) и *Articulata* (мезокайнозой) — и флексибилий на подотряды *Tachocrinoidea* — со слабо соединенными табличками — и *Sagenocrinoidea* — с плотно соединенными, что отвечает нынешним подклассам и отрядам.

Наиболее полно систему Ч. Уэксмута и Ф. Спрингера, отражавшую главные направления эволюции, использовали Моор и Лаудон (Moore, Laudon, 1943), основные создатели общепринятой современной классификации палеозойских криноидей, имеющей следующий вид.

Подкласс *Camerata* Wachsmuth, Springer, 1885; отряд *Diplobathra* Moore, Laudon, 1943; отряд *Monobathra* Moore, Laudon, 1943.

Подкласс *Inadunata* Wachsmuth, Springer, 1885; отряд *Disparata* Moore, Laudon, 1943; отряд *Cladoidea* Moore, Laudon, 1943; подотряд *Cyathocrinoidea* Bather, 1899; подотряд *Dendrocrinoidea* Bather, 1899.

Подкласс *Flexibilia* Zittel, 1879; отряд *Tachocrinoidea* Springer, 1913; отряд *Sagenocrinoidea* Springer, 1913.

Моор и Лаудон критически пересмотрели классификацию морских лилий. Они отбросили установленный Бэзером отряд *Adunata*, который, как выяснилось, включал сильно упростившихся в ходе эволюции камерат, приобретших значительное конвергентное сходство с инадунатами. Не были приняты искусственные подклассы Бэзера *Monocyclica* и *Dicyclica*, хотя, по существу, было признано его деление на уровне отрядов — *Monocyclica Inadunata*, *Monocyclica Camerata*, *Dicyclica Inadunata* и *Dicyclica Camerata*, с изменением объема и названия на *Disparata* и *Cladoidea* для инадунат и *Monobathra* и *Diplobathra* для



камерат. Надо сказать, что на отряды *Monocyclica* и *Dicyclica* делил подкласс *Cladocricinoidea* (=Camerata) и Иекель (Jaekel, 1918). Большинство моно- и дициклических форм обнаруживают фундаментальные отличия и по другим признакам, показывая большую разобщенность этих отрядов. Иекель разделял класс криноидей на подклассы *Eocricinoidea* (ныне класс "подтипа Blastozoa"), *Cladocricinoidea* и *Pentacricinoidea*, резко противопоставляя другим криноидеям "камерат" с их многократно ветвящимися под крышечкой амбулакрами, фиксированными в теке нижними частями рук и отходящими прямо от края теки многочисленными "пальцевидными" двурядными свободными руками. С этим не согласилось большинство исследователей, считая руки в целом и венчики чашечки камерат и других криноидей гомологичными. В отряде *Disparata* Моор и Лаудон обособляли гибокринидную ветвь, позже выделенную в отряд *Hybocrinida*, а в отряде *Cladoidea* установили более примитивный подотряд *Syathocricinoidea* и более продвинутый *Dendrocricinoidea*, отнеся к последнему и триасовых энкринид.

Среди следующих существенных нововведений Моора (Moore, 1952) в систему криноидей надо отметить установление подотрядов моноциклических камерат *Tanaocrinina* (ныне *Compsocrinina*) с шестиугольным базисом с тремя равными табличками и *Clyptocrinina* — с пятиугольным (видимо, естественные, независимо возникшие группы), а также отделение от дендрокринин подотряда *Potericrinina*, наиболее продвинутых инадунат с развитыми мускульными сочленениями рук и пиннулами.

Убагс (Traité..., 1953) ввел для дициклических камерат подотряды *Zigodiplobathrina* — с базальными и радиальными табличками в одном венчике и *Eudiplobathrina* — в разных, а также сгруппировал семейства камерат и диспарид в хорошо обоснованные надсемейства. Ниже приводится классификация палеозойских криноидей, принятая Убагсом.

Подкласс *Camerata* Wachsmuth, Springer, 1885; отряд *Diplobathrida* Moore, Laudon, 1943; подотряд *Zigodiplobathrina* Ubaghs, 1953; подотряд *Eudiplobathrina* Ubaghs, 1953; отряд *Monobathrida* Moore, Laudon, 1943; подотряд *Tanaocrinina* Moore, 1952; подотряд *Glyptocrinina* Moore, 1952.

Подкласс *Inadunata* Wachsmuth, Springer, 1885; отряд *Disparida* Moore, Laudon, 1943; отряд *Hybocrinida* Jaekel, 1918; отряд *Cladida* Moore, Laudon, 1943; подотряд *Syathocrinina* Bather, 1899; подотряд *Dendrocricinina* Bather, 1899; подотряд *Potericrinina* Jaekel, 1918.

Подкласс *Flexibilia* Zittel, 1879; отряд *Taxocirina* Springer, 1913; отряд *Sagenocrinida* Springer, 1913.

В подклассе *Articulata* были лишь отряды *Uintacrinida* (два рода) и *Comatulida*. Последних А.Г. Кларк (Clark, 1915) делил по форме пиннул и размеру яиц на две крупных группы, а Т. Гислен (Gislén, 1924) на четыре, в ранге подотрядов. Остальные вымершие и современные артикуляты оставались беспорядочным набором семейств, пока Г. Сивертс-Дорек (Sieverts-Doreck, 1952; Traité..., 1953) не предложила для всех артикулят следующие отряды и подотряды: *Isocrinida* (*Isocrinina*),

Comatulida (Comasterina, Mariametrina, Thallassocrinina, Macrophreatina), Millericrinida (Millericrinina, Bourgueticrinina), Uintacrinida, Roveacrinida, Cyrtocrinida.

Классификация Убагса и Сивертс-Дорек принята в "Основах палеонтологии" (1964).

Ю.А. Арендт (1974) разделил циртокринид на подотряды стебельчатых Cyrtocrinina и бесстебельчатых, прирастающих чашечкой Holopodina. В "Treatise on invertebrate paleontology" (Treatise..., 1978, Pt.F) среди миллерикринид установлен новый подотряд Hyocrinina, один из подотрядов переведен в отряд Bourgueticrinida, и, напротив, упразднены подотряды коматулид, разделенных, однако, на семь надсемейств, что решает проблему группировки большого количества семейств.

Последняя наиболее разработанная система морских лилий приведена в "Treatise..." (1978):

Подкласс Echinocrinea Sprinkle, Moore, 1978; отряд Echinocrinida Sprinkle, Moore, 1978;

Подкласс Camerata Wachsmuth, Springer, 1885; отряд Diplobathrida Moore, Laudon, 1943; подотряд Zygodiplobathrida Ubaghs, 1953; подотряд Eudiplobathrida Ubaghs, 1953; отряд Monobathrida Moore, Laudon, 1943; подотряд Compsocrinina Ubaghs, 1978; подотряд Glyptocrinina Moore, 1952;

Подкласс Inadunata Wachsmuth, Springer, 1885; отряд Disparida Moore, Laudon, 1943; отряд Hybocrinida Jaekel, 1918; отряд Coronata Jaekel, 1918; отряд Cladida Moore, Laudon, 1943; подотряд Cyathocrinina Bather, 1899; подотряд Dendrocrinina Bather, 1899; подотряд Poteriocrinina Jaekel, 1918;

Подкласс Flexibilia Zittel, 1895; отряд Taxocrinida Springer, 1913; отряд Sagenocrinida Springer, 1913;

Подкласс Articulata Zittel, 1879; отряд Millericrinida Sieverts-Doreck, 1952; подотряд Millericrinina Sieverts-Doreck, 1952; подотряд Hyocrinina Rasmussen, 1978; отряд Cyrtocrinida Sieverts-Doreck, 1952; подотряд Cyrtocrinina Sieverts-Doreck, 1952; подотряд Holopodina Arendt, 1974; отряд Bourgueticrinida Sieverts-Doreck, 1953; отряд Isocrinida Sieverts-Doreck, 1952; отряд Comatulida A.H. Clark, 1908; отряд Uintacrinida Broili, 1921; отряд Roveacrinida Sieverts-Doreck, 1952.

Для камерат, диспарид, флексибилий, циртокринид и коматулид надсемейства хорошо обоснованы, объединяя близко родственные семейства. Этого нельзя сказать о кладидах, вновь введенные надсемейства которых нередко нечетко охарактеризованы и, очевидно, полифилетичны. Не раз указывалось на возможную полифилию артикулат, однако Н.Г. Лейн и Г.Д. Вебстер (Lane, Webster, 1978) отметили особенности, свидетельствующие в пользу общности их происхождения: исходную дицикличность, отсутствие анальных табличек у взрослых форм, однорядность рук, пиннульность, ветвление на вторых снизу члениках, мускульную артикуляцию, кожистую крышечку с открытыми пищевыми желобками и ртом, и часто сильную редукцию теки, возможно, из-за перемещения репродуктивных органов в пиннулы.

Из 1009 родов криноидей (Treatise, 1978) 249 мезокайнозойских и из них 162 нынеживущих с преобладанием коматулид — 132 (вымерших родов коматулид 30). Известно 65 родов стебельчатых артикулят и из них 41 род вымерших; 6 родов коматулид и 6 родов стебельчатых артикулят включают и ископаемые, и современные формы. Детали строения пиннул и ряд других особенностей, характеризующих роды и виды современных коматулид, неизвестны для ископаемых, чаще всего представленных лишь центродорсальными табличками. Это крайне затрудняет сравнение родов тех и других, тогда как для семейств и надсемейств таких трудностей меньше. В систематике современных стебельчатых артикулят много внимания уделяется морфологическим особенностям стебля и кроны, диагностичным и для ископаемых. Современных стебельчатых форм в последнее время переизучали палеонтологи, ставшие благодаря этому ведущими в данной области. Однако малочисленность современных стебельчатых криноидей и изобилие бесстебельчатых — коматулид и обратные отношения для ископаемых, а также очень разные глубины обитания и отсутствие данных о вымерших глубоководных формах неблагоприятно отражаются на выработке общих принципов систематики вымерших и современных форм.

В "Treatise" (1978) установлен новый древнейший подкласс Echinotocinea (один вид, ср. кембрий Канады). Эти криноидеи имели 8—10 однорядных рук из немногих массивных члеников с мягкими, видимо, трубчатыми ножками. Тека, вероятно с крышечкой, состояла из многочисленных неупорядоченных табличек и постепенно переходила в короткую ножку с расширением для прирастания.

Последние особенности не отвечают диагностическим признакам криноидей с их стеблем и чашечкой из венчиков, хотя из указанных структур могли развиться стебель и чашечка криноидей. Принадлежность данной группы криноидеям иногда оспаривается (Арендт, 1983).

Впервые к криноидеям отнесен отряд Coronata с маленькими двурядными брахиолами по бокам двурядных пицесборных выростов и простой текой из венчиков табличек с корональными отростками, как у многих бластоидей и некоторых криноидей — пизокринид, филлокринид и др. Состав теки, каждый амбулакр которой покрыт лишь двумя табличками, имеет немалое сходство с бластоидеями, к которым коронат относил установивший отряд Искель. Другими исследователями они считались тоже бластоидеями, "цистоидеями" или криноидеями, а в недавнее время их относили к эокриноидеям. Пицесборные выросты коронат — не руки, но своеобразно измененные брахиолы (несколько напоминающие недавно открытые "руки" ромбиферной "цистоидеи" Caryocrinites).

Ранг этого отряда был поднят до класса — Coronata Jaekel, 1918 с введением для отряда названия Coronida (Арендт, 1971 и др.). К.Е. Бретт с соавторами (Brett, Frest, Sprinkle, Clement, 1983) также сочли эту группу классом — "Coronoidea class.nov." Совершенно необоснованно отнесение к инадунатными криноидеям Hemistreptocrinoidea с "чашечкой", включающей до восьми венчи-

ков со слабым чередованием табличек в их горизонтальных рядах.

В проведенной недавно ревизии системы иглокожих (где широко использована категория надкласса и четыре класса отделены от Echinozoa в "Incertae subphyl") Coronata, Echinocrinea и Hemistereocrinoidea, относимые в Treatise (1978) к криноидеям, предлагаются в качестве самостоятельных классов подтипа *Pelmatozoa* (Арендт, 1983). Проведенные в последнее время исследования ультраструктур некоторых современных и вымерших криноидей выявили ряд интересных морфологических, функциональных и экологических особенностей, но не ставили задачей ревизию систематики криноидей.

Высшие таксоны криноидей, представленные многими подчиненными таксонами, сохраняют значительную стабильность. К увеличению числа высших таксонов вполне могут привести новые находки древнейших криноидей — в кембрии и ордовике.

В нескольких случаях выявлен переход отдельных дициклических форм в моноциклические или очень большое морфологическое сходство между ними. Необходимо широко провести исследования, хотя вряд ли они могут сильно повлиять на систему высших таксонов криноидей. Проблема возможной "сборности" некоторых высших таксонов требует большого внимания. Ревизия таксонов среднего уровня — родов, семейств и особенно надсемейств кладидных инадунат приводит к значительным перестройкам системы изучаемых групп. Дальнейшей ревизии особенно заслуживают кладидные инадунаты, вновь введенные надсемейства которых слабо обоснованы. Необходимо выявление масштабов конвергентных явлений, в том числе связанных с очень распространенными регрессивными изменениями в ходе эволюции криноидей, и отражение этих данных в классификации.

Значительного внимания заслуживают вопросы систематики разрозненных остатков стеблей, тек и рук криноидей. Стебли лишь эпизодически исследовались в США, но ими больше всего занимались в СССР, благодаря чему эти остатки приобрели немалое биостратиграфическое значение. Решая чисто утилитарную задачу использования члеников стеблей (а также рук и табличек тек) в стратиграфии, Моор (Moore, 1939) устанавливал "роды" по очертанию члеников и осевых каналов, а все остальные признаки были "видовыми". Р.С. Елтышева (1956) считала очертание осевых каналов более существенным, чем члеников, и проанализировала сочетания этих признаков. Она создала школу последователей, ведущих многолетние исследования палеозойских стеблей. О.С. Вялов (1953) предложил дробную иерархическую классификацию высоких таксонов стеблей, используя также характеристики поверхностей сочленений и другие особенности, но не подкрепив свою систему описанием таксонов. Стебельки *Caulinaria* прежде всего по особенностям каналов делились на две главные группы, 5 отрядов и далее — на 8 подотрядов и 19 семейств.

Группа *Policordalia*, отряд *Tricordata*, подотряд *Triaricaulacea*; отряд *Tetracordata*, подотряд *Tetraricaulacea*; отряд *Pentacordata*, подотряд *Pentaricaulacea* (всего 3 семейства в этих трех подотрядах).

Группа *Monocordalia*, отряд *Centrocordata*, подотряд *Planocaulacea* (4

семейства), подотряд *Fatinosaulacea* (5 семейств), подотряд *Tetrascaulacea* (1 семейство), подотряд *Pentascaulacea* (5 семейств); отряд *Excentrocordata*, подотряд *Excentroscaulacea* (1 семейство).

Г.А. Стукалина (1966), сосредоточив внимание на морфофункциональных исследованиях этих изолированных палеозойских остатков, выявила для них ряд морфогенетических и эволюционных особенностей, а также предположительных генетических связей, что нашло полное отражение в разработанной ею классификации палеозойских стеблей (мало связанной с общей системой криноидей). Все эти стебли разделены на три главные группы (на уровне "подклассов") очень неравного объема в соответствии с четырех-, пяти- и многолучевой симметрией, а обширная пятилучевая группа — на два отряда по отхождению швов между пятью элементами каждого членика от углов или средин сторон пятилучевого осевого канала; в эти группы и отряды входят семейства, роды и виды (в том числе несколько семейств и родов из общей системы криноидей).

Группа *Quadrilaterata* (5 семейств).

Группа *Pentamerata*, отряд *Angulata*, отряд *Strialata* (много семейств).

Группа *Asegmentata* (семейства не выявлены).

Р.С. Моор и Р.М. Джеффордс (Moore, Jeffords, 1968) включили изолированные остатки стеблей в общую систему криноидей, поместив в нее все-валидные стеблевые таксоны, в том числе многие описанные ими новые семейства, роды и виды. Все известные только по стеблям формы по очертанию члеников распределены по группам *Pentameri*, *Cyclici*, *Elliptici* и *Varii* (например, группы *Pentameri* и *Cyclici* в отряде *Diplobathrida*); однако для очень многих родов и семейств принадлежность к отрядам и подклассам общей системы кринидей не установлена.

В настоящее время исследователями палеозойских стеблей криноидей широко используются классификации Елтышевой и Моора-Джеффордса. Разработаны и имеют право на существование разные классификации члеников стеблей. Однако попытки построения филогенетической системы применительно к палеозойским остаткам кажутся теперь еще не своевременными. Для мезокайнозойских стеблей никогда не существовало (за исключением отдельных частных случаев) проблемы их особой классификации, так как обычно описанные стебли находят место в системе, разработанной для целых животных. Для палеозоя идеальным было бы то же самое, однако значительная роль принадлежит автономным классификациям. Палеозойские стебли в больших коллекциях, где они сохранились вместе с кронами, изучены далеко недостаточно. Не выявлены масштабы конвергенций в стеблях заведомо очень далеких таксонов криноидей, (а также других "цельматозой", например бластоидей, стебли которых могут быть не отличимы от стеблей некоторых криноидей) и, наоборот — различий в близких группах. Онтогенетические изменения палеозойских стеблей изучены еще очень слабо, однако известно, что в одном стебле нередко оказываются совмещенными части из разных высших таксонов искусственной классификации. Не учитываются характерные диагностические особенности некоторых палеозойских

стеблей, например, наличие проксистелы только у флексибилий и диспарид-пизокринацей, отсутствие сегментированности стеблей у камерат и пр. Вместе с тем успешно разрабатывается классификация стеблей с функционально-морфологических и эволюционных позиций, выявившая ряд интересных закономерностей.

### МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ (ASTEROIDEA)

В развитии классификации астерозойных форм видны две тенденции: 1 — подчеркивание сходства морских звезд и офиур и объединение их в виде двух подклассов в один класс (на основании, например, наличия в онтогенезе "астероидной" стадии, а также палеонтологических данных: сходства строения амбулакров некоторых древних офиур с морскими звездами); 2 — подчеркивание различия, основанного, кроме существенной морфологической разницы, на данных эмбриологии (наличие личинки плутеус у офиур и морских ежей при отсутствии ее у морских звезд) и биохимии (сходство хиноидных пигментов у ежей с офиурами, а у морских звезд — с морскими лилиями) и выделение двух равноценных классов. Первый взгляд принят Спенсером и Райтом, а также Убагсом в "Treatise on invertebrate paleontology" (Treatise, I., 1966, pt. U; 1967, pt. S; 1978, pt. T); он поддерживается также в некоторых палеонтологических работах (Fell, 1963; Kessling, 1969; Ubaghs, 1953). Большинство зоологов придерживаются второго взгляда (Федотов, 1934, 1966, а; Hyman, 1955; Kaestner, 1963; Беклемишев, 1964, б; Беляев, 1968; Paul, 1979; и др.).

В 1951 г. был установлен третий подкласс Somasteroidea Spencer, в который вошли некоторые раннеордовикские морские звезды и который, по предположению, был предковым как для астерондей, так и для офиурондей.

Разделение астерондей на уровне выше семейственного впервые предложил в 1875 г. Перье (Perrier, 1875), использовавший в качестве таксономических признаков строение педицеллярий и число рядов амбулакральных ножек в желобе (два или четыре). К. Виже в 1878 г. в качестве таксономических признаков добавил два типа строения ротового скелета — амбулакральный и адамбулакральный по происхождению. Перье (Perrier, 1884) выделил четыре отряда по характеру экстрасоматических скелетных элементов: Forcipulatae — щипчиковидно-педицелляриевые, Spinulosae — игольчатые, Valvatae — створчато-педицелляриевые, и Paxillosae — пахсиллозные. Слейден (Sladen, 1889) в качестве таксономических признаков наиболее важным считал развитие маргиналий и выделил всего два отряда: Phanerozonia (с развитыми маргиналиями) и Cryptozonia (с редуцированными или отсутствующими у взрослых особей), причем первых считал более примитивными, так как некоторые криптозонии имеют фанерозонатную стадию в онтогенезе.

Последующие классификации в основном являются различными комбинациями двух предыдущих, с добавлением палеонтологических данных (отряды Platysterida Spencer, 1951, Hemizonida Spencer, 1951 и Pustulosa Spencer, 1951).

Классификация, принятая Д.М. Федотовым (Основы..., 1964), включает четыре отряда: два ископаемых — *Platyasterida* и *Hemizonida* — и два современных (известных с палеозоя) — *Phanerozonida* и *Cyrtozonida*.

Классификация в "Treatise on invertebrate paleontology" включает пять отрядов: четыре современных (по Перье, но с учетом признаков строения околоротового скелета), которые, видимо, имеют корни в палеозойских семействах, и ископаемый отряд *Platyasterida*, включающий самых примитивных потомков сомастероидей по астероидной линии и доживший доньше в лице наиболее примитивных современных морских звезд *Luidia* и *Platasterias*.

Кеслинг (Kesling, 1969, 1971) считает эту классификацию несовершенной, во-первых, из-за искусственности некоторых отрядов, во-вторых, из-за недостаточности признаков для определения ископаемых звезд (например, характера педицеллярий). По его мнению, очень важно правильно оценить разное качество одних и тех же признаков у всех отрядов, доступных также и на ископаемых объектах (тип ротового скелета, размер маргиналий, наличие или отсутствие интербрахиального поля, табличек венчика на диске, супрамбулакральных табличек, размер угловых ротовых табличек, местоположение мадрепорита). При этом ранг некоторых подотрядов был повышен до отрядов; предложенная им система включает семь отрядов с более или менее четкими диагнозами: *Platyasterida*, *Pumulosida*, *Forcipulata*, *Valvatida*, *Paxillosida*, *Spinulosida* и *Pustulosida*.

Примерно в то же время был установлен новый отряд *Zorocallida* (Downey, 1970), включивший одно современное и одно ископаемое семейство, входившие прежде в отряд *Forcipulata*.

Разделение класса *Asteroidea* на два надотряда произведено совсем недавно (McKnight, 1975). При этом использовались наличие или отсутствие брахиолярной ларвальной стадии, присосок на амбулакральных ножках, а также связи мадрепорита с первичной интеррадиальной табличкой и с калицинальной системой. У представителей более примитивного надотряда *Platyasteracea* эти признаки отсутствуют, у более эволюционного продвинутого — *Valvatacea* — присутствуют. Классификация, предложенная Мак Найтом, включает уже 12 отрядов, из них 8 ранее установленных, три повышены в ранге с подотрядов и один новый (палеозойский — *Calycinida*, включавший одно семейство из спинулозид и два — из паксиллозид).

На данном этапе, видимо, наиболее совершенной является классификация, предложенная Мак Найтом, с изменением ранга подклассов на классы: подтип *Asterozoa*; класс *Asteroidea*; надотряд *Platyasteracea* (отряды *Platyasterida* Spencer, *Paxillosida* Perrier, *Calycinida* McKnight), надотряд *Valvatacea* (отряды *Pustulosida* Spencer, *Valvatida* Perrier, *Tumulosida* Spencer et Wright, *Notomyotida* Ludwig, *Spinulosida* Perrier, *Forcipulata* Perrier, *Euclasteroida* Tortonese (= *Brisingida* Fisher), *Uractinida* Spencer et Wright, *Zorocallida* Downey).

Класс *Asteroidea* включает 48 семейств, более 400 родов (в том числе более 300 представлены в современной фауне, более 100 — в ископаемой), около 2000 современных и около 300 ископаемых видов.

Из современных направлений изучения морских звезд наиболее перспективным (и необходимым для создания удовлетворительной системы критериев для ископаемых астероидей) представляется изучение детальной морфологии отдельных табличек. Для ископаемых остатков из мезокайнозоя, представленных, как правило, разрозненными табличками, это практически единственный метод. Для того, чтобы привязать их к общей систематике, совершенно необходимо такое же изучение табличек современных морских звезд, по крайней мере из тех отрядов, представители которых встречены в мезозое и кайнозое. Как показали первые опыты, этот метод весьма успешно может применяться для изучения современных морских звезд, безотносительно к ископаемым. Попытки такого изучения произведены Блейком (Blake, 1973, 1978, 1980, 1981 и др.) на современном и ископаемом материале из нескольких родов ряда семейств. При чрезвычайной трудоемкости и кропотливости этого метода он уже дал существенные результаты для ревизии систематики морских звезд.

Эмбриологические и биохимические данные также могут оказаться полезными для систематики, но их значение для таксономии пока остается проблематичным.

#### МОРСКИЕ ЕЖИ (ECHINOIDEA)

Зоологи и палеонтологи использовали и используют при разработке классификации класса морских ежей главным образом признаки, связанные со строением скелета. Зоологи в этом отношении находятся в более выгодном положении, поскольку они имеют дело с целыми морскими ежами, на которых имеется покров игл и педицеллярий, а у челюстных ежей — также аристотелев фонарь. В ископаемом состоянии панцири с иглами, педицелляриями и челюстным аппаратом сохраняются крайне редко.

Правда, о наличии или отсутствии челюстного аппарата обычно можно судить по строению перистома и прилежащих частей панциря — наличию или отсутствию аурикул или апофизов и т.д. Имеющиеся данные по современным и редким ископаемым формам по деталям строения его частей, например, зубов, позволяют экстраполировать эти, достаточно важные для систематики сведения на ископаемые формы, по которым нет соответствующего материала. Сложность строения панциря, большое количество признаков обычно дают возможность находить соответствующую коррелятивную связь между ними и, следовательно, восполнять неполноту информации, связанную с фрагментарностью ископаемых остатков.

Таким образом, при выделении таксонов надвидового ранга и зоологи, и палеонтологи оперируют обычно одними и теми же признаками, и отличия в предлагаемых классификациях отражают, в общем, разницу не в методическом, а в методологическом подходе к ее построению.

Для диагностики видов зоологи часто прибегают к строению педицеллярий, для палеонтолога такая возможность практически исключена. Однако обилие признаков панциря позволяет находить среди



них небольшие, но достаточно стойкие различия, на которых и базируются диагнозы вымерших видов.

Поэтому нет основания считать, что объем современных и ископаемых видов сильно отличается. Принципиально иное содержание в понимании вида вносится палеонтологами в тех случаях, когда вид понимается как стадия эволюционного развития филума. Это необходимо подчеркнуть именно здесь, так как такое понимание видов известно для некоторых групп неправильных морских ежей. Классическим примером в этом отношении стал позднемеловой род *Micraster* (Rowe, 1899; Пославская, 1958 и др.).

Наиболее широко известными классификациями Echinoidea первой половины века были две — Ламбера и Тьери (Lambert, Thierry, 1909—1925) и Мортенсена (Mortensen, 1928—1951). Их довольно подробный анализ приводится Н.А. Пославской в "Основах палеонтологии" (1964). Система Мортенсена была принята в ряде крупных руководств (Федотов, 1951; Termier, Termier, 1953; Нуман, 1955) и получила среди эхинологов широкое признание.

Т правда, в эту систему периодически вносились изменения. Так, ряд изменений был внесен в классификацию, принятую Пославской в "Основах палеонтологии" (1964). В названии руководстве класс Echinoidea, включает отряды Bothriocidaroida, Melonechinoida, Lepidocentroida, Cidaroida, Aulodonta, Stirodonta, Camarodonta, Holecypoida, Clypeasteroida, Cassiduloida, Spatangoida.

Одним из наиболее принципиальных изменений системы, о чем сказано выше, является отнесение Bothriocidaris (в виде самостоятельного отряда) к классу морских ежей. После детальных исследований Р.М. Мянниля (1962), в частности открытия у Bothriocidaris челюстного аппарата, эхиноидная природа этого рода была доказана окончательно. Мортенсен, как известно, считал Bothriocidaris не морским ежом, а, скорее, специализированной диплопоровой цистодеей. Остальные отличия системы "Основ палеонтологии" от мортенсеновской имеют более частный характер и касаются понимания объема отдельных отрядов, а также таксонов семейственного и родового рангов.

Большая работа по ревизии ряда больших групп морских ежей была предпринята американскими палеонтологами в связи с подготовкой издания "Treatise on invertebrate paleontology" — в этот период вышел ряд сводок, наиболее важными среди которых являются монографии Дарема по отряду Clypeasteroidea (Durham, 1955) и Кира по Cassiduloida (Kier, 1962). При этом ярко проявилась тенденция к таксономическому дроблению и повышению ранга таксонов, коснувшаяся практически всех групп. Так, например, в отряде Clypeasteroidea Мортенсен выделял 2 подотряда и 5 семейств, а Дарем — 4 подотряда и 16 семейств и т.д.

В "Treatise on invertebrate paleontology" принята классификация, предложенная Даремом и Мелвиллем (Durham, Melville, 1957). Авторами отдельных разделов в нее внесен ряд серьезных изменений и дополнений.

Окончательный вариант системы, вошедший в руководство, све-

ден воедино Даремом (Treatise..., 1966, Pt. U.), который указал, что при ее построении авторы старались соблюдать неукоснительное правило: "...Классификация должна отражать филогению".

Укажем основные положения, положенные в основу этой классификации.

Дарем пишет: "Одно из главных событий в эволюции морских ежей было приобретение некоторыми из них наружных жабр. Это явление произошло вблизи конца палеозоя, примерно на середине пути их исторического развития, и оно, по-видимому, сопровождалось в то же самое время появлением аурикул в перигнатическом поясе. Развитие этих структур, очевидно, дало возможность разворачиванию последующего разнообразия мезозойских и кайнозойских нецидароидных морских ежей. Между тем исходный ствол продолжился в современных Cidaroida. На основании этих признаков определяются два подкласса Perischoechinoidea и Euechinoidea" (Durham, 1966, с. 283).

Точка зрения Мортенсена на непосредственную связь современных эхинотуриид с палеозойскими лепидоцентридами отвергается — их сходство трактуется как конвергентное; эхинотурииды связываются происхождением с наружножаберными ежами и относятся к надотряду Diadematacea.

Неправильные морские ежи не являются монофилетической группой — пигастериды произошли от пединид, а остальные группы связываются с псевдодиадематидами. По этой причине Regularia и Irregularia (подклассы у Мортенсена) не имеют таксономического статуса в этой системе.

В целом классификация в "Treatise on invertebrate paleontology" выглядит следующим образом (приведены таксоны вплоть до отрядного ранга).

Подкласс Perischoechinoidea M'Coy, 1849. Отряды Bothriocidaroida Zittel, 1879; Palaechinoida Haecckel, 1866; Echinocystitoida Jackson, 1912; Cidaroida Claus, 1880.

Подкласс Euechinoidea Bronn, 1860; надотряд Diadematacea Duncan, 1889; отряды: Echinothurioida Claus, 1880, Diadematoidea Duncan, 1889, Pedinoidea Mortensen, 1939, Pygasteroida Durham et Melville, 1957. Надотряд Echinacea Claus, 1876; отряды Plesiocidaroida Duncan, 1889, Arbacioida Gregory, 1900, Salenioida Delage et Herouard, 1903, Temnopleuroidea Mortensen, 1942, Hemicidaroida Beurlen, 1937, Phymosomatoida Mortensen, 1904, Echinoida Claus, 1876. Надотряд Gnathostomata Zittel, 1879; отряды: Holoctypoida Duncan, 1889, Clypeasteroida A. Agassiz, 1872. Надотряд Atelostomata Zittel, 1879; отряды: Cassiduloida Claus, 1880, Neolampadoida Philip, 1963, Holasteroida Durham et Melville, 1957, Spatangoida Claus, 1876.

Отряд правильных морских ежей Orthopsida Mortensen, 1942 не отнесен ни к одному из надотрядов.

Рассматриваемая классификация безусловно отражает прогресс в познании этой интересной группы животных, много сделано и для упорядочения номенклатуры, которая была отнюдь не безупречной.

Однако эта классификация не лишена недостатков и спорных моментов в отношении понимания таксонов разного ранга, которые

отмечались рядом исследователей, в частности Филлипом (Philip, 1965). Этот автор предложил свою схему классификации класса, которая в значительной степени отражает взгляды Мортенсена на филогению морских ежей.

Не имея возможности подробно проанализировать здесь всю систему американских палеонтологов, отметим, что она, конечно, в ряде случаев отражает субъективность представлений о естественных отношениях групп. Как и в других системах класса, в ней нередко проявляется, в общем, неизбежное и едва ли до конца преодолимое противоречие между филогенетическим принципом, заложенным в ее основу, и чисто феноетическими методами определения сходств и различий между таксонами.

Один из частных случаев, иллюстрирующий определенное несовершенство этой системы, связан с тем, что при значительном таксономическом "дроблении" на передний план выступают различия между группами, безусловно важные для их четкой диагностики, а сходство (часто связанное и с родством) отодвигается на задний план.

В качестве примера приведем надотряд *Atelostomata*; в нем рассматривается 4 равноправных отряда: *Cassiduloida*, *Neolampadoida*, *Holasteroida*, *Spatangoida*. Между тем очевидно, что второй отряд произошел от первого и по ряду черт гораздо ближе к нему, чем к третьему и четвертому. Отряды второй пары тоже связывает, повидимому, и филогенетическая близость, и значительное сходство в морфологии и путях эволюции. Поэтому объединение первых двух групп в рамках одного таксона и второй пары — в рамках другого является совершенно естественным, что вполне соответствует традиционному широкому пониманию отрядов *Cassiduloida* и *Spatangoida*.

За 15 лет, прошедших со времени выхода тома "Treatise on invertebrate paleontology", посвященного морским ежам, вышел ряд работ, отражающих тенденции как к детализации, так и критическому переосмыслению предложенной классификации. Так, Кир (Kier, 1967) предложил новый отряд *Oligopygoida*. Ряд уточнений и предложений по систематике неправильных ежей содержится в работах советских палеонтологов (Соловьев, 1971а, б; Москвин, Соловьев, Эндельман, 1980 и др.).

После того как рукопись настоящей книги была подготовлена к печати, автору стал известен ряд работ, в которых по-новому интерпретируется морфология челюстного аппарата в эволюции и систематике морских ежей. А. Смит (Smith, 1981 и др.) считает, в частности, всех неправильных морских ежей монофилетической группой, которая подразделяется на три надотряда *Eognathostomata* (отряды *Pygasteroida*, *Holactypoida*), *Neognathostomata* (отряды *Galeropygoida*, *Cassiduloida*, *Oligopygoida*, *Clypeasteroida*) и *Atelostomata* (отряды *Disasteroida*, *Holasteroida*, *Spatangoida*). Йенсен (Jensen, 1981) применила кладистический анализ для построения классификации подкласса *Euechinoidea*. Она рассматривает в подклассе 6 надотрядов и 22 отряда. К сожалению, здесь мы не можем подробно проанализировать эти работы. Они безусловно вносят много нового в понимание филогении и в построение системы морских ежей и заслуживают детального рассмотрения.

## ГРАПТОЛИТЫ (*Graptolitha*)

В "Основах палеонтологии" (1964) и "Treatise on invertebrate paleontology" (Treatise..., 1970 Pt. V.) граптолиты отнесены к типу Hemichordata. Эта точка зрения стала общепризнанной благодаря классическим трудам Р. Козловского (Kozłowski, 1938, 1949) показавшего большое сходство ископаемых граптолитов и современных (а впоследствии и ископаемых) крыложаберных. Сходное фузелярное строение рабдосом и ценоций, присутствие столонов у деидроидей и рабдоплевр и одинаковое почкование позволили ему рассматривать граптолитов и птеробранхий в качестве классов одного типа.

Выводы Р. Козловского поддерживались большинством палеонтологов, интересующихся граптолитами, а также некоторыми зоологами, в частности В.Н. Беклемишевым (1951, 1952), объединившим граптолитов и птеробранхий даже в один класс. Одним из его аргументов служило утверждение, что зооиды граптолитов, как и рабдоплевр, могли выходить из теки на ее наружную сторону.

В последние годы на основе изучения ультраструктуры А. Урбанеком и его соавторами близкое родство граптолитов и птеробранхий поставлено под сомнение (см. обзор в статье: Urbanek, 1978). Оказывается, что вещества, составляющие скелеты граптолитов (коллаген) и рабдоплевр (кератин), существенно различны и что образование скелета происходило у этих групп разными способами — у граптолитов, по Урбанеку, с помощью перитекальной мембраны, тогда как у рабдоплевров кортикальная ткань отлагалась железами головного щита.

Некоторые другие исследователи (Andres, 1977; Crowther, Rickards, 1977) считают, что обнаруживаемым различиям можно дать удовлетворительное объяснение и с позиций модели Р. Козловского. При этом важным считается образование кортикальных поясов во время наружного движения зооида.

Сейчас еще рано подводить итоги дискуссии. Ясно лишь, что исследования ультраструктуры граптолитов уже дали много интересного для познания строения и развития граптолитов и этого следует ожидать и в дальнейшем. Желательно расширение фронта таких исследований и комплексирование их с микроскопическим и макроскопическим изучением.

Наиболее принятые в последнее время классификации граптолитов опубликованы в двух известных палеонтологических справочниках.

А.М. Обут в "Основах палеонтологии" (1964) подразделяет подтип Graptolithina Bronn, 1846 на два класса: Stereostolonata Obut, 1957 в составе 7 отрядов (Dithecoidea Obut, 1957; Dendroidea Nicholson, 1878; Inocaulida Boucek, 1957; Tuboidea Kozłowski, 1938; Camaroidea Kozłowski, 1938; Stolonoidea Kozłowski, 1938 и дополненный позже Archaeodendrida Obut, 1974) и Graptoloidea Lapworth, 1875 в составе 2 отрядов, подразделяющихся на 2 подотряда каждый: Axonolipa Frech, 1897 (Dichograptina и Leptograptina) и Axonophora Frech, 1897 (Diplograptina и Monograptina). Позже (Обут, и Сенников 1980) перевели Axonop-

hora в ранг подкласса, а *Diplograptida* Lapworth, 1880 и *Monograptida* Lapworth, 1880 в ранг отряда.

О. Бульмэн (*Treatise...*, 1970, pt. 5) использовал для систематизирования граптолитов меньшее разнообразие таксонов. В классе *Graptolithina* он выделяет 6 отрядов, а именно: *Dendroidea*, *Tuboidea*, *Camatoidea*, *Stolonoidea*, *Crustoides* Kozłowski, 1962 и *Graptoloidea*. В последнем выделяются 4 подотряда: *Didymograptina* Lapworth, 1880; *Glossograptina* Jaanusson, 1960; *Diplograptina* и *Monograptina*.

Относительно граптолоидей полезно отметить взгляды еще трех авторов. В. Яануссон (*Jaanusson*, 1960) подразделяет отряд *Graptoloidea*, также на 4 подотряда, но совершенно оригинально распределяет таксоны: им выделены два новых подотряда *Corynoidina* и *Glossgraptina*, состоящие из нескольких родов, но по строению принципиально отличающихся от других таксонов (по его мнению, на уровне подотряда). С другой стороны, он считает, что такого различия нет между диплограйтинами и монограптинами и поэтому объединяет их в один подотряд *Diplograptina*. Четвертый подотряд составляет *Didymograptina*.

Б. Боучек (*Boucek*, 1972) выделяет в подклассе *Graptoloidea* два надотряда (*Axonolipa* и *Axonophora*), подразделяющиеся соответственно на 3 и 2 отряда: *Didymograptida*, *Dicranograptida* Lapworth, 1873; *Corynograptida* Ruedemann, 1908; *Diplograptida* и *Monograptida*. Обосновывая свою классификацию, он подчеркивает, что разнообразие граптолитов оценивается таксономически слишком низко.

Му Энь-чи (*Mu*, 1974) подразделяет отряд *Graptoloidea*, на три подотряда — *Axonolipa*, *Axinophora* и промежуточный подотряд *Axonosyrta* Mu et Zhan, 1966. Одновременно он отмечает, что в случае надобности можно пользоваться и известными подразделениями предложенными в 1875 г. Лапвортом (*Lapworth*).

Из приведенного видно, что на уровне отряда-подотряда и выше существуют во взглядах специалистов довольно значительные расхождения, исходящие главным образом из субъективной оценки таксономического разнообразия граптолитов. Серьезное филогенетическое основание для систематики стало создаваться последние десятилетия (*Urbahek*, 1966; *Rickards*, *Hutt*, *Berry*; 1977 и др.) и, вероятно, лишь через некоторое время можно ожидать определенных результатов в систематике. Поэтому сейчас трудно судить, составляет ли *Graptolithina* подтип или класс, а *Graptoloidea* — класс, подкласс или отряд. Одно нам кажется бесспорным, что для такой сравнительно малочисленной группы, как граптолиты, система отрядовых-надотрядовых таксонов несколько передетализована. Поэтому нам кажется справедливым отказ Бульмэна (*Treatise...*, 1970) и ряда других исследователей от использования таксонов *Axonolipa* и *Axonophora* (добавим сюда и *Axonosyrta*). Их различие основывается на присутствии немых или виргулы, являющихся производными одного структурного элемента и поэтому не имеющих такого таксономического значения, как первоначально предполагалось. Трудности использования этого признака в классификации отмечались многими, и они не уменьшались выделением промежуточного *Axonosyrta*.

В отношении отрядов стереостолонат (если пользоваться этим термином, хотя Януссон, 1960 указывает на приоритет *Cladophora* Гопкинсона), разногласия минимальные. Бульмэн (Treatise..., 1970) считает, что представители *Dithescoidea* еще недостаточно изучены для выделения в качестве таксона высокого ранга. С ним надо согласиться в том, что действительно изученность ряда древних граптолитов еще низкая, но тем не менее их выделение в особые таксоны имеет определенное значение. Детальное изучение этих форм имело бы несомненное значение для всей систематики граптолитов.

В пределах *Graptoloidea* системы разных авторов весьма близки, и начавшаяся недавно ревизия монографий вселяет надежду на успехи в систематике граптолитов.

## ХОРДОВЫЕ (Chordata)

### КОНОДОНТЫ (CONODONTOPHORIDA)

Впервые название "Конодонты" (*Conodonten*) было употреблено Х. Пандером (Pander, 1856) для выделенной им группы микроскопических остатков, напоминающих зубы рыб. В 1930 г. они были выделены в ранг отряда *Conodontophorida* (Eichenberg, 1930). Принадлежность отряда к какому-либо из известных классов и типов остается неопределенной. Чаще всего их сближают с хордовыми или аниелидами. Высказывались мнения о связи со щупальцевыми (*Lophophorata*) и некоторыми группами "червей" (копуляторные органы *Nematoda*, *Rotatoria*). Обнаруженный в карбоне США отпечаток рыбообразного организма, содержащий в пищеварительном тракте конодонты, дал основания установить для конодонтофорид (в ранге класса) особый подтип хордовых — *Conodontochoadata* (Melton, Scott, 1973). В настоящее время, однако, признано, что обнаруженный отпечаток принадлежал не организму — конодонтоносителю, а организму — конодонтофагу. Тем не менее формально конодонты обладают таким же статусом в системе, как и любая другая группа организмов. Реальное же их положение в общей системе животных остается неопределенным — *Incertae sedis*.

На протяжении более 100 лет выделение родов и видов конодонтов проводилось для отдельных элементов по морфологическим признакам в рамках заведомо искусственного подразделения на простые и сложные — стержневидные, листовидные, платформенные. Родовыми критериями служили величина и форма базальной полости, форма и степень развития основного зубца, дополнительных стержней, зубцов, лопастей, форма и орнаментация платформы. Видовые признаки — числовые показатели, пропорции, детали орнаментации и скульптуры. Впервые объединение родов и семейств также на чисто морфологической основе было проведено Бэсслером (Bassler, 1921).

В 30-е годы, благодаря находкам тесно ассоциированных друг с другом элементов конодонтов, было доказано, что животное — конодонтоносите́ль обладало скелетным аппаратом, в котором соче-

тались парные конодонты, принадлежащие к различным морфологическим родам и видам, однако, формальная классификация оставалась основной. Обнаруживаемые (весьма редко) конодонтовые аппараты получили родовые и видовые названия, отличные от названий входивших в них отдельных элементов конодонтов (Rhodes, 1952; Schmidt, 1934; Scott, 1934). Попытки узаконить положение с двойной классификацией и номенклатурой путем легализации паратаксии были предприняты в процессе обсуждения Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН) (Moore, Sylvester-Bradley, 1957; Rhodes, 1957). Паратаксия не была принята в МКЗН. Тем не менее двойная номенклатура конодонтов продолжала существовать. В "Treatise on invertebrate paleontology" приведены и надродовая утилитарная классификация конодонтов, и диагноз шести "естественных" родов, описанных в виде аппаратов под особыми названиями (Treatise..., 1962, pt. w). В составе отряда Conodontophorida выделяется 7 семейств и ряд подсемейств (в скобках — число родов): Distacodontidae (11), Belodontidae (6); Coelodontidae, Coelodontinae (7), Hindeodellinae (5), Neoprioniodontinae (5), Cyrtodontinae (10), Ligonodontinae (5), Hibbardellinae (6), Chirognathinae (4), Lonchodininae (5); Prioniodinidae (10); Prionodontidae, Prioniodontinae (9), Spathognathodontinae (13); Polygnathidae (21); Idiognathodontidae, Idiognathodontinae (8), Balognathinae (2), Icriodontinae (2). "Биологическая" классификация включала роды Lochriea, Scottognathus, Illinella, Duboisella, Westfalicus, Lewistownella.

В описательной практике надродовая классификация конодонтов не использовалась, настолько очевидна была ее искусственность, и обычно описания располагались по алфавиту названий родов и видов.

Коренное изменение отношения к классификации конодонтов произошло в конце 60 — начале 70-х годов. Стало очевидным, что конодонтофориды представляли собой одну из крупнейших групп биоты палеозоя — они встречаются во всех типах морских пород в количествах до 1000 экземпляров на 1 кг породы. Было показано их важнейшее значение для стратиграфии. Продолжали пополняться сведения о прижизненных комплексах (конодонтовых аппаратах) за счет новых находок на плоскостях напластования, за счет находок комплексов из слившихся элементов, которые, по каким-то причинам не распались при обычном химическом препарировании. Обнаруживались почти целые аппараты в желудочном тракте рыб и в виде скоплений в копролитах. Накопились огромные коллекции изолированных конодонтов, что давало возможность логического и статистического расчета (по совместной встречаемости во многих образцах) тех вариантов сочетания различных элементов, которые с высокой степенью вероятности могли составлять конодонтовый аппарат. Были предложены другие методы, позволяющие связать в одном аппарате различные элементы: сходство в микроорнаментации, устанавливаемое с помощью электронной микроскопии, прослеживание переходов одного элемента в другой с закономерным изменением морфологии и симметрии. С помощью этих относительно независимых и взаимно контролирующих методов были реконструированы с большей или меньшей вероятностью конодонтовые аппараты многих

форм, что, в свою очередь, привело к необходимости строить систему конодонтофорид на основе строения целых аппаратов.

Так возникло направление мультиэлементной таксономии конодонтов, которая, как полагают, является более естественной и противостоит таксономии, основанной на изолированных элементах, которая стала называться "формальной". Однако, как будет видно ниже, различия между ними не так уж велики.

Выделение мультиэлементных таксонов родового ранга основывается на количестве и форме сочетающихся в одном аппарате платформенных, листовидных, стержневидных, простых элементов или только некоторых из них. В состав аппаратов разных родов входило от 2 до 7 и более парных (правых и левых) или непарных различных (на видовом и родовом уровне по формальной систематике) элементов. Некоторые элементы были представлены более чем одной парой. Вначале (Walliser, 1964; Jeppson, 1969; Klapper, Philip, 1971) было предложено обозначать реконструируемые типы аппаратов латинскими буквами или цифрами. Гомологичные (а точнее, как полагают, одинаково расположенные и функционально одинаковые — викарирующие) элементы в аппарате обозначались двумя или одной латинскими буквами, представляющими собой условное сокращение названий родов изолированных конодонтов. Так, в наиболее распространенных "аппаратах типа 1" выделялось 6 компонентов: Sp (=P=Pa) — элемент — платформенный парный; Oz (=O=Pb) — элемент — листовидный, с зубцом в середине, парный; Ne (=N=M) — элемент — листовидный с зубцом впереди, парный; A<sub>1</sub>(=Sc) и A<sub>2</sub>(=S<sub>6</sub>) — элементы — стержневидные, в числе нескольких пар; A<sub>3</sub>(=S<sub>4</sub>) — элемент — симметричный, непарный. А — элементы связаны друг с другом серий симметричных переходов. Одни и те же N, O, A — элементы могли сочетаться с весьма различными (на морфологическом "формальном" уровне) родами и видами Р — элементов. Последние составляют эволюционно лабильную часть аппарата, остальные остаются морфологически неизменными в течение целых геологических эпох и периодов. Реже известны обратные отношения.

Встал вопрос о необходимости применения к мультиэлементным "аппаратным" родам и видам названий, ранее установленных для отдельных элементов, входящих в состав аппарата. Возникали номенклатурные затруднения: как называть два или более объективно различных мультиэлементные роды, в составе аппаратов которых в его консервативной части присутствуют одни и те же формальные роды, тогда как платформенные элементы представлены совершенно не родственными формами изолированных конодонтов? При этом старейшим из названий является название элемента из консервативной части аппарата, общее для всех несомненно объективно различных мультиэлементных родов. Выработке приемлемых принципов и приемом применения названий для мультиэлементных родов, которые не противоречили бы МКЗН, был посвящен специальный симпозиум по таксономии конодонтов в Марбурге (ФРГ) в 1971 г. На нем было принято, что мультиэлементные роды должны нести те же названия, что названия "формальных" родов, предложенных ранее для изолирован-



ных элементов, входящих в состав аппарата. Применение названия определяется правилом приоритета. Приоритет родового названия для данного аппарата устанавливается не просто по старейшему родовому эпитету, а по названию того формального рода, чей типовой вид присутствует в данном аппарате. Это объективизирует родовое название ссылкой на типовой вид. В случае отсутствия в аппарате типовых видов входящих в него формальных родов название выбирается просто согласно приоритету, но с учетом ранее установленных родов в соответствии с правилом первого ревизирующего. Такой же является процедура установления названия для мультиэлементарных видов. Дело осложняется тем, что видовое название не может быть обосновано объективно ссылкой на типовой образец, так как голотипы практически всех видов конодонтов — изолированные элементы и не могут быть элементом, входящим в состав реконструируемого аппарата.

Вопрос о паратаксии и о применении двойной номенклатуры формально был снят, но фактически паратаксия осталась. Сравнительно легко ее удастся избежать на родовом уровне: к настоящему времени практически все родовые названия, предложенные ранее для изолированных элементов, "расписаны" за мультиэлементными родами или сведены в синонимику. Обоснованием выделения нового рода могут быть достаточно резкие различия в морфологии у одного элемента, даже если не известны все элементы аппарата. С точки зрения таксономии мультиэлементный род фактически не будет отличаться от "формального" рода. При доказательстве же иного, чем считалось ранее, сочетания элементов или иного их количества в аппарате данного рода лишь изменяется диагноз, что обычно не влечет за собой существенных номенклатурных действий.

Сложнее обстоит дело с систематикой на видовом уровне. Далеко не просто синонимизировать в одном виде от 2 до 7 и более элементов, несущих разные видовые и родовые названия по формальной систематике, обосновывая это лишь статистическими расчетами. При этом всегда присутствует слишком большой элемент субъективности и неопределенности. Ни один из вариантов мультиэлементного набора не может быть номенклатурно объективизирован ссылкой на типовой экземпляр.

Это является причиной того парадоксального положения, когда единая номенклатурная система должна обслуживать фактически две таксономические системы. Такая ситуация часто оказывается отрицательное влияние на использование конодонтов в стратиграфии. Например, в зональной конодонтовой шкале, построенной на эволюционной (морфофилогенетической) последовательности платформенных элементов, имеющих формальные наименования, обнаруживается вид, название которого, согласно правилам номенклатуры, должно быть изменено на видовое название, данное ранее формальному виду стержневидного конодонта, причем, распространение последнего вида, принадлежащего к консервативной части аппарата, значительно шире, чем платформенного формального вида. Ясно, что значение зональной шкалы при этом существенно снижается. Стержневидные эле-

менты, встречающиеся за пределами распространения платформенного вида, вероятно, принадлежат другому мультиэлементному виду, но достоверно мы это можем никогда не узнать.

В настоящее время среди специалистов отсутствует единое мнение о том, нужно или не нужно использовать в практической работе мультиэлементную таксономию, и о том, каким образом отличать в списках названия мультиэлементных таксонов от формальных. Практически все советские специалисты (их более 50) не используют в своей работе мультиэлементную таксономию. Адепты последней, напротив, не употребляют названий формальных родов и видов, особенно стержневидных и листовидных, ограничиваясь в описаниях названиями "О-элемент", или "Аз-элемент" неизвестного мультиэлементного рода и вида, и не указывая его принадлежности к известному формальному роду и виду, даже если определение их не составляет особых трудностей. Получила распространение и компромиссная точка зрения, тогда как мультиэлементные таксоны описываются лишь те элементы, которые считаются достоверно принадлежащими одному виду остальные описываются под формальными названиями.

Для того, чтобы различить в списках названий мультиэлементные и формальные таксоны, предполагалось обозначать формальные таксоны, ставя их названия в кавычки, или писать перед ними литеры s.f. (*Sensu formae*) и др. Ни одно из этих предложений не является общепринятым. Думается, что ситуация с двойной таксономией конодонтов будет сохраняться еще долгое время.

В стратиграфических исследованиях основную роль играет "формальная" таксономия. Попытки же реконструирования аппаратов и мультиэлементная таксономия приобретают все большее значение для познания строения животных-конодонтоносителей, выяснения их биологической принадлежности, выявления функций конодонтов и закономерностей их эволюции как целостного органа. Разработка надродовой систематики конодонтофорид имеет особо важное значение, понятно, что она основывается на мультиэлементной родовой таксономии. Первый вариант надродовой системы и классификации конодонтов на мультиэлементной, а не на формальной основе был изложен М.Л. Линдстремом (Lindstrom, 1970). Конодонты (номенклатурно их ранг не определен) делятся на два отряда — *Westergaardodina* Lindström, 1970 и *Conodontophorida* Eichenberg, 1930. Первый отряд в составе 4 родов объединяет древнейшие (Є—О<sub>1</sub>) формы в виде простого, двойного или тройного зубца с глубокой полостью, состоящие из органического вещества, незначительно инкрустированного фосфатом кальция. *Conodontophorida* — "настоящие" конодонты; в составе отряда выделяется 8 надсемейств, 20 семейств, 4 подсемейства (в скобках число мультиэлементных родов): I. *Distacodontacea* Bassler, 1925; *Proconodontidae*, *Proconodontinae* (1), *Cordylodontinae* (1), *Clavohamulidae*, (3); *Distacodontidae* Bassler, 1925 (5); II. *Chirognathacea* Branson et Mehl, 1944, *Oistodontidae* (3); *Chirognathidae* (4); *Rhipidognathidae* (2); III. *Panderodontacea* nov, *Acantognathidae*, *Acantognathinae* [1], *Protapanderodontinae* [1]; *Panderodontidae* [3]; IV. *Prionidinea* Bassler, 1925, *Prioniodonidae* (2); V. *Prionodontacea*

Bassler, 1925, Periodontidae (4); Prionodontidae (3); Balognathidae (7); Icriodontidae (5); VI. Bryantodontacea nov., Bryantodontidae (5); VII. Gondolellacea nov., Gondolellidae (3); VIII. Polygnathacea Bassler, 1925, Spathognathontidae [4]; Polygnathidae [10]; Pseudopolygnathidae [11]; Bactrognathidae [5]; Idiognathodontidae [7].

В системе Линдстрема учтено 84 рода; в утилитарной классификации Хасса (Hass, 1959) было упомянуто более 140 родов. Следовательно, при построении названий мультиэлементной системы более трети родовых названий перешло в синонимику. Это касается главным образом формальных родов стержневидных и листовидных элементов. Для некоторых родов и семейств в системе Линдстрема остался невыяснен состав аппарата. Их сближение с тем или иным "хорошим" таксоном основано на чисто морфологической ("формальной") близости изолированных элементов.

В последнее десятилетие продолжалась разработка мультиэлементной таксономии на уровне высших таксонов для ордовикских (Sweet, Bergström, 1972; Barnes et al., 1979), силурийских (Cooper, 1977), девонских (Klapper, Philip, 1972) конодонтофорид.

Е. Дзиком (Dzik, 1976) предложен вариант классификации, основанный на предположении, что исходные простые элементы конодонтов представляли собой эпидермальные образования типа кожных зубов, рассеянные по телу животного. У ранних форм наборы элементов, принадлежащие к одному животному ("аппараты"), содержали большое количество мало отличающихся элементов. В дальнейшем происходила их дифференциация и специализация в качестве прототипов структур, связанных с добыванием пищи (Dzik, 1976). Не выделяя надсемейств, автор объединяет мультиэлементные семейства в 3 подотряда и приводит схему их филогенетических отношений.

Таким образом, современное состояние систематики конодонтов остается сложным и характеризуется фактической паратаксией, большей, чем в любой другой группе ископаемых.

В последние годы получены новые очень интересные данные. Обнаружен отпечаток мягкого тела животного несомненно принадлежащего конодонтофоридам (Lethaia, 1983, N 1). В его головной части сохранились остатки околоротового аппарата. Видимо животные конодонтоносители имеют сходство как с хордовыми, так и со щетинко-челюстными, но недостаточная сохранность объекта не позволяет говорить достаточно определенно о возможной принадлежности их к тому или другому типу. Предложено рассматривать группу в качестве самостоятельного типа *Copodonta*.

#### БЕСЧЕЛЮСТНЫЕ И ЧЕЛЮСТНОРОТЫЕ (AGNATHA И GNATHOSTOMI)

За годы, прошедшие со времени опубликования Л.С. Бергом (1940, 1955) системы бесчелюстных и рыб, охватившей современные и ископаемые формы, в систематике групп произошли существенные изменения, хотя многое из принятого Бергом остается в силе и в настоящее время. Отчасти сохраняется классификация, предложенная им для акантод и аиаспид, продолжает применяться система, разработанная

для телеостей (Ископаемые костистые рыбы СССР, 1980) и т.д. Основные изменения в классификациях связаны с возрастанием числа таксонов, обусловленным в значительной мере открытием новых групп (это относится главным образом к области палеонтологии), с переоценкой состава таксонов и их рангов (Traité de Zoologie, 1958; Traité de Paleontologie, 1964, 1966; Основы палеонтологии, 1964 и ряд работ по систематике отдельных групп). В публикуемом очерке мы остановимся в основном на современных представлениях о классификациях групп, стоящих на "дотелеостомном" уровне, и на существующих здесь проблемах. Ввиду большого числа таксонов (более 60 отрядов) нами будут рассмотрены главным образом проблемы, стоящие на уровне классов и подклассов.

### Бесчелюстные (Agnatha)

Бесчелюстные представлены огромным числом ископаемых форм (более 150 родов) и сравнительно немногочисленными современными миногами и миксинами. Принципиальные расхождения в классификациях состоят в определении места миксин, которых или объединяют с гетеростраками в одном классе Pteraspidomorphi, как поступил Э. Стеншэ в «Traité de Paleontologie» (1964), или объединяют с миногами в подклассе Cyclostomi класса Monorhina, как это сделал Д.В. Обручев в "Основах палеонтологии" (1964), или выделяют в подклассе Monorhina в качестве отряда Muxinoidea, равнозначного отряду миног Petromyzonida (Denison, 1964; Miles, 1971; Dineley, Loeffler, 1976). Наибольшую поддержку имеют два последних варианта, принимаемые полностью или с небольшими изменениями. Классификация Обручева (Основы ..., 1964): ветвь Agnatha (Бесчелюстные), класс Diplorhina — парноноздревые (Pteraspidomorphi), подклассы Thelodonti — телодонты (Coelolepida), Heterostraci — инопанцирные (Pteraspides); класс Monorhina — непарноноздревые (Cephalaspidomorphi), подклассы Osteostraci — костнопанцирные (Cephalaspides), Anaspida — беспанцирные (Birkeniae), Cyclostomi — круглоротые (Marsipobranchii). Классификация Денисона (Denison, 1964) и Майлса (Miles, 1971), несколько измененная Дайили и Леффлер (Dineley, Loeffler, 1976), дается по двум последним авторам. Класс Agnatha: подкласс Diplorhina (=Pteraspidomorphi): отряды Heterostraci, Thelodontida (=Coelolepida); подкласс Monorhina (=Cephalaspidomorphi): надотряд Hyperotreti, отряд Muxinoidea; надотряд Hyperoartii, отряды: Petromyzonida, Osteostraci, Anaspida. Различия между обеими классификациями, кроме упомянутого положения миксин, состоят в последовательности расположения таксонов и в их рангах. Более удачна система Обручева, в которой классы открываются древнейшими и морфологически наиболее примитивными подклассами — телодонтами среди диплорин и остеостраками среди монорин. Даваемая Обручевым оценка рангов основных групп гетеростраков, остеостраков и др. также больше соответствует значению этих групп в эволюции позвоночных, морфологическому разнообразию этих бесчелюстных и их месту в балансе ископаемых фаун раннего и начала среднего палеозоя (Novitskaya, 1977a). Как видно из названия классов бесчелюстных — Diplorhina

и Monorhina (по Денисону и др., им в основном соответствуют подклассы), разделение на крупнейшие таксоны основывается на строении обонятельного аппарата, представленного парными носовыми мешками, открывающимися парными ноздрями у диплорин и представленного парным носовым мешком, связанным с гипофизом и открывающимся непарной ноздрей у монорин. Монориния современных циклостом вторична; по-видимому, она сформировалась на базе парных мешков и у палеозойских агнат (остеостраки, анаспиды). Дискуссионен вопрос о положении в системе эндемичных раннедевонских китайских бесчелюстных — галеаспид и полибранхиаспид. Для обеих групп характерно присутствие непарного дорсального отверстия, щелевидного у галеаспид и широкого у полибранхиаспид, функциональное значение которого остается неясным; для тех и других характерно также смещение в их морфологии признаков гетеростраков и остеостраков. Описавшим их автором галеаспиды выделены в качестве подкласса Galeaspida и отнесены к классу Monorhina (= Cephalaspidomorphi), полибранхиаспиды в качестве подкласса Polybranchiaspida отнесены к классу Diplorhina (= Pteraspidomorphi) (Liu Yü-hai, 1975). Существует мнение о возможности объединения галеаспид и полибранхиаспид в группу Galeaspida [подкласс, по Tarlo, 1967; Janvier, 1975], класса Cephalaspidomorphi, равнозначную по рангу Osteostraci и Anaspida (Halstead, Liu, P'an, 1979).

Хотя вопрос о систематическом положении китайских форм едва ли может быть решен сейчас, представляется более правильным отнести Polybranchiaspis и близкие к нему формы к Heterostraci. Полибранхиаспис обладает двумя раздельными крупными обонятельными мешками, т.е. главным признаком, определяющим принадлежность к гетеростракам (= Pteraspidomorphi, Diplorhina), а не к цефаласпидоморфам (Monorhina). Если исходить из этого, то система бесчелюстных приобретает следующий вид (Новицкая, 1979): ветвь Agnatha, Класс Heterostraci, подклассы Dibranchiaspidomorphi nom. nov., Polybranchiaspidomorphi Liu, 1975; класс Cephalaspidomorphi, подклассы Osteostraci, ?Galeaspida, Anaspida, Petromyzontia, Muxini; класс Thelodonti.

Heterostraci и Cephalaspidomorphi вполне отвечают рангу класса. Они характеризуются резко различным типом онтогенеза, протекавшего без разрастания постгипофизарной складки у гетеростраков и с разрастанием — у цефаласпидоморф (Novitskaya, 1977b). Thelodonti рассматриваются нами в качестве условного класса (возможно, сборного). От гетеростраков и цефаласпидоморф их отличает прежде всего более примитивное строение экзоскелета. Разделение гетеростраков на два подкласса основано на строении жаберной области; в разделении на подклассы цефаласпидоморф использованы признаки, обычно применяемые в классификациях этих групп.

В действующих системах разделение ископаемых бесчелюстных на отряды базируется на комплексе признаков, характеризующих экзоскелет.

В классификации телодонтов, известных главным образом по находкам разрозненных чешуй и значительно реже в виде целых экземпляров, применяются палеогистологические исследования в сочетании

с анализом внешней морфологии чешуй. В последнее время телодонтов делят на два отряда на основе микростроения, отвечающего двум гистологическим типам: в отряде Katororida крона чешуй состоит из мезодентиноподобной ткани, в отряде Thelodontida — из ортодентина (Каратайте-Талимаа, 1978). Диагнозы отрядов гетеростраков основаны на степени консолидированности панциря (число составляющих его пластинок), положении орбит, рта, числе и положении бранхиальных отверстий, строении сейсмочувствительной системы, типе скульптуры панциря, его микростроении. При разделении остеостраков на отряды используется внешняя морфология панциря, существенно меняющаяся в эволюции этих бесчелюстных (Denison, 1951), строение их оралобранхиальной области (Stensiö в *Traite de Zoology*, 1958) или сочетание той и другой группы признаков: форма ротового отверстия, расположение отпечатков жаберных мешков и их размеры, длина дорсального щита, число, форма и длина латеральных полей, число ведущих к ним каналов (где они известны), присутствие или отсутствие пекторальных выступов (рогов), грудных плавников, грудных синусов, форма трех последних элементов (Основы..., 1964).

Для деления на отряды анаспид — весьма плохо сохраняющейся группы ископаемых нектонных бесчелюстных — используются форма тела, расположение и форма покрывающих его чешуй, их скульптура, число и форма пластинок, покрывающих голову, число постбранхиальных щитков, присутствие дорсального и анального плавников и их строение (Берг, 1955; Основы..., 1964). Некоторыми систематиками анаспиды на отряды не подразделяются (Stensiö в *Traite de Zoology*, 1958).

### Челюстноротые (Gnathostomi)

#### Рыбы (Pisces)

В современных классификациях Pisces обычно разделяются на Placodermi, Acanthodei, Chondrichthyes и Osteichthyes, но в отношении последней группы существует тенденция к ее разведению на несколько самостоятельных классов. Плакодермы и акантоды являются полностью вымершими группами.

#### Плакодермы (Placodermi)

Под этим названием объединяются архаичные панцирные челюстноротые рыбы силурийского и девонского возраста. В классификациях 40-х годов они включались вместе с акантодами в группу (ступень) свободногиондных — Aphetohyoidea (Watson, 1937; Moy-Thomas, 1939; Romer, 1945; Westoll, 1945). За исключением немногих авторов (Muller, 1966), это не было поддержано в дальнейшем в связи с отсутствием доказательств существования полной гиондной щели. Термин "Placodermi" иногда не применяется. Например, в системе Стеншё (Stensiö, 1959, 1963a) он заменен названием Arthrodira. Последние подразделяются им на крупные отделы Euarthrodira и Antiarchi. В классификации Берга (Берг, 1955), название Placodermi также отсутствует. Берг различает два равнозначных класса: 1. Pterichthyes

(= *Antiarchi*), включающий отряды ремиголепидов и астеролепидов и 2. *Coccostei* (= *Arthrodira*) с подклассами *Euarthrodira*, *Phyllolepidia*, *Macropetalichthyidae* и *Gemuendinae*. Однако из-за морфологической близости артродир и антиарх, обусловленной, по-видимому, им прямым родством, целесообразно объединение этих групп внутри одной систематической единицы (класса), что находит отражение в работах последнего времени, касающихся плакодерм (Janvier, 1977; Janvier, Ritchie, 1977).

Классификации плакодерм настолько разнообразны, что их число практически соответствует числу исследователей. Весьма различны критерии, лежащие в основу разделения плакодерм. В качестве ведущих признаков крупных таксонов отрядного (иногда семейственного) ранга используются строение грудных плавников (Stensiö, 1944), степень развитости плечевого пояса (White, 1952) или сочетание обоих признаков (Stensiö, 1959); кроме того, длина и ширина дорсомедиальной пластинки, наличие антеровентральной пластинки, характер сочленения между дорсолатеральными и паранухальными пластинками (Denison, 1958) и т.д.

Одной из наиболее обоснованных классификаций является данная Обручевым (Основы..., 1964). Приводим ее, включая отряды. Класс *Placodermi*. Подкласс *Arthrodira* (= *Coccostei*), надотряд *Rhenanida*, отряды *Radotinid*, *Kolymaspidida*, *Palaeacanthaspidida* (= *Acanthothoraci*), *Stensioellida*, *Gemuendinida*; надотряд *Euarthrodira*, отряды: *Argctolepidida*, *Coccosteida*, *Pachioosteida*; надотряд *Petalichthyida*, отряды: *Macropetalichthyida* (*Anarthrodira*), *Ptyctodontida*, *Phyllolepidida*. Подкласс *Antiarchi* (= *Pterichthyes*), отряды *Asterolepidida*, *Remigolepidida*. При разделении на подклассы приняты во внимание различия в строении крыши черепа, в положении орбит, числе костей кольца склеротики, положении *pineale*, в строении плечевого пояса, имеющего тенденцию к редукции у артродир, в характере голово-туловищного сочленения, строении туловищного панциря (*mixilaterale* у антиарх), в строении грудных плавников — стенобазальных или эврибазальных у артродир и относящихся к типу *arthropterygium* у антиарх и т.д. При разделении на надотряды учитывается возрастное распределение классифицируемых форм и изменения в строении, связанные с эволюцией группы. В характеристики надотрядов в качестве основного признака включается строение наружного скелета. Последний состоит из мелких пластинок с неустановившимся планом расположения и частично из тессер в крыше черепа у древних форм (*Rhenanida*); у более поздних (надотряды *Euarthrodira*, *Petalichthyida*) наружный скелет образован крупными пластинками, отчасти редуцирующимися у петалихтиид. Строение плечевого пояса также меняется в эволюции групп: пояс короткий и неполный у ренанид, длинный у эуартродир, хотя и несколько укорачивающийся у поздних форм, и короткий у петалихтиид. Грудной плавник в основном стенобазальный у древних ренанид и эуартродир. Стенобазальным он остается также и у петалихтиид. Кроме того, в качестве критериев надотрядного ранга используется положение ноздрей — дорсальное у ренанид и переднее у остальных, а также длина, форма и степень окостенения эндокrania: он длинный, плоский,

поверхностно окостеневший у ренанид; укороченный, менее плоский и значительно слабее окостеневающий у зуартродир и петалихтиид.

При разделении на отряды используются те же признаки, что и при разделении на надотряды, но более детализированные. В качестве дополнительных критериев привлекаются данные о боковой линии, строении мозга и скульптуре дермального скелета.

В более поздних классификациях *Arthrodira* и *Antiarchi* оцениваются в качестве отрядов класса *Placodermi* (Miles, 1973a; Janvier, 1977), хотя ранг подклассов для них также применяется (Janvier, Ritchie, 1977: подкласс *Arthrodira* (= *Euarthrodira*)).

Разделение антиарх на отряды *Asterolepiformes* и *Remigolepiformes* основано на строении экзоскелета грудных плавников и на присутствии или отсутствии *mixilaterale* (Stensiö, 1931; Gross, 1932; Берг, 1955; Каратайте-Талимаа, 1963; Основы..., 1964). В некоторых вариантах классификации антиарх в основу разделения кладутся форма всего панциря, его строение, размеры и форма орбитальной вырезки, соотношение постпинеальной и латеральной пластинок, величина жаберной крышки (Gross, 1965; Miles, 1968) и они разделяются на отряды *Asterolepiformes* и *Bothriolepiformes* (по Гроссу) или подотряды *Asterolepidoidei*, *Bothriolepidoidei* и *Junnaolepidoidei* (по Майлсу). Разделение на астеролепид и ботриолепид не оправдано, поскольку некоторые антиархи сочетают в строении головного панциря признаки обеих групп (Малиновская, 1977).

Один из вариантов филогенетической классификации артродир предложен Майлсом (Miles, 1973a), полагающим, что важнейшим ключом к филогении группы являются особенности шейного сочленения и связанных с ним областей головы и туловищного панциря. По Майлсу, отряд *Arthrodira* состоит из подотрядов *Actinolepidoidei* и *Phlyctaenioidei*. В разделении на подотряды кроме характера шейного сочленения, скользящего у актинолепидоидей и суставного (выступ-ямка) у флихтениоидей, используются длина и ширина дорсомедиальной пластинки, отсутствие медиального дорсального кила (актинолепидоидей), присутствие антеро-вентральных пластинок (там же), характер постбранхиальной стенки туловищного панциря. Подотряд *Phlyctaenioidei* подразделяется на инфраотряды *Phlyctaenii* и *Brachythoraci*, последний на отделы *Holonematei* и *Eubrachythoracei*.

Эта система — пример одной из попыток использования принципиально нового подхода к систематике артродир (ведущий признак — голово-туловищное сочленение). Отсутствие в работе Майлса определенных пояснений относительно объема даваемых им подразделений делает практически невозможным сопоставление его системы с предложенными ранее.

В одной из последних классификаций плакодерм (Denison' 1975) отряды, подотряды и семейства выделены на основе комплекса признаков, в большей или меньшей степени детализированных. В их число входят в качестве основных: строение туловищного панциря — его длина (отмечается эволюционная тенденция к удлинению или укорочению), ширина и форма пластинок, характеристика пекторального окна, присутствие спиналий, их тенденция к редукции (если тако-



вая наблюдается), длина вентрального щита, характеристика головного щита, характер его сочленения с туловищным и некоторые другие признаки. Система плакодерм в целом, приводя которую, мы ограничимся подотрядным уровнем, имеет следующий вид (Denison, 1975): класс Pisces, подкласс Placodermi, отряды Stensioellida, Rhenanida, Pseudopetalichthyida, Ptyctodontida, Acanthothoraci, Petalichthyida, Arthrodira (подотряды Actinolepina, Wuttagoonaspina, Phlyctaeniina, Holonematina, Coccosteina, Pachyosteina, Heterostiina, Brachydeirina), Phyllolepidia (подотряды Antarctaspina, Phyllolepina), Antiarcha. В этой системе обращает на себя внимание объем отряда Arthrodira, включающего, как отмечает Деннисон, 121 род, или 72% известных родов плакодерм. В таком объеме этот отряд представляет собой, скорее, объединение форм, отвечающих определенному уровню организации, чем естественную систематическую единицу в филогенетической классификации. Антиархи, рассматриваемые также в качестве отряда, включают три семейства — Bothriolepididae, Asterolepidae, Sinolepidae. Последнее представлено китайскими формами. Ремиголепиды не выделяются и их положение в предположенной классификации остается неясным. Антиархи признаются высокоспециализированными плакодермами, связанными происхождением с артродирами (Actinolepidae). Предполагается, что своеобразные грудные плавники антиарх являются производными спинных пластинок артродир.

#### Акантоды (Acanthodii)

Класс Acanthodii объединяет сравнительно небольшую группу рыб, в морфологии которых присутствуют черты сходства с Placodermi, Elasmobranchii и Osteichthyes (Teleostomi), чем обусловлено различие вариантов в определении их ближайших родственных связей. Большинство современных исследователей акантоды рассматриваются в качестве самостоятельного класса рыб (Берг, 1922, 1955; Watson, 1959; Miles, 1966). Такой же точки зрения придерживается К. Арамбур в "Traite de Zoologie" (1958) и Новицкая и Обручев в "Основах палеонтологии" (1964). Детальная классификация акантод дана Бергом, разделившим их на семь отрядов, однако позднее было показано, что некоторые из них представляют лишь последовательные эволюционные уровни в развитии близкородственных форм. В классификации, принятой в "Основах палеонтологии" (1964), класс Acanthodei включает отряды Diplacanthida, Ischnacanthida, Gyracanthida, Acanthodida. В характеристиках отрядов учтены число спинных плавников, число промежуточных шипов на брюхе, степень окостенения эндокrania, строение плечевого пояса, скульптура плавниковых шипов и характер их крепления, микростроение чешуй. Этот же комплекс признаков, хотя и даваемый в другом порядке, использован в более поздней классификации Майлса (Miles, 1966), сохранившего три основных отряда — Climaatiiformes (= Diplacanthida), Ischnacanthiformes и Acanthodiformes, соответствующих отрядам в предыдущей классификации. Семейство гиракантид включено им в качестве Incertae sedis в отряд Climaatiiformes, возможность чего отмечена также и в "Основах па-

леонтологии". В монографии по акантодам, в значительной мере посвященной строению их плечевого пояса (Miles, 1973в), гиракантиды включены в состав отряда *Climatiiformes*. По мнению Майлса, строение грудного плавника и его сочленение с плечевым поясом свидетельствуют больше в пользу филогенетической близости акаитод к *Osteichthyes*, чем к *Chondrichthyes*, хотя сам плечевой пояс не дает решающих доказательств того или другого.

Обилие изолированных чешуй акантод, встречающихся в палеозое, ставит задачу разработки их специальной классификации. С этой целью применяются палеогистологические методы и изучается изменчивость внешней морфологии на эталонных экземплярах. Создающиеся таким образом морфологические ряды чешуй в какой-то степени служат указанной цели, хотя вместе с тем они являются примером искусственной классификации.

### Хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*)

Современный этап в развитии систематики хрящевых рыб характеризуется крайней нестабильностью представлений о месте таксонов, отвечающих рангу подклассов и менее крупных, об их объеме и филогенетических связях. Дестабилизация системы обусловлена несходством критериев, применяющихся в различных классификациях, а также качественно и количественно различным фактическим материалом по ископаемым и современным формам. Палеонтологический материал представлен главным образом изолированными зубами, чешуями и ихтиодорулитами, значительно реже — черепным материалом, элементами посткраниального скелета (скелетом плавников, позвонками) и весьма редко — целыми экземплярами. В работах, касающихся систематики хрящевых рыб в целом, акулы, скаты и цельноголовые обычно объединяются в класс *Chondrichtyes* (Traité de Zoologie, 1958; Marinelli, Strenger, 1959; Основы..., 1964), но иногда эласмобранхии (акулы, скаты) и цельноголовые рассматриваются в качестве самостоятельных классов (Берг, 1955). Имеющиеся системы хрящевых рыб (в их части, относящейся к эласмобранхиам) практически не сопоставимы между собой. В качестве примеров классификаций, охватывающих ископаемых и современных хрящевых рыб, приведем системы Берга, Маринелли и Стренгера, ограничиваясь в основном уровнем подклассов. Берг (1955): класс *Elastmobranchii*: подклассы *Cladoselachii* (ископаемые), *Xenacanthi*, *Selachii* (надотряды *Selachioidei* и *Batoidei*); класс *Holocerphali*: подклассы *Chondrenchelyes*, *Chimaerae* (включает брадиодонтов).

Marinelli, Strenger (1959): класс *Chondrichthyes*: подкласс *Elastmobranchii* (отряды *Cladoselachii*, *Selachii*, *Batoidea*, *Pleuracanthodii*); подкласс *Holocerphali* (отряды *Bradyodonti*, *Chimaerae*). Следует заметить, что обе системы построены по принципу использования не избранных единичных признаков, а комплекса характеристик, более полного в классификации Берга. Скаты включены Бергом в состав подкласса селяхий, по Маринелли и Стренгеру, скаты таксономически равнозначны селяхиям, хотя двумя последними авторами ранги понижаются. Аналогичным оказывается положение и с брадиодонтами.

В системе, принятой в "Traité de Zoologie" (1958), где рассматривается главным образом морфология черепа современных форм, имеет место повышение рангов: класс Chondrichthyes, подклассы Selachii, Batoidei, Bradyodonti. Хотя объем указанных подклассов не поясняется и более дробные подразделения не приводятся, судя по тому, что брадиодонты рассматриваются на примере *Chimaera monstrosa*, можно полагать, что они приравниваются к цельноголовым (Holocerphali).

В изучении палеонтологического материала по акуловым рыбам существенное внимание уделяется гистологическому анализу их зубов. Одна из попыток разработки классификации, основанной на этом принципе, сделана Гликманом в "Основах палеонтологии" (1964): подкласс Elasmobranchii класса Chondrichthyes, разделен по строению зубов на два инфракласса Orthodonti и Osteodonti. Первые наряду с другими особенностями в строении черепа характеризуются мозаично расположенными зубами, коронка которых образована эмалью и ортодентином, а корень — ризодентином; у остеодонтов зубы состоят из остеодентина и эмали и не располагаются мозаично (кроме того, учитывается способ прикрепления челюстей, строение плавников и некоторые другие признаки). В этой классификации скаты попадают в состав Orthodonti, где объединяются с частью акул (сквалиды, далаттиды и др.) в отряде Squatinida. В связи с применением указанного критерия следует отметить, что новые фактические данные не подтверждают существования столь определенных гистологических различий между Orthodonti и Osteodonti. В строении зубов некоторых акул сочетаются признаки, характерные для обоих гистологических типов. Поэтому разделение эласмобранхий на две главные ветви ортодонтов и остеодонтов по указанному принципу вызывает возражения (Campagno, 1973). Одна из тенденций в современных исследованиях акуловых рыб состоит в выявлении морфоэволюционных уровней, отвечающих крупным этапам в развитии группы. В числе применяемых критериев используются строение парных плавников, осевого скелета, черепа, зубов, жаберного аппарата. На основе этих признаков Шеффер (Schaeffer, 1967) различает кладодонтный уровень развития (девон—триас), давший начало гибодонтным акулам, от которых происходят современные. В качестве формы, близкой к исходным для современных, указывается Paleospinax. Вопрос о происхождении эласмобранхий в целом остается весьма дискуссионным. Существует мнение о независимом происхождении акул и скатов от различных групп плакодерм (Holmgren, 1942; Stensiö, 1963) и противоположная точка зрения, согласно которой акулы и скаты происходят от общих предков и принадлежат к одной общей группе Euselachii (Campagno, 1973). Эта проблема, по-видимому, может быть решена только на палеонтологическом материале.

В понимании состава цельноголовых (Holocerphali) основные расхождения связаны с определением статуса брадиодонтов, которые или включаются в подкласс Chimaerae, или выделяются в качестве отряда, равнозначного химерам, в подкласс Holocerphali (см. выше). Вместе с тем высказывается также мнение, что брадиодонты не име-

ют ничего общего с цельноголовыми (Orvig, 1962). Спорным остается вопрос и о происхождении химер. Их возможных предков видят или непосредственно в селяхиях или в птиктодонтах (Arthrodira), обладающих сходным с химерами строением эндокrania, жаберного скелета и плавников (Orvig, 1962), или в брадиодонтах (Основы..., 1964). В последнем случае сходство с птиктодонтами признается конвергентным, а в качестве одного из свидетельств в пользу прямой филогенетической связи между брадиодонтами и химерами, помимо сходных признаков в строении черепа и плавников, указывается наблюдающаяся у брадиодонтов тенденция к образованию зубных пластинок, близких к пластинкам химер. По-видимому, нельзя исключать возможность параллельного осуществления этих процессов. Однако данные, полученные в последнее время в результате изучения черепов из пенсильвании Канзаса, на которых обнаружено своеобразное призматическое обызвествление хряща, говорят в пользу родства брадиодонтов и химер (Poplil, 1978). Проблематично положение отряда иниоптеригий, члены которого сочетают в своем строении черты акул и химер, но обладают также собственными чертами специализации. Отряд выделен Цангерлом и Кейзом в 1973 г., обычно он вводится в подкласс *Holocephali* (Stahl, 1980).

### Костные рыбы (Osteichthyes)

Класс *Osteichthyes* (костные рыбы) включает три крупных группы рыб: кистеперых, двоякодышащих и лучеперых. Группы, выделяемые под этими названиями, присутствуют в качестве самостоятельных таксономических единиц практически во всех системах, но их объем и ранг понимаются достаточно различно. *Crossopterygii* и *Dipnoi* в ранге надотрядов объединяются иногда в подкласс *Sarcopterygii* — мясистолапастые (Основы..., 1964; Romer, 1956; Miles, 1975). В последнее время становится как будто бы преобладающим мнение о целесообразности разделения саркоптеригий на два подкласса (Воробьева, 1974, 1975; Worobiewa, 1975); иногда кроссоптеригии оцениваются в ранге класса (Janvier, 1977). В "Traité de Zoologie" (1958) класс *Osteichthyes* подразделен на три подкласса: 1) актиноптеригий и брахиоптеригий, 2) двоякодышащих и 3) высших кроссоптеригий (целакантид). В других классификациях брахиоптеригии выделяются в отдельный подкласс наряду с *Actinopterygii*, *Dipnoi* и *Crossopterygii* (Müller, 1966) или, что близко к варианту, принятому в "Traité de Zoologie", включаются в подкласс *Actinopterygii* как надотряд, как это приняли Обручев и Казанцева (Основы..., 1964).

*Crossopterygii* (кистеперые) обычно разделяются на *Rhipidistia*, характеризующиеся присутствием хоан и рядом особенностей в строении черепа и посткраниального скелета, и *Actinistia* (целаканты), характеризующиеся отсутствием хоан и многими альтернативными признаками, сравнительно с рипидистиями. В основу классификации Ярвика (Jarvik, 1942) положено строение рыла кистеперых рыб, разделенных им на *Porolepiformes*, *Osteolepiformes* (*Rhipidistia*) и *Coelacanthiformes*. В дальнейшем все три группы рассматривались Ярвиком в числе основных стволов позвоночных, соответствующих, по Стенше,

классам (Jarvik, 1960; Stensiö, 1963b). Считая поролепиформных и остеолепиформных кистеперых резко различными группами, Ярвик не объединяет их в более поздних работах в "Rhipidistia" (Jarvik, 1972). Классификация кистеперых рыб, основанная на принципиально ином подходе, была предложена Эндрьюс (Andrews, 1973), разделившей подкласс Crossopterygii на надотряды Quadrostitia и Binostia, взяв за основу строение отико-окципитального щита, состоящего из четырех или двух пар костей. Кроме того, при разделении на надотряды ею использован количественный подсчет сходных и различных признаков в строении черепа и посткраниального скелета в отрядах (исследовано 26 признаков). Целаканты вместе с голоптихидами и поролепиформами вошли в этой системе в надотряд Binostia, остальные (остеолепиды, ризодонтиды, ониходонтиды) — в Quadrostitia. Критика этой классификации дана Э.И. Воробьевой (1977), отметившей известную формальность количественного подхода и указавшей на явную переоценку главного критерия. Данная ею классификация (Воробьева, 1977) имеет следующий вид (приводим ее сокращенно, ограничиваясь таксономическим уровнем отрядов): подкласс Crossopterygii. Надотряд Rhipidistia, отряды Porolepiformes (Holoptychiida), Osteolepiformes (Osteolepidida), Onychodontiformes. Надотряд Actinistia (Coelacanthi).

Dipnoi (двоякодышащие) обычно признаются близкородственными кроссоптеригиям, что дает основание некоторым систематикам объединить их в группу Sarcopterygii (см. выше). Вместе с тем мнения о родстве этих групп резко расходятся, что достаточно наглядно показано Майлсом (Miles, 1975). В дипноях видят иногда потомков примитивных рипидистий (Westoll, 1949) и, напротив, их считают не связанными близким родством с кроссоптеригиями, в связи с чем "встает проблема их систематического положения, которая не может быть пока решена удовлетворительно" (Jarvik, 1960, p. 35). По Ярвику, дипнои, как и кроссоптеригии, принадлежат к главным стволам позвоночных, равнозначных по рангу. Один из вариантов классификации дипноей дан Воробьевой и Обручевым (Основы..., 1964): надотряд Dipnoi разделен на два отряда — Dipterida, включающий ископаемых двоякодышащих, и Ceratodontida, включающий ископаемые и современные формы. Последние вошли в подотряды Ceratodontoidei австралийский эпицератодус) и Lepidosirenoides (африканский протоптерус и американский лепидосирен). В основу разделения на отряды положено строение черепа и посткраниального скелета. Разработки классификации ископаемых дипноей осложняется тем, что обычно от них сохраняются только зубные пластинки. Определение видовой и родовой принадлежности этих пластинок представляет большие трудности ввиду большой вариабельности многих признаков, связанной с положением на челюстях, возрастом особи, внутривидовой изменчивостью и т.д. (подробнее см.: Воробьева, 1967). В последние годы в изучении зубных пластинок начинает применяться новая методика математической обработки признаков на ЭВМ, имеющая целью выяснение их диагностической значимости.

Actinopterygii (лучеперые) оцениваются в современных системах

в качестве подкласса (Основы..., 1964; Müller, 1966) или класса (Gardiner, 1967в; Яковлев, 1973). Их более дробная классификация существенно варьирует. Например, иногда они подразделяются на равнозначные отряды (Берг, 1955), однако значительным числом авторов признается их деление на Chondrostei, Holostei и Teleostei, которые выделяются обычно в ранге надотрядов, но имеют объем, понимаемый весьма различно (см. например: Никольский, 1954; Müller, 1966; Gardiner, 1967в; Jessen, 1972; Яковлев, 1973). Последнее прежде всего относится к Chondrostei, в состав которых иногда включаются палеониски. Классификация лучеперых, предложенная Г.В. Никольским (1954) и принятая в "Основах палеонтологии", является одной из наиболее аргументированных: подкласс Actinopterygii состоит из пяти надотрядов — Palaeonisci, Chondrostei (хрящевые ганоиды), Polypteri (Brachiopterygii; о разногласиях относительно их места в системе говорилось выше, Holostei, (костные ганоиды) и Teleostei (костистые рыбы). В основу разделения на надотряды положены особенности строения черепа (в том числе характер соединения maxillare, число костей в крыше черепа и щечной области, строение нижней челюсти и т.д.), соотношение между числом радиалий и лучей в непарных плавниках, характер чешуйного покрова и ряд других признаков, определяющих особенности каждой из групп. Широко известно, однако, что между надотрядами нет достаточно четких границ. Это позволяет рассматривать их не столько как естественные группировки, сколько как определенные уровни в морфологической эволюции лучеперых рыб.

Среди работ последнего времени значительный интерес представляет монография Ессена (Jessen, 1972). Сравнительное изучение плечевого пояса и грудного плавника ископаемых лучеперых (палеонисков) и современных (хондростей, голостей, брахиоптеригий, телеостей) приводит Ессена к выводу о том, что филогенетически телеостей, вероятно, ближе к хондростеям, чем к голостеям, рано отделившимся от ствола актиноптеригий.

Один из вариантов классификации актиноптеригий, основанный на филогенетических критериях, предложен В.Н. Яковлевым (1973), разделяющим в основном точку зрения Ригэна. Классификация имеет следующий вид. Класс Actinopterygii. Подкласс Palaeopterygii, инфраклассы Palaeonisci, Polypteri; Chondrostei; подкласс Neopterygii, инфраклассы Parasemionoti, Holostei, Teleostei. В качестве основных новых элементов этой классификации, сравнительно, например, с принятой в "Основах палеонтологии", отметим выделение парасемионотид из состава голостей в отдельный инфракласс и включение фолидофорид, относившихся ранее также к костным ганоидам, в состав телеостей.

Если обратиться к отдельным крупным группам лучеперых рыб "дотелеостомного" уровня, то следует отметить, что в последние годы привлекает внимание проблема филогенеза осетровых (Chondrostei: работы Яковлева), а также проблема филогенеза и классификации палеонисков — древнейшей группы актиноптеригий. В изучении палеонисков интересные результаты дает применение морфо-

функционального анализа. Введение новых критериев — строения щеки и жаберной крышки позволило разделить отряд Palaeonisciformes на три отряда: собственно Palaeonisciformes, Cheirolepiformes и Elopnichthiiformes и наметить основные направления эволюционных преобразований жаберной области в эволюции лучеперых (Казанцева-Селезнева, 1981).

Заканчивая очерк по древним рыбам, заметим, что его даже неполный анализ сложившегося в систематике состояния убеждает в значительной нестабильности классификаций многих крупных групп. Это делает по-прежнему актуальной задачу совершенствования диагностических критериев и привлечения для этой цели (там, где это возможно) неонтологических материалов.

## ЗЕМНОВОДНЫЕ (AMPHIBIA)

### Батрахоморфные лабиринтодонты (Labyrinthodontia, Batrachomorpha)

Батрахоморфные лабиринтодонты составляют обширную группу среди доюрских амфибий (так называемых стегоцефалов), обитавшую на всех материках и известную с позднего девона до начала юры. Они являются предками бесхвостых амфибий (Ануга)<sup>1</sup> и морфологически четко отделяются от рептилиоморфных лабиринтодонтов, или батрахозавров, близко родственных современным отрядам рептилий. В современных классификациях ископаемых земноводных это противопоставление в значительной мере затушевывается благодаря разделению лабиринтодонтов на три самостоятельных отряда — Ichthyostegalia, Temnospondyli и Anthracosauria (Batrachosauria), из которых первые два соответствуют батрахоморфам (Romer, 1966; Carroll, Winer, 1977; Rapanche, 1980). Главные отличия батрахоморфных лабиринтодонтов от рептилиоморфных сводятся к отсутствию у первых контакта таблитчатой и теменной костей в черепной крыше (латитабулярный тип) и в строении их тел позвонков, в которых основным элементом является интерцентр, а плевроцентры, если сохраняются, остаются парными ("интерцентральный" или, в широком смысле, рахитомный тип). Обе группы лабиринтодонтов как целое (подкласс Labyrinthodontia) противопоставляются уроделоморфным, или лепоспондильным стегоцефалам (подкласс Lepospondyli), которые, по-видимому, близки к предкам современных хвостатых и безногих амфибий. Главные отличия лабиринтодонтов от лепоспондилов — складчатое строение дентина в

<sup>1</sup> Представления о гетерогенности современных отрядов амфибий, рассматривающие Ануга как потомков батрахоморфных (рахитомных) лабиринтодонтов, а Urodela и Apoda — как родичей лепоспондильных стегоцефалов (Gadow, 1933; Sæve-Søderbergh, 1934, 1935; Romer, 1947), подверглись в дальнейшем ревизии (Parsons, Williams, 1963), приведшей к возрождению идеи о филетическом единстве рецентных земноводных и правомерности выделения для них группы Lissamphibia. Это нашло отражение и в палеонтологической систематике (Romer, 1966). Критика этих взглядов дана нами (Шиншин, 1970, 1973). Хотя вопрос и сегодня остается дискуссионным, палеонтерпологи вновь все более склоняются к точке зрения о рахитомном происхождении Ануга и лепоспондильном — для других современных амфибий (Carroll, 1977; Carroll, Holmes, 1980; Rapanche, 1980).

зубах, наличие полости среднего уха с барабанной перепоной и подразделение тел позвонков на самостоятельные элементы (интер- и плевроцентры). Почти очевидно также и различие в способе окостенения позвонков: у первых они проходили в развитии хрящевую стадию, у вторых же — окостеневали очень рано, по-видимому, прямо из мезенхимных закладок, как у современных хвостатых и безногих амфибий.

От начала изучения батрахоморфных лабиринтодонтов Егером (Jaeger, 1828) и установления их принадлежности к земноводным в 1850 г. Квенштедтом прошло почти столетие, прежде чем их стали выделять в самостоятельную группу. Первым шагом к этому было разделение древних амфибий по строению позвоночного столба, позволившее отделить лабиринтодонтов от лепоспондилов. В схеме К. Циттеля в 1887—1890 гг. отряд *Stegoccephalia* подразделяется на 4 подотряда — *Phyllospondyli*, или "листопозвонковые" (преобладают окостенения невральных дуг); *Lepospondyli*, или "оболочкопозвонковые" (с целоноокостеневающими телами позвонков); *Temnospondyli*, т.е. "венечно-или рассеченнопозвонковые" (позвонки рахитомные или же эмболомерные<sup>1</sup> — с двумя кольцевыми окостенениями на 1 метамер) и *Stereospondyli*, или "полнопозвонковые" (тело позвонка целиком окостеневает). Первый, третий и четвертый подотряды схемы охватывают только лабиринтодонтов, хотя во всех трех были смешаны батрахо- и рептилиоморфы. Современное представление об объеме группы *Labyrinthodontia* утвердилось в большой мере благодаря Д. Уотсону, который в работе 1919 г. выделил основную ее часть в качестве одноименного отряда; другой отряд составили *Phyllospondyli* (Watson, 1940). Лабиринтодонты подразделялись Уотсоном на три эволюционные ступени ("grades") по строению позвоночного столба — *Embolomeri* (карбоновые формы), *Rhachitomi* (пермские и триасовые) и *Stereospondyli* (триасовые). Последние два объединения включали только батрахоморф, а ступень *Embolomeri* — батрахоморф и антракозавров (соответственно надсемейства *Anthracosauroidae* и *Loxommoideae*), которым вместе приписывалось эмболомерное строение позвоночника, т.е. наличие интерцентрального и плевроцентрального дисков в каждом позвонке. В действительности же оно было установлено только для антракозавров. Более четкое противопоставление антракозавров (*Embolomeri*) остальным лабиринтодонтам (*Phyllospondyli* и *Temnospondyli*) характерно для схемы О. Абея, (1919). Однако именно представления Уотсона послужили основой для большинства классификаций 30-х годов, рассматривавших его группу *Embolomeri* как исходную ступень в эволюции остальных лабиринтодонтов (Woodward, 1932; Huene, 1931; Kuhn, 1939). Севе-Седерберг (Säve-Söderbergh, 1934—1936) впервые показал, что лабиринтодонты принадлежат двум различным эволюционным стволам, для которых он и предложил названия *Batrachomorpha* и *Reptiliomorpha*. В качестве их конечных ветвей рассматривались соответственно бесхвостые амфибии и амниоты. Различие в строении черепной крыши (ангустиабулярный тип у рептилиоморф и латитабулярный — у

<sup>1</sup> Группа *Phyllospondyli* выделена Г. Креднером (Gredner, 1891), *Embolomeri* и *Rhachitomi* — Э. Копом (Cope, 1880, 1882).



батрахоморф) прослеживается сквозь всю историю развития этих двух линий лабиринтодонтов. Оба эти типа присутствуют и в группе Embolomeri Уотсона, которая, таким образом, представляет гетерогенное объединение. Эти выводы заставляли допускать, что исходным для батрахоморф (и, возможно, для лабиринтодонтов вообще) был не эмболомерный, а рахитомный тип строения позвоночника, наиболее характерный для них в целом. Эта гипотеза, соответствующая забытым представлениям Циттеля (Zittel, 1895), была возрождена Ромером (Romer, 1947) и подтверждена изучением посткраниального скелета у ихтиотегид (Järvik, 1952) и карбоновых батрахоморф-локсомид (Baird, 1957).

Разделение лабиринтодонтов на две основные группы представляется на сегодня хорошо обоснованным; отнесение конкретных форм к той или иной из них обычно не составляет проблемы. Гораздо сложнее обстоит дело с классификацией внутри них, и в первую очередь это касается батрахоморф. Вначале основой для этого служили "эволюционные ступени" Д. Уотсона (Watson, 1919), хотя он сам допускал, что они могли достигаться разными ветвями лабиринтодонтов параллельно. Эти уровни характеризовались типом позвоночника и строением черепа; внутри них Уотсоном выделялись надсемейства и семейства, во многих случаях без указаний на характер связей между ними. Отсутствие надежной филогенетической основы свойственно и схеме Сёве-Седерберга (Säve-Söderbergh, 1935) — первой, выделяющей собственно батрахоморф и построенной на анализе строения и пропорций отделов черепной крыши. Надотряд Batrachomorpha разделяется в ней на отряды Ichthyostegalia, Phyllospondyli и наиболее обширный — собственно Labyrinthodontia, включающий подотряды: Loxommoidei, Capitosauroides, Trematosuroides, Brachyopoidei. Следующий шаг связан с исследованием Ромера (Romer, 1947), наиболее крупной сводкой по систематике и морфологии лабиринтодонтов до настоящего времени. Батрахоморфы и рептилиоморфы противопоставляются Ромером как отряды Temnospondyli и Anthracosauria надотряда Labyrinthodontia, который вместе с Anura образует подкласс Apsidospondyli ("дугопозвонковых"). Остальные амфибии, т.е. лепоспондилы стегоцефалы, Urodela и Apoda составляют второй подкласс — Lepospondyli. Среди темноспондилых лабиринтодонтов (батрахоморф) выделяется 4 подотряда: Ichthyostegalia, Rhachitomi, Trematosauria и Stereospondyli, причем всем им, в отличие от прежнего, уотсоновского понимания Rhachitomi и Stereospondyli, придается значение естественных систематических групп. Впервые для лабиринтодонтов была предложена общая филогенетическая схема, показывающая родственные связи до уровня семейства. Ichthyostegalia составляют корневое ответвление главного ствола батрахоморф; начало последнего составляет отряд Rhachitomi, в котором последовательные эволюционные ступени представлены надсемействами Loxommoidea, Edopsoidea, Micropholoidea и Eryopsoidea, а боковая ветвь — надсемейством Trimerorhachoidea. Позднему этапу развития основного ствола соответствует подотряд Stereospondyli с последовательными надсемействами Rhinesuchoidea и Capitosauroides; боковое ответвление составляет надсемейство Brachyopoidea. Собст-

венно стереоспондильный позвоночник имеют лишь конечные ветви капитозавроидов и брахиопонидов. Параллельно со стереоспондилами из примитивных эриопонидов выводится подотряд Trematosauria, не вышедший в эволюции позвоночника за пределы рахитомного типа. Классификация Ромера основана на исчерпывающем анализе всех доступных в то время данных по морфологии батрахоморф. Помимо положений, изложенных выше, она включает ряд более частных обобщений, широко разделяемых и сегодня. Одни из них выдвигались и ранее (родство эриопид с диссорофидами, затрахидидами и трематопидами, взаимоотношения Ichthyostegalia с остальными батрахоморфами), другие предложены впервые (представление о тесном родстве брахиопид с метопозавридами, двинозаврид — с тримерорахидами, выделение надсемейства Edopsoidea и т.д.). Фетализированные мелкие палеозойские батрахоморфы-бранхиозавры, традиционно выделявшиеся в отряд Phyllospondyli, были истолкованы Ромером как личинки эриопид. В главных своих чертах схема Ромера представляет собой синтез идей Севе-Седерберга и Уотсона. Вслед за первым автором он отделяет батрахоморфы (отряд Temnospondyli) от рептилиоморф (отряд Anthracosauria), но, как второй, считает, что тип черепа, наблюдаемый в ряду Loxommidae-Capitosauridae (умеренно удлинённый преорбитальный отдел и короткий посторбитальный), соответствует магистральной линии эволюции батрахоморф, по отношению к которой остальные типы составляют боковые ответвления.

В позднейшем варианте этой схемы (Romer, 1966) Ichthyostegalia были выделены в самостоятельный отряд наряду с Temnospondyli; в последнем был упразднен подотряд Trematosauria (его состав включен в подотряд Rhachitomi) и введен подотряд Plagiosauria. Группа Labyrinthodontia переведена в ранг подкласса, включающего, кроме указанных отрядов, также отряд Anthracosauria. Таким образом, было утеряно четкое противопоставление батрахо- и рептилиоморф.

Последующие (после 1947 г.) классификации батрахоморф в основном модифицируют схему Ромера. Почти целиком она повторена Э. Ярвиком, Ж.-П. Леманом, Ж. Пивто и К. Дешазо в "Traité de Paléontologie" (1955). Формальные отличия сводятся к тому, что Apsidospondyli обозначены как серия (в противоположность серии Urodelomorpha)<sup>1</sup>, а нижестоящие таксоны не имеют ранговых названий. Кроме того, уменьшен объем Ichthyostegalia за счет перенесения Colosteoidea в группу Rhachitomi и восстановлена группа Phyllospondyli. Последняя, однако, отнесена не к батрахоморфам (Temnospondyli), а выделена в самостоятельную единицу в одном ранге с Labyrinthodontia (Temnospondyli + Anthracosauria) и Anura.

Хюне (Huene, 1956) рассматривает Batrachomorpha как одну из ветвей (ramus) истинных четвероногих, или Eutetrapoda, противопоставляемых Urodelidia (т.е. уроделоморфам). В этой ветви выделяется отряд Stegocephalia, соответствующий ромеровскому Temnospondyli, а также отряды Anura и Ichthyosauria. Первый отряд включает 7 пос-

<sup>1</sup> Объединение лепоспондильных стегоцефалов, Urodela и Apoda. Термин введен Ф. Хюне (Huene, 1948).

ледовательных ступеней (gradus) — *Ichthyostegalia*, *Loxembolomeri*, *Embolospondyli*, *Rhachitomi primitivi*, *Rhachitomi typici*, *Neorhachitomi*, *Stereospondyli*, в каждой из которых выделяются семейства. Их наборы для каждой ступени в основном соответствуют последовательным срезам через древо Ромера, охватывающим как его ствол, так и боковые ветви. Например, "gradus" *Rhachitomi typici* включает без какого-либо деления все семейства из ромеровских "магистральных" надсемейств *Micropholoidea* и *Edopsoidea* и "бокового" отряда *Trematosauria*. Ступеням соответствуют этапы эволюции позвоночника. Первые три из них, по мнению Хюне, соответствуют эмболомерному типу; для более высоких ступеней тип строения позвоночника ясен из их названий. Позднее (Huepe, 1959) между третьей и четвертой ступенями была введена еще одна — *Phyllospondyli* — для брахиозавров и других форм со слабо окостеневающими телами позвонков. В целом, по своей предельно градуалистской конструкции и сохранению взгляда об эмболомерном строении позвоночника у ранних форм классификация батрахоморф, по Хюне, представляет шаг назад в сравнении со взглядами Ромера.

В "Основах палеонтологии" (1964) Л.П. Татариновым, Е.Д. Конжуковой и М.А. Шишкиным введены несколько иные изменения. Батрахо- и рептилиоморфы разделены на уровне подклассов (*Apsidospondyli* и *Batrachosauria*). Первый включает наряду с *Salientia* надотряд *Labyrinthodontia* и, таким образом, лабиринтодонты не охватывают здесь рептилиоморф. Надотряд *Labyrinthodontia* содержит отряды *Temnospondyli* (в объеме Ромера) и *Plesiopoda* — с единственным проблематичным родом *Hesperoherpeton*. Разделение темноспондильных на подотряды (и объем подотряда *Ichthyostegalia*) — такое же, как в "Traite", с той разницей, что сюда же включен подотряд *Phyllospondyli*, а трематозавры помещены в подотряд *Stereospondyli*. Наибольшее отличие от предыдущих схем состоит в том, что подотряд *Rhachitomi* рассматривается как естественная, а *Stereospondyli* — как сборная группа, в соответствии с уотсоновским ее толкованием. Для четырех выделяемых в последней надсемейств (*Capitosauroides*, *Trematosauroides*, *Brachyopoides*, *Plagiosauroides*) предполагаются корни в различных ветвях рахитомов, причем в отличие от схемы Ромера только для первого признается ринезухонидное происхождение. Другим отличием является глубокое разделение брахиопондов и плагиозавров вслед за Панченем (Panchen, 1959).

Первая после Севе-Седерберга классификация батрахоморф, в которой устранены "уровневые" понятия *Rhachitomi* и *Stereospondyli*, принадлежит, по-видимому, Куну (Kuhn, 1961). В ней подкласс *Batrachomorpha* (синоним *Apsidospondyli* Ромера) содержит единственный надотряд *Labyrinthodontia* с отрядами *Ichthyostegalia*, *Temnospondyli*, *Phyllospondyli*, *Anthracosauria* и *Plagiosauria*. Таким образом, "батрахоморфы" включают здесь и рептилиоморф. Отряд *Temnospondyli* в основном включает надсемейства, принадлежащие не ихтиостегидным подотрядам Ромера. Ревизия этой схемы (Kuhn, 1965), учитывающая данные "Основ палеонтологии", привела к разделению батрахо- и рептилиоморф на уровне надотрядов *Labyrinthodontia* и *Batrachosauria*.

в первом указываются отряды *Ichthyostegalia*, *Plesiospoda*, *Temnospondyli* и *Phyllospondyli*. Состав ряда надсемейств и семейств темноспондильных уточнен в соответствии с "Основами..." (введены надсемейства *Archegosauroidea* и *Plagiosauroidea*, изменен объем надсемейств *Brachyopoidea* и *Capitosauroides*), кроме того, введено надсемейство *Metoposauroidea*. Позднее Кун (Kuhn, 1968) упразднил отряд *Phyllospondyli* на тех же основаниях, что Ромер в 1947 г.

За время, истекшее с середины 60-х годов, ревизовался состав и родственные связи лишь отдельных крупных групп батрахоморф — таких, как *Trimerorhachoidea*, *Capitosauroides*, *Brachyopoidea*. М.А. Шишкиным выяснено капитозавроидное происхождение трематозавров. Установлена систематическая самостоятельность брахиозавров и их принадлежность к кругу эриоподных форм, близких к семейству *Disorophidae* (Boy, 1972). Новые данные по диссорофидам (иногда выделяемым в надсемейство) позволили сократить морфологический пробел между батрахоморфными лабиринтодонтами и бесхвостыми амфибиями (Bolt, 1969)<sup>1</sup>. Появились существенно новые сведения о древнейших последовонских батрахоморфах (Romer, 1969; Panchen, 1973, 1975, 1980; Holmes, Carroll, 1977), послужившие основой для пересмотра взаимоотношений батрахо- и рептилиоморф (Panchen, 1980, см. ниже). Резко расширились представления о таких мало известных ранее группах, как *Latiscoptidae* (= *Almasauridae*; Dutuit, 1976) и *Rhytidosteoidea* (Cosgriff, Zawiskie, 1979). Описано большое число новых форм среди эриоподов (особенно диссорофид), капитозавроидов, трематозавроидов и брахиоподов. Впервые за полвека после находок гренландских ихтиостегид описаны остатки девонских лабиринтодонтов (австралийский *Metaxuognathus*; Campbell, Bell, 1977).

Результаты большинства этих исследований учтены в компилятивной классификации Кэролла и Вайнера (Carroll, Winer, 1977), которая включает одновременно и наиболее полный на сегодня список валидных таксонов. В основе ее, как и у Ромера (Romer, 1966), по-прежнему лежит разделение подкласса *Labyrinthodontia* на отряды *Ichthyostegalia*, *Temnospondyli* и *Anthracosauria*. Состав двух первых (батрахоморфных) отрядов выглядит следующим образом.

Отряд *Ichthyostegalia* Säve-Söderbergh, 1932

Отряд *Temnospondyli* Zittel, 1888: надсемейства *Loxommatoidea*, *Trimerorhachoidea*, *Edopoidea*, *Eryopoidea*, *Rhinesuchoidea*, *Capitosauroides*, *Rhytidosteoidea*, *Trematosauroides*, *Brachyopoidea*, *Metoposauroides*, *Almasauroides*, *Plagiosauroides*.

Кроме того, два надсемейства *inserta sedis*: для семейства *Latiscoptidae* и для триасового австралийского рода *Rewana*.

Основные изменения здесь в сравнении со схемой Ромера — устранение вслед за Куном подотрядных объединений, расширение объема надсемейства *Trimerorhachoidea* за счет колостеид (ср. Шишкин, 1973), включение в *Eryopoidea* микрофолоидов, снижение ранга *Plagiosauridae* до надсемейства (Основы..., 1964) и перенос *Peltobatrachidae*

<sup>1</sup> Болт (Bolt, 1969, 1977) и ряд других авторов необоснованно полагают, что речь идет о заполнении пробела между лабиринтодонтами и общими корнями всех современных отрядов амфибий.

(без особых оснований) из плагиозавроидов в ринезухойды; признание самостоятельности брахиозавров (ср. Boy, 1972), разделение тримерорахид и двинозаврид; введение надсемейств *Metoposauroidea*, *Almasauroidea* и *Rhytidosteoidea* (Säve-Söderbergh, 1935; Kuhn, 1965; Dutuit, 1976). В целом эта система охватывает около 250 видов, относящихся примерно к 150 родам и 40 семействам. На сегодня число видов возросло еще на несколько десятков.

Филогенетические комментарии к схеме Кэролла и Вайнера (Caroll, 1977) не содержат существенно новых положений. Признается, что *Ichthyostegalia* не могут быть прямыми предками *Temnospondyli* и *Anthracosauria*. Допускается происхождение *Loxommatoides* и *Trimorhachoides* из общего ствола; основной линией развития темноспондилльных по-прежнему считается последовательность эдопоиды — зрипоиды — ринезухойды — капитозавроиды. Признается неясность происхождения большинства поздних надсемейств (*Trematosauroidea*, *Metoposauroidea* и др.).

Тенденция к "размыванию" батрахоморфных лабиринтодонт как естественной группы получила в последнее время дальнейшее развитие в работах Панчена (Panchen, 1970, 1975, 1980), посвященных систематике антракозавров (батрахозавров). Представления этого автора о полифилии *Temnospondyli* (и *Labyrinthodontia* в целом) основываются на следующих главных доводах. 1. Утверждается, что древнейшие тетраподы не имели ушной вырезки в черепе для помещения барабанной перепонки и что в разных линиях темноспондилльных, а также у антракозавров и у различных рептилий она приобреталась независимо. Помимо старых аргументов (их обсуждение см.: Шишкин, 1973), в частности, указывается на отсутствие вырезки у древнейших темноспондилльных — колостеид и на "гиомандибулярную" конструкцию слуховой косточки у колостеида *Greerpeton*, по-видимому исключающую существование дорсальной барабанной перепонки (Caroll, 1980). 2. Указывается, что наиболее характерные черты темноспондилльных — рахитомное строение позвоночника и латитабулярный тип черепной крыши — являются исходными для всех тетрапод и унаследованы от кистеперых рыб (если принять гомологию черепных костей по Вестоллу). Поэтому для темноспондилльных не остается каких-либо специфических общих черт (синапоморфий), кроме, возможно, присутствия небных окон, но и то ценой устранения из них *Loxommatoides*, имеющих закрытое небо. 3. Из предыдущего следует, что древнейшие антракозавры могли быть латитабулярными. К реликтам этих форм Панчен относит раннекарбонowego *Crassigyrinus* (Panchen, 1973, 1980), выделяемого им в группу *Palaeostegalia*. Этот род сочетает латитабулярный тип крыши и сохранение рыбьего *praeperculum* с рядом черт, которые Панчен считает синапоморфными для антракозавров ("рога" таблитчатых костей, ушные вырезки и, возможно, слитые плевроцентры). 4. В пользу рептилиоморфной природы *Loxommatoides* может говорить предполагаемое сходство в строении их позвонков с таковыми у *Crassigyrinus*.

Нам представляется верным лишь то, что антракозавровый (ангуститабулярный) тип черепной крыши действительно возник из бат-

рахоморфного (латитабулярного). Однако само по себе это никак не доказывает полифилии батрахоморф, хотя они, вероятно, и радирировали очень рано в своей истории. Общий специфический признак древнейших лабиринтодонтов — наличие ушной вырезки и дорсальной полости среднего уха — характеризует как девонских *Ichthyostegalia*, так и наиболее примитивных *Temnospondyli*, т. е. колостеоидов (к которым мы относим *Crassigyrinus*). Мнение, что вырезка возникла вторично в разных линиях, т. е. что она не развилась непосредственно из спиракулярной щели кистеперых рыб, — остается недоказанной гипотезой, стимулируемой в конечном счете стремлением вывести всех амниот из древнейших капториноморф, лишенных ушной вырезки (подробнее см.: Шишкин, 1973). В действительности вторично именно редукция или утрата вырезки, наблюдаемая во многих группах водных лабиринтодонтов. В частности, для колостеоидов она демонстрируется сравнением их типичных форм с примитивным *Crassigyrinus*. Это подтверждает и строение слуховой косточки колостеоида *Greegreteton*, у которой основной ствол, несомненно, соответствует экстрастапедальному отделу, связанному в своем происхождении с утраченной дорсальной барабанной перепонкой, тогда как инфрастапедальный (собственно гиомандибулярный) отдел оставался хрящевым. Развитие же у темноспондильных лабиринтодонтов небных окон, подчеркиваемое Панченко в качестве их общей диагностической черты (не собственной локоматоидам), в действительности, как показал еще Уотсон, происходило у них многократно в разных линиях.

Подводя итоги этому обзору, мы можем отметить, что в целом систематика батрахоморфных лабиринтодонтов пока что не пошла дальше разделения их на два отряда *Ichthyostegalia* и *Temnospondyli*. История развития последнего отряда, охватывающего подавляющее большинство известных форм, все еще рисуется в виде эдопидно-капитозавроидного магистрального ствола с боковыми ответвлениями. Морфологическим обоснованием для этого служит убеждение, что примитивным для лабиринтодонтов является тип черепной крыши с умеренно удлинением преорбитальным и коротким посторбитальным отделами; остальные же типы являются производными от него, в том числе и "коротколицый" (*short-faced*) с обратными соотношениями пре- и посторбитального отделов (Romer, 1947, p. 307). Так, в схеме Ромера группы с этим типом черепа (*Colosteidae*, *Trimerorhachoidea*, *Brachyopoidea*) рассматриваются как независимые ответвления от разных частей основного ствола.

Между тем есть веские основания считать "коротколицых" батрахоморфов естественной группой, унаследовавшей переднее положение глазниц непосредственно от кистеперых рыб, несмотря на общее для тетрапод укорочение постпариетального (парахордального) отдела черепа. Эти соотношения остались неизменными благодаря сохранению у палеозойских членов рассматриваемой группы (как и у кистеперых и ихтиостегид) равномерного роста теменных костей в течение всего индивидуального развития, в то время, как у других *Temnospondyli* рост задних отделов *parietalia* затухал уже в раннем онтогенезе. Эта своеобразная ветвь батрахоморфов была выделена нами в группу

*Colosteiformes* (Шишкин, 1973). Колостеиформы имеют много других общих черт, особенно характерных для палеозойских форм — неустойчивый характер интеграции межвисочной кости, тенденция к диплоспондиллии и нарушению нормальной рессегментации элементов позвоночника, четкое разделение единого тела парасфеноида на мандибулярный (базиптеригонидный) и гионидный (парафенестральный) отделы, унаследованные от кистеперых; обычно большие межптеригонидные окна, редукция или исчезновение ушной вырезки, выдвижение вперед челюстных суставов. В большинстве это признаки водной адаптации; последние три из них обычны и у других батрахоморф, но возникают сравнительно поздно в их истории, тогда как у колостеиформ они отмечаются с момента их появления в нижнем карбоне.

Предложенная нами классификация колостеиформных лабиринтодонтов (Шишкин, 1973) может быть представлена сейчас в следующем виде:

Отряд *Colosteiformes* Shishkin, 1973. Надсемейства *Colosteoidea*, *Trimerorhachoidea*, *Metoposauroidea*, *Brachyoidea*.

В целом эта первичноводная группа включает три ветви — колостеонидную, тримерорахонидно-метопозавровую и брахиопонидную, с общим интервалом существования от раннего карбона (колостеиды) до позднего триаса (метапозавры и латископиды). Наиболее примитивные колостеиды — крассигириниды — сохраняют уникальный среди лабиринтодонтов набор примитивных черт — предкрышечную кость, закрытое небо и щечный кинетизм в сочетании со свободной межвисочной костью (последние два признака отсутствуют у известных сейчас *Ichthyostegalia*). У нижнекарбонowego колостеоида *Pholidogaster* (Rapchen, 1975) каналы сенсорной системы в черепе в отдельных точках еще сохраняют костную крышу — след их прежнего замурованного состояния, свойственного кистеперым и ихтиостегам; небо остается закрытым. Напротив, позднетриасовые группы по конструкции черепа (а метопозавры также и по строению позвоночника) являются типичными "стереоспондилами", у которых прогрессивные изменения достигают предельного выражения (например, укорочение небных ветвей птеригонидов и развитие швов птеригонидов с боковыми затылочными костями).

Правомерность выделения *Colosteiformes* как одного из крупных стволов внутри батрахоморфной радиации получает все больше подтверждений. Частично это признается в рассмотренной схеме Кэрлла и Вайнера (Caroll, Winer, 1977), объединяющий в одно надсемейство группы *Colosteoidea* и *Trimerorhachoidea*. С другой стороны, представления о родстве метопозавров, тримерорахонидов и брахиопонидов (ср. Sæve-Søderbergh, 1935; Шишкин, 1964 1966) находят теперь новых сторонников (Howie, 1972). Косвенно родство двух последних групп признается очень широко, так как большинство авторов сближают брахиопонид с двинозавридами — семейством несомненно тримерорахонидного происхождения, как показал Ромер (Romer, 1947); кроме того, одна из недавних находок прямо интерпретирована как промежуточная форма между тримерорахонидами и брахиопонидами (Olson, Lammers, 1976). В общем среди специалистов не существует особых

сомнений по поводу родства любой пары колостеиформных групп, более или менее близких по времени существования. Отсюда остается лишь один шаг до синтеза этих взглядов в единое представление о Colosteiformes как естественной группе.

В целом система батрахоморфных лабиринтодонтов приобретает следующий вид.

Подкласс Labyrinthodontia Owen, 1859. Надотряд Batrachomorpha Säve-Söderbergh, 1934. Отряды Ichthyostegalia Säve-Söderbergh, 1932, Colosteiformes Shishkin, 1973, Loxommiformes Shishkin ord. nov., Edopiformes Shishkin ord. nov.

Объем и характеристика отряда Ichthyostegalia хорошо известны (Graite..., 1955); отметим в первую очередь разделение мозговой коробки на два блока, сохранение предкрышечной и рудимента крышечной костей, отсутствие затылочного сустава, внутрикостное положение сенсорных каналов черепа и вентральное положение ноздрей. Отряд Colosteiformes охарактеризован выше Loxommiformes с единственным семейством Loxommatidae, отличается от остальных неихтиостегидных батрахоморф закрытым типом неба и наличием преорбитальных окон в черепе. Наконец, Edopiformes включает основной ствол ромеровского древа Temnospondyli (Edopoidea, Eryopoidea, Capitosauroida и их вероятные дериваты — Archegosauroida, Trematosauroida и др.). Наиболее примитивны первые два отряда, но ни один из них недостаточно архаичен, чтобы быть предком другого. Они восходят к общему латитабулярному предку, который одновременно является общим предком всех лабиринтодонтов.

### ПРЕСМЫКАЮЩИЕСЯ (REPTILIA)

В "Основах палеонтологии" (1964) принята следующая классификация пресмыкающихся. Класс Reptilia. 1. Подкласс Cotylosauria (отряды Diadectomorpha и Captorhinomorpha). 2. Подкласс Synapsida (отряды Pelycosauria и Therapsida). 3. Подкласс Proganosauria (отряд Mesosauria). 4. Подкласс Synaptosauria (отряды Araeoscelidia, Sauropterygia и Placodontia). 5. Подкласс Ichthyopterigia (отряд Ichthyosauria). 6. Подкласс Testudinata (отряды Eunotosauria и Chelonina). 7. Подкласс Lepidosauria (отряды Millerosauria, Eosuchia, Lacertilia и Ophidia). 8. Подкласс Archosauria (надотряд Thecodontia: отряды Pseudosuchia и Phytosauria; надотряд Crocodylia: отряды Protosuchia, Mesosuchia, Sebecosuchia и Eusuchia; надотряд Dinosauria: отряды Saurischia и Ornithischia; надотряд Pterosauria: отряды Rhamphorhynchoidei и Pterodactyloidei). Эта классификация основывается на традиционных представлениях о значении для классификации пресмыкающихся строения височной области черепа (числа и положения височных окон) и во многих существенных элементах заимствована из сводки А. Ромера по остеологии пресмыкающихся (Romer, 1956). Различия касаются прежде всего ранга и соподчинения отдельных групп пресмыкающихся.

Вместе с тем нельзя не отметить, что в литературе последних двух-трех десятилетий ведется значительная дискуссия по вопросу об объе-



ме класса пресмыкающихся, правомерности включения в его состав отдельных групп "выших" рептилий (динозавров, птерозавров и в той или иной степени синапсид) и об объеме и месте в системе котилозавров — наиболее проблематичной, пожалуй, группе рептилий, корнями своими связанной с амфибиями. Проблематичными остаются родственные связи и положение в системе и ряда групп ископаемых рептилий, таких, как ихтиозавры, проганозавры и синаптозавры. Наконец, обсуждается и возможность выделения в составе рептилий двух или трех основных стволов, что требует рассмотрения возможности распределения по этим стволам выделяемых подклассов.

### Котилозавры (Cotylosauria)

В "Основах палеонтологии" (1964) котилозавры подразделены на два отряда диадектоморфов и капториноморфов, причем в составе диадектоморфов рассматриваются кроме собственно диадектов также и проколофоны и парейазавры. Такая дихотомия котилозавров принимается большинством исследователей и она восходит ко взглядам Уотсона (Watson, 1954 1957), разделявшего раптилий по вертикальному принципу на завропсидных и теропсидных. За последние десятилетия, однако, все чаще (Romer, 1964 и др.) относят диадектид к амфибиям (сеймуриаморфам). Кроме того, некоторыми исследователями к числу котилозавров относятся также и промиллерозавры (Kuhn, 1969).

Наиболее принципиальные изменения в классификации котилозавров связаны с именами Э. Олсона (Olson, 1946), М. Хитона (Heaton, 1980) и М.Ф. Ивахненко (1981). Олсон и Ивахненко пришли к выводу, что диадектоморфные котилозавры вместе с черепахами связаны родством с сеймуриаморфами и генетически полностью обособлены от "настоящих" рептилий. Сеймуриаморфов, диадектоморфов и черепах оба эти автора выделяют под названием парарептилий, придавая этой группе ранг подкласса (Олсон) или самостоятельного класса тетрапод (Ивахненко). Хитон сближает с сеймуриаморфами лишь диадектид, следуя в этом отношении Ромеру. Как проколофонов, так и парейазавров Хитон считает "настоящими" — рептилиями. К сеймуриаморфам Хитон относит также семейство Nycteroleteridae, что ранее предполагалось Л.П. Татариновым (Tatarinov, 1972), а к собственно диадектоморфам — также проблематичных Tseajidae и Limnoscelidae; последние практически всеми авторами относятся к капториноморфам. Хитон обращает внимание на то, что типом при установлении отряда котилозавров Копу послужил род Diadectes, сближаемый теперь с сеймуриаморфами, и что весьма сомнительна поэтому правомочность закрепления наименования Cotylosauris за капториноморфами, несомненно имеющими рептилийную природу. Поэтому Хитон предлагает закрепить наименование Cotylosauria за группой, объединяющей сеймуриаморфов с диадектоморфами, исключая из состава их не только капториноморфов, но также и проколофонов и парейазавров.

Приводим основные варианты классификации котилозавров, принимаемые в современной литературе.

**Olson, 1946.**

Класс Reptilia Linnaeus, 1758.

Подкласс Parareptilia Olson, 1946; отряд Diadectomorpha Watson, 1917 (incl. Seymouriamorpha Watson, 1917); отряд Procolophonia Seeley, 1888; Pareiasauria Seeley, 1888; отряд Chelonia Brogniart, 1799.

Подкласс Eureptilia Olson, 1946; отряд Captorhinomorpha Watson, 1917, etc.

**Romer, 1956.**

Класс Reptilia.

Подкласс Anapsida Williston; отряд Cotylosauria Cope, 1880. Подотряды Seymouriamorpha, Diadectomorpha (incl. Procolophonia и Pareiasauria), Captorhinomorpha.

**Основные палеонтологии, 1964.**

Подкласс Cotylosauria; отряд Diadectomorpha. подотряды Diadecta, Olson, 1947, Procolophonia, Pareiasauria; отряд Captorhinomorpha.

**Romer, 1966.**

Класс Reptilia.

Подкласс Anapsida. Отряды Cotylosauria (подотряды Captorhinomorpha, Procolophonia (incl. Pareiasauria и Millerosauria Watson, 1957); отряд Mesosauria Baur, 1889, отряд Chelonia.

(Примечание: Diadecta рассматриваются в составе сеймуриаморфов в классе амфибий).

**Kuhn, 1969.**

Класс Reptilia.

Подкласс Cotylosauria; отряды Captorhinomorpha, Procolophonomorpha Romer, 1964 (incl. Pareiasauria), Promillerosauria Kuhn, 1969. **Heaton, 1980.**

Класс Amphibia Linnaeus, 1758.

Подкласс Batrachosauria Efremov, 1946; отряд Cotylosauria; подотряды Seymouriamorpha, Diadectomorpha.

Класс Reptilia; отряд Captorhinomorpha; подотряд Procolophonia (incl. Pareiasauria et Millerosauria).

**Ивахненко, 1982 in manuscr.**

Класс Parareptilia.

Подкласс Batrachosauria; отряд Seymouriamorpha; подотряд Seymourida Tatarinov, 1971 (семейства Discosauriscidae Romer, 1947 и Seymouridae Williston, 1911); подотряд Leptorophida Ivachnenko, 1982 (семейства Leptorophidae Ivachnenko, 1980 и Enosuchidae Ivachnenko, 1981). Отряд Procolophonomorpha; подотряды Nystiphruretia Ivachnenko, 1982, Procolophonia (семейства Procolophonidae и Sclerosauridae Nopcsa, 1923).

Подкласс Diadectosauria Case, 1911; отряд Nycteroleteromorpha Ivachnenko, 1982; подотряд Nycteroleterida Tatarinov, 1971 (семейства Nycteroleteridae Romer, 1956 и Tokosauridae Ivachnenko, in litt.); подотряд Lanthanosuchia Tatarinov, 1972 (семейства Lanthanosuchidae Efremov, 1946); отряд Diadectomorpha, подотряд Diadectia. (семейства Stephanospondylidae Stappenbeck, 1905 и Diadectidae); подотряд Pareiasauria (семейства Rhipaeosauridae Tchudinov, 1955 и Pareiasauridae). Отряд Chelonia.

## Черепяхи (Testudinata, или Chelonia)

В "Основах палеонтологии" (1964) В.Б. Сухановым принята классификация Ромера (Romer, 1956), подразделявшего черепах на подотряды амфихелидий, скрытошейных (включая морских, кожистых и мягкокожих) и бокошейных. В этой системе, таким образом, сочетаются вертикальный и горизонтальный принципы классификации. Амфихелидии отделены от скрытошейных и бокошейных именно по горизонтальному принципу в качестве базальной группы. К подклассу в ранге отряда отнесены также проблематичные эвнотозавры из верхней перми Южной Африки.

Эта система на практике оказалась очень удобной и широко применяется в новейшей литературе. Вместе с тем постоянно предпринимаются попытки построить классификацию черепах на последовательно вертикальном принципе с вытекающим отсюда распределением всех (Traite de Paleontologie, 1955) или части (Чхиквадзе, 1973; Mlynarski, 1976) по таксонам вышестоящих черепах. Некоторые авторы (Bergounioux, 1955) до сих пор продолжают придерживаться взгляда Хэя о первичности эпитекального панциря кожистых черепах и на этом основании противопоставляют их всем остальным черепахам с "настоящим" панцирем (Thecosphora).

После работы Кокса (Cox, 1969) стала очевидной ошибочность сближения с черепахами эвнотозавров, которые теперь рассматриваются в составе пресмыкающихся в качестве *Ordo incertae sedis*.

В "Основах палеонтологии" ошибочно сближались с черепахами и терезинозавры, известные в то время лишь по фрагментам ребер и конечностей, принадлежащих, как теперь выяснилось, к аберрантной группе хищных динозавров (семейство Therapsinosauridae).

Ниже мы приводим для справок главные варианты классификации черепах, встречающихся в современной литературе.

### "Основах палеонтологии", (1964).

Подкласс Testudinata Batsch, 1788. Отряд Eunotosauria Watson, 1914. Отряд Chelonia; подотряды Amphichelydia Lydekker, 1889 (надсемейства Proganochelyoidea Baur, 1888, Pleurosternoidea Cope, 1869, Baenoidea Cope, 1882); Cryptodira Cope, 1870 (надсемейства Testudinoidea Gray, 1825, Chelonioidea Boneparte, 1832, Dermochelyoidea Baur, 1888, Trionychoidea Bell, 1828); Pleyrodira Cope, 1870.

### Bergounioux, 1955.

Отряд Chelonia. A. Thecosphora Dollo, 1886. Подотряды Gymnoderma Bergounioux, 1952 (мягкокожие черепахи); Lepidoderma Bergounioux, 1952 (твёрдокожие черепахи) (надсемейства Protocryptodira, Bergounioux, 1953, Cryptodira и Pleurodira). Б. Подотряд Athecata Cope, 1871 (кожистые черепахи).

### Mlynarski, 1976.

Подкласс Chelonomorpha Kuhn, 1960. Отряд Testudines; подотряды Proganochelydida Romer, 1966 (надсемейство Proganochelyoidea); Cryptodira (надсемейства Baenoidea, Chelonioidea, Dermochelyoidea, Chelydoidea Agassiz, 1857, Trionychoidea, Testudinoidea); Pleurodira.

### Чхиквадзе, 1973.

Подкласс Testudinata; отряд Amphichelydia, подотряды Amphiplastra

(надсемейства Proganochelyoidea и Baenioidea); Pseudochelonoplastra Ckhikvadze, 1972 (семейства Desmemydidae Nopcsa, 1928 и др.). Отряды Pleurodira, Cryptodira; подотряды Chelonoplastra Ckhikvadze, 1972 (надсемейства Thalassemydoidea, Rüttimeyer, 1878, Chelocoidea и Dermochelyoidea); Crucioplastra Ckhikvadze, 1972 (надсемейства Chelydroidea и Carettochelyoidea Lydekker, 1887); Trionychia. Подотряд Planioplastra Ckhikvadze, 1972 (надсемейства Plesiochelyoidea Baur, 1888, Platyosternoidea Gray, 1869 и Testudinoidea).

### **Прогинозавры и ихтиоптеригии (Progonosauria и Ichthyopterygia)**

Никаких существенных изменений в классификации этих групп со времени опубликования "Основ палеонтологии" не произошло. Прогинозавров (мезозавров) обычно рассматривают в качестве *ordo incertae sedis*, высказывая иногда предположения об их родстве либо с ихтиозаврами (Huene, 1937), либо с пеликозаврами (Huene, 1940; Romer, 1946), либо наконец, с котилозаврами (Huene, 1956; Romer, 1966), но никаких существенных аргументов в пользу этих точек зрения найти не удастся. Большинство авторов относят триасовых ихтиозавров с давящими зубами — омфалозавров — непосредственно к группе широкоплавниковых ихтиозавров (*Latipinnata*), не выделяя их в самостоятельный подотряд, как это принято в "Основах палеонтологии".

### **Синаптозавры (Synaptosauria)**

Единство этого подкласса вызывает большие сомнения и некоторые авторы выделяют каждый из входящих в состав синаптозавров отрядов в самостоятельные подклассы (Kuhn, 1969). В то же время классификация завроптеригий и особенно плакодонтов остается относительно стабильной, и принципиальных изменений в понимание расчленения этих групп за последние годы внесено не было.

Наиболее сложную картину представляет классификация наземных синаптозавров — ареосцелидий, или протерозавров. Сравнительно недавно было показано, что позднекарбоновые *Petrolacosauridae*, считавшиеся древнейшими синаптозаврами, в действительности имеют диапсидный череп (Reisz, 1977) и теперь их склонны сближать с зозухиями. Семейство *Pleurosauridae*, относившееся в "Основах палеонтологии" к ареосцелидиям, видимо, правильнее сближать с ринхоцефалами (Romer, 1956; Kuhn, 1969). Предполагают, что нижнее височное окно у плеврозавров было вторично перекрыто окружающими костями (главным образом, заглазничной и чешуйчатой), что придало их черепу известное сходство с ареосцелидиевым.

Проблематичным остается положение в системе еще одной группы ареосцелидий позднепермских вейгетозавров, обладавших внешним сходством в строении черепа с хамелеонами, но имевших лишь одно височное окно. Допускают их близость к примитивным депидозаврам (Huene, 1956). Кун (Kuhn, 1969) выделяет вейгелто-

завров в самостоятельный отряд в составе лепидозавров, близкий к миллезаврам.

После всех этих изменений в составе ареосцелидий, кроме собственно ареосцелид, остаются лишь трилофозавры — мезозойские ящерицеобразные пресмыкающиеся с одним верхним височным окном и расширенными поперечно снабженными бугорками щечными зубами. Предполагают, что трилофозавры были растительноядными. Сказать что либо определенное, однако, о степени их родства с ареосцелидиями, от которых они отличаются, в частности, наличием типичной "рептилийной" ушной вырезки в заднем крае квадратной кости, нельзя. Остается проблематичным и положение в системе позднепермских болозавров, также имевших усложненные зубы и питавшихся, возможно, растительностью. В "Основах палеонтологии" болозавры отнесены к диадектоморфным котилозаврам. Ромер (Ромер, 1956) сближает их с каториноморфами, Ивахненко (1981) рассматривает вместе с диадектами в составе парарептилий, тогда как Кун (Кун, 1969) выделяет болозавров в самостоятельный подкласс.

### Лепидозавры (Lepidosauria)

В "Основах палеонтологии" принято разделение лепидозавров на четыре отряда: *Millerisauria*, *Eosuchia*, *Lacertilia* и *Ophidia* (*Serpentes*). Наиболее дискуссионным здесь является включение в отряд зозухий также и ринхоцефалов, практически всеми авторами выделяемыми в самостоятельный отряд. Однако в действительности морфологические различия между пермскими и триасовыми зозухиями и ринхоцефалами очень невелики. Ринхоцефалов отличает от зозухий лишь акродонтность зубов и некоторое усиление предчелюстных костей, образующих слегка нависающий над нижней челюстью клюв. Сравнительно недавно было показано, что среди ринхоцефалов акродонтность зубов развивалась по крайней мере дважды — у собственно ринхоцефалов и у ринхозавров (Cartell, 1977), и поэтому самостоятельность этого отряда защищать очень трудно. В таком расширенном объеме отряд зозухий включает и проблематичных крокодилообразных хамсозавров, корни которых остаются не вполне ясными.

Остается неопределенным положение в системе миллерозавров. Уотсон (Watson, 1957) видел в миллерозаврах группу, соединяющую типичных примитивных лепидозавров (зозухий) с котилозаврами. У миллерозавров, происходящих из нижних горизонтов верхней перми, по Уотсону, происходит постепенное формирование нижнего височного окна, тогда как верхнее было приобретено лишь типичными зозухиями, характерными для более поздних горизонтов верхней перми. Однако теперь установлена диапсидная природа позднекарбонового *Petrolisaurus* (Reisz, 1977), и представления о переходном статусе миллерозавров намного утратили убедительность.

Выявилась также гетерогенность миллерозавров. В "Основах палеонтологии" они принимались в объеме двух семейств — *Milleretidae* и *Mesenosauridae*. Недавно установлено, что мезеносауриды,

известные по единственному роду *Mesenosaurus* из верхней перми Архангельской области, были настоящими диопсидами.

М.Ф. Ивахненко и С.Н. Курзанов (1979) пришли к выводу о том, что мезенозавров следует относить к примитивным архозаврам. Этот вывод представляется сомнительным: так называемое предглазничное окно мезенозавра более напоминает сосудистое отверстие, а других признаков, специфических для архозавров, у мезенозавров обнаружить не удалось. Более правильным кажется отнесение мезенозавра (как и петролакозавра) в ранг самостоятельного семейства к эозухиям. Статус семейства *Milleretidae* остается неопределенным и, может быть, прав Ромер (Romer, 1966), сближающий миллеротид с котилозаврами (проколофонами).

В отношении ящериц (*Lacertilia*) наиболее дискуссионным является вопрос о принадлежности к ним ряда примитивных позднепермских и триасовых форм, выделяемых иногда в подотряд *Prelacertilia* или *Eolacertilia*. При расширенном понимании объема пролацертилий они включают также морских триасовых ящерцеобразных рептилий — аскептозаврид, таллаттозаврид и, возможно, также кларазид. Все эти лепидозавры, как и типичные ящерицы, утратили нижнюю височную дугу и имели подвижную квадратную кость. В состав пролацертилий включаются также триасовые "летающие" ящерицы — *Kunpeosaurus* и *Icarosaurus*. Отметим также, что среди зоологов все большее признание получает выделение специализированных безногих ящериц — амфисбен — в самостоятельный отряд (*Amphisbaenia*).

Для змей подавляющим большинством зоологов подотряд примитивных роющих змей (*Scolecophidia*) принимается в объеме двух семейств — *Typhlopidae* и *Leptotyphlopidae*. В "Основах палеонтологии" последние, вместе с *Aniliidae* и *Uropeltidae*, выделялись в подотряд *Anilidia*.

Ниже приводятся основные схемы классификации лепидозавров. "Основы палеонтологии", 1964.

Подкласс *Lepidosauria* Haeckel, 1866; отряды *Millerosauria*, *Eosuchia* Broom, 1914; подотряды *Younginiformes* Romer, 1945, *Rhynchocephalia* Guenther, 1867, *Rhynchosauria* Osborn, 1909 (*Rhynchosaures* Gervais, 1859), *Choristodera* Cope, 1876. Отряд *Lacertilia* Batsch, 1788; подотряды *Prolacertilia* Huene, 1940, *Thalattosauria* Merriam, 1904, *Tanystrachelia* Peyer, 1931, *Iguania* Cuvier, 1817 и другие подотряды современных ящериц. Отряд *Ophidia* Brogniart, 1800 (= *Serpentes* Linnaeus, 1758): подотряды *Typhlopida* Strauch, 1873 (*Scolecophidia* Duméril et Bibron, 1844, partium), *Anilidia* Hoffstetter, 1939, *Alethinophidia* Nopcsa, 1923.

Romer, 1966.

Подкласс *Lepidosauria*. Отряд *Eosuchia*. Подотряды *Younginiformes*, *Choristodera*, *Thalattosauria*, *Prolacertiformes* Camp, 1945. Отряд *Squamata* Opper, 1811; подотряд *Lacerilia*, инфраотряд *Eolacertilia* Romer, 1966 (семейство *Kuehneosauridae* Kuhn, 1964), инфраотряд *Iguania* и другие группы современных ящериц; подотряд (*Ophidia* = *Serpentes*).

## Архозавры (Archosauria)

В "Основах палеонтологии" предложено деление подкласса на 4 надотряда: *Tecodontia*, *Crocodylia*, *Dinosauria*, *Pterosauria*. По сравнению с более распространенными "каноническими" классификациями (см., например: Romer, 1956) ранг почти всех таксонов текодонтов, крокодилов и птерозавров был повышен, а оба отряда динозавров объединены в одном надотряде. Это нововведение в классификацию не было принято другими авторами и сейчас наибольшим распространением по-прежнему пользуется схема деления архозавров непосредственно на пять отрядов.

Интенсивной перестройке подвергается в последние годы классификация текодонтов. Традиционно их подразделяли на два подотряда — псевдозухий и фтизоавров. Сейчас наметилась тенденция сохранения в составе псевдозухий только бипедальных (бегающих на двух ногах) текодонтов. Наиболее примитивных текодонтов выделяют в подотряд протерозухий, а большинство панцирных четвероногих — в подотряд этозавров (Romer, 1966).

По мере продолжающейся ревизии псевдозухий пересматривается объем и классификация низших крокодилов (преимущественно протозухий), тесно связанных корнями с текодонтами (Walker, 1970; Charig et al., 1976). В то же время классификация "типичных" крокодилов — мезозухий, эвзухий и себекозухий — остается довольно стабильной. Все больше преимущественно позднетриасовых родов, таких, как *Stegomosuchus*, *Cerritosaurus*, *Sphenosuchus* и *Proterochampsa*, начинают теперь относить не к псевдозухиям, а к крокодилам (Charig et al., 1976). Классификация этих переходных трудно отграничиваемых от псевдозухий форм находится в процессе постоянной перестройки.

Наиболее значительное нововведение в классификацию крокодилов предложено Уолкером (Walker, 1970), подразделяющим их на два подотряда — собственно крокодилов и паракрокодилов. В состав паракрокодилов им, помимо ряда позднетриасовых форм, включено семейство *Baurusuchidae* из верхнего мела Южной Америки и известный только по посткраниальному скелету род *Hallopus* из верхней юры США, относимый обычно к хищным динозаврам. Необходимо отметить, что в основу выделения паракрокодилов положено относительно незначительные признаки (высота посторбитальной части черепа, слабый наклон квадратной кости, крупные размеры нижнего височного окна, вхождение нижнечелюстного клыка в вырезку между предчелюстной и челюстной кости, и др.). Уолкер считает, однако, что все паракрокодилии образуют единую генетическую ветвь, обособившуюся от прочих крокодилов еще в триасе.

В классификацию птерозавров никаких существенных изменений за последние годы не внесено, хотя время от времени отдельные авторы высказываются в пользу выделения птерозавров в самостоятельный класс. Основанием для этого служат не новые данные о филогенетических связях птерозавров, а их предполагаемая эндотермность, "возвышающая" птерозавров над обычными рептилиями

(Kuhn, 1967). По аналогичным причинам имеются сторонники выделения в особый класс и динозавров (Bakker, Galton, 1974), но эта идея также не пользуется особым признанием. Не приобрело сторонников и предложенное Талборном присоединение хищных динозавров на правах подкласса к классу птиц (Thulborn, 1975), хотя это и основано на принимающемся все большим числом исследователей предположении о прямом родстве теропод с птицами (Ostrom, 1976).

В состоянии постоянной перестройки находится классификация ящеротазовых динозавров. В настоящее время мало кем принимается выделение в особый подотряд прозавропод, принимавшееся в "Основах палеонтологии". Хюне уже давно предпринял попытку объединения их с завроподами и карнозаврами в одном подотряде *Rachypodosauria*, противопоставляемом им целурозаврам (Huene, 1956 и др.). По мнению этого автора, все легко построенные ящеротазовые динозавры (целурозавры) представляют особый филогенетический ствол, прослеживающийся до уровня бипедальных псевдозухий. Ромер (Romer, 1966) объединяет прозавропод в одном подотряде с завроподами (*Sauropodomorpha*), сохраняя тем самым единство теропод, включающих в его системе как целурозавров, так и карнозавров. Наконец, Кольберт (Colbert, 1964) устанавливает новый подотряд палеопод, объединяющий наиболее примитивных бипедальных теропод триаса (кроме семейства *Podokesauridae*) с прозавроподами. Этот подотряд подразделяется Кольбертом на растительноядных платезавров, предков завропод, и на хищных палеозавров, являющихся экологическими предшественниками теропод. Из числа последних только подокезавриды были современниками палеозавров.

Новые исследования меловых теропод, проводимые как в Северной Америке, так и особенно в Монголии, привели к выводу о невозможности разделения хищных динозавров всего на две группы — карнозавров и целурозавров. Наиболее детализированную классификацию крупных групп теропод предложил недавно Барсболд (1979), выделяющий в составе хищных динозавров семь инфраотрядов.

Классификация птицетазовых динозавров сохраняет стабильность. Следует отметить лишь появившиеся в последние годы сомнения отдельных авторов в правомочности отнесения анкилозавров к динозаврам (Туманова, 1981). Сомнения эти основаны на ряде глубоких отличий в строении черепа анкилозавров от типичных архозавров, придающих им весьма архаичный облик, однако достаточно обоснованной эту идею признать нельзя.

Ниже приведены основные схемы классификации архозавров. Основы палеонтологии, 1964.

Подкласс *Archosauria* Cope, 1891. Надотряд *Thecodontia* Owen, 1842. Отряды *Pseudosuchia* Zittel, 1890; *Phytosauria* Baur, 1895 (Meyer, 1861). Надотряд *Crocodylia* Gmelin, 1788; отряды *Protosuchia* Mook, 1934, *Mesosuchia* Huxley, 1875, *Sebecosuchia* Simpson, 1937, *Eusuchia* Huxley, 1875. Надотряд *Dinosauria* Owen, 1842; отряд *Saurischia* Seeley, 1888; подотряд *Theropoda* Marsh, 1881 (надсемейства *Coeluroidea*



Marsh, 1881 и Deinodontioidea Brown, 1922; подотряды Prosauropoda Huene, 1920, Sauropoda Marsh, 1878). Отряд Ornithischia Seeley, 1888. Подотряды Ornithopoda Marsh, 1887, Stegosauria Marsh, 1877 Ankylosauria Huene, 1914, Ceratopsia Lydekker, 1889. Надотряд Pterosauria Owen, 1842. Отряды Rhamphorhynchoidei Seeley, 1870, Pterodactyloidei Meyer, 1830.

Romer, 1966.

Подкласс Archosauria. Отряд Thecodontia; подотряды Proterosuchia, Pseudosuchia, Aethosauria Lydekker, 1889, Phytosauria. Отряд Crocodylia, подотряды Protosuchia. Archaeosuchia Romer, 1966, Mesosuchia, Sebecosuchia, Eusuchia. Отряд Pterosauria, подотряды Rhamphorhynchoidea, Pterodactyloidea. Отряд Saurischia; подотряды Theropoda (инфраотряды Coelurosauria Huene, 1914 и Carnosauria Huene, 1920), Sauropodomorpha Huene, 1932 (инфраотряды Prosauropoda и Sauropoda). Отряд Ornithischia; подотряды Ornithopoda, Stegosauria, Ankylosauria, Ceratopsia.

**Классификация крокодилов по Уолкеру (Walker, 1970).**

Отряд Crocodylomorpha Hay, 1930. Подотряд Crocodylia. Инфраотряды Protosuchia, Mesosuchia, Eusuchia, Sebecosuchia, Thalattosuchia Fraas, 1902. Подотряд Paracrocodylia Walker, 1970; инфраотряды Pedeticosauria Walker, 1970, Baurusuchia Walker, 1970, Hallopoda Marsh, 1881.

**Классификация хищных динозавров по Барсболду (1979).**

Подотряд Theropoda; инфраотряды Coelurosauria Huene, 1914, Deinonychosauria Colbert et Russell, 1969, Oviraptorosauria Barsbold, 1976, Carnosauria Huene, 1920, Ornithomimosauria Barsbold, 1976, Deinonychosauria Barsbold, 1976, Segnosauria Barsbold et Perle, 1980.

### **Синапсиды (Synapsida или Theromorpha)**

В "Основах палеонтологии" за основу была принята система синапсид, предложенная Ромером и Уотсоном (Watson, Romer, 1956; Romer, 1956). Изменения коснулись главным образом ранга (и соответственно наименований) ряда групп высших синапсид — терапсид. Кроме того, в "Основах палеонтологии" дейноцефалы выделены в самостоятельный подотряд в составе терапсид (у Уотсона и Ромера дейноцефалы подразделялись по "вертикальному" принципу на хищных, относимых к териодонтам, и растительноядных, присоединяемых к аномодонтам), а иктидозавры подразделялись на две самостоятельные группы (надсемейства) — тритилодонт и диартрогнатов, или собственно иктидозавров. Предполагалось, что тритилодонты являются потомки цинодонт (=Galesaurioidea), а диартрогнаты — бауриоморфов (=Ictidosuchoidea). Пеликозавры в "Основах палеонтологии" подразделялись по Ромеру на три подотряда — офиакодонт, сфенакодонт и эдафозавров.

Олсон (Olson, 1962) сохранил в составе териодонтов лишь наиболее примитивных дейноцефалов — бритоподид, объединяемых им вместе с фтинозухидами и биармозухидами в инфраотряде эотериодонтов. Бунстра (Boonstra, 1963), следуя в этом отношении Ромеру (Romer,

1961), использует вместо Eotheriodontia наименование Phthinosuchia и выделяет последних из числа териодонтов в самостоятельный базальный подотряд терапсид. Всех дейноцефалов Буистра объединяет в составе аномодонтов, что позднее было принято и Ромером (Romer, 1966).

Л.П. Татаринов (1974, 6) подразделял териодонтов, принимаемых им в ранге надотряда, на три самостоятельных отряда — фтинозухов, горгонопсов и звероидонтов. В составе последних он принимал подотряды мигалезавров, тероцефалов, скалопозавров (включая бауриоморфов) и цинодонтов (включая тритилодонтов и диартрогнатов). Позже Татаринов (1976) объединил фтинозухов с горгонопсами в одном отряде, а звероидонтов подразделил на два отряда — тероцефалов (включая мигалезавров и скалопозавров) и цинодонтов (включая тритилодонтов и диартрогнатов).

Меньше изменения претерпела система пеликозавров; Л.П. Татаринов и И.В. Еремина (1975) предложили выделить из состава эдафозавров в самостоятельный подотряд казеид, резко отличающихся от всех прочих пеликозавров морфологией носовой области черепа.

Ниже приводятся основные схемы классификации синапсид.

#### Основы палеонтологии, 1964.

Подкласс Synapsida Osborn, 1903. Отряд Pelycosauria Cope, 1878, подотряды Ophiacodontia Nopcea, 1923, Sphenacodontia Marsh, 1878 (Hay, 1930), Edaphosauria Cope, 1882 (Case, 1915); отряд Therapsida Broom, 1905. Подотряд Deinocerphalia Watson, 1917 (надсемейства Titanosuchoidea Broom, 1903, Tapinocephaloidea Lydekker, 1889). Подотряд Theriodontia Owen, 1875 [надсемейства Gorgonopsoidea Lydekker, 1890, Galesauroides Lydekker, 1889 (=Cynodontia Owen, 1861), Tritylodontoidea Cope, 1884, Scylacosauroides Broom, 1903 (=Therocephalia Broom, 1903)], Ictidosuchoidea Broom, 1903 (=Bauriamorpha Watson, 1917) и Diarthrognathoidea Crompton, 1958. Подотряд Anomodontia Owen, 1860 (надсемейства Venyukovioidea Efremov, 1940, Galeopoidea Broom, 1912 и Dicynodontioidea Owen, 1859).

#### Romer, 1966.

Подкласс Synapsida. Отряд Pelycosauria; подотряды Ophiacodontia, Sphenacodontia, Edaphosauria; отряд Therapsida; подотряды Phthinosuchia Romer, 1961, Theriodontia (инфраотряды Gorgonopsia Seeley, 1895, Cynodontia, Tritylodontoidea, Therocephalia, Bauriamorpha, Ictidosauria Broom, 1930). Подотряд Anomodontia. Инфраотряды Dinocerphalia Seeley, 1895, Venykoviamorpha Watson et Romer, 1956, Dromasauria Broom, 1907, Dicynodontia Owen, 1859.

#### Схема классификации териодонтов по Татаринovu (1976).

Надотряд Theriodontia. Отряд Gorgonopsia; подотряды Phthinosuchia, Eugorgonopsia Tatarinov, 1974. Отряд Therocephalia, подотряды Mygaelosauria Tatarinov, 1974, Scylacosauria Tatarinov, 1976, Scaloposauria Brink, 1963. Отряд Cynodontia; подотряды Procynosuchia Brink, 1963, Cynognathia Brink, 1963, Tritylodontia Kühne, 1943, Diarthrognathia Tatarinov, 1974.

#### Классификация текодонтов по Бонапарте (Bonaparte, 1971).

Отряд Thecodontia. Подотряды Proterosuchea Broom, 1906, Pseudosuchia. Инфраотряды Ornithosuchia Huene, 1908, Sphenosuchia Hoffstetter, 1955, Proterochampsia Bonaparte, 1971 (=Archaeosuchia); подотряды Aetosauria, Parasuchia Huxley, 1875 (=Phytosauria).

### МЛЕКОПИТАЮЩИЕ (MAMMALIA)

Хотя начало классификации млекопитающих было положено Аристотелем еще в 384—322 гг. до н.э., в течение последующих 2000 лет работы (из которых следует упомянуть 5-томный труд Кондара Геснера 1551—1558 гг. и книгу Джона Рэя "Synopsis Methodica Animalium Quadrupedum et Serpentinum Generis", опубликованную в 1663 г. на латинском языке) практически не дали ничего нового. Десятую издание "Systema Naturae" К. Линнея, вышедшее в 1758 г., считают отправным трудом зоологической систематики в целом и млекопитающих в частности. Более дробное надотрядное разделение млекопитающих Линнеем дал в XII издании (1766 г.) своего труда. Он выделил следующие группы: Unguiculata, Ungulata и Mutica. Последняя группа включает один отряд Cetacea — киты. Unguiculata он подразделил на отряд Primates, куда вошли люди, обезьяны, лемуры, летучие мыши; отряд Bruta — слоны, ламантины, ленивцы, муравьеды, броненосцы; отряд Ferae — тюлени, собаки, кошки, виверры, куницы, медведи, опоссумы, кроты, землеройки и ежи; отряд Glires — грызуны и зайцеобразные. Ungulata разделяются на отряд Ruminantia с родами верблюдов, кабарог, оленей, козлов, овец и быков и отряд Belluae — лошади, гиппопотамы, свиньи и носороги. После Линнея появляется много работ, посвященных систематике млекопитающих. Они постепенно улучшали, совершенствовали их систему. Со второй половины XIX в. в итоге победы дарвинизма появляются работы, в которых внимание больше уделяется ископаемым млекопитающим, их связи с современными, т.е. начинает развиваться филогенетическая систематика.

Классификация млекопитающих Э.Д. Копе в книге "Курс лекций по геологии и палеонтологии", опубликованной в 1891—1898 гг., уже довольно четко отражает таксономические и филогенетические отношения между современными и ископаемыми млекопитающими. Он делит класс млекопитающих на два подкласса: однопроходные — Prototheria, сумчатые и плацентарные — Eutheria. Однако Коп вводит несколько искусственных отрядов. Например, Bunotheria, куда он отнес ископаемых Pantotheria, Creodonta и всех насекомоядных, или отряд Diplartha с подотрядами непарно- и парнопалых и некоторые другие.

В многотомном "Каталоге млекопитающих", вышедшем в 1897—1905 гг., Труессарт (Trouessart) дал перечень всех подвидов, видов и высших таксонов млекопитающих. Для надвидовых категорий приведена синонимика, геологическое и географическое распространение.

Вебер (Weber, 1904) в книге "Млекопитающие" выделяет 3 подкласса: Monotremata — однопроходные, Marsupialia — сумчатые

и Monodelphia — плацентарные. Во втором издании (1928) он делит млекопитающих на две группы: 1. Prototheria с одним подклассом Monotremata и 2. Theria с подклассами Marsupialia и Monodelphia. Вебер выделяет 18 отрядов, которые соответствуют ныне принятым, за исключением отряда Subungulata, объединяющего даманов, хоботных и сиреновых и отряда грызунов, куда он включает и зайцеобразных. В книге даны подробные морфологические диагнозы отрядов и семейств.

В.К. Грегори в сводке "Отряды млекопитающих" (Gregory, 1910) также приводит подробные диагнозы отрядов, рассматривает их происхождение и историческое развитие. Очень интересен вводный раздел, посвященный истории классификации. Грегори разделяет млекопитающих на подклассы: Promammalia Haeckel, с одним отрядом Protodonta Osborn; Prototheria с одним отрядом Monotremata и Theria с инфраклассом Metatheria, включающим один отряд Marsupialia, и подклассом Eutheria со всеми остальными 17 отрядами. Из наиболее оригинальных систематических новшеств Грегори отметил следующие: в отряд Ferae он включил ластоногих, креодонтов и хищных, в отряд Menotyphla — тупай и прыгунков, Rodentia — зайцеобразных и грызунов. Зубатые и беззубые киты выделены в 3 особые отряда (+Zeuglodontia = Archaeoceti, Odontoceti, Mystacoceti). Грегори выделяет 7 надотрядов в инфраклассе Eutheria<sup>1</sup>: 1. Therictioidea nom. nov. (Insectivora, хищные в широком смысле, (Ferae); 2. Archonta (отряды Menotyphla, Dermoptera, Chiroptera, Primates); 3. Rodentia (отряд Glires); 4. ?Edentata (?Taeniodonta, ?Tubulidentata, ?Pholidota, Xenarthra); 5. Paraxonia (отряд Artiodactyla); 6. Ungulata (Protungulata (auct), +Amblepoda, +Barytheria, Sirenia, Proboscidea, Hyraces, +Embrithopoda, Notoungulata, Mesaxonia); 7. Cetacea (+Zeuglodontia, Odontoceti, Mystacoceti). В этом подразделении надотрядов поражает резкое отделение парно- и непариопалых.

В "Основах палеонтологии" К. Циттеля (Zittel, 1925) М. Шлоссером класс млекопитающих разделен на 2 подкласса: Euplacentalia с отрядами Monotremata и Marsupialia и Placentalia с 10 отрядами: Insectivora, Chiroptera, Carnivora, Cetacea, Edentata, Xenarthra, Rodentia, Ungulata, +Notoungulata, Subungulata, Primates. Эта классификация представляет вариант данных ранее предшествующими авторами, и весьма утилитарна, т.е. в ней мало отражена сложная система и филогения млекопитающих.

Исключительно важной и интересной сводкой по систематике млекопитающих была книга Дж. Г. Симпсона "Принципы классификации и классификация млекопитающих" (Simpson, 1945). Он приводит списки и основную синонимию всех таксонов ныне живущих и ископаемых млекопитающих, но диагнозов не дает, указывая только географическое распространение и геологический возраст. В специальных главах обсуждает историю классификации отдельных высших таксонов, особенно на уровне отрядов и их филогенез. Так как классификация Симпсона широко вошла в практику и

<sup>1</sup> Знаком + отмечены вымершие группы.

различные сводки и учебники, приводим ее до отрядного уровня включительно. Подкласс Prototheria Gill, 1872 с одним отрядом Monotremata Bonaparte, 1838. Подкласс Allotheria Marsh, 1880 с одним отрядом Multituberculata Cope, 1884. Подкласс indet. — отряд Triconodonta Osborn, 1888. Подкласс Theria Parker, et Haswell, 1897; инфракласс +Pantotheria Simpson, 1929;<sup>1</sup> отряды +Pantotheria Marsh, 1880, +Symmetrodonta Simpson, +1925. Инфракласс Metatheria Huxley, 1880; отряд Marsupialia Illiger, 1811. Инфракласс Eutheria Gill, 1872; когорта Unguiculata Linnaeus, 1766; отряды: Insectivora Bowdich, 1821, Dermoptera Illiger, 1811; Chiroptera Blumenbach, 1779 (с двумя подотрядами Megachiroptera Dobson, 1875 и Microchiroptera Dobson, 1875), Primates Linnaeus, 1758 (с двумя подотрядами Prosimii Illiger 1811 и Anthropoidea Mivart, 1864), +Tillodonta Marsh, 1875, +Taeniodonta Cope, 1876, Edentata Cuvier, 1798 (с двумя подотрядами +Palaeonodonta Matthew, 1918 и Xenarthra Cope, 1889), отряд Pholidota Weber, 1904. Корорта Glires Linnaeus, 1758; отряды Lagomorpha Brandt, 1855, Rodentia Bowdich, 1821 (с тремя подотрядами Sciuromorpha Brandt, 1855, Myomorpha Brandt, 1855 и Hystricomorpha Brandt, 1855). Корорта Mutica Linnaeus, 1766, отряд Cetacea Brisson, 1762 (с тремя подотрядами + Archaeoceti Flower, 1883, Odontoceti Flower, 1867 и Mysticeti Flower, 1864). Корорта Ferungulata Simpson, 1945. Надотряд Terae Linnaeus, 1758, отряд Carnivora Bowdich, 1821 (подотряды +Creodonta Cope, 1875, Fissipedia Blumenbach, 1791, Pinnipedia Illiger, 1811). Надотряд Protungulata Weber, 1904, отряды +Condylarthra Cope, 1881, +Litopterna Ameghino, 1889, +Notoungulata Roth, 1903 (подотряды +Notiprogonia Simpson, 1934, +Toxodonta Scott, 1904, +Tyrotheria Zittel, 1892, +Hegetotheria Simpson, 1945), отряд +Astrotheria Lydekker, 1894 (подотряды +Trigonostylopoidea Simpson, 1934, +Aspratherioidea Ameghino, 1894). Отряд Tubulidentata Huxley, 1872. Надотряд Paenungulata Simpson, 1945, отряды: +Pantodonta Cope, 1873, +Dinocerata Marsh, 1873, +Pyrotheria Ameghino, 1895, Proboscidea Illiger, 1811 (подотряды Elephantioidea Osborn, 1921, +Deinotherioidea Osborn, 1921, +Barytherioidea Simpson, 1945). Отряд +Embitopoda Andrews, 1906. Отряд Hyracoidea Huxley, 1869. Отряд Sirenia Illiger, 1811 (подотряды Trichechiformes Hay, 1923, Desmostyliiformes Hay, 1923). Надотряд Mesaxonia Marsh, 1884; отряд Peryssodactyla Owen, 1848 (подотряды Hippomorpha Wood, 1937, Ceratomorpha Wood, 1937). Надотряд Paraxonia Marsh, 1884; отряд Artiodactyla Owen, 1848 (подотряды Suiformes Jaekel, 1911, Tylopoda Illiger, 1811, Ruminantia Scopoli, 1777). Таким образом, подкласс Eutheria включает 26 отрядов, из которых 10 вымершие. Следует также отметить, что Симпсон сохранил в основном когорты, выделения прозорливо Линнеем. В последующие годы эта классификация Симпсона с небольшими изменениями была применена в сводках "Traite de Zoologie, t. XVII, fase I et II Mammifères (1955), Тениуса и Хофера (Thenius, Hofer, 1960) "Traite de Paleontologie", (1958, 1961) и "Основах палеонтологии" (1962). Во всех этих работах даны

<sup>1</sup> Знаком + отмечены вымершие группы.

подробные диагнозы всех современных и ископаемых таксонов до рода включительно.

Систематика рецентных млекопитающих сделана группой авторов под руководством Уолкера в двухтомной сводке "Млекопитающие Мира" (Walker et al., 1964), в книге Андерсона и Джонса "Рецентные млекопитающие Мира" (Anderson, Jones, 1967) и в трехтомной монографии В.Е. Соколова "Систематика млекопитающих" (1973, 1977, 1979). Перечислять большое число работ по систематике высших таксономических групп невозможно; основные из них даны в указанных сводках и в прилагаемом списке литературы.

Своеобразная кладистская классификация для крупных таксонов млекопитающих была разработана американским палеонтологом Мак Кенна (McKenna, 1975). Им выделяются следующие 15 высших таксонов для млекопитающих: класс, подкласс, суперлегион, легион, сублегион, инфракласс, суперкогорта, когорта, магнордер, суперордер, грандордер, мирордер, отряд, подотряд, инфраотряд.

Класс Mammalia Linnaeus, 1758. Подкласс Prototheria Gill, 1872. + Инфракласс Eotheria Kermack et Mussett, 1958. + Отряд Triconodonta Osborn, 1888. + Отряд Docodonta Kretzoi, 1946. Инфракласс Ornithodelphia Blainville, 1834. Отряд Monotremata Bonaparte, 1838. + Отряд Multituberculata Cope, 1884. Подкласс Theria Parker et Haswell, 1897. + Суперлегион Kuechotheria McKenna, 1975. Суперлегион Trechnotheria McKenna, 1975. + Легион Symmetrodonta McKenna, 1975. Легион Cladotheria McKenna, 1975. + Сублегион Dryolestoida McKenna, 1975. Сублегион Zatheria McKenna, 1975. + Инфракласс Peramuria McKenna, 1975. Инфракласс Tribosphenia McKenna. Суперкогорта Marsupialia McKenna, 1975. Суперкогорта Eutheria McKenna, 1975. Когорта Edentata Cuvier, 1978. Отряд Cingulata McKenna, 1975. Отряд Pilosa McKenna, 1975. Когорта Epitheria McKenna, 1975. Магнордер Ennotheria McKenna, 1975. + Надотряд Kennalestida McKenna, 1975. + Надотряд Leptictida McKenna, 1975. + Грандордер Ictopsia McKenna, 1975. + Грандордер + Anagalida McKenna, 1975. Отряд Macroscelidea Butler, 1956. Отряд Lagomorpha Brandt, 1855. + Магнордер Preptotheria McKenna, 1975. + Надотряд Deltatheridia McKenna, 1975. Надотряд Tokotheria McKenna, 1975. Грандордер Fere McKenna, 1975. + Отряд Cimolesta McKenna + Отряд Creodonta Cope, 1875. (= + Hyaeonodontia Romer, 1966). Отряд Carnivora Bowdich, 1821. Грандордер Insectivora McKenna, 1975. Отряд Erinaceomorpha McKenna, 1975. Отряд Soricomorpha McKenna. Грандордер Archonta Gregory, 1910. Отряд Scandentia Wagner, 1855. Отряд Dermoptera Illiger, 1811. Отряд Chiroptera Blumenbach, 1779. Отряд Primates Linnaeus, 1758. Грандордер Ungulata McKenna, 1975. Мирордер Eparctocyonia McKenna, 1975. + Отряд Arctocyonia Van Valen, 1969. + Отряд Tillodontia Marsh, 1875. Отряд Tabulidentata Huxley, 1872. + Отряд Dinocerata Marsh, 1873. + Отряд Embritopoda Andrews, 1906. Отряд Artiodactyla Owen, 1898. Мирордер Cete McKenna, 1975. + Отряд Acreodi McKenna, 1975. Отряд Cetacea Brisson, 1762. + Мирордер Meridiungulata McKenna, 1975. Отряд Litoptera Ameghino, 1889. + Отряд Notoungulata Roth, 1903. + Отряд Astrapotheria Lydekker, 1894. + Отряд Trigonostylopoidea Simpson, 1967. + Отряд Xenungulata Paula Couto, 1952. + Отряд

Pyrotheria Ameghino, 1895, + Мирордер Phenacodonta McKenna, 1975. + Отряд Condylarthra Cope, 1881. Отряд Perissodactyla Owen, 1848. Отряд Hyracoidea Huxley, 1869. + Мирордер Tethytheria McKenna, 1975. Отряд Proboscidea Illiger, 1811. Отряд Sirenia Illiger, 1811. + Отряд Desmostylia Reinhart, 1953, + Мирордер? Preptotheria incertae sedis: отряд Pholidota Weber, 1904. + Когорта Epitheria incertae sedis: отряд Rodentia Bowdich, 1821. Критика этой кладистской системы дана Б.А. Трофимовым (1976) и другими авторами.

Одна из последних работ, в основе которой с некоторыми изменениями лежит классификация Симпсона, дана аргентинским палеонтологом Кото (Couto, 1979).

В этой большой сводке он дает следующую систематику. Класс Млекопитающие; подкласс Prototheria Gill, 1872 с одним отрядом Monotremata; подкласс Allotheria Marsh, 1880 — отряд Multituberculata Cope, 1884 (включая? Haramyidae); подкласс + Eotheria Kermack et Mussett, 1958 — отряды + Triconodonta Osborn, 1888, + Docodonta Kretzoi, 1946. Подкласс Theria Parker et Haswell, 1897, + инфракласс Pantotheria Simpson, 1929, с отрядами + Symmetrodonta Simpson, 1925, + Eupantotheria Kermack et Mussett, 1958, инфракласс Metatheria Huxley, 1880 с отрядом Marsupialia Illiger, 1811? Подкласс Eutheria с одним инфраклассом Eutheria Gill, 1872. Когорта Ungiculata Linnaeus, 1758; отряд Insectivora Bowdich, 1821. Отряды Dermoptera Illiger, 1811, Chiroptera Blumenbach, 1779, Primates Linnaeus, 1758, + Tillodontia Marsh, 1875, + Taeniodonta Cope 1876, Edentata Cuvier, 1798 (= Xenarthra Cope, 1889), Pholidota Weber, 1904, Rodentia Bowdich, 1821, + Anagalida Szalay et McKenna, 1971, Lagomorpha Brandt, 1855. Когорта Mutica Linnaeus, 1766; отряд Cetacea Brisson, 1762. Отряды + Creodonta Cope, 1875, Carnivora Bowdich, 1821; надотряд + Protungulata Weber, 1904; отряды: + Litopterna Ameghino, + Astrapotheria Lydekker 1894, + Trygonostylopoidea Simpson, 1967, + Notoungulata Roth, 1872, Tubulidentata Huxley, 1872. Надотряд + Panungulata Simpson, 1945. Отряды: Pantodonta Cope, 1873, + Dinocerata Marsh, 1873 + Pyrotheria Ameghino, 1895, + Xenungulata Paulo Couto, 1952, Proboscidea Illiger, 1811, + Embrithopoda Andrews, 1906, Hyracoidea Huxley, 1869, Sirenia Illiger, 1811, + Desmostylia Reinhart, 1959. Надотряд Mesaxonia Marsh, 1884; отряд Perissodactyla Owen, 1848. Надотряд Paraxonia Marsh, 1884; отряд Artiodactyla Owen, 1884.

В недавно опубликованной работе (Lillgrowen, Kielan-Jaworowska, Clements, 1979) принята такая система млекопитающих. Подкласс + Allotheria Marsh, 1880, отряд Multituberculata Cope, 1884; подкласс Eotheria Kermack et Mussett, 1958, отряды + Triconodonta Osborn, 1888 и Docodonta Kretzoi, 1946; подкласс Theria Gill, 1872, инфракласс Pantotheria Simpson, 1929, Symmetrodonta Simpson, 1925, Eupantotheria Kermack et Mussett, 1958<sup>1</sup>; инфракласс Eutheria Gill, 1822 [из мезозоя известны 3 отряда: Proteutheria (Romer, 1966), Condylarthra Cope, 1881, Primates Linnaeus, 1758].

В последнее время в связи с новыми достижениями по изучению

<sup>1</sup> Ранее Симпсоном (1971) Symmetrodonta и Pantotheria объединялись в особый подкласс Patriotheria.

рецентных и ископаемых сумчатых интенсивно пересматривается их систематика. Этому вопросу и посвящена недавняя работа Л. Маршала (1981), в которой приведена следующая система. Подкласс сумчатых включает два инфракласса *Eometatheria* Simpson, 1970 (включает все австралийские формы) и *Hesperometatheria* Simpson (все американские и европейские формы). Последний имеет одну когорту с 7 отрядами: когорта *Marsupialia* Turnbull 1971 (= по старому *Metatheria* или *Marsupialia*), *Marsupialia* Illiger, 1811 (= *Didelphia* Blainville, 1816, или надотряд Kide, 1964, или суперкогорта McKenna, 1975), *Marsupicarnivora* Ride, 1964, + *Diprotodontia* Owen, 1866, + *Polyprotodontia* Owen, 1966, *Paramelina* Gray, 1825, + *Paucituberculata* Ameghino, 1894 (= *Asyndactyla* Thomas, 1895] и *Microbiotheria* Ameghino, 1894 (включает наибольшее число низших таксонов, в том числе подотряды *Didelphimorphia* Gill, 1872, + *Dasyurimorphia* Gill, 1872, + *Paramelemorpha* Kirsh, 1968, + *Notoriotemorphia* Kirsh, 1968).

Основные проблемы систематики высших таксонов млекопитающих заключаются в выяснении происхождения класса в целом и выявлении предков высших таксонов (отрядов, надотрядов и подклассов), возникших в мезозое и раннем палеогене.

## ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (*Bacillariophyta*)

Отдел (тип) диатомовых водорослей произошел от древних золотистых жгутиконосцев и истоки его теряются где-то в позднемюрском времени. По некоторым физиологическим признакам диатомовые близки к золотистым, но в процессе своей эволюции они приобрели настолько своеобразные признаки, совершенно не свойственные хорошо очерченной группе золотистых, что их уже никак нельзя объединять с последними. Главные особенности диатомовых — наличие кремневого панциря, более или менее сложно построенного, вместо обычной для растений целлюлозной оболочки; утеря жгута и в связи с этим потеря подвижности у планктонных форм; образование аукоспор, в процессе чего происходит освобождение протопласта из клеток, измельчавших в процессе вегетативного деления. Диатомовые водоросли — единственная группа среди растительных организмов, у которых в жизненном цикле имеется стадия аукоспорообразования. За длительный период своего существования диатомовые претерпели значительную эволюцию.

Внутри этой группы наблюдается чрезвычайно высокая пластичность, выражающаяся в приспособляемости к разнообразным условиям существования. Диатомовые заселили как морские, так и континентальные воды, населяют почвы и другие увлажненные места. За время позднего мела в течение всего кайнозоя они достигли исключительно высокого разнообразия, это явно развивающаяся группа без признаков вымирания или упадка.

Известно несколько систем диатомовых водорослей. Почти все они основаны на морфологических и структурных особенностях кремневого панциря клетки. Оказались непригодными классификации, в



которых пытались основываться на строении протопласта и на типе жизненных форм, в частности, на наличии или отсутствии колониальности.

Впервые Кютцинг (Kützling, 1844) в своей классификации диатомовых водорослей исходил из морфологических особенностей панциря и его структуры. Его система касалась только ныне живущих диатомей, которых он подразделил на три трибы. 1. *Diatomeae striatae*, 2. *D. vittatae*, 3. *D. areolatae*. В последующие годы усилия специалистов были направлены на объединение в системах форм ныне живущих и ископаемых. Один из известных знатоков диатомовых второй половины XIX в. Л. Грунов (Grunow, 1862) предложил разделить все известные виды на две группы. 1. С радикальным расположением структуры на створке. 2. С билатеральным расположением. Дальнейшее развитие эта классификация получила в работах 1880—1885 гг. крупнейшего ботаника прошлого века г. Ван Херка, который принял деление на два класса, объединяющих формы с радиальной и билатеральной структурой. Наиболее естественной системой с учетом ископаемых видов была классификация Шютта (Schütt, 1896). Он первый начал рассматривать диатомовые в ранге особого отдела низших растений с двумя классами центрических (*Centricae*) и пеннатных (*Pennatae*) форм. Впоследствии наиболее существенный вклад в систему Шютта внес Хустедт (Hustedt, 1927—1960). В отличие от Шютта, Хустедт в отделе *Bacillariophyta* выделил один класс *Diatomatae* с двумя порядками: *Centrales* и *Pennales*. Для своего времени система Шютта—Хустедта была весьма прогрессивной и просуществовала практически до наших дней (Диатомовый анализ, 1949—1950; Основы палеонтологии, 1963). В этой системе более или менее выдержан филогенетический принцип.

Деление диатомовых на два класса до сих пор принимается большинством специалистов. В практике диатомового анализа такая система очень удобна. Однако имеются сторонники объединения центрических и пеннатных диатомей в одну группу (Hendey, 1937; Диатомовые водоросли СССР, 1974).

Эти исследователи исходят из наличия общих признаков, присущих всем диатомовым (органонды и пигменты, продукты ассимиляции, жизненные формы и т.д.).

Росс и Симс (Ross, Sims, 1973) показали, что центрические и пеннатные формы почти незаметно переходят друг в друга, и поэтому они допускают возможность отказа от традиционного деления диатомей на две группы. Ими было высказано предположение, что от центрических "*Eorodiscaceae*" могли произойти в процессе эволюции пеннатные формы, так как в них совмещаются черты обеих групп.

Наиболее решительную позицию в пользу сохранения в системе двух групп — *Centrales* и *Pennales* (порядков) занимает Симонсен (Simonsen, 1972, 1979). Основное различие между ними он видит в том, что у центрических диатомей ауксоспоры образуются в процессе оогамии, тогда как у пеннатных диатомей типичный оогамный процесс неизвестен. Касаясь морфологических различий, Симонсен указывает, что у *Centrales* центром створки является "точка", а

у Pennales — "линия", что и определяет специфику строения их панциря. К сказанному выше относительно необходимости сохранения классов Centricae и Pennatae следует добавить, что эволюция этих групп идет независимо и в разных направлениях и в каждом из них имеются высокоспециализированные порядки и семейства. Система Симонсена, опубликованная в первом варианте в 1972 г., претерпела впоследствии существенные изменения в результате новых представлений о структуре панциря, полученных в сканирующем электронном микроскопе. Возможность такого изучения панциря определила новый и весьма прогрессивный этап по пути установления более естественной классификации. Начиная с 1970 г. во многих странах, и в том числе в СССР, ведутся обширные исследования такого направления, в результате чего удалось понять значение некоторых элементов структуры и показать их значение при характеристике семейств (Hasle, 1972; Ross, Sims, 1973).

В новой системе Симонсена (Simonsen, 1979) широко используются данные электронной микроскопии.

Симонсен постарался включить в систему не только современные виды, но и многие ископаемые. Ее отличает очевидное стремление автора к установлению филогенетических связей между отдельными крупными таксонами.

Однако систему Симонсена нельзя назвать полностью естественной. Серьезные возражения вызывает точка зрения Симонсена на Thalassiosiraceae, как на первичных диатомовых. Достоверный ископаемый материал показывает возникновение этого семейства значительно позднее, чем представителей семейства Melosiraceae (Jousé, 1978). По нашему мнению, первичные формы следует искать среди наиболее древних меловых (юрских?) форм.

В этой системе Симонсена диатомовые отнесены к классу Bacillariophyceae с двумя порядками (order) — Centrales и Pennales, в отличие от широко признанного взгляда на диатомовые водоросли, как на самостоятельный отдел или тип. В порядке Centrales Симонсен различает три подпорядка (Suborder) Coscinodiscineae, Rhizosoleniineae, Biddulphiineae, в порядке Pennales — два подпорядка Araphidineae и Raphidineae.

Центрические диатомеи объединены в 12 семейств, в том числе в одно семейство целиком вымершее, среди пеннатных диатомей различаются 9 семейств. Большую группу сомнительных родов (incertae sedis) Симонсен не включил в свою систему, но выделил их в особую группу.

### КОККОЛИТОФОРИДЫ (Coccolithophorales)

Известковый нанопланктон — весьма разнородная группа организмов, имеющих карбонатный панцирь или скелетные элементы, с размерами особей, не превышающими 50 мкм. К этой группе условно относят ряд морфологических типов нанофоссилий — остатков организмов, которые к настоящему времени вымерли, а их реконструкция и таксономические положения гипотетичны. Обычно такие сходные мор-

фологически остатки объединяются в семейства, например, Nannopsonidae, Sphenolithaceae, Fasciculithaceae и даже такое обширное, как Discoasteraceae. Принадлежность этих семейств к таксонам более высокого порядка совершенно не ясна.

Основную, самую разнообразную и многочисленную группу нанопланктонных организмов представляют кокколитофориды, обитающие и ныне в морях и океанах и уступающие по биомассе, вероятно, только диатомовым водорослям. Наличие жгутиков у этих одноклеточных побудило Дефляндра в (*Traite de Zoologie*, 1952) считать их простейшими животными, объединяемыми в класс *Coccolithophorides*, типа жгутиковых. Однако наличие хроматофоров свидетельствует о принадлежности их к водорослям. В этом сходится подавляющее большинство современных исследователей, относящих их к порядку *Coccolithophorales* — кокколитовые. В отношении принадлежности кокколитофорид к более высоким таксонам мнения различных исследователей несколько расходятся. Советские неонтологи рассматривают порядок кокколитовых в составе класса *Chrysomonadinae* типа *Flagellatae* (Курсанов и др., 1953). Отечественные палеонтологи относят их минеральные остатки — кокколиты — к тому же классу, но в составе типа *Chrysophyta* (Маслов в *Основах палеонтологии*, 1963; Шуменко, 1976). Сходных взглядов придерживались и зарубежные исследователи, однако в последние годы был выделен новый класс *Naptophyceae* (Parke, Dixon, 1964), а затем и тип (отдел) *Naptophyta* (Hoek, 1978), куда включен порядок *Coccolithophorales*. Таким образом, по вопросу принадлежности к высшим таксонам намечается сближение взглядов неонтологов и палеонтологов (Okada, McIntyre, 1977; Romein, 1979). В отношении таксономии на уровне семейств и особенно родов первоначально при сопоставлении живущих и вымерших кокколитофорид возникали трудности. Неонтологи используют в качестве таксономических такие признаки, как форма коккосферы, наличие и характер "ротового" углубления, способ распределения кокколитов на поверхности клетки, диморфизм их и т.д. Все эти признаки в подавляющем большинстве случаев при изучении ископаемых остатков, представленных изолированными кокколитами, не могут быть использованы. Палеонтолог обычно может учитывать лишь особенности формы и ультраструктуры кокколитов, иногда прослеживая вариации и развитие этих признаков во времени. На первых порах эти трудности побудили Дефляндра предложить для ископаемых остатков кокколитофорид и других нанофоссилий формальную классификацию, в которой "когорта" соответствовала семейству, "манипула" — роду, "центурия" — виду. Кроме того, по характеру угасания в скрещенных николях поляризационного микроскопа Дефляндер разделил известковых нанофоссилий на две группы (отряды): гелиолитов с радиально-лучистым расположением кристаллитов (крестообразное погасание) и ортолитов с мозаичным или блоковым угасанием. Однако успехи в изучении кокколитофорид вообще и ультраструктуры кокколитов в частности как рецентных, так и вымерших таксонов позволили использовать большинство семейств, выделяемых неонтологами. За исключением деления на гелиолиты и ортолиты, таксономическая система Дефляндра не прижилась.

При определении семейства по изолированным кокколитах прежде всего принимается во внимание их форма (одинарные, двойные, со стержнем, без стержня, перфорированные, неперфорированные и т.д.), характер краевого ободка и в меньшей степени основные черты строения центрального поля. Для выделения таксонов в ранге рода главным признаком можно считать структуру центрального поля. Значительные успехи в изучении группы в последние годы связаны с применением методов электронной микроскопии как просвечивающей (трансмиссионной), так и растровой (сканирующей). Трансмиссионная электронная микроскопия (в варианте реплик) сыграла решающую роль в изучении микроструктуры кокколитов. На основании ее использования была выделена масса новых таксонов (среди меловых родов, например, около половины существующих).

Усовершенствование сканирующих микроскопов, использующих не проходящие, а отражающие от объекта и вторичные электроны, позволило значительно упростить методику подготовки образцов, что вместе с высокой степенью стереоскопичности обеспечило наибольшую эффективность этого метода.

## ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Уместить составленный в традиционной форме обзор основных таксонов (рангом от семейства или порядка) растений в небольшом разделе и при этом основательно проанализировать степень их изученности невозможно. Такой обзор превратился бы в фрагментарный и формальный перечень отдельных систем и наблюдающихся между ними расхождений. Не излагая различные законченные системы, содержащиеся в сводках, справочниках или учебниках, можно попытаться проанализировать существующие подходы к выделению высших таксонов с точки зрения как конкретных таксономических признаков (их список постоянно меняется), так и некоторых общих принципов. Последние регулируют обращение с признаками, разграничение таксонов, выявление их филогенетических связей. Попытка такого анализа и сделана ниже. При этом отпала необходимость во множестве ссылок на литературу, поскольку каждый раз пришлось бы ссылаться на одни и те же сводные работы. Вместо этих повторяющихся ссылок лучше разом указать на те работы последних десятилетий, где палеоботанические данные используются для построения системы растений в большей мере, чем в других (Жизнь растений, 1978; Кронквист и др., 1966; Мейен, 1982, 1984; Основы палеонтологии, 1963а, 1963б; Andrews et al., 1970; Bierhorst, 1971; Boureau, 1964, 1967; Dennfer et al., 1978; Flügel, 1977; Gothan, Weyland, 1973; Meyen, 1978, 1984; Němejc, 1959—1975; Sporne, 1965; Taylor, 1981; Zimmermann, 1959).

Все современные высшие растения делятся на две группы по обладанию в жизненном цикле гаметофита, на котором развивается ("паразитирует") спорофит (моховидные), или спорофита (все остальные группы). К сожалению, у наиболее примитивных высших растений спора и девона жизненный цикл, в частности строение гаметофита,

неизвестен. Правда, высказывалось предположение, что у девонских риний были васкуляризованные гаметофиты. В любом случае пока нельзя указать соотношение гаметофитов и спорофитов и признаки гаметофитов у подавляющего большинства древнейших растений.

### МОХОВИДНЫЕ

Для выделения высших таксонов моховидных и выявления происхождения всей группы особенно важно знать в деталях строение гаметаангиев и спораангиев, но именно эти признаки редко доступны палеоботанику. Поэтому ископаемые моховидные пока не привлекаются к обсуждению системы высших таксонов, хотя они и дают указания на направление эволюции некоторых важных признаков и филогенетическую преэмергенность отдельных таксонов. Так, древнейшие печеночники девона имеют талломный облик, из чего можно заключить о вторичности листостебельных форм печеночников. Мхи порядка *Protosphagnales* (пермь) по клеточному строению листа настолько сходны с бревеными мхами, что самостоятельность самого этого порядка нуждается в подтверждении.

### ПРОПТЕРИДОФИТЫ

Характеристика и классификация этих растений, рассматриваемых в ранге отдела, подробно разобраны в специальных обзорах (Мейен, 1978а, 1978б, 1984). Там же обоснован и выбор названия *Propteridophyta* вместо обычно принимающихся названий *Psilophyta* и *Phyniophyta*. В литературе широко распространено признание самостоятельности риниевых и зостерофилловых проптеридофитов, рассматриваемых как независимые отделы (*Rhyniophyta* и *Zosterophyllophyta*). Однако существование переходных форм между ними и общность многих важных признаков делает разумным принятие одного отдела и понижение ранга обеих групп до класса (*Rhyniopsida* и *Zosterophyllopsida*). Система порядков и семейств, а также общий анализ изученности проптеридофитов рассмотрены в упомянутых обзорах.

### ПТЕРИДОФИТЫ

Группа птеридофитов (*Pteridophyta*, папоротниковидные) фигурирует во многих системах прошлого и начала нынешнего веков. В них она обычно объединяет всех "тайнобрачных" с доминирующим спорофитом, а именно членистостебельных, плауновидных и папоротников. После общего признания независимой филогенетической связи этих трех групп с разными группами псилофитов от общего таксона *Pteridophyta* стали отказываться. Однако можно привести доводы и в пользу его сохранения. Таксоны наиболее высокого ранга нередко рассматриваются не как филогенетические ветви (клады), а как уровни (грады) морфолого-анатомической и физиологической специализации. Указанные три группы отличаются от проптеридофитов появлением корней, вторичных тканей, листовых пластинок и другими признаками. Приходится учитывать и наличие форм с трансгрессирующими признаками

разных групп. Так, девоиский *Estinnophyton* совмещает черты плауновидных и членистостебельных. По некоторым признакам бовманитовые (=сфенофилловые), обычно включаемые в членистостебельные, ближе к плауновидным, чем к несомненным членистостебельным.

Безотносительно к принятию одного отдела *Pteridophyta* или нескольких отделов, в сумме соответствующих ему, приходится сталкиваться с таксонами, переходными от проптеридофитов. Так, тримерофитовые (иногда трактуются как отдел; в других системах они имеют ранг класса или порядка) по правильному филлотаксису (*Pertica*) и концентрации спорангиев на специализированных ветвях ближе к примитивным папоротникам, чем к проптеридофитам. *Asteroxylon* соединяет проптеридофиты с плауновидными. Порядок *Varinophytales* совмещает признаки зостерофилловых и плауновидных.

Все птеридофиты можно разделить на три группы, а именно плауновидных, членистостебельных и папоротников. Им можно придать ранг классов. Ранг и систематическое положение барнофитовых нуждается в уточнении. Возможно, они составят четвертый класс птеридофитов.

### Плауновидные

Класс плауновидных (*Lycopsidea*) обычно делят на две главные группы по двум ведущим признакам — присутствию или отсутствию лигулы и гомо- или гетероспоровости. До последнего времени все безлигульные плауновидные считались гомоспоровыми, а все лигульные — гетероспоровыми. Недавно обнаружилось, что гомоспоровый род *Leclercqia* (средний девон) имел лигулу (Grierson, Bonamo, 1979). По данным М. Фэрон-Демаре, к плауновидным типа *Leclercqia*, видимо, принадлежит *Protolopododendron*, часто выделяемый в порядок *Protolopododendrales*. Таким образом, среди древнейших плауновидных безлигульными пока можно считать только *Asteroxylon*, *Barragwanathia*, *Drepanophycus* и близкие к ним роды.

Трудности в классификации ископаемых плауновидных отчасти связаны с тем, что в основу одних семейств и даже порядков были первоначально положены роды, выделенные по стерильным частям и даже просто по отпечаткам коры (*Lepidodendrales*, *Sigillariaceae* и др.), а другие таксоны выделялись по фертильным побегам или изолированным стробилам (например, *Lepidocarpaceae*). Поэтому было предложено унифицировать систему плауновидных (как и других ископаемых высших растений), взяв за основу органы размножения и соответствующие им роды (Meyen, 1978). Например, вместо *Lepidodendrales* был введен порядок *Lepidostrobales*. Помимо этих таксонов нужны и надродовые паратаксоны (формальные группы типа турм, субтурм и т.д.) для систематизации родов неопределенного систематического положения.

### Членистостебельные

Членистостебельные, понимаемые здесь в ранге класса (*Equisetopsida*, *Arthropsidea*, *Sphenopsida*), некоторое время назад уверенно разделялись на четыре группы (обычно в ранге порядка): протоартикуляты, сфенофилловые, каламитовые и хвощевые. Первая группа соединяла

членистостебельных с псилофитами. С тех пор выяснилось, что один из родов протоартикулят (*Calamophyton*) принадлежит кладоксилеевым, к которым, видимо, относится и второй род (*Huenia*). Тем не менее остается возможность того, что *Calamophyton* и *Huenia* действительно родственны ранним членистостебельным, хотя и не входят в *Equisetopsida*.

С обоснованием и названием порядков *Sphenophyllales* и *Calamitales* сложилась та же ситуация, что и с плауновидными. Род *Sphenophyllum* установлен для стерильных облиственных побегов, ассоциирующих с разными стробилами, а род *Calamites* и вовсе установлен для сердцевинных отливов. При этом типовой вид *C. radiatus* Brongn., узаконенный международным кодексом, не попадает в семейство *Calamitaceae* в общепринятом понимании. Разумно основывать систему членистостебельных на родах, установленных по фертильным частям. Тогда членистостебельные разделятся на два подкласса, из которых один (*Bowmanitidae*) будет соответствовать прежним сфенофиллам, а другой (*Equisetidae*) — остальным членистостебельным. Подкласс *Equisetidae* естественно разделится на два порядка. В один войдут древовидные формы (среди них встречаются и вторично травянистые растения) со стробилами, имеющими стерильные брактей (порядок *Calamostachyales*). У форм порядка *Equisetales* брактей нет, а по-разному устроенные спорангиофоры собраны в фертильные зоны или терминальные стробилы. Соответственно выделяются семейства (*Equisetaceae*, *Tchernoviaceae*, *Gondwanostachyaceae*, *Echinostachyaceae*, *Manchurostachyaceae*, *Notocalamitaceae*).

Для форм-родов, в частности тех, которые установлены по вегетативным побегам и ассоциируют с разными фруктификациями, необходимо установление надродовых паратаксонов. В такой роли могут выступать ранее использовавшиеся семейства *Phyllothesaceae* (облиственные побеги с листовыми влагалищами), *Schizoneuraceae* (имеются "солистья"), *Calamitaceae* (различные сердцевинные отливы) и др.

### Папоротники

В систематике папоротников, как и в одной другой группе высших растений, низка стабильность высших таксонов, начиная от классов (если папоротники в целом возводятся в ранг отдела) и до подсемейств. В последних системах современных папоротников выделяется множество семейств, группируемых в порядки, которые лишь отчасти соответствуют семействам более ранних систем. Распределение родов по этим семействам сильно меняется от одной системы к другой. Этот калейдоскоп надродовых таксонов возникает из-за того, что признаки, служащие для обоснования подсемейств, семейств и порядков, плохо коррелируют друг с другом. Поэтому одни и те же признаки можно комбинировать по-разному. Попытки стабилизировать систему обращением к филогенетическим гипотезам ничего не дают, поскольку таксономические разногласия просто переносятся на филогенетические построения. Палеоботанические данные здесь мало помогают, так как на ископаемом материале невозможно проследить многие из тех признаков, которым в систематике современных папоротников придается высокий вес (строение чешуй на корневищах, строение гаметофита, присутствие

хлорофилла в спорах и т.д.). Поэтому, кстати, палеоботаники не могут использовать предлагаемые системы из множества семейств и обычно не отходят от давно сложившейся (и нередко удерживаемой в учебниках) системы из немногих семейств. Соответственно выделяется и небольшое число порядков.

На систему таксонов папоротников в ранге выше семейства палеоботанические данные повлияли довольно сильно еще тогда, когда наиболее древние (палеозойские) роды были выделены в группу прапапоротников (*Primofilices*), в которую вошли протоптеридиевые, археоптериевые, кладоксилеевые и ценоптериды (зигоптериды) в ранге семейств или порядков. Более детальные исследования заставили изменить состав прапапоротников, а затем и вовсе отказаться от этого таксона. Протоптеридиновые и археоптериевые перешли в прогимноспермы (см. ниже). Обнаружились резкие отличия между кладоксилеевыми и зигоптеридами, а между зигоптеридами и лептоспорангиатными папоротниками нашлись переходные формы. С другой стороны, было обнаружено серьезное отличие осмундовых папоротников от прочих, ранее включавшихся в число лептоспорангиатных. Отчасти из-за этого само деление папоротников на эв- и лептоспорангиатные было упразднено.

В результате логика современной системы папоротников разветвляется следующим образом (ниже принято деление единого класса *Polypodiopsida* на порядки, но в литературе тем же таксонам порой придается более высокий ранг). Выделяются четыре вымерших порядка — *Cladoxylales*, *Ibykales* (= *Iridopteridales*), *Zygopteridales* и *Botryopteridales*. У первого порядка стебли со множеством осевых пучков, у остальных порядков стебли протостелические (сифоностелия известна у наиболее продвинутых ботриоптериевых). Ибиковые включают формы со стелой, звездчатой в поперечном сечении, отмечена мутовчатость в ветвлении, спороносные ветки примитивные, напоминающие таковые тримерофитовых. Возможно, что кладоксилеевые или ибиковые дали начало членистостебельным. Объем порядка *Zygopteridales* по сравнению с традиционным нужно уменьшить, оставив в нем только формы со спорангиями, имеющими многослойную стенку (семейства *Stauropteridaceae* и *Zygopteridaceae*). Еще в раннем карбоне появились папоротники, первоначально включающиеся в число зигоптеридиновых. Это семейства *Botryopteridaceae*, *Sermapyaceae*, *Tedeaceae* и *Psalixochlaenaceae*, у которых сохраняется свойственное типичным зигоптеридиновым строение осей, черешков и воздушных корней, но спорангии с однослойной стенкой и примитивным кольцом (или соответствующей ему функционально группой клеток). Эти папоротники, заслуживающие выделения в особый порядок *Botryopteridales*, иногда прямо помещаются в число "настоящих" папоротников (Taylor, 1981). По-видимому, от них независимо произошли разные семейства порядка *Polypodiales*, который может оказаться полифилетичным.

Среди "прапапоротников" выделялись также семейства и подсемейства по изолированным стеблям, филлофорам и черешкам (*Anachoropteridaceae*, *Etapteridaceae*, *Tubicaulidaceae*, *Clepsidropsidaceae*), которые можно считать надродовыми паратаксонами для соответствующих дисперсных частей.



У примитивных папоротников часто наблюдается сложная комбинация ведущих таксономических признаков. Иногда трудно сказать, связано ли это с филогенетическими переходами между таксонами или просто с параллелизмом. Скажем есть основания думать, что такие свойственные глейхениевым признаки, как группировка спорангиев в сорусы и поперечное кольцо, независимо возникали и у других папоротников, связанных с глейхениевыми лишь отдаленным родством. Вообще явления параллелизма, с полной очевидностью проявляющиеся у папоротников, не проанализированы систематически на материале всей группы и поэтому плохо учитываются в систематике.

В отношении таксономических вопросов, связанных с мараттиевыми, марсилиевыми и сальвиниевыми, палеоботанические материалы имеют второстепенное значение. Ясно, что мараттиевые появились еще в карбоне, возможно, их предками были зигоптеридиновые. Происхождение марсилиевых и сальвиниевых неизвестно, об их соотношении с другими папоротниками можно судить только по современным формам. То же можно сказать об офеоглоссовых, которые, может быть, филогенетически ближе не к папоротникам, а к прогимноспермам.

### ПРОГИМНОСПЕРМЫ

К открытию прогимноспермов привело не обнаружение ранее неизвестных родов, а лишь установление прижизненной связи давно известных частей, помещавшихся в виде разных форм-родов в разные части системы. Род *Archaeopteris* помещался в гетероспоровые прапапоротники, а род *Callixylon* — в голосеменные (*Cordaitales*). Только в 1960 г. Бек (Beck, 1960) установил, что это — разные части одних и тех же растений. В дальнейшем в прогимноспермы перешли протоптеридиновые (ранее считались наиболее примитивными прапапоротниками) и протопитиевые (их стволы относили к *Cordaitales*). Мнения о месте прогимноспермов в системе высших растений расходятся. Большинство палеоботаников, непосредственно исследующих эти растения, считают их особым классом *Progymnospermopsida*.

Филогенетически прогимноспермы связаны с тримерофитовыми проптеридофитами, от которых, видимо, произошли и папоротники. Поэтому с кладистической точки зрения прогимноспермы не должны объединяться с папоротниками. Если подходить к таксонам высшего ранга как к уровням морфолого-анатомической и физиологической организации, то объединять с папоротниками наиболее развитых прогимноспермов едва ли целесообразно, поскольку по всему комплексу признаков, кроме наличия семезачатков, они сопоставимы с голосеменными. При этом приобретение семян, по-видимому, не сопровождалось перестройкой вегетативной сферы и даже мужских фруктификаций. С этой точки зрения высшие прогимноспермы (*Archaeopteridales* и *Protopityales*) — типичная переходная группа. Интегрируя оба подхода (кладистический и уровневый), мы получаем возможность обособить прогимноспермов от папоротников. Правда, древнейшие прогимноспермы близки и к тримерофитам, и к примитивнейшим папоротникам. Тут разделение трех групп неизбежно условно. Скажем, принимается, что формы с вторичной древесиной следует относить к прогимноспермам, хотя род

*Reinmannia*, близкий по комплексу признаков к протоптеридиевым, не имеет вторичной древесины. Признаки прогимноспермов и зигоптеридиевых совмещаются у рода *Rhacophyton*, иногда выделяемого в особый порядок и даже класс.

Подразделение прогимноспермов на три порядка не вызывает трудностей (Вопано, 1975; Beck, 1976), если удастся связать стерильные и фертильные части и изучить анатомию осей. Сложнее дело обстоит с номенклатурой. Неясно, какое из двух названий (*Protopteridiales* или *Aneuphorphytales*) следует принять для порядка, объединяющего протостелических прогимноспермов. Неудачно и название порядка *Archaeopteridiales*, так как вполне вероятно, что вайи форм-рода *Archaeopteris* принадлежали как прогимноспермам, так и наиболее примитивным голосеменным. Порядок *Protopytales* остается плохо изученным.

Бек показал, что потомками прогимноспермов можно считать порядок *Noeggerathiales* (его ошибочно сближали с членистостебельными). С кладистической точки зрения этот порядок также можно включать в класс *Gymnospermopsida*.

### ГОЛОСЕМЕННЫЕ

Исследования последних 10—15 лет привели к существенным изменениям во взглядах на систему и филогению голосеменных. В большинстве предлагавшихся до этого систем голосеменные рассматриваются как особый класс (*Gymnospermae*, *Gymnospermopsida*, *Pinopsida*) или отдел (*Pinophyta*). Если в основу выделения отделов класть репродуктивную стратегию растений, то можно считать голосеменные особым отделом, к чему сейчас склоняется большинство систематиков. Далее голосеменные можно делить на классы. Традиционно голосеменные делятся на филлоспермиды и стахиоспермиды. Первые включают птеридоспермы (их иногда считают третьей основной группой), цикадовые и беннеттитовые, вторые — кордаитовые, хвойные и гинкговые. Особняком помещаются покровосеменные (гнетовые, эфедровые и вельвичиевые). Положение палеозойских гондванских глоссоптерид и мезозойских лептостробиовых в этой системе оставалось неопределенным. Позже были обнаружены карбоновые каллистофитовые, у которых весьма своеобразно сочетаются признаки филлоспермид (расположение семян на вайях) и стахиоспермид (мешковая пыльца, платиспермические семена и др.) В целом группировка порядков голосеменных в классы получалась искусственной, поэтому появилась тенденция повышать ранг таксонов; прежние порядки (хвойные, гинкговые, лептостробиовые и др.) стали рассматриваться как классы. Еще раньше высказывались мнения, что голосемянность возникала в эволюции высших растений неоднократно, поэтому голосеменные — полифилетическая группа растений.

Между тем поступавшие новые данные по ископаемым голосеменным не только разрушали сложившуюся систему голосеменных, но и давали возможность для построения иной системы. Были обнаружены роды, связывавшие ранее известные семейства и порядки в иные группы, чем представлялось ранее. Обнаружились связи между раннекаменноугольными каламопитиевыми (*Calamopityales*) и средне-позднекаменноугольными каллистофитовыми (*Callistophytales*). Последние оказа-

лись связанными с пермскими и триасовыми пельтаспермовыми (*Peltaspermaeae*), а эти — с мезозойскими гинкговыми и лептострбовыми. Перечисленные порядки сложились в единую естественную группу, которая заслуживала выделения в особый класс — *Ginkgopsida* (Мейен, 1982; Meyen, 1984). К *Ginkgopsida* оказалось возможным отнести и гондванские глоссоптериды (*Arberiales*), и пентокснлеевые (*Pentoxylales*).

Анализ класса *Ginkgopsida* ясно показал, что наиболее устойчивым признаком в их филогении был общий план строения семян, билатерально-симметричных, всего с двумя проводящими пучками в интегументе. Это дает основание использовать тот же признак для систематизации остальных голосеменных, среди которых выделяются две целостные естественные группы, которым также можно придать ранг классов — *Cycadopsida* и *Pinopsida*. В классе *Cycadopsida* семена радиоспермические, первоначально (в порядке *Lagenostomales*) они размещались в радиально- или билатерально-симметричных купулах. Позже купула преобразилась во внешний интегумент. При этом формы с радиально-симметричными купулами дали начало радиоспермическим семенам с васкуляризованным нуцеллюсом, наблюдаемым в порядках *Trigonocarpaceae*, *Cycadales*, *Bennettitales*, *Gnetales* и *Welwitschiales*. Те из лагеностомовых, у которых купула была билатерально-симметричной, претерпели такой же процесс преобразования купулы во внешний интегумент, сохранивший билатеральную симметрию. Этот процесс завершился в классе *Pinopsida*, в составе которого можно различить порядки *Cordaitanthales* (= *Cordaitales*), *Pinales* (= *Coniferales*) и *Dicranophyllales*.

Приведенное подразделение голосеменных на три класса — *Ginkgopsida*, *Cycadopsida* и *Pinopsida* — хорошо согласуется с прочими признаками (см. подробнее: Мейен, 1982; Meyen, 1984).

Филогенетические отношения между порядками голосеменных достаточно хорошо устанавливаются только в классе *Ginkgopsida*. Правда, нуждается в более полном изучении родоначальный для этого класса порядок *Calamopityales*. Можно предполагать происхождение *Arberiales* от *Calamopityales*, но переходные формы между ними пока неизвестны. Уверенно прослеживается филогенетическая последовательность от *Calamopityales* через *Callistophytales* к *Peltaspermales*. Из *Peltaspermales* хорошо выводятся порядки *Ginkgoales*, *Leptostrobales* и *Caytoniales*. Пока плохо понятно происхождение *Pentoxylales*. Остается под вопросом принадлежность порядка *Ephedrales* к *Ginkgopsida*.

В классе *Cycadopsida* вполне можно говорить о происхождении *Trigonocarpaceae* от *Lagenostomales*. О том, что цикадовые филогенетически связаны с тригонокарповыми ("медуллезовыми"), говорится давно, однако до сих пор не найдено промежуточных форм между теми и другими, но и противоречащих фактов не получено. То же можно сказать о связи тригонокарповых и беннеттитовых. О происхождении гнетовых и вельвичиевых пока нельзя сказать ничего конкретного, хотя их принадлежность к *Cycadopsida* несомненна.

Переходных форм между *Lagenostomales* и наиболее примитивными *Pinopsida* мы пока не знаем. На первый взгляд между обеими группами — огромная филогенетическая дистанция. В самом деле, казалось бы, трудно сравнивать папоротниковидные листья, ветвящиеся семенные по-

беги с купулами и ветвящиеся микроспороклады лагеностомовых с простыми листьями и стробилоподобными фруктификациями *Pinopsida*. Однако более внимательное сравнение органов обеих групп показывает, что переход от одних к другим требует относительно простых преобразований, которые, правда, не входят в число модусов, традиционно допускаемых морфологией голосеменных. Так, по принятым модусам преобразования листья типа *Cordaitea* очень трудно вывести из папоротниковидных. Придется допускать длительную последовательную интеграцию перьев и перышек, переход от перистости высоких порядков к простоперистому листу и далее к простому листу сначала с перистым, а затем веерным жилкованием. В действительности преобразование могло быть существенно иным. Обращает на себя внимание поразительное сходство в анатомическом строении между листьями типа *Cordaitea* и черешками (а не листовыми пластинками) *Lagenostomales*. Вероятнее всего, листья кордаитантовых — это преобразованные черешки лагеностомовых, т.е. эти листья фактически являются филлодиями. Процесс филлодизации хорошо известен у покрытосеменных. Он вполне мог происходить и у голосеменных, причем не только при переходе от *Lagenostomales* к *Cordaitanthales*, но и в других классах. Тем же способом могли возникнуть листья *Cardiolepidaceae* (*Phylladoderma*), *Peltaspermaeae* (*Glossophyllum*), *Trichopityaceae*, *Ginkgoales* и *Leptostrobales* в классе *Ginkgopsida*, а также листья некоторых цикадовых, беннеттитов и других голосеменных.

Ветвистые семяножки наиболее примитивных кордаитантовых вполне сопоставимы с женскими вайями лагеностомовых, а стерильные чешуи пазушного комплекса *Cordaitanthus* — с катафиллами при основании листьев лагеностомовых. Возможно, что в ходе эволюции могла происходить передача признаков между фруктификациями разного пола. Тогда становится понятным сходство мужских и женских фруктификаций кордаитантовых.

Что касается соотношения порядков внутри класса *Pinopsida*, то здесь остается главным вопросом положение порядка *Dicranophyllales*. Его самостоятельность отстаивалась Ф. Немейцем (Němejce, 1968), но в большинстве систем голосеменных порядков *Dicranophyllales* отсутствует, а род *Dicranophyllum*, если и упоминается, то сближается с гинкговыми (так, кстати, считал и Немейц). Автором настоящей статьи получены данные, что к порядку *Dicranophyllales* можно относить, помимо *Dicranophyllum*, также верхнепалеозойские роды *Entsovia*, *Slivkovia* и *Mostotchkia*, очень близки к дикранофилловым *Zamiopteris* и листья типа *Lesleya delafondii* Zeiller (семейство *Trichopityaceae* сближалось с дикранофиллами ошибочно, оно принадлежит порядку *Peltaspermales*, Meyen, 1984). Уже из анализа распространения всех этих таксонов видно, что дикранофилловые появились в серпуховском веке раннего карбона и существовали почти до конца перми. Ясно, что эта группа эволюционировала независимо от кордаитантовых и хвойных, а появилась примерно вместе с кордаитантовыми и до возникновения хвойных. Обращает на себя внимание сходство дикранофилловых с примитивными хвойными (*Lebachiaceae*). Сейчас принято выводить хвойных из кордаитантовых. В пользу этого взгляда можно привести обширный круг наблюдений. Однако нельзя исключать и возможность того, что предками

хвойных были дикранофилловые. Древнейшие кордаитантовые, хвойные и дикранофилловые обнаруживают сходство по целому ряду признаков и, может быть, были близко родственными. Они могли образовывать единую группу, в которой по-разному комбинировались (и не имели высокого веса) именно те признаки, по которым в последующем разделились данные три порядка. Заметим, кстати, что вильчатые и дихотомически делящиеся листья дикранофилловых можно легко вывести из черешков протостелических лагеностомовых (типа *Heterangium*).

В литературе много обсуждался вопрос о таксономическом ранге и систематическом положении тиссовых. Широко известна и найдена многочисленных последователей точка зрения, что тиссовые не принадлежат к хвойным, а являются независимым таксоном того же ранга. Возможно и другое решение вопроса. В геологической летописи тиссовые появляются в позднем триасе, т.е. примерно одновременно с формированием современных семейств хвойных (сосновых, таксодиевых, араукариевых и подокарповых), а также вымершего семейства *Cheirolepidiaceae*. Если перечисленные семейства достаточно уверенно выводятся их вольциевых, то допустить происхождение тиссовых от вольциевых трудно. Т.М. Гаррис (Harris, 1976) предполагал, что тиссовые вполне могут быть выведены из лебахиевых, и современные данные о лебахиевых хорошо согласуются с этой точкой зрения. В частности, показано существование лебахиевых в конце поздней перми. В целом филогенетическое соотношение семейств хвойных получается примерно таким. Наиболее примитивные лебахиевые дали начало буриадиевым и вскоре — примитивным вольциевым (типа *Walchiostrobus*), а несколько позже — тиссовым. Потомки вольциевых уже перечислялись выше. Потомками таксодиевых можно считать кипарисовых и сциадопитиевых. Выделяемое иногда мезозойское семейство *Cycadocarpidiaceae* (= *Podocarpaceae*) едва ли заслуживает самостоятельности, входящие в него роды можно отнести к *Voltziaceae*. Пока остается неясным систематическое положение палисиевых, органы размножения которых изучены недостаточно.

#### ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ

Изучение ископаемых покрытосеменных в последние 10—15 лет привело к интереснейшим результатам. Были получены убедительные свидетельства, что покрытосеменные появились в начале мела и, судя по палинологическим данным и остаткам листьев, имеют монофилетическое происхождение. В разрезе от баррема (по пыльце) и апта (по остаткам листьев) до сеномана можно видеть последовательное становление основных морфологических типов пыльцы и листьев. Не подтвердилась предполагавшаяся принадлежность древнейших покрытосеменных к дожившим до наших дней родам и семействам, и даже сближение с современными порядками нижнемеловых родов остается гипотетическим. Очевидно, правы были те исследователи, которые указывали на принадлежность древнейших покрытосеменных к давно вымершим порядкам и даже подклассам. Более того, неясно, осмыслено ли деление покрытосеменных баррема и апта на классы *Liliopsida* (однодольные) и *Magnoliopsida* (двудольные).

Любопытно, что палеоботаники, изучающие древнейших покрытосе-

менных, не спешат с выделением вымерших надродовых таксонов. С учетом органов размножения пока выделено всего лишь одно вымершее семейство (*Priscaceae* Retallack et Dilcher) и ни одного порядка. Отчасти эта осторожность может быть оправдана тем, что введение новых надродовых таксонов влечет за собой необходимость пересмотра смежных таксонов, а с ними и всей системы покрытосеменных. Эта система сейчас покоится на устоявшемся кодексе примитивности и продвинутости признаков, который нуждается в серьезном переосмыслении. В частности, не подтверждается примитивность обоеполых цветков. Древнейшие обоеполые цветки известны из относительно высоких горизонтов верхнего мела, а более древние фруктификации покрытосеменных однополые. По-видимому, наиболее примитивные фруктификации были однополоыми — раздельно микроспорокладками и женскими соцветиями (соплодиями). Основание филогенетического дерева покрытосеменных надо так или иначе перерисовывать, причем это нельзя сделать, как это бывало раньше, путем перестановки в нем современных таксонов. В основание дерева должны быть помещены вымершие таксоны, связи которых с современными подклассами пока проблематичны.

Не менее проблематичным остается и происхождение покрытосеменных. Можно только утверждать, что их предками были какие-то представители *Cycadopsida* (Мейен, 1982; Мейен, 1984). Соответственно можно отвергнуть гипотезы о происхождении покрытосеменных от пельтаспермовых, арбериевых, кейтониевых или лептострбовых.

## ИСКОПАЕМЫЕ СПОРЫ И ПЫЛЬЦА

Специального кодекса палеоботанической номенклатуры, содержащего конкретно сформулированные правила и советы, которых следовало бы придерживаться при систематизации ископаемых дисперсных пыльцы и спор, не существует. Наиболее развернутая формулировка, относящаяся к ископаемым растительным остаткам, имеется в Международном кодексе ботанической номенклатуры, принятом на VIII Ботаническом конгрессе в Париже в 1954 г. (рус. пер., 1959). В нем для фрагментарных палеоботанических остатков предлагается два типа родовых таксонов — орган-род (*organo-genega*), от которого строится бинарное наименование вида ископаемого, родство которого с семейством естественной системы растений доказуемо, и форм-род (*forma-genega*), от которого также строится бинарное наименование вида ископаемого, родство которого с семейством естественной системы не доказуемо. Такие форм-роды систематизируются в формальные классификационные системы, основанные на морфологических признаках изучаемой группы ископаемых.

Последующие кодексы: Монреальский в 1959 г., Сизтлский в 1969 г. и Ленинградский в 1975 г. не внесли ничего нового, напротив, значительно сократили содержание советов относительно дисперсных ископаемых растительных остатков, оставив лишь определение родового таксона *forma-genus* для бинарного наименования видов, принадлежность которых на семейственном уровне к естествен-

ной системе не доказуема, но возможно восстановление связи с таксонами более высокого ранга.

Таксономическая единица "forma-genus", введенная в обиход еще в 1828 г. А. Броньяром, прочно вошла в палинологическую номенклатуру и до настоящего времени является основной границей всех существующих морфологических классификаций ископаемых пыльцы и спор. От наименования form-genus строится бинарное название вида, а форм-роды группируются в иерархически соподчиненные таксоны: субтурма (подгруппа), турма (группа), антeturма (надгруппа).

Зарубежными палиологами широко используется морфологическая система Потонье и Кремпа (Potonie, Kremp, 1955, 1956). В Советском Союзе большинство палиологов используют ту же систему или вариант ее, предложенный А.А. Любер (Палеопалинология, 1966) и дополненный данными отечественных исследователей. В этих классификационных системах за основу характеристики иерархически соподчиненных таксонов положено строение мест прорастания, положение их по отношению к полюсам пыльцы и спор, характер мест прорастания (щели, борозды, поры), особенности структуры оболочек в апертурных и внеапертурных частях пыльцы или спор, характер скульптуры, форма и очертание в различных плоскостях симметрии, наличие или отсутствие различных вздутий или отслоений отдельных этажей экзины. Все эти признаки являются основными при характеристике пыльцы и спор, относящихся к растениям современной флоры.

Палинологи, изучающие палинофлоры позднего кайнофита, в подавляющем большинстве используют естественную классификацию растений, относя виды дисперсных пыльцы и спор к тем или иным родам и семействам растений, известным в современной флоре, и соответственно к таксонам более высокого ранга. В тех случаях, когда появляются сомнения относительно филогенетической близости ископаемых к таксонам естественной системы, приходится прибегать к открытой номенклатуре.

При палинологических исследованиях мезозойских и палеозойских отложений приходится полностью переходить на морфологическую классификацию, за исключением тех случаев, когда удастся обнаружить в ископаемом состоянии спороношения или пыльники, не разобщенные с растениями-хозяевами. В таких случаях имеется возможность приблизиться к естественной системе, восстанавливая недостающие звенья в эволюции растительного мира.

Среди палиологов Советского Союза, занимающихся исследованием мезозойских палинофлор, существуют два направления; это изложено в известных работах "Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор" (1964) и "Палеопалинология" (1966). Часть палиологов широко использует морфологическое сходство ископаемых форм со спорами и пыльцой растений современной флоры и на этом основании в своих палинокомплексах оперируют таксонами естественной системы. Таким образом, в позднемезозойской палинофлоре частично определилась систематика спор для классов: Licopodinae (семейства Selaginellaceae, Licopodiaceae и др.); Filicales (семейства Hymenophyllaceae, Dicksoniaceae, Polypodiaceae, Gleicheniaceae, Schizaceae, Salviniaceae и др.).

Большим упущением со стороны палинологов, публикующих описания ископаемых спор и пыльцы, относимой ими к естественной системе растений, является отсутствие указаний на принадлежность их к таксонам формальной системы классификации, используемой во всем мире. Это в значительной степени облегчило бы использование материалов для обобщений и корреляции. Отнесение ископаемых пыльцы и спор к тому или иному таксону морфологической системы ни в коем случае не умаляет значения этого типа ископаемых для сильного восстановления реально существовавшего растительного мира, но в то же время предохраняет от внесения досадных огрехов в преждевременном утверждении принадлежности того или иного ископаемого объекта к родам, семействам или более высоким таксонам естественной системы.

Дело в том, что в настоящее время еще не имеется справочников, содержащих диагнозы и изображения всех видов пыльцы и спор современной флоры мира. В настоящее время такое многотомное издание только начато и возглавляется шведским палинологом Нильсоном (S. Nilsson). Палеопалинологам мира еще предстоит огромная работа по синонимизации ископаемых видов или более высоких таксонов с таксонами, известными в современной флоре.

Наиболее благоприятной для систематизации оказалась пыльца покрытосеменных позднего мезозоя и раннего кайнозоя. Прекрасная морфологическая выраженность основных признаков рода и более высоких таксонов (число, расположение строения апертур, форма, очертания, структура и скульптура экзины) позволила Томсону и Пфлюгу (Thomson, Pflüg, 1953; Pflüg, 1953) разработать морфологическую классификацию их, доведенную до вида. В настоящее время система Пфлюга, модернизированная и дополненная коллективом авторов (Goszani et al., 1967), широко используется в палинологии. Хорошо разработана морфологическая система большой совершенно особой группы пыльцы покрытосеменных типа *Projectoaperturites*, установленного Н.Д. Мчедlishvili в 1961 г.; детальная классификация здесь также доведена до видового ранга. Правда, связи этого типа пыльцы покрытосеменных с известными в современной и ископаемой флоре растениями пока не установлены. Пыльца покрытосеменных, систематика которой разработана Томсоном и Пфлюгом (*turmy Brevaхones* и *Londaxones*), в настоящее время подвергается морфологическим исследованиям с целью установления степени соответствия установленным таксонам — таксонам естественной системы; частично это удастся.

Наибольшие затруднения испытываются в систематике ископаемой пыльцы голосеменных, и в частности семейств *Pinaceae*, *Podocarpaceae*, *Cicadaceae*, *Ginkgoaceae*, так как у многих семейств пыльца имеет принципиально сходное строение (мешкоподобные выросты, скульптурные особенности, ребристость и т.д.). Поэтому систематика ископаемой пыльцы голосеменных даже из молодых (верхнепалеогеновых) отложений еще находится в недоработанном состоянии.

Все эти затруднения, сопутствующие, видимо, исследованиям большинства палеоботаников, имеющих дело с дисперсными растительными остатками, должны разрешиться при условии четкой до-



кументации ископаемых и концентрации имеющихся в литературе описаний таксонов в единых справочниках — синопсисах. Основой подобных синопсисов может служить трехтомный синопсис Потонье (Potonie, 1956, 1960, 1966), в котором сконцентрированы диагнозы огромного числа ископаемых видов пыльцы и спор. В СССР имеется чрезвычайно большое число работ, содержащих описания ископаемых видов, но эти описания рассеяны в различных изданиях и необходима их концентрация. Без создания подобного синопсиса определение объема установленных родов и более высоких таксонов, а также составление синонимии невозможны, а следовательно, невозможны и дальнейшие работы, связанные с обобщениями палеофлористического и стратиграфического порядка.

Два слова о новом и стремительно внедряющемся методе палинологических исследований тонких структур и деталей скульптуры при помощи электронной техники. Электроинно-микроскопические исследования, которые в настоящее время преобладают при изучении современных спор и пыльцы, постепенно внедряются в палеопалинологию. При исследовании с электронным трансмиссионным микроскопом вскрываются детали структуры оболочек, дополняющие сведения, имеющиеся у нас при наблюдении с иммерсионным объективом. В скором времени накопится материал по тонким деталям структуры и скульптуры оболочек, который в значительной степени откорректирует наши предположения о систематической близкости (или разобщенности) ископаемых объектов с таксонами естественной системы.

Однако параллельное развертывание применения усовершенствованной техники микроскопии не умаляет необходимости систематизации накопленного материала по исследованиям с применением обычной световой техники микроскопирования. Дальнейшее усовершенствование диагностики и установление ее слабых мест невозможны при хаотической разбросанности исходного материала.

## **НАЗВАНИЯ ТАКСОНОВ ГРУППЫ ТИПА В ЗООЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ**

Общезвестно, что система животного мира состоит из 15—20 высших подразделений — типов (Phylum, Embbranchment), группируемых в некоторое число более высоких категорий — подразделов, разделов, надразделов (высших разделов). Число типов и более высоких категорий различно по данным разных авторов. Однако если собрать все названия группы типа (т.е. всех перечисленных выше категорий, добавив сюда и подтипы), то получится солидный список названий, большинство которых мало известны и нуждаются в том или ином пояснении их содержания. Такую работу мы предприняли и предлагаем вниманию читателя списки этих названий с соответствующими пояснениями. Все названия группы типа были введены как описательные (за незначительными исключениями), однако некоторые из них фактически типифицированы названиями входящих в них родов, а некоторые, напротив, могут привести к путанице, так как созвучны наз-

ваниям родов, в них не входящих. К сожалению, установить автора и дату введения многих названий, а также автора и дату первого использования названия в группе типа для некоторых названий очень трудно; поэтому приходится подобные сведения опустить везде.

*Acantharhea* — название недавно установленного типа одноклеточных организмов, включающее единственный класс *Acantharia*.

*Acanthocephala*, *Acanthocephalaria*, *Acanthocephali* — нередко выделяемый тип или подтип с единственным классом, упоминаемым под одним из перечисленных названий. Русское название — скребни. Включает род *Acanthocephalus*.

*Acnidaria* — подтип или тип кишечнополостных животных. Включает только формы, лишенные стрекательных клеток. Другое название *Ctenophora*.

*Actinotrochariae* — название типа, куда включается единственный класс форонид (*Phoronida*). Включает название *Actinotrocha*, относящееся к сборной группе, основанной на личинках разных форонид.

*Actinotrochozoa* — название надтипа или подраздела, включающего только класс форонид. См. *Actinotrochariae*.

*Aculifera* — название подтипа моллюсков, равноценное *Amphineura*.

*Agmata* — название типа вымерших организмов неясного систематического положения. Включает род *Salterella*.

*Amoebophriaria* — название типа, установленного в начале XX в. для единственного рода простейших *Amoebophria*.

*Amphineura* — название подтипа моллюсков, включающего 2 класса панцирных (*Polyplacophora*, *Loricata*) и беспанцирных (*Aplacophora*). Не включает род *Amphineurus* (*Insecta* *Diptera*).

*Annelida*, *Annelides* — кольчатые черви. Название типа целомнических первичноротых животных, включающего классы архianneлид (*Archianneleida*), многощетинковых (*Polychaeta*), малощетинковых (*Oligochaeta*), пиявок (*Hirudinea*), а нередко также эхиурид (*Echiurida*) и некоторые другие классы. Не включает род *Annella* (*Coelenterata*).

*Antennata* — название подтипа членистоногих, включающего многоножек в широком смысле (*Chilopoda*, *Diplopoda*, *Pauropoda*, *Symphyla*) и насекомых (*Insecta*).

*Archaeata* — название типа или надтипа вымерших организмов неясного систематического положения. Включает археоциат (*Archaeocyatha*), репентакулитов (*Reserptaculita*) и некоторые другие группы. Не включает род *Archaea* (*Arachnoidea*).

*Archaeocyatha* — название типа вымерших организмов неясного систематического положения. Включает род *Archaeocyathus*.

*Arthropoda* — членистоногие. Общеизвестное название типа высших первичноротых животных.

*Articulata* — членистые. Название типа или надтипа, объединяющего членистоногих, кольчатых червей и некоторые более мелкие группы

первичнотрахейных (Onychophora), тихоходок (Tardigrada) и пятиусток (Linguatulida).

Ascetospora — недавно установленный тип одноклеточных организмозов, эквивалентный прежней группе Haplosporidia. В настоящее время делится на 2 класса Stellatosporea и Paramyxea.

Aschelminthes — первичнополостные, или круглые черви. Объем типа, по разным авторам, весьма различен, но всегда в состав типа включаются брюхоресничные (Gastrotricha) и нематоды (Nematoda). Другое название типа — Nemathelminthes.

Asterozoa — подтип иглокожих, включающий прежде всего классы морских звезд (Asteroidea) и офиур (Ophiuroidea). Включает род Asterias.

Bilateria — название раздела, включающего всех многоклеточных животных, кроме губок и кишечнополостных в самом широком смысле (т.е. Cnidaria и Stenophora).

Brachyata — название типа, эквивалентное Pogonophora. Не включает род Brachia (Insecta Lepidoptera).

Brachiopoda — плеченогие. Название типа и подтипа животных. Обычно тип делится на 2 или 3 класса. Включает родовое название. Brachiopus, номенклатурная пригодность которого сомнительна.

Branchiata — жабернодышащие. Название подтипа членистоногих, включающего один класс ракообразных (Crustacea), в последнее время разделяемый на 8—10 классов.

Branchiotremata — название типа вторичноротых животных, эквивалентное Hemichordata. Не включает род Branchiotrema (Chilopoda).

Bryozoa — мшанки. Название типа, иногда подтипа, животных. Обычно делится на 2—3 класса. Включает родовое название Bryozoon, номенклатурная пригодность которого спорна.

Calcichordata — название подтипа, предложенное для некоторых примитивных иглокожих, предположительно являющихся предками хордат.

Carpozoa — подтип иглокожих, охватывающий несколько вымерших классов с асимметричным телом.

Cephalochordata — подтип хордовых с единственным классом бесчерепных (Acrania).

Cephalorhyncha — недавно установленный тип первичнополостных червей, включающий классы киноринхов (Kinorhyncha), волосатиков (Nematomorpha, Gordiacea) и припулид (Priapulida). Не включает род Cephalorhynchus (Annelida).

Cerebrata — подтип хордовых, эквивалентный Vertebrata.

Cestoda, Cestodes — редко выделяемый тип или подтип плоских червей, включающий единственный класс, известный под одним из упомянутых выше названий. Не включает род Cestus (Stenophora).

Chaetognatha — щетинкочелюстные. Тип животных (часто относимый к вторичноротым с единственным классом того же названия). Не включает род Chaetognatha (Insecta Lepidoptera).

Chelicerata — хелицеровые. Подтип членистоногих или самостоятельный тип, включающий мечехвостов (Xiphosura), ракоскорпионов (Gigantostaca) и паукообразных (Arachnoidea).

*Cheliceromorpha* — подтип или тип членистоногих, включающий кроме хелицеровых (*Chelicerata*) еще и пантопод (*Pantopoda*).

*Chordata* — хордовые. Широко известный тип высших вторичноротых животных. Не включает род *Chordates* (*Insecta Lepidoptera*).

*Ciliata*, *Ciliophora* — подтип простейших или самостоятельный тип одноклеточных организмов. Русское название — ресничные, или инфузории. Не включает род *Ciliata* (*Pisces*).

*Cnidaria* — стрекающие. Тип или подтип кишечнополостных, включающий гидроидных (*Hydrozoa*), сцифоидных (*Scyphozoa*) и коралловые полипы (*Anthozoa*). Не включает роды *Cnide*, *Cnides* (*Insecta Coleoptera*), *Cnidon*, (*Nematoda*, *Pisces*).

*Chidospora*, *Cnidosporidia* — тип одноклеточных организмов (точнее, симпластических с многоклеточными спорами), включающий 2 класса — *Myxosporidia* и *Actinomyxidia*.

*Cochleophora* — подтип моллюсков, включающий классы лопатоногих (*Scaphopoda*, *Solenosconchia*), моноплакофор (*Monoplacophora*), брюхоногих (*Gastropoda*) и головоногих (*Cephalopoda*). Не включает род *Cochleophorus* (*Arachnoidea*).

*Coelenterata* — кишечнополостные. Тип или надтип низших многоклеточных животных. Включает (часто как подтипы) *Cnidaria* и *Ascnidaria* = *Stenophora*.

*Conchifera* — раковинные. Подтип моллюсков, включающий все классы, кроме двух объединяемых в подтип *Amphineura*.

*Crinozoa* — подтип иглокожих, объединяющий несколько классов (преимущественно вымерших), группирующихся вокруг класса морских лилий (*Crinoidea*). Не включает род *Crinon* — *Nematoda*).

*Crustacea* — иногда выделяемый тип или подтип членистоногих с единственным классом того же названия, в последнее время разделяемым на 8—10 классов.

*Stenophora*, *Stenophoraria* — тип или подтип кишечнополостных, эквивалентный *Ascnidaria* с единственным классом того же названия. Не включает род *Stenophora* (*Insecta Diptera*; *Arachnoidea*).

*Cyrtosoma* — недавно выделенный подтип моллюсков, эквивалентный *Cochleophora*, за вычетом лопатоногих (*Scaphopoda*, *Solenosconchia*). Не включает род *Cyrtosoma* (*Insecta Coleoptera*).

*Cytoidea* — подтип простейших, эквивалентный *Ciliata* и *Ciliophora*.

*Cytomorpha* — подтип простейших, эквивалентный *Plasmodroma*. Включает род *Cytomorpha*.

*Deuterostomia* — вторичноротые. Раздел многоклеточных животных, включающий полухордовых (*Hemichordata*), иглокожих (*Echinodermata*) и хордовых (*Chordata*), а иногда также щетинкочелюстных (*Chaetognatha*) и некоторые другие типы.

*Diasoma* — подтип моллюсков (установленный недавно), включающий лопатоногих (*Scaphopoda*, *Solenosconchia*), двустворчатых (*Bivalvia*) и небольшую группу вымерших форм (*Rostroconchia*), часто относимую к *Bivalvia*. Не включает род *Diasoma* (*Insecta Coleoptera*).

*Dicyemataria* — тип, включающий единственный класс *Dicyemida* или, кроме того, класс *Orthonectida* и тогда эквивалентный *Mesozoa*. Включает род *Dicyema*.

*Echinodermata* — иглокожие. Широко известный тип вторичноротых животных.

*Echinozoa* — подтип иглокожих, включающий морских ежей (*Echinoidea*), голотурий (*Holothurioidae*) и некоторые мелкие вымершие группы). Включает род *Echinus*.

*Echiura*, *Echiurida* — тип первичноротых целомических животных, состоящий из единственного класса того же наименования. Включает род *Echiurus*.

*Eleuterozoa* — подтип иглокожих, включает все классы свободноподвижных представителей типа. Не включает роды *Eleutheria*, *Eleutheris* (*Insecta Coleoptera*).

*Enantiozoa* — подраздел многоклеточных животных, охватывающий только губок (*Porifera*). Не включает род *Enantia* (*Insecta Lepidoptera*).

*Enterozoa* — подраздел многоклеточных животных, охватывающий все типы, кроме губок (*Porifera*). Включает родовое название *Enterion* — младший синоним названия *Lumbricus* (*Oligochaeta*).

*Entoprocta* — тип первичнополостных сидячих организмов, эквивалентный *Kamptozoa* и состоящий из единственного класса, упоминаемого под одним из этих двух названий.

*Euarchaeocyathi* — подтип археоциат, включающий классы *Regularis*, *Irregularis*.

*Filosa* — подтип саркодовых, включающий несколько мелких групп с нитевидными псевдоподиями. Не включает род *Filoda* (*Gastropoda*).

*Flagellata* — тип одноклеточных организмов, охватывающий, по одним авторам, и автотрофные и гетеротрофные формы, а по другим — только гетеротрофные. Русские названия — жгутиковые или жгутиконосцы.

*Foraminifera* — подтип саркодовых или отдельный тип одноклеточных организмов. Русское название — фораминиферы.

*Gephyrea* — ныне отброшенное название типа, включавшего ряд высших червей: эхиурид (*Echiurida*), сипункулид (*Sipunculida*), припулид (*Priapulida*) и некоторые другие группы. Не включает род *Gephyra* (*Insecta Lepidoptera*).

*Granuloreticulosa* — подтип саркодовых, включающий две небольшие и малоизученные группы.

*Harplzoa* — название подтипа, предложенное для группы, включающей проблематические остатки кембрийских организмов, предположительно относимых к иглокожим и выделенных в классы *Syamoidea* и *Cycloidea*.

*Heliozoa* — солнечники. Подтип саркодовых. По всей вероятности, искусственная группа.

*Hemichordata* — полухордовые. Тип вторичноротых животных, включающий классы кишечнодышащих (*Enteropneusta*) и крыложаберных (*Pterobranchia*); с последними часто сближают, а иногда и объединяют граптолитов (*Graptolitha*).

*Homalozoa* — подтип иглокожих, объединяющий классы *Homostelea*, *Homoistelea*, *Stylophora*, *Ctenocystoidea*.

**Hyolitha** — хиолиты. Вымершая группа животных, часто ввиду неясности систематического положения выделяемая в отдельный тип. Включает род *Hyolithes*.

**Kamptozoa** — название, эквивалентное *Entoprocta*.

**Labyrinthomorpha** — тип одноклеточных организмов, установленный для единственного рода *Labyrinthula* и потому не имеющий никакого отношения к роду *Labyrinthomorpha* (*Archaeoscyatha*).

**Lamellicristata** — недавно установленный подтип жгутиконосцев, объединяющий формы с пластинковидными кристами в митохондриях.

**Linguatularii, Linguatulida** — тип или подтип животных с расчлененным телом, иногда относимых к членистоногим. Другое название *Pentastomida*. Включает род *Linguatula*.

**Lobosa** — подтип саркодовых, включающий голых и раковинных амёб, а также многоядерные плазмодиальные формы.

**Lophophorata** — тип животных, объединяющий мшанок (*Bryozoa*), плеченогих (*Brachiopoda*) и форонид (*Phoronida*). Другое название — *Tentaculata*. Не включает род *Lophophorus* (*Aves*).

**Mandibulata** — подтип членистоногих, объединяющий ракообразных (*Crustacea*) и насекомых (*Insecta*).

**Mastigophora** — жгутиковые или жгутиконосцы. Название эквивалентно *Flagellata*. Не включает род *Mastigophora* (*Insecta Lepidoptera*).

**Mesozoa** — тип и раздел низших многоклеточных животных. Включает классы ортонектид (*Orthonectida*) и дикциемид (*Dicyemida*).

**Microspora, Microsporidia** — тип одноклеточных организмов. Русское название микроспоридии. Включает родовое название *Microsporidia*, номенклатурная пригодность которого спорна.

**Mollusca** — моллюски. Широко известный тип первичноротых целомических беспозвоночных.

**Molluscoidea** — название типа, эквивалентное *Tentaculata*.

**Nemathelminthes** — круглые черви. Название типа, эквивалентное *Aschelminthes*.

**Nemertarii, Nemertina, Nemertinea, Nemertini** — немертины. Название типа высокоорганизованных, но вместе с тем паренхиматозных червей. В составе типа выделяются 1 или 2 класса. Включает род *Nemertes*.

**Onychophora** — первичнотрахейные. Название типа или подтипа членистых животных, часто сближаемого или объединяемого с членистоногими. Составлен единственным классом того же названия.

**Opalinomorpha** — название типа одноклеточных многожгутиковых организмов. Включает род *Opalina*.

**Pararthropoda** — название типа, объединяющего первичнотрахейных (*Onychophora*), тихоходок (*Tardigrada*) и пятиусток (*Linguatulida*).

**Pelmatozoa** — название подтипа иглокожих, объединяющего прикрепленные формы.

**Peltophora** — подтип моллюсков, включающий оба класса подтипа *Amphinuera* и двустворчатых (*Bivalvia*). Не включает род *Peltophora* (*Insecta Hemiptera*).

Pentastomida — название, эквивалентное Linguatulida. Включает род Pentastomum.

Peripatarii — редкое название типа, эквивалентное Onychophora. Включает род Peripatus.

Petaloname — иногда выделяемый тип, включающий классы Rangeomorpha, Pteridiomorpha, Erniettomorpha — докембрийские организмы не очень ясного систематического положения.

Phoronida, Phoronioidea — тип, иногда подтип в типе Tentaculata, включающий небольшое число прикрепленных живущих в трубках животных.

Phagocytellozoa — тип и надраздел, установленный для рода Trichoplax. Название, эквивалентное Placozoa.

Placozoa — тип, установленный для рода Trichoplax. Название, эквивалентное Phagocytellozoa.

Plasmadroma — подтип простейших, включающий все классы одноклеточных организмов, кроме инфузорий (Ciliata).

Plathelminthes — плоские черви. Широко известный тип низших паренхиматозных червей.

Platodaria, Platodes — название, эквивалентное Plathelminthes.

Podaxonia — тип целомических животных, включающий мшанок (Bryozoa) и форонид (Phoronida). Не включает род Podaxon (Protozoa).

Pogonophora — тип расчлененных целомических червеобразных животных. Эквивалентное название Brachiata. Включает 1 или 2 класса. Не включает род Pogonophorus (Insecta Coleoptera).

Prochordata — название, эквивалентное Hemichordata.

Priapula, Priapulida — тип первичнополостных червей, включающий единственный класс того же названия. Включает род Priapulid.

Proboscifera — подтип членистоногих, включающий пантопод (Pantopoda) и некоторые неправильно реконструированные вымершие формы.

Prosopygia — тип, первоначально охватывавший форонид (Phoronida) и сипункулид (Sipunculida). Позже название стало употребляться только для сипункулид.

Protociliata — название, эквивалентное Opalinomorpha.

Protostomia — первичноротые. Раздел многоклеточных билатерально симметричных животных.

Protozoa — тип и подцарство животных, включающие одноклеточные и непосредственно связанные с ними формы. Включает родовое название Protozoon, номенклатурная пригодность которого сомнительна.

Protracheata — первичнотрахейные. Название эквивалентно Onychophora.

Protrochozoa — подраздел, объединяющий бесцеломных червей, у части которых имеется личинка — протрохула.

Radiata — подраздел, объединяющий радиально симметричных низших многоклеточных (т.е. кишечнотелостных в широком смысле) животных. Не включает род Radius (Gastropoda).

Radiolaria — подтип саркодовых. Русское название радиоля-

рии. Включает 2—3 класса. Не включает род *Radiolaria* (Insecta Hymenoptera).

*Rhizopoda* — название, эквивалентное *Sarcodina*. Не включает род *Rhizopa* (Crustacea).

*Rotatoria*, *Rotifeta* — коловратки. Тип первичнополостных червей, состоящий из одного класса того же названия. Включает родовое название *Rotifer*.

*Sagittaria* — редкое название щетинкочелюстных *Chaetognatha*. Включает род *Sagitta*.

*Salinellagia* — тип, установленный в начале XX в. для рода *Salinella*, существование которого впоследствии подтверждено не было.

*Sarcomastigophora* — тип, объединяющий саркодовых (*Sarcodina*) и жгутиконосцев (*Mastigophora*).

*Sipuncula*, *Sipunculida* → сипункулиды. Тип нерасчлененных целомических червей. Эквивалентное название *Prosorugia*. Включает род *Sipunculus*.

*Sphaeripararia* — тип, установленный в начале XX в. для рода *Echinospaerium*.

*Spongia*, *Spongiagia* — губки. Тип и подраздел самых низших многоклеточных животных. Включает 1—4 класса. Включает род *Spongia*.

*Sporezoa* — тип одноклеточных организмов. Ранее включал (в ранге подтипа) ряд паразитических групп (*Telosporidia*, *Cnidosporidia*, *Microsporidia*), ныне ограничен только первой группой и имеет эквивалентное название *Apicomplexa*. Включает 3 класса.

*Tardigrada* — тихоходки. Тип членистых животных, иногда объединяемый с членистоногими. Не включает род *Tardigradus* (*Mammalia*).

*Taxopoda* — подтип саркодовых, установленный для рода *Sticholonche*.

*Tentaculata* — щупальцевые. Тип, объединяющий мшанок (*Bryozoa*), плеченогих (*Brachiopoda*) и форонид (*Phoronida*).

*Tracheata* — трахейнодышащие. Подтип членистоногих, охватывающий многоножек в широком смысле (*Chilopoda*, *Diplopoda*, *Paucipoda*, *Symphyla*) и насекомых (*Insecta*), а иногда и первичнотрахейных (*Onychophora*). Включает род *Trachea*.

*Trilobita*, *Trilobitomorpha* — трилобитообразные. Подтип членистоногих, иногда самостоятельный тип, включающий трилобитов (*Trilobita*) и близкие к ним мелкие вымершие группы. Включает род *Trilobites*.

*Trochhelminthes* — тип или подтип червей, включающий коловраток (*Rotatoria*), гастротрих (*Gastrotricha*), киноринхов (*Kinorhyncha*) и приаулид (*Priapulida*).

*Trochozoa* — подраздел первичноротых животных, объединяющий типы, представители которых имеют трохофорную личинку. Включает род *Trochus*.

*Tubulicristata* — подтип жгутиконосцев, объединяющий формы с трубковидными кристами в митохондриях.

*Tunicata* — оболочники. Подтип хордовых, реже самостоятельный тип. Включает 3—5 классов.



Uniramia — недавно установленный тип, объединяющий первичнотрахейных (Onychophora) и членистоногих, обычно объединяемых в подтип Tracheata.

Urochordata — название подтипа хордовых, эквивалентное Tunicata.

Vermes — черви. Не признаваемый ныне искусственный тип, объединявший все червеобразные многоклеточные организмы.

Vermioidea, Vermoides — червеобразные. Название, примерно эквивалентное Tentaculata.

Vertebrata — позвоночные. Основной подтип типа хордовых.

Xenophiophora — подтип саркодовых, объединяющий живущие в трубках плазмодияльные многоядерные организмы.

### О ПРОБЛЕМАХ НОМЕНКЛАТУРЫ ВЫСШИХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ

Несколько лет назад на страницах Палеонтологического журнала появилась статья Б.Б. Родендорфа (1977), посвященная проблемам номенклатуры высших таксонов. Автор не только весьма известный советский палеонтолог и энтомолог, но и большой специалист по вопросам зоологической номенклатуры (он представлял СССР в Международной комиссии по зоологической номенклатуре). При палеонтологических исследованиях чаще возникает надобность в перестройке крупных таксонов и в связи с этим встает вопрос о выборе подходящих для них названий. Зоологов, особенно изучающих группы с детально разработанной устоявшейся системой (например, зоологов позвоночных), эти вопросы волнуют в гораздо меньшей степени, и в первую очередь интересуются ими те зоологи, которые изучают мало разработанные группы. Не случайно обстоятельная статья с анализом этой проблемы принадлежит крупнейшему специалисту по систематике нематод — Читвуду (Chitwood, 1958).

Действующий ныне Международный кодекс зоологической номенклатуры (1966) не регламентирует названия таксонов выше надсемейств; часто при этом говорят, что их и не надо регламентировать, поскольку таких названий мало и все они широко известны. На деле это совсем не так: их не регламентируют только потому, что это сделать очень трудно, не произведя серьезной ломки существующих традиций образования и употребления названий высших категорий. Однако рано или поздно это делать придется и лучше заблаговременно обсудить возможные способы регламентации номенклатуры высших категорий и возможные пути введения такой регламентации, с тем чтобы переход был бы наименее болезненным. При обсуждении номенклатуры высших категорий мы не считаем, однако, возможным касаться таких категорий, как царство или подцарство, прежде всего потому, что зоологическая номенклатура может быть распространена только на одно царство животных и два его подцарства (одноклеточных и многоклеточных). Для интересующихся отметим, что вопросы, связан-

ные с этими категориями, рассматриваются в цитированной выше статье Читвуда (1958).

По своему характеру названия высших категорий заметно неоднородны. Одни из них так или иначе связаны с названием одного из родов, входящих в данный таксон высокого ранга и являющегося тем самым номенклатурным типом данного названия. Такие названия вслед за Штысом и Кержнером (Stys, Kerzhner, 1975) мы называем типифицированными. Другие основаны лишь на признаке данного таксона (причем далеко не всегда самом характерном) и никак не связаны с названиями родов, входящих в таксоны, такие названия вслед за теми же авторами мы называем описательными. Примеры типифицированных названий: Echinoidea, Sipunculida, Myzostomida, Blattoidea, Gadiformes; они явно связаны с родами Echinus, Sipunculus, Myzostoma, Blatta, Gadus. Примеры описательных названий: Arthropoda, Crustacea, Insecta, Orthoptera. Следует подчеркнуть, что различие между этими двумя типами названий прежде всего чисто формальное. Например, название отряда Actinodonta, данное А. Дувилле в 1912 г., вряд ли было основано на родовом названии Actinodonta, но, скорее всего, на одном и том же свойстве замка этих двустворчатых моллюсков, хотя это родовое название в 1912 г. уже существовало и, без сомнения, было известно Дувилле.

Названия группы семейства ранее также относились к этим двум типам, но описательных названий среди них было всегда значительно меньше и к концу прошлого века эти описательные названия были полностью вытеснены типифицированными. Это дало возможность в 60-х годах нашего века ввести правила, регламентирующие названия группы семейства. Иное дело с названиями группы отряда и выше. Достаточно просмотреть некоторые старые номенклатуры, чтобы понять, что описательных названий, данных таксонам высших рангов, существует несколько не меньше, чем типифицированных. В последние несколько десятилетий отчетливо проявляется тенденция к введению типифицированных названий. Они общеприняты в систематике птиц, рыб, полихет, нематод, вводятся в систематике моллюсков и некоторых других групп животных.

Преимущества типифицированных названий очевидны: употребление таких названий легко регламентировать, лишь незначительно перефразировав (не меняя основного смысла) те статьи Кодекса, которые касаются названий вообще и названий группы семейства. Иными словами, проблемы пригодности названий, авторства и даты установления, приоритета, гомонимии могут тут быть решены в духе установленных и всем привычных положений Кодекса. Напротив, с описательными названиями трудности возникают нередко. Накопление знаний о какой-либо таксономической группе обычно приводит к тому, что особенность, выраженная в описательном названии этой группы, оказывается для нее вовсе не характерной или свойственной лишь немногим ее представителям. Это вызывает у некоторых систематиков желание заменить название группы на более, по их мнению, подходящее, которое, впрочем, тоже со временем окажется не вполне соответствующим. Накопление систематических знаний неизбежно

ведет также к повышению ранга групп и к их подразделению. При этом описательные названия, данные этим группам, или повышаются в ранге (так было с большинством названий, например, *Gastropoda* или *Prosobranchia*), или при сохранении ранга смысл, вкладываемый в эти названия, сужается. Так, всем привычное название *Insecta* во время К. Линнея имело тот смысл, который ныне вкладывается в название *Arthropoda*, позже он сузился до привычного всем смысла и в дальнейшем, когда удаление из этого класса ряда бескрылых групп будет общепризнано, сузится еще больше. Подобные трансформации, во-первых, опровергают обычные доводы о привычности и удобстве таких названий, а во-вторых, создают ряд номенклатурных трудностей. Ракообразных сейчас делят на несколько классов, например, на девять по С. Ментон (Manton, 1969). К какому же из этих классов должно относиться название *Crustacea*? Поскольку эти классы составляют единую таксономическую группировку более высокого ранга (надкласс или подтип), то, возможно, это название лучше сохранить для нее. Если бы такой группировки более высокого ранга не получалось, что название *Crustacea*, вероятно, разделило бы судьбу названия *Vermes*.

Другое неудобство описательных названий связано с явлением, которое можно назвать гемигомонимией. Иногда описательное название по написанию легко спутать с типифицированным, особенно если оно имеет подобие стандартного окончания. Однако может выясниться, что род, который был бы типом данного названия, будь оно типифицированным, вовсе к данному таксону не относится. Например, среди брюхоногих моллюсков есть название группы отряда *Ditremata*, но род *Ditrema* — это совсем не моллюск, а рыба. Это обстоятельство уже давно заставляет малакологов избегать названия *Ditremata*, заменяя его другими, не страдающими таким недостатком. То же относится и к широко известному названию одной из таксономических групп головоногих моллюсков *Teuthida*, поскольку *Teuthis* — родовое название рыб.

Все изложенное говорит в пользу введения типифицированных названий для таксонов всех рангов, однако проведение такой реформы встречается со значительными трудностями, главные из которых мы и обсудим.

Первая трудная проблема — это проблема стандартных концовок. Английские слова "ending" и "termination" при переводе на русский язык номенклатурных текстов (например, Кодекса) обычно передаются словосочетанием "суффикс и окончание". Такое словосочетание филологически неточно и, например, концовку "iformes" уже никак нельзя назвать "суффикс и окончание", поскольку туда входит и корень. Поэтому для подобных вещей мы предпочитаем употреблять нейтральное слово "концовка".

В литературе имеется немало систем стандартных концовок (табл. 1—3). Для группы отряда концовок предлагалось больше, чем для групп более высоких рангов. Каждая такая система конструировалась исходя из принципов благозвучия, краткости, легкости различения рангов. Однако при этом было забыто одно крайне важное

требование к концовкам, которое весьма существенно ограничивает наш выбор. Концовки должны быть подобраны так, чтобы полностью или, во всяком случае, максимально исключить гомонимические совпадения названий высших таксонов с родовыми названиями. Как известно, Кодекс рассматривает гомонимию лишь в пределах группы (например, в пределах родовой группы, в пределах группы семейства), но не между названиями, принадлежащими к разным группам. Это и понятно, так как гомонимии между названием родовой группы и названием, принадлежащим к группе семейства, возникнуть практически не может, поскольку названия родовой группы должны быть в единственном числе (Международный кодекс, статья 10), тогда как в концовки группы семейства входят окончания множественного числа или окончания, подобные им. Такие случаи возможны только в отношении названий надсемейств, например, в надсемейство *Nuculoidea* входит род *Nuculodea*. В этой связи стоит обсудить вопрос об изменении концовки, рекомендуемой Кодексом для названий надсемейств: вместо "oidea" лучше было бы "oideae". Таким образом, регламентируя названия не выше группы семейства, Кодекс правомерно игнорирует межгрупповую гомонимию. Но предлагая обширную систему стандартных концовок для высших таксонов, забывать об этом нежелательном явлении никак нельзя. Для примера разберем концовки, предлагаемые Б.Б. Родеддорфом (1977). Наиболее опасна в отношении межгрупповой гомонимии концовка "ina". Можно назвать тысячи родовых названий, оканчивающихся на это буквосочетание. Только из числа родовых названий двустворчатых моллюсков можно перечислить: *Aphrodina*, *Argina*, *Mytilina*, *Nuculina*, *Nayadina* и многие другие названия. При использовании этой концовки для названий подотрядов приходится для избежания гомонимического совпадения вносить искажения в основу названия рода, используемую для названия подотряда, например, *Mytileina* для отличия от *Mytilina* (Скарлато, Старобогатов, 1979), *Helixina* и *Limaxina* для отличия от *Helicina* и *Limacina* (Шилейко, 1979). Менее опасны в этом отношении концовки -oda, -ona, -idea, -oida -ida, -omorpha. Для доказательства принципиальной возможности совпадений и тут перечислю несколько родовых названий двустворчатых моллюсков: *Polymesoda*, *Phymesoda*, *Amesoda*, *Nuculoidea*, *Mytiloida*, *Axinopsida*, *Mytilomorpha*, *Modiomorpha*, *Sphenotomorpha*. Очевидно, ни одна концовка, оканчивающаяся на -a, не пригодна ввиду значительной опасности межгрупповой гомонимии. Эта опасность практически полностью снимается при концовках, оканчивающихся на -i, и значительно ослабляется при концовках, оканчивающихся на -es и -ae. К числу таких удачных концовок относятся общепринятые для названий отрядов птиц и рыб и подотрядов рыб. Вероятно, такие концовки лучше всего сохранить для отрядов и подотрядов. Остальные предлагаемые нами концовки разработаны не только с учетом обычных требований, но и в первую очередь с целью сведения к минимуму опасности межгрупповой гомонимии (табл. 1—3). Применение стандартных концовок к описательным названиям крайне нежелательно. Во-первых, это делает непривычной форму таких названий, которые

потому только и сохраняются, что они привычны, а во-вторых, это делает описательные названия похожими на типифицированные и усиливает тем самым опасность путаницы, связанной с описанным выше явлением гемигомонимии.

Выработка стандартных концовок — один из самых трудных вопросов номенклатуры высших таксонов. В ряде систематических групп животных, где типифицированные названия приняты уже давно, стали привычными свои наборы концовок, обычно весьма ограниченные (для отряда и подотряда). Эта привычность может сослужить плохую службу при унификации. Прийти к единому мнению будет очень трудно, и погоня за привычностью, за кажущейся стабильностью может безнадежно погубить идею стабильности номенклатуры высших таксонов.

Вторая трудная проблема — проблема координации категорий. Как известно, группы в номенклатуре введены для успешного применения принципа координации. Важно помнить, что применение этого принципа оказывает двойное влияние на номенклатуру. Во-первых, принцип координации позволяет уменьшить число названий и при этом в тем большей мере, чем больше ранговых категорий координированы в одну группу. Во-вторых, он в сочетании с принципом приоритета ведет к нарушению стабильности номенклатуры и опять же тем в большей степени, чем больше ранговых категорий объединены в одну группу, поскольку замена или изъятие названия, основанного на определенном роде, ведет неизбежно к изъятию или замене всех названий данной группы, основанных на том же роде. Первое действие принципа координации следует считать положительным, второе — явно отрицательным. Родендорф (1977) упоминает группы отряда, класса и типа только при обсуждении системы стандартных концовок и ничего не говорит о применении принципа координации. Однако из приведенного им примера явственно следует, что групп выше группы семейства он собственно и не признает и объединяет все надродовые категории в единую группу семейство—тип, в которой все категории координированы. Такая тотальная координация снимает споры об авторстве и дате установления некоторых семейств птиц и насекомых, поскольку типифицированные (или по крайней мере типифицированные "задним числом", но об этом позже) названия отрядов птиц установлены Линнеем, а типифицированные названия отрядов насекомых — И. Лайхартингом, тогда как семейства появились уже позже — в XIX в. При этом количество названий, авторов и дат уменьшается. Она снимает трудности в тех случаях, когда ранг таксона не определен или обозначен термином, мало кем употребляемым (например, "stirps"). Однако тотальная координация имеет очень серьезный недостаток, препятствующий ее широкому внедрению. При перестройке системы таксона высокого ранга могут идти два процесса: первый — разделение или объединение семейств, отрядов, подклассов и т.п., второй — перенос семейств из одного отряда в другой или из одного подкласса в другой. Если, как в систематике насекомых, преобладает первый процесс, то мы получаем при тотальной координации все преимущества и практически не видим

ее недостатков. Возможно, именно поэтому Родеидорф как энтомолог и привел свой пример с тотальной координацией. Однако если преобладает второй процесс, как в большинстве групп беспозвоночных, то перенос семейства может привести к полной замене названий всех высших групп. Еще в большей степени эта опасность выражена в тех группах (как например, гидроиды), где разные стадии жизненного цикла описывались как разные роды и относились к разным семействам. Значительной опасности при тотальной координации всех надродовых категорий подвергаются привычные всем линнеевские названия отрядов птиц. Есть и еще один источник нестабильности при тотальной координации — таксономические группы, известные как в нынеживущем состоянии, так и в большей степени по ископаемым остаткам. В этом случае ископаемые остатки (которые, разумеется, не могут быть изучены с той же полнотой, как нынеживущие организмы) могли быть выделены в самостоятельные семейства раньше чем современные, но дальнейшее изучение может серьезно изменить взгляды на их систематическое положение. Таким образом, для многих групп животных принятие схемы тотальной координации ведет к нестабильности номенклатуры или потребует специальных решений о консервации названий вопреки приоритету. Надобность специальных решений на каждый частный случай вообще исключает саму идею универсальных правил.

Более рационально сделать небольшое число групп (удобнее всего группы отряда, класса и типа — по названию единственной на группу основной категории) и координировать категории только внутри группы. При этом количество названий, авторов и дат возрастет не сильно, а стабильность номенклатуры таксонов высокого ранга будет обеспечена более надежно, поскольку опасности переноса из одного таксона в другой подвергаются в первую очередь абберрантные и мало изученные семейства, а названия высших таксонов даются в первую очередь по наиболее хорошо известным и характерным родам. Кроме того, как мы далее увидим, наличие трех групп более удобно при постепенном введении типифицированных названий, так как позволяет заменять в первую очередь названия таксонов меньшего ранга и в последнюю — наивысшего. При этом название таксона может быть образовано от любого пригодного родового названия, а не обязательно от того, от которого образовано старейшее название группы семейства. Так, И. Лайхартинг в 1781 г. (Laicharting, 1781—1784) образовал название отряда от рода Cancer (кстати сказать, это название имеет приоритет перед Decapoda), название семейства, основанное на том же роде, появилось впервые в 1803 г., а в 1802 г. появилось название семейства, основанное на роде Astacus. Очевидно, это не должно приводить к замене названий? Подобных случаев довольно много. Выше приводился пример с таксоном группы отряда, название которого типифицировано родовым названием Actinodonta. Название семейства от того же рода — самое молодое (по времени установления) во всем таксоне.

При трехгрупповой системе координации мы спокойно можем считать название группы отряда и группы семейства, даже основанные

на одном и том же роде, возникшими независимо, и приписывать им разные фамилии авторов и даты установления. В связи со сказанным ранее названия отрядов насекомых, установленные И. Лайхартингом, останутся с тем же автором и датой, а вот после названий класса, подкласса и инфракласса, основанных на родовом названии *Scarabaeus*, придется писать "А. Rasnitsyn, 1976", поскольку И. Лайхартинг ни для какой единицы группы класса такого названия не предлагал. Что касается связи названий высших таксонов со старейшим из названий семейств, то она может быть высказана в виде пожелания авторам вновь устанавливаемых названий таксонов, как дополнительное средство стабилизации.

Третья проблема, пожалуй, самая трудная — переход от современной номенклатуры с описательными и типифицированными названиями к номенклатуре, использующей только типифицированные названия. Самое простое и радикальное — отбросить все описательные названия и заменить их типифицированными. Так предлагают многие, в том числе Родендорф. Однако вся история и зоологической и ботанической номенклатуры учит, что такая единовременная реформа абсолютно невозможна, поскольку вызовет решительный протест всех зоологов, привыкших к определенным названиям отрядов, классов, типов. Единственный выход — вводить типифицированные названия постепенно в ходе крупных систематических ревизий или как альтернативные к описательным. При этом следует помнить, что номенклатурные неудобства описательных названий (выявляющиеся в ходе ревизий) сами являются мощным фактором введения типифицированных. Мы категорически против немедленной замены таких привычных названий, как *Insecta*, *Mollusca*, *Gastropoda* — жизнь со временем сама уберет эти названия, как она убрала не менее привычные и понятные названия *Vermes*, *Tetrapoda*, *Mylapoda*, *Hemiptera* и готовится убрать название *Crustacea*. В ходе этого процесса трехгрупповая система координации хорошо обеспечивает постепенность перехода, поскольку система отрядов подвергается ревизии чаще, чем система классов и тем более система типов. Следует в первую очередь рекомендовать не вводить новых описательных названий и не восстанавливать забытых (хотя бы руководствуясь принятыми в Кодексе критериями отличия забытых названий от используемых). Уже одна такая рекомендация при регулярном следовании ей сильно сократит число употребляющихся описательных названий. Другое основание для отбрасывания описательных названий — обсуждавшаяся выше гомогонимия. Названия, порождающие номенклатурную путаницу, должны быть отброшены в первую очередь. Напротив, если гомогонимии не возникает, то такие названия можно стабилизировать, превратив в типифицированные. Название класса первичнополостных червей *Kinorhyncha* описательное и до последнего времени не было связано ни с каким из пригодных родовых названий. Выяснилось недавно, что название одного из родов этого класса *Trachydemus* (кстати говоря включающего самых крупных представителей класса) — младший гомоним, и в связи с этим оно было заменено А.М. Шереметевским (1974) на *Kinorhynchus*, что тем самым превратило название класса в типифицированное. Может возникнуть

вопрос, с какого времени считать название введенным в номенклатуру — с даты его установления в пределах определенной группы координации или с даты типификации. По-видимому, задачи стабилизации номенклатуры требуют, чтобы приоритет в данном случае отсчитывался с даты установления. Это в какой-то степени аналогично случаю, когда Кодекс (до определенной даты) допускает пригодность родовых названий, установленных без включения в устанавливаемый род каких-либо номинальных видов. Сказанное открывает еще один путь, правда, не очень эффективный, уменьшения числа описательных названий и притом с сохранением названий привычных.

Обсуждавшиеся выше трудности, на наш взгляд, самые существенные на пути регламентации названий таксонов высшего ранга. Вероятно, возникнут и многие другие, но можно надеяться, менее серьезные и легче преодолимые. Представляется, что процесс регламентации номенклатуры таксонов высшего ранга надо начать с системы рекомендаций на эту тему и мероприятий, способствующих уменьшению числа употребляющихся описательных названий и сохранению названий привычных, если только они не вызывают путаницу. Затем, в ходе перестройки системы появятся новые типифицированные названия и число описательных еще уменьшится; при этом альтернативно к описательным появятся эквивалентные им типифицированные названия. Лишь после этого (а процесс займет, вероятно, несколько десятилетий) справедливо будет ставить вопрос о более жесткой регламентации номенклатуры высших таксонов и пополнении Кодекса соответствующими статьями.

Именно поэтому в заключение статьи хотелось бы изложить проект системы таких рекомендаций, для того чтобы ознакомить с этим всех заинтересованных в совершенствовании зоологической номенклатуры и создать основу для дальнейшего обсуждения связанных с этим вопросов.

## **ПРОЕКТ РЕКОМЕНДАЦИЙ ПО РЕГЛАМЕНТАЦИИ НОМЕНКЛАТУРЫ ТАКСОНОВ РАНГОМ ВЫШЕ НАДСЕМЕЙСТВА**

### **Общее о названиях высших таксонов**

1. Предлагаемые положения не имеют силы обязательных правил, изложенных в статьях Международного кодекса зоологической номенклатуры.

2. Названия таксонов высших категорий делятся на типифицированные и описательные. Типифицированными названиями считаются такие, которые образованы от основы пригодного названия номинального рода, входящего в этот таксон и тем самым являющегося номенклатурным типом названия таксона высшей категории. Описательными названиями считаются такие, которые не связаны ни с одним пригодным названием номинального рода из числа входящих в данный таксон. Совпадение основы названия таксона высшей категории с основой названия номинального рода, не входящего в данный таксон, не делает название типифицированным.



3. В таксономических группах, где употребляются сложные стандартные концовки, например, *-ortega* в систематике насекомых, *-osaugia* в систематике рептилий, *-omonadida* в систематике жгутиконосцев и т.п., название считается типифицированным, если: а) его основа совпадает с основой названия входящего в данный таксон рода после отделения концовки или б) оно само без суффикса и окончания совпадает с основой названия входящего в данный таксон рода. Родовое название, с которым такое совпадение наблюдается, считается номенклатурным типом данного типифицированного названия.

Пример. Название *Coelurosauria* производится от родового названия *Coelurus*, а название *Segnosauria* от родового названия *Segnosaurus*; оба названия следует считать типифицированными, а приведенные родовые названия — номенклатурными типами названий соответствующих высших таксонов, только в первом случае концовкой следует считать *-osaugia*, а во втором *ia*.

Если наблюдаются оба перечисленных выше совпадения и автор не обозначил четко номенклатурного типа (или он не выявляется из оригинального текста автора), то номенклатурный тип устанавливается по первому последующему обозначению или по первому изменению концовки, однозначно определяющему номенклатурный тип.

4. Установление в пределах таксона, имеющего описательное название, нового рода с названием, совпадающим по основе с названием данного таксона, превращает его название в типифицированное, если только новое родовое название пригодно и не является младшим гомонимом.

### Описательные названия

Применение описательного названия определяется или только вкладываемым в него смыслом (объемом) и тогда не зависит от придаваемого ему ранга, или только придаваемым ему по традиции рангом и тогда не зависит от вкладываемого в него смысла (объема). В обоих случаях автор и дата сохраняются при любом изменении ранга или объема.

Пример: *Insecta* со времени Линнея считается классом, хотя объем его к настоящему времени существенно изменился по сравнению с первоначальным, напротив, смысл, вкладываемый в название *Bivalvia*, с тех же времен изменился весьма мало, хотя ранг этого таксона существенно повысился. В обоих случаях после названия мы должны ставить *Linnaeus, 1958*.

6. Описательное название считается пригодным, если оно: а) предложено специально для таксона определенного ранга и б) охарактеризовано объемом в виде перечисления входящих в называемый таксон подчиненных таксонов, снабжено диагнозом, позволяющим отнести к нему определенные таксоны более низкого ранга, или предложено специально взамен другого пригодного описательного названия.

7. Описательное название не считается пригодным, если оно: а) приведено впервые в синонимике другого пригодного названия (описательного или типифицированного), б) предложено условно или для гипотетической группы, в) предложено специально взамен пригодного типифицированного названия, г) не охарактеризовано объемом или не снабжено диагнозом, д) дано без указания ранга таксона, для которого предложено название.

8. Категорически не рекомендуется: а) вводить новые описательные названия, б) употреблять описательные названия, использовавшиеся в течение последних 50 лет пятью и менее авторами в 10 и менее работах, в) заменять типифицированные названия не общепринятыми описательными.

9. Если описательное название получило широкое распространение, то вопрос о его сохранении может обсуждаться только в том случае, если имеет приоритет перед типифицированным названием того же таксона.

10. Путающие описательные названия. Если описательное название совпадает по своей основе с названием номинального рода, не входящего в данный таксон, то употребление такого названия нежелательно.

11. При разделении таксона, имеющего описательное название, на неравные части того же ранга рекомендуется вновь созданным таксонам дать типифицированные названия; старое описательное название, в случае его общепринятости, может быть сохранено только за большим из созданных таксонов или за таксоном высшего ранга, объединяющим вновь созданные.

12. При разделении таксона, имеющего описательное название, на несколько равноценных или в любых других случаях, когда определить приложимость исходного названия затруднительно, рекомендуется вновь созданным таксонам дать типифицированные названия. Исходное название при этом можно сохранить для таксона более высокого ранга, объединяющего вновь созданные.

13. При объединении двух или нескольких таксонов, имеющих описательные названия, в таксон того же ранга название для объединенного таксона выбирается согласно принципу приоритета, если только автор не хочет дать объединенному таксону типифицированное название.

14. При объединении двух или нескольких таксонов, из которых хотя бы один имеет типифицированное название, в таксон того же ранга рекомендуется объединенному таксону дать типифицированное название (или старейшее из типифицированных названий, если их несколько), если только это не требует замены широко употребляющегося и общепринятого описательного названия. В последнем случае типифицированное название вводится как альтернативное к описательному.

15. Гомонимия описательных названий. Из двух или нескольких гомонимичных (т.е. тождественных по своей основе, но данных разным таксонам) названий сохраняется то, которое было введено раньше, если только оно не является забытым (см. п. 7(б)) или если

одно из младших названий не является широко употребляемым. Отбрасываемые описательные названия рекомендуется заменять типифицированными. Если возникает гомонимия между описательным и типифицированным названиями, замене подлежит описательное вне зависимости от приоритета.

16. Синонимия описательных названий. Из синонимических описательных названий (т.е. данных одному и тому же таксону) подлежит сохранению старейшее, если только оно не является забытым (см. п. 7(б)) или не противоречит широкому употреблению более младшего из названий. Если синонимами являются описательное и типифицированное название, то описательное сохраняется при одновременном соблюдении двух следующих условий: 1) оно имеет приоритет перед типифицированным, 2) оно широко употребляется для обозначения данного таксона. Сохранение описательного названия не обязательно, если авторы предпочитают в работе употреблять типифицированные названия.

### Типифицированные названия

17. Применение типифицированного названия определяется только его номенклатурным типом, т.е. типовым родом, от основы названия которого образовано название высшего таксона.

18. Типифицированное название считается пригодным, если оно: а) предложено специально для определенного таксона, имеющего определенный ранг, б) основано на родовом названии, считающемся действительным в момент установления называемого таксона, или отвечает условиям пункта 4, в) сопровождается диагнозом или указанием (п. 20, 21). Название также件годно, если оно предложено для таксона, считавшегося в момент установления относящимся к царству растений, и при этом соблюдены условия действительного обнаружения названий (см.: Международный кодекс ботанической номенклатуры, Ленинград, июль 1975, статьи 32—45).

19. Типифицированное название таксона высшей категории, опубликованное до 1900 г. в не полностью латинизированной форме,件годно с его первоначальными авторами и датой, но в надлежащем образом латинизированной форме, если соблюдены положения п. 18.

20. Указанием применительно к типифицированным названиям высших таксонов считается:

1) библиографическая ссылка на ранее опубликованный диагноз безотносительно ранга таксона, для которого цитируемый диагноз был опубликован, 2) характеристика объема называемого таксона, т.е. перечисление подчиненных таксонов, входящих во вновь устанавливаемый, 3) предложение нового названия специально взамен уже существующего пригодного названия (типифицированного или описательного), 4) опубликование типифицированного названия в синонимике описательного (но не типифицированного).

21. До даты, специально установленной при принятии этого проекта, указанием считается образование нового типифицированного названия высшего таксона от основы действительного в это время названия номинального рода.

22. При введении нового типифицированного названия взамен ранее существовавшего описательного, а также при опубликовании нового типифицированного названия в синонимике описательного обязательно точное обозначение ранга таксона.

23. Типифицированное название не считается пригодным, если оно: а) основано на непригодном родовом названии, б) предложено условно или для гипотетической группы, в) введено без указания ранга таксона, для которого оно предложено, г) опубликовано в синонимике типифицированного названия, д) после установленной даты не сопровождается диагнозом или указанием.

24. Категории, к которым относятся типифицированные названия высших таксонов, объединяются в три группы — группа типа, группа класса и группа отряда. Для названия, относящегося к определенной категории, рекомендуется определенная стандартная концовка.

25. Группа типа включает следующие категории (в скобках дается рекомендуемая стандартная концовка): надотдел (высший отдел) (-ozoi), отдел (-ozoides), подотдел (-ozoidi), надтип (-ozoascoi), тип (-ozoes), подтип (-ozoines), инфратип (ozoae).

26. Группа класса включает следующие категории (в скобках дается рекомендуемая стандартная концовка): надкласс (idees), класс (-iodes), подкласс (-iones), инфракласс (-ioni).

27. Группа отряда включает следующие категории (в скобках дается рекомендуемая стандартная концовка): когорта (omorphi), надотряд (-iformii), отряд (-iformes), подотряд (-iodei), инфраотряд (-oipei).

28. Категории координированы в пределах группы, т.е. все категории в пределах группы имеют равнозначный статус в номенклатуре и подчиняются одним и тем же рекомендациям. Название, установленное для таксона любой категории в пределах группы и основанное на данном роде, пригодное тем самым со своими первоначальными автором и датой для всякого таксона в пределах этой группы, основанного на том же самом типовом роде, с соответствующим изменением концовки.

29. Повышение или понижение ранга таксона за пределы группы, в которой установлено его название, означает установление нового таксона в другой группе, основанного на том же родовом названии.

30. Название таксона высшего ранга с концовкой, не соответствующей той, что рекомендована для таксонов данной категории, пригодно с его первоначальными автором и датой, но с соответствующим исправленной концовкой.

31. До даты, специально установленной при принятии этого проекта, допускается использование иных стандартных концовок, традиционно принятых в систематике группы, однако более желательно заменять их на рекомендуемые (п. 25, 26, 27).

32. Оценка принадлежности к группе редко употребляемых или неопределенных категорий (например, stirps, series и т.п.), а также категории употребляемых в явно необычном значении производятся по первому последующему определенному их употреблению.

1) Все категории выше надсемейства и ниже отряда относятся к группе отряда.

2) Все категории выше типа и ниже подцарства относятся к группе типа.

33. Название таксона высшего ранга образуется путем прибавления к основе названия типового рода стандартной концовки, особой для каждой категории. Процесс образования названий такой же, как и для названий группы семейства. Все названия пишутся с прописной буквы.

34. Таксону, образованному путем объединения нескольких таксонов той же группы, дается старейшее из действительных названий вошедших в него таксонов той же группы с соответствующим изменением концовки, если это требуется.

35. Если таксон какой-либо группы разделен на соподчиненные таксоны той же группы, то тот из них, в состав которого входит типовый род, несет то же название, что и разделенный таксон, но с соответственно измененной концовкой. Такой таксон называется номинативным подчиненным таксоном.

36. Название таксона любой группы недействительно, если название его типового рода — младший гомоним.

37. Если название типового рода — младший субъективный синоним, то название высшего таксона, основанное на нем, сохраняется, а если младший объективных синоним — то заменяется на название, образованное от старшего синонима.

38. Названия высших таксонов, основанные на разных типовых родах, но вследствие сходства названий этих родов одинаковые по написанию, считаются гомонимичными. Гомонимия подлежит устранению путем минимального изменения основы названия младшего из гомонимов, причем первое опубликованное такое изменение признается действительным.

39. Из двух синонимичных типифицированных названий (т.е. относящихся к таксону, включающему оба типовых рода) действительным считается старейшее, вне зависимости от того, к какой категории в пределах группы это название первоначально относилось. Так же следует поступать при наличии нескольких синонимичных типифицированных названий.

Относительный приоритет одновременно опубликованных синонимичных названий, принадлежащих к одной группе, определяется первым ревизующим.

40. Если название первоначально было введено как описательное, а позже типифицировано, то оно употребляется и конкурирует с другими названиями в отношении приоритета со своими первоначальными автором и датой. Если описательное название введено после даты, специально установленной при принятии этого проекта, то после типификации оно получает фамилию того автора, который его типифицировал, и дату типификации, и именно с этой датой оно конкурирует в приоритете с другими названиями.

Таблица 1

Стандартные концовки для категорий группы типа  
по разным авторам

Категория	Poche, 1911	Родендорф 1977	Предлагается здесь
Высший отдел Superdivisio	—	—	-ozoi
Отдел Divisio	—	—	-ozoides
Подотдел Subdivisio	—	—	-ozoidi
Supersuperphylum	-acea	—	—
Надтип Superphylum	-accac	-ozoidea	-ozoacci
Subsuperphylum	-acci	—	—
Тип Phylum	-aria	-ozoa	-ozoacs
Supersubphylum	-ariae	—	—
Подтип Sybphylum	-arii	-ozoina	-ozoines
Инфратип Infraphylum	—	-ozoines	-ozoac

Таблица 2

Стандартные концовки для категорий группы класса  
по разным авторам

Категория	Poche, 1911	Родендорф, 1977	Предлагается здесь
Supersuperclassis	-omorpha	—	—
Надкласс Superclassis	-omorphac	-odea	-idecs
Sybsuperclassis	-omorphi	—	—
Класс Classis	-oidea	-oda	-iodes
Подкласс Subclassis	—	-ona	-iones
Инфракласс Infraclassis	—	-ones	-ioni

Таблица 3

Стандартные концовки для категорий группы отряда  
по разным авторам

Категория	Берг, 1932	Pearse, 1936	Stenzel, 1950	Hubba, 1953	Роден- дорф, 1977	Предлага- ется здесь
Когорта Cohors	—	—	—	—	-iformes	-omorphi
Надотряд Superordo	—	—	-ica	-oilei	-idea	-iformii
Отряд Ordo	-iformes	-ida	-ida	-oidei	-ida	-iformes
Подотряд Subordo	-oidei	-ina	-ina	-oinei	-ina	-oidei
Инфраотряд Infraordo	—	—	—	—	-omorpha	-oinei

## ЛИТЕРАТУРА

- Аксарина Н.А. Probivalvia — новый класс древнейших моллюсков. — В кн.: Новые данные по геологии и полезным ископаемым Западной Сибири, Томск: Изд-во Том. ун-та, 1968, вып. 3, с. 77—86.
- Аксарина Н.А. Кембрийские брахиоподы и стенокоиды западной части Алтае-Саянской горной области и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. .... канд. геол.-минерал. наук. Новосибирск, 1978. 26 с.
- Андросова Е.И. Мшанки. — В кн.: Большая Советская Энциклопедия. М.: Изд-во БСЭ, 1974, т. 17, с. 439—440.
- Арендт Ю.А. Морские лилии циртокрииды. — М.: Наука, 1974. 252 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 144).
- Арендт Ю.А. Ордовикские иглокожие гемистерптокриноидеи. — Бюл. МОИП. отд. геол., 1976, т. 51, вып. 2, с. 63—83.
- Арендт Ю.А. Система иглокожих. Сообщ. 1. — Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 9, с. 1301—1313; Сообщ. 2 — Зоол. журн., 1983, т. 62, вып. 10, с. 1445—1456.
- Арендт Ю.А., Соловьев А.Н. I Всесоюз. colloquium по иглокожим. — Палеонтол. журн., 1971, N4, с. 145—147.
- Астрова Г.Г. О новом отряде палеозойских мшанок. — Палеонтол. журн., 1964, N2, с. 22—33.
- Астрова Г.Г. Морфология, история развития и система ордовикских и силурийских мшанок. — М.: Наука, 1965, 431 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 196).
- Астрова Г.Г. Система и филогения палеозойских мшанок. Отряд Trepostomata. — М.: Наука, 1978. 239 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 169).
- Астрова Г.Г., Морозова И.П. К систематике мшанок отряда Cryptostomata. — Докл. АН СССР, 1956, т. 110, N4, с. 661—664.
- Афанасьева Г.А. Морфофункциональный анализ раковины вымерших брахиопод и проблемы их систематики. — В кн.: Итоги науки. Общая геология. Стратиграфия. Палеонтология. М.: Наука, 1968, с. 96—119.
- Афанасьева Г.А. О псевдопорах брахиопод надсемейства Chonetacea. — Палеонтол. журн., 1980, N2, с. 52—58.
- Балашова Е.А. Систематика трилобитов Asaphina и их представители в СССР. Л.: Недра, 1976. 215 с.
- Барсболд Р. Хищные динозавры мела Монголии: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук М., 1979. 39 с.
- Беклемишев В.Н. К построению системы животных. — Успехи соврем. биологии. 1951, т. 32, вып. 2 (5), с. 256—270.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964а, т. 1. 432 с.; т. 2. 445 с.
- Беклемишев В.Н. Сравнительная анатомия беспозвоночных: Архитектоника иглокожих (Echinodermata). М.: Наука, 1964б, с. 365—393.
- Беклемишев К.В. О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных. — Журн. общ. биологии, 1974, т. 35, N2, с. 209—222.
- Беляев Г.М. Тип иглокожие. Класс морские звезды (Asteroidea). — В кн.: Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968, т. 2. Беспозвоночные, с. 247—271.
- Берг Л.С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. — Тр. Геогр. ин-та, 1922, т. 1. 306 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Л.: ВНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1932, ч. 1. 543 с.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих, и ископаемых. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. 5, вып. 2, с. 87—517.
- Берг Л.С. Система рыбообразных и рыб, ныне живущих и ископаемых. — М.: Наука, 1955. 286 с. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1955; Т. 20).
- Боголюбская О.В. Строматопораты, морфология, систематическое положение, классификация и стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М., 1976. 32 с.

- Вальков А.К. Биостратиграфия и хиолиты кембрия северо-востока Сибирской платформы. М.: Наука, 1975. 139 с.
- Вологдин А.Г. Археоциты Сибири. — Тр. ГТУ, 1931, Вып. 1. 119 с.
- Вологдин А.Г. Археоциты Сибири. — Тр. ВГРО, 1932. Вып. 2. 106 с.
- Вологдин А.Г. Археоциты и водоросли кембрийских известняков Монголии и Тувы. — Тр. Монг. комис. АН СССР, 1940 а, ч. 1, N34. 268 с.
- Вологдин А.Г. Подтип Archaeocyatha. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. М.; Л.: Госгеолгиздат, 1940б, т. 1, Кембрий, с. 24—97.
- Вологдин А.Г. К классификации типа Archaeocyatha. — Докл. АН СССР, т. 111, N4, с. 877—880.
- Вологдин А.Г. Археоциты и их стратиграфическое значение. — В кн.: Кембрийская система. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 173—199.
- Вологдин А.Г. Крибрициты — новый класс археоцит. — Докл. АН СССР, 1964, т. 157, N6, с. 1391—1394.
- Воробьева Э.И. Триасовый цератод из Южной Ферганы и некоторые замечания о системе и филогении цератодонтид. — Палеонтол. журн., 1967, N4, с. 102—111.
- Воробьева Э.И. О филогенетических связях ископаемых кистеперых рыб (Crossopterygii) группы Rhipidistia. — Ichthyologia, 1974, vol 6, N1, p. 111—117.
- Воробьева Э.И. К вопросу о соотношении кости и хряща в филогенезе древнейших низших позвоночных. — Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, N3, с. 361—371.
- Вялов О.С. К вопросу о классификации стебельков морских лилий. — Докл. АН СССР, 1953, т. 89, N6, с. 1087—1090.
- Вялов О.С., Сукачева И.Д. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии. — Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции, 1976, вып. 3, с. 169—230.
- Гликман Л.С. Акулы палеогена и их стратиграфическое значение. Л.: Наука, 1964. 229 с.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.Н. К построению системы переднежаберных брюхоногих моллюсков. — В кн.: Моллюски и их роль в экосистемах. Л.: Наука, 1968, с. 5—7.
- Горянский В.Ю. О необходимости исключения рода *Chancelloria* Walcott из типа губок. — В кн.: Проблемы палеонтологии и биостратиграфии нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1973, с. 39—44.
- Горянский В.Ю., Попов Л.Е. Система и филогения беззамковых брахиопод. Деп. сб. "Современное состояние и основные направления изучения брахиопод". М.: ВИНТИ, 1981, с. 80—104.
- Граница кембрия и докембрия в геосинклинальных областях (опорный разрез Салхин-Гол). М.: Наука, 1982. 149 с. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиции; вып. 18).
- Григалис А.А. О высших таксонах фораминифер. — Палеонтол., журн., 1978, N1, с. 3—12.
- Дагис А.С. Триасовые брахиоподы (морфология, система, филогения, стратиграфическое значение и биогеография). — Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 214. 387 с.
- Диатомовый анализ. Л.: Госгеолгиздат, 1949, т. 1. 240 с.; 1949, т. 2. 238 с.; 1950, т. 3. 398 с.
- Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Л.: Наука, 1974, т. 1. 400 с.
- Догель В.А. Филогения типа моллюсков. — В кн.: Руководство по зоологии. Беспозвоночные: кольчатые черви, моллюски. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 610—617.
- Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсик Е.М. Общая протозоология. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 592 с.
- Друщиц В.В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. М.: Изд-во МГУ, 1956. 150 с.
- Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А. Эволюция септальных трубок у аммонитов. — Палеонтол. журн., 1976, N1, с. 41—56.
- Друщиц В.В., Кабанов Г.К., Нероденко В.М. Строение фрагмокона и роста *Tauriconites* (отряд *Diplobelida*, подкласс *Belemnitea*). — Палеонтол. журн., 1984, N1, с. 12—18.
- Дубинин В.Б. О новой системе надкласса *Chelicerata*. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1957, т. 62, вып. 3, с. 25—33.
- Дубинин В.Б. Хелицероносные животные (*Chelicerophora* W. Dubinin, nom. n.) и положение их в системе. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 8, с. 1163—1189.
- Елтышева Р.С. Стебли морских лилий и



- их классификации. — Вестн. ЛГУ, 1956, Геология, География, N2, с. 40—46.
- Жамойда А.И.* Некоторые итоги изучения радиолярий в СССР и замечания к построению системы *Sputellaria* и *Nassellaria* — Тр. ВСЕГЕИ. Н. с. 1975, Т. 226. с. 5—13.
- Жамойда А.И., Козлова Г.Э.* Соотношение подотрядов и семейств в отряде *Sputellaria* (радиолярии). — Тр. ВНИГРИ, 1971, вып. 291, с. 76—82.
- Жизнь животных. М.: Просвещение, 1968, Т. 2. Беспозвоночные. 563 с.
- Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978, Т. 4. 447 с.
- Журавлева И.Т.* Археопаты нижнего кембрия Восточного склона Кузнецкого Алатау. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 56 с. (Тр. ПИН; Т. 56).
- Журавлева И.Т.* Археопаты Сибирской платформы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 343 с.
- Журавлева И.Т., Конюшкова К.М., Розанов А.Ю.* Археопаты Сибиря (двустенные археопаты). М.: Наука, 1964. 132 с.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Высший раздел *Archaeata*. М.: Наука, 1970, с. 2. (Материалы к III коллоквиуму по археопатам).
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* *Archaeata* — новая группа организмов. — В кн.: Доклады советских геологов к XXIV сесс. Междунар. геол. конгр. Проблема 1. Палеонтология. М.: Наука, 1972, с. 7—14.
- Журавлева И.Т., Мягкова Е.И.* Материалы к изучению *Archaeata*. — В кн.: Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981, с. 41—74.
- Журавлева И.Т., Окунева О.Г.* О природе криворылых. — В кн.: Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981, с. 23—30.
- Журавлева Ф.А.* Девонские наутялоидеи. М.: Наука, 1972. 320 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 134)
- Журавлева Ф.А.* Девонские ортоцероды. М.: Наука, 1978. 223 с. (Тр. ПИН; Т. 168).
- Захваткин А.А.* Разделение клещей (*Acarina*) на отряды и их положение в системе *Cheicerata*. — В кн.: Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР, 1952а, т. 14, с. 5—46.
- Захваткин А.А.* Эволюция и морфологическое обоснование системы клещей, — В кн.: Чтения памяти Холковского за 1951 г. М.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 53—66.
- Иванов А.В.* Погонофоры. — В кн.: Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 271 с. (Н.С.; N75).
- Иванова Е.А.* Введение в изучение спирофид. М.: Наука, 1971. 104 с. — (Тр. ПИН АН СССР; Т. 126).
- Иванова Е.А.* Основные закономерности эволюции спирофид. — Палеонтол. журн., 1972, N3, с. 28—42.
- Иванова Е.А.* Современные проблемы систематики брахиопод. — Палеонтол. журн., 1979, N2, с. 3—15.
- Иванова Е.А.* Морфология и развитие надсемейства *Pascelmanellacea*. М.: Наука, 1981. 54 с. — (Тр. ПИН АН СССР; Т. 105).
- Иванов П.П.* Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. 809 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. М.: Наука, 1977. 312 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Членистоногие. М.: Наука, 1979. 224 с.
- Ивановский А.Б.* Система кораллов (*Anthozoa*). — Палеонтол. журн., 1978, N 1, с. 25—30.
- Ивановский А.Б.* Эволюция *Chidaria*. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. М.: Наука, 1980, с. 42—48.
- Ивахненко М.Ф.* Некоторые особенности процесса формирования тетрапод. — В кн.: Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981, с. 58—59.
- Ивахненко М.Ф., Курзанов С.М.* Мезозавр — примитивный архозавр. — Палеонтол. журн., 1979, N 1, с. 152—155.
- Ископаемые костистые рыбы СССР. М.: Наука, 1980. 212 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 178).
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. 270 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Казанцева-Селезнева А.А.* Позднепалеозойские палеониски Восточного Казахстана. М.: Наука, 1981. 140 с.
- Каратайте-Талимаа В.Н.* Род *Asterolepis* из девонских отложений Русской платформы. — В кн.: Вопросы геологии Литвы. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР, 1963, с. 65—224.
- Каратайте-Талимаа В.Н.* Телоидонты силура и девона СССР и Шпицбергена. Вильнюс: Мокслас, 1978. 334 с.
- Кац Ю.И., Попов А.М.* Новые данные о структуре раковин петлеопорных

- брахиопод. — Вестн. Харьк. ун-та, 1974, N 108, вып. 5. Геология, с. 33—42.
- Конюшкова К.Н. Новые данные по археоциатам горы Агырек Северовосточного Казахстана. — Тр. ВСЕГЕИ, Н. с., N 129, с. 104—113.
- Коробков Н.А. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам: Пластинчатожаберные. Л.: Гостехиздат, 1954. 444 с.
- Коробков Н.А. Справочник и методическое руководство по третичным моллюскам: Брюхоногие. Л.: Гостехиздат, 1955. 796 с.
- Корде К.Б. Нудгосопозоя — новый класс кишечнополостных животных. — Палеонтол. журн., 1963, N 2, с. 20—25.
- Краснопеева П.С. Археоциаты. — В кн.: Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Гостехиздат, 1955, ч. 1, с. 74—102.
- Кронквист А.Г., Тахтаджян А.Л., Циммерман В. Высшие таксоны Embryobionta. — Ботан. журн., 1966, т. 51, N 5, с. 629—634.
- Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси И.В. и др. Новые представления о системе одноклеточных животных. — В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. 1980, с. 122—132, (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 94).
- Курсанов Л.Н., Забелина И.М., Мейер К.Н., Роля Я.В. Определитель низших растений. М.: Советская наука, 1953, т. 1. 396 с.
- Кусакин О.Г., Старобогатов Я.И. К вопросу о наивысших таксономических категориях органического мира. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1973, вып. 3, с. 95—103.
- Ланге А.Б. О природе шестиногих личинок клещей. — В кн.: Второе совещание эмбриологов СССР. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 97—99.
- Ланге А.Б. Предличинки клещей подотряда Ascariformes и ее особенности у палеокарид (Palaeascariformes). — Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 12, с. 1819—1834.
- Ланге А.Б. Строение ротовых органов системы клещеобразных Chelicerata. — В кн.: Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М.: Медгиз, 1962, с. 155—188.
- Ланге А.Б. Подтип хелицеровые (Chelicerata). — В кн.: Жизнь животных. М.: Просвещение, 1969, т. 3, 10—134.
- Ливанов Н.А., Порфирьева Н.А. Об "анимальной гипотезе" происхождения погонофор. — Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 2, с. 161—168.
- Ляшенко Г.П. Новые данные о систематике тентакулитов новакий и стилиолий. — Бюл. МОИП, Отд. геол., 1955, т. 30, вып. 3, с. 94—95.
- Ляшенко Г.П. Новый класс ископаемых моллюсков Coniconchia. — Докл. АН СССР, 1957, т. 117, N 6, с. 1019—1053.
- Ляшенко Г.П. Кониконхи девона центральных и восточных областей Русской платформы. Л.: Ленгостоптехиздат, 1969. 153 с.
- Ляшенко Г.П. Кониконхи палеозоя СССР и их стратиграфическое значение: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. Киев, 1973. 47 с.
- Малахов В.В. Некоторые стадии эмбрионального развития замковой брахиоподы Spismatocentrum sakhalensis ravvum и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы. — Зоол. журн., 1976, т. 55, N 1, с. 66—75.
- Малиновская С.П. Систематическое положение антарх Центрального Казахстана. — В кн.: Очерки по филогении и систематике ископаемых рыб и бесчелюстных. М.: Наука, 1977, с. 29—35.
- Мананков И.Н. О псевдопорах строфоменид. — Палеонтол. журн., 1979а, N 3, с. 72—78.
- Мананков И.Н. Строфомениды позднего палеозоя Сибири и Арктики. — Тр. ПИН АН СССР, 1979б, т. 171, с. 102.
- Мартинов А.В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых. Ч. 1. М.: Наука, 1938. 149 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 7. Вып. 4).
- Маслакова Н.И. Состояние изученности систематики фораминифер. — Бюл. МОИП, Отд. геол., 1974, т. 49, N 6, с. 145—146.
- Международный кодекс Зоологической номенклатуры, принятый XX Международным Зоологическим конгрессом (рус. пер.). М.; Л.: Наука, 1966. 100 с.
- Мейен С.В. Морфология протеридофитов ("псилофитов"). — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1978а, т. 83, вып. 2, с. 96—107.
- Мейен С.В. Систематика, филогения и экология протеридофитов. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1978б, т. 83, вып. 4, с. 72—84.
- Мейен С.В. Органы размножения голо-

- сменных и их эволюция (по палеоботаническим данным). — Журн. общ. биол., 1982, т. 43, N 3, с. 303—323.
- Мейен С.В. Происхождение главных групп высших растений. — В кн.: Актуальные проблемы современной биологии. М.: Просвещение, 1984, с. 127—163.
- Меркин Р.Л. К проблеме филогенетической классификации двусторчатых моллюсков. — В кн.: Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. М.; Л.: Наука, 1965, с. 25—26.
- Мешкова Н.П. Хиолиты нижнего кембрия Сибирской платформы. Новосибирск: Наука, 1974. 110 с.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. К построению системы эвтинеральных брюхоногих моллюсков. — В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Л.: Наука, 1975а, с. 8—11.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков — В кн.: Состояние изученности групп органического мира: двусторчатые моллюски. М., 1975 б, с. 205—276.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. Подклассы брюхоногих моллюсков и их филогенетические отношения. — Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 3, с. 293—305.
- Миссаржевский В.В. К вопросу о систематике хиолитов. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1968, т. 43, N 1, с. 135.
- Миссаржевский В.В. — В кн.: Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. и др. Томмотский ярус и проблема нижней границы кембрия. М.: Наука, 1969. 380 с.
- Михалевич В.И. Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1980. т. 94. с. 42—61.
- Морозова И.П. Новый подотряд позднепалеозойских мшанок отряда *Sturiosomata*. — Палеонтол. журн., 1966, N 2, с. 33—41.
- Морозова И.П. Мшанки поздней перми. М.: Наука, 1970. 347 с. (Тр. ПИН АН СССР, т. 122).
- Морозова И.П., Вискова Л.А. Историческое развитие морских мшанок *Ectopora*. — Палеонтол. журн., 1977, N 4, с. 3—20.
- Москвин М.М., Соловьев А.Н., Эндельман Л.Г. Класс *Echinoidea*. Морские ежи. — В кн.: Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1980, с. 116—167.
- Мягкова Е.И. К характеристике класса *Aphrosalpingoidea* Мягкова. — Докл. АН СССР, 1955а, т. 104, N 3, с. 478—481.
- Мягкова Е.И. Новые представители типа *Archaeosulcata*. — Докл. АН СССР, 1955, б, т. 104, N 4, с. 638—641.
- Мягкова Е.И. Соаниты — новая группа организмов. — Палеонтол. журн., 1965, N 3, с. 16—22.
- Мягкова Е.И. К морфологии *Soanitida*. — В кн.: Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981, а, с. 30—38.
- Мягкова Е.И. *Receptaculites poelmi* Мягкова sp.n. — В кн.: Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981, б, с. 38—41.
- Мяниль Р.М. Таксономия и морфология рода *Bothriocidaris* (*Echinoidea*). — Тр. ин-та геол. АН ЭССР, 1962, т. 9, с. 143—190.
- Назаров Б.Б. К систематике палеозойских сфероидей. — В кн.: Систематика и стратиграфическое значение радиолярий. Л.: Недра, 1975, с. 35—40. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. с.; Т. 226).
- Налякин Д.В. Брахиподы Турнейского яруса Урала. Л.: Наука, 1979. 247 с.
- Невесская Л.А., Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Эберзин А.Г. Новые представления о системе двусторчатых моллюсков. — Палеонтол. журн., 1971, N 2, с. 3—20.
- Нестор Х.Э. Эволюция и условия обитания палеозойских строматопорат: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. М., 1978. 38 с.
- Никольский Г.В. Частная ихтиология. М.: Сов. наука 1954. 458 с.
- Нитецкий М.Г., Журавлева И.Т., Мягкова Е.И., Туми Ф. Сравнение *Soanites bimuralis* с археоциатами и рецептакулитами. — Палеонтол. журн., 1981, N 1, с. 5—9.
- Новицкая Л.И. Морфология гетеростраков и проблема происхождения челюстноротых позвоночных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1979. 44 с.
- Обут А.М., Сенников Н.В. Граптолиты силура Сибирской платформы (пландовери бассейна рек Горбичини и Кулюмба). — В кн.: Силур Сибирской платформы. Граптолиты и хитинозои. Новосибирск: Наука, 1980, с. 3—51.
- Окунова О.Г. К биостратиграфии нижнего кембрия Приморья. — В кн.: Био-

- стратиграфия и палеонтология нижнего кембрия Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969, с. 66—85.
- Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.; Губки, археоцаты кишечнополостные, приложения — черви. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 485 с.; Моллюски — панцирные, двусторчатые, лопатоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 343 с.; Моллюски — брюхоногие. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1960. 360 с.; Моллюски — головоногие. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 1. 438 с.; Моллюски головоногие. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1958. Т. 2. 359 с.; Мшанки — брахиоподы, приложение форониды. М.: изд-во АН СССР, 1960. 343 с.; Членистоногие — трилобитообразные и ракообразные. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1960. 515 с.; Членистоногие — трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 360 с.; Иголкожные, гемнхордовые, погонофоры и щетинкочелюстные. М.: 1964. 383 с.; Бесчелюстные, рыбы. М.: Наука, 1964. 522 с.; Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. 722 с.; Млекопитающие. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1962. 421 с.; Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 698 с.; Голосеменные и покрытосеменные. М.: Гос. науч.-техн. изд-во лит. по геол. и охране недр, 1963. 743 с.
- Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1966. 184 с.
- Палеопалинология. Л.: Недра, 1966. Т. 1. 352 с. (Тр. ВСЕГЕИ. Н. С.; Вып. 141).
- Петрушевская М.Г. Новый вариант системы Polycystina. — В кн.: Ископаемые и современные радиоларии. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1979, с. 101—118.
- Петрушевская М.Г. Саркодовые надклассы Actinopoda Clarks, 1909: Система и филогения. — В кн.: Систематика, эволюция и стратиграфическое значение радиоларий. М.: Наука, 1981, с. 10—17.
- Пчелинцев В.Ф. Мурчисониага мезозоя Горного Крыма. М.; Л.: Наука, 1965. 216 с.
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. — М.: Наука, 1980. 192 с. (Тр. ПИН АН СССР, Т. 174).
- Родендорф Б.Б. Направления филогенетического развития крылатых насекомых (Insecta Pterygota). — Журн. общ. биологии, 1968, N 1, с. 57—67.
- Родендорф Б.Б. О рационализации названий таксонов высшего ранга в зоологии. — Палеонтол. журн., 1977, N 2, с. 14—22.
- Розанов А.Ю. Закономерности морфологической эволюции археоцат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с. (Тр. Геол. Ин-та АН СССР; Вып. 241).
- Розанов А.Ю., Миссаржевский В.В. Биостратиграфия и фауна нижних горизонтов кембрия. М.: Наука, 1966. 126 с. (Тр. Геол. Ин-та АН СССР; Вып. 148).
- Розов С.Н. Новый отряд моноплакофор. — Палеонтол. журн., 1975, N 1, с. 41—45.
- Розов С.Н. О классификации моноплакофор. — В кн.: Новые направления исследований в палеонтологии. Л.: Наука, 1976, с. 91—103.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских амmonoидей. М.: Наука, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Сидова Х.М. Бентосные фораминиферы Тихого океана. М.: Наука, 1975. Ч. 1—3. 875 с.
- Ситникова Л.Г. Основные направления эволюции клещей (Acari) и вопрос о их монофилии. — Энтомол. обозрение, 1978, т. 57, вып. 2, с. 431—457.
- Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М.: Наука, 1964. 230 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia. — В кн.: Морфология, систематика и филогения моллюсков. Л.: Зоол. ин-т, 1979, с. 5—39. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 80).
- Соколов Б.С. Табулаты палеозоя европейской части СССР. М.: Наука, 1955. 527 с. (Тр. ВНИГРИ. Н.С.; Т. 85).
- Соколов Б.С. Успехи и задачи изучения древних кишечнополостных. — В кн.: Табулаты и гелиолитондеи палеозоя СССР. М.: Наука, 1974, с. 6—11.

- Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высш. шк., 1973. Т. 1. 430 с.; 1977. Т. 2. 494 с.; 1979. Т. 3. 528 с.
- Соловьев А.Н. Позднеюрские и раннемеловые диастеридные морские ежи СССР. М.: Наука, 1971а. 124 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 131).
- Соловьев А.Н. Некоторые вопросы систематики морских ежей спатангондов — В кн.: Первый Всесоюзный коллоквиум по иглокожым. — М., 1971б, с. 30—32.
- Соловьева М.Н. История установления и современное состояние системы фораминифер. — В кн.: Вопросы микропалеонтологии. М.: Наука, 1981, N 24, с. 3—80.
- Спаский Н.Я. Основы систематики девонских четырехлучевых кораллов. — В кн.: Ругозы палеозоя СССР. М.: Наука, 1965, с. 80—90.
- Спаский Н.Я., Крацев А.Г., Цыганко В.С. Колониальные цистиморфы. — В кн.: Древние Cnidaria. Новосибирск: Наука, 1974, ч. 1, с. 170—172.
- Старобогатов Я.И. Ксеноконхия и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков. — Палеонтол. журн., 1974, N 1, с. 3—18.
- Старобогатов Я.И. Основные особенности филогении головоногих моллюсков и вопросы их системы. — В кн.: Совещание по проблеме "Основные проблемы систематики животных". М.: Наука, 1976, а, с. 17—23.
- Старобогатов Я.И. О подклассах брюхоногих моллюсков. — В кн.: Совещание по проблеме "Основные проблемы систематики животных". М.: Наука, 1976, б, с. 12—16.
- Старобогатов Я.И. Систематическое положение конокардий и система палеозойских Septibranchia (Bivalvia). — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1977, т. 52, вып. 4, с. 125—145.
- Старобогатов Я.И. Эволюция пелагических личинок первичноротых животных и проблема основных компонентов тела. — Зоол. журн., 1979, т. 58, вып. 2, с. 149—160.
- Старобогатов Я.И., Сиренко Б.И. О системе Polyplacophora. — В кн.: Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л.: Наука, 1975, с. 21—23.
- Стукалина Г.А. О принципах классификации стелбей древних морских лилий. — Палеонтол. журн., 1966, N 3, с. 94—102.
- Сысоев В.А. К морфологии, систематическому положению и систематике хилиотов. — Докл. АН СССР, 1957, т. 116, N 2, с. 304—307.
- Сысоев В.А. Стратиграфия и хилиоты древнейших слоев нижнего кембрия Сибирской платформы. Якутск.: Изд. Якут. фил. СО АН СССР, 1968. 67 с.
- Сысоев В.А. Биостратиграфия и хилиоты ортоцетиморфы нижнего кембрия Сибирской платформы. М.: Наука, 1972. 152 с.
- Сысоев В.А. О систематике и систематическом положении хилиотов. — В кн.: Совещание по проблеме "Основные проблемы систематики животных". М.: Наука, 1976, с. 28—34.
- Сысоев В.А. Из истории изучения хилиотов (к дискуссии о систематическом положении). — В кн.: Проблематики фанерозоя. М.: Наука, 1981, с. 85—92.
- Толстикова Н.В. Раннепалеогеновые гастроподы из наранбулакской свиты Монгольской Народной Республики. — Тр. Совм. Сов.-Монг. палеол. экспедиции, 1979, т. 8, с. 77—82.
- Татаринцев Л.П. Находка болозавра в нижней перми СССР. — Палеонтол. журн., 1974, а, N 2, с. 144—146.
- Татаринцев Л.П. Тернодонты СССР. М.: Наука, 1974, б, 252 с. — Тр. ПИН АН СССР; т. 143).
- Татаринцев Л.П. Морфологическая эволюция тернодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Татаринцев Л.П., Еремина И.В. Новые данные по морфологии зинатозавра. — Палеонтол. журн., 1975, N 4, с. 91—97.
- Трофимов Б.А. Современные представления о системе высших таксонов млекопитающих. — В кн.: Совещание по проблеме "Основные проблемы систематики животных". М., 1976, с. 47—49.
- Туманова Т.И. О морфологическом своеобразии анкилозавров. — Палеонтол. журн., 1981, N 3, с. 124—128.
- Федотов Д.М. Тип IV. Echinodermata. Иглокожие. — В кн.: Основы палеонтологии. Л.; М.: Грозный, 1934, ч. 1. Беспозвоночные, с. 311—333.
- Федотов Д.М. Тип иглокожих (Echinodermata). — В кн.: Руководство по зоологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, т. 3, ч. 2, с. 460—591.
- Федотов Д.М. Иглокожие (Echinodermata). — В кн.: Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966, а, с. 291—339.
- Федотов Д.М. Эволюция и филогения

- беспозвоночных животных. М.: Наука, 1966, 6, 403 с.
- Фурсенко А.В.** Введение в изучение фораминифер. — Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1978. Вып. 391. 215 с.
- Хайфина В.К., Яворский В.И.** К эволюции строматопоройдей. — В кн.: Древние Spidaia. Новосибирск: Наука, 1974, т. 1, с. 38—44.
- Чайковский Ю.В.** Генетическая интеграция клеточных структур как фактор эволюции. — Журн. общ. биологии, 1977, т. 38, N 6, с. 823—835.
- Чхикадзе В.М.** Третичные черепахи Закавказской котловины. Тбилиси: Мецниереба, 1973. 100 с.
- Шаров А.Г.** Филогенез ортоптеронидных насекомых. М.: Наука, 1968. 208 с. — (Тр. ПИН АН СССР; Т. 118).
- Шереметевский А.М.** Киноринхи Черного моря. — Зоол. журн., 1974, т. 53, вып. 7, с. 974—987.
- Шилейко А.А.** Система отряда Geophila (= Helicida) (Gastropoda Pulmonata). — В кн.: Морфология, систематика и филогенез моллюсков. Л.: 1979, с. 44—69. (Тр. Зоол. Ин-та, Т. 80).
- Шиманский В.Н.** Систематическое положение и объем Xenosconchia. — Палеонтол. журн., 1963, N 4, с. 53—63.
- Шиманский В.Н.** Некоторые проблемы систематики вымерших беспозвоночных. — Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 130, с. 309—332.
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А.** Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп. М.: Наука, 1961. 176 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 90).
- Шишкин М.А.** Брахиопидный лабиринтоид из триаса Русской платформы. — Палеонтол. журн., 1966, N 2, с. 93—108.
- Шишкин М.А.** Происхождение Anura и теория "лиссамфибий". — В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970, с. 30—44.
- Шишкин М.А.** Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод М.: — Тр. ПИН АН СССР, 1973, Т. 137. 260 с.
- Шишкин М.А.** Новое семейство триасовых лабиринтоидов Luzoscerphalidae. — Палеонтол. журн., 1980, N 1, с. 104—119.
- Шишова Н.А.** Новый отряд палеозойских мшанок. — Палеонтол. журн., 1962, N 1, с. 129—132.
- Шульман С.С., Решетняк В.В.** Реально ли существование в системе простейших надкласса Actinopoda? — В кн.: Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л.: Зоол. ин-т, 1980, с. 23—41. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 94).
- Шуменко С.И.** Известковый наоплактон мезозоя Европейской части СССР. М.: Наука, 1976. 140 с.
- Юдин К.А.** О понятии "признак" в условиях развития систематика животных. — В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогенеза животных. Л.: Наука, 1974, с. 5—29. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 53).
- Яковлев В.Н.** Пресноводные лучеперые мезозоя Азии. М., 1973. 28 с.
- Янкаускас Т.В.** Птероциатиды — новый отряд криворицтид. — Докл. АН СССР, 1965, т. 162, N 2, с. 438—440.
- Allman G.Y.** A monograph of the freshwater Polyzoa, including all the known species both British and foreign. L.: Brit. Roy. Soc., 1856. 121 p.
- Anderson S., Knox Jones J.K.** Recent mammals of the world. N. Y. Ronald press, 1967. 453 p.
- Andres D.** Graptolithen aus ordovizischen geschieben und die frühe Stammesgeschichte der Graptolithen. — Paläontol. Ztschr., 1977, Bd. 51, S. 52—93.
- Andrews H.W., Arnold C.A., Boureau E.** et al. Filicophyta. — In: Traité de paléobotanique. P.: Masson et Cie, 1970, t. IV, fasc. 1, 519 p.
- Andrews S. M.** Interrelationships of crossopterygians. — Zool. J. Linn. Soc., 1978, vol. 53, suppl. 1, p. 137—177.
- Baird D.** Rhachitinous vertebrae in the loxommid amphibian Megaloccephalus. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1957, vol. 68. 1698 p.
- Bakker R.T., Galton F.M.** Dinosaur monophyly and new class of vertebrates. — Nature, 1974, vol. 248, p. 168—172.
- Banta W.C., Carson R.Y.M.** Bryozoa from Costa Rica. — Pacif. Sci., 1977, vol. 31, N 4, p. 381—424.
- Barnes C.R., Kennedy D.J., McCracken A.D.** et al. The structure and evolution of Ordovician conodont apparatuses. — Lethaia, 1979, vol. 12, N 2, p. 125—151.
- Bassler R.S.** Bibliographic index of American ordovician and silurian Fossils. — US Nat. Mus. Bull., 1915. vol. 92. 1521 p.
- Bassler R.S.** Classification and stratigraphic use of conodonts. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1925, vol. 36, p. 218—220.
- Beck C.B.** Current status of the Progymnospermopsida. — Rev. Palaeobot. and Palynol., 1976, vol. 21, N 1, p. 5—23.

- Bedford R., Bedford J.* New species of Archaeocyathinae and other organisms from the Lower Cambrian of Beltana, South Australia. — Mem. Kyancutta Mus., 1934, N 1, p. 7.
- Bedford R., Bedford J.* Further notes on Cyatosporgia (Archaeocyathi) and other organisms from the lower Cambrian of Beltana South Australia. — Mem. Kyancutta Mus., 1936, N 2, p. 19.
- Bedford R., Bedford J.* Development and classification of Archæos (Plaeospongia). — Mem. Kyancutta Mus., 1939, N 6, p. 67—82.
- Beecher C.E.* Development of the Brachiopoda. Pt 1. Introduction. — Amer. J. Sci. Ser. 3, 1891, vol. 41, p. 353—357.
- Beecher C.E.* Outline of a natural classification of the trilobites. — Amer. J. Sci. Ser. 4, 1897, vol. 3, p. 89—106, 181—207.
- Berg-Madsen V., Peel J.S.* Middle Cambrian monoplacophorans from Bornholm and Australia, and the systematic position of the bellerophonitiform molluscs. — Lethaia, 1978, vol. 11, N 2, p. 113—125.
- Bergström J.* Organization, life and systematics of trilobites. — Fossils and Strata, 1973, N 2, p. 1—69.
- Bierhorst D.W.* Morphology of vascular plants. N.Y.: Macmillan, 1971. 560 p.
- Bischoff G.* Internal structures of Conulariid tests and their functional significance, with special reference to Circonulariina n. suborder (Chidaria, Scyphozoa). — Senckenberg. Lethaia, 1978, Bd. 59, N 4/6, S. 275—327.
- Blake D.B.* Ossicle morphology of some recent asteroids and description of some west American fossil asteroids. — Univ. Cal. Publ. Geol. Sci., 1973, vol. 104, p. 1—59.
- Blake D.B.* Sea-star ossicle morphology: taxonomic implications. — Thalassia Jugosl., 1976 (1978), vol. 12, N 1, p. 21—29.
- Blake D.B.* On the affinities of three small sea-star families. — J. Natur. Hist., 1980, vol. 14, p. 163—182.
- Blake D.B.* A reassessment of the sea-star orders Valvatida and Spinulosida. — J. Natur. Hist., 1981, vol. 15, N 3, p. 375—394.
- Blind W., Stürmer W.* Viariatellina fuchsi Kutschen (Tentaculoidea) mit Siphon und Fangarmen. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1977, N 9, S. 513—522.
- Bolt J.R.* Lissamphibian origins: Possible protolissamphibian from the lower Permian of Oklahoma. — Science, 1969, vol. 166, p. 888—891.
- Bolt J.R.* Dissorophid relationships and ontogeny, and the origin of the Lissamphibia. — J. Paleontol., 1977, vol. 51, N 2, p. 235—249.
- Bonamo P.M.* The Progymnospermopsida: building a concept. — Taxon, 1975, vol. 24, N 5/6, p. 569—579.
- Bonaparte J.F.* Cerritosaurus binsfeldi Price, tipo de una nueva familia de Tecodontes (Pseudosuchia: Proterochampsia). — An. Acad. Brasil. Ciênc., 1971, t. 43, p. 417—421.
- Boonstra L.D.* Early dichotomies in the therapsids. — S. Afr. J. Sci., 1969, vol. 57, p. 176—195.
- Borg F.* Studies on recent Cyclostomatous Bryozoa. — Zool. bidr. Uppsala, 1926, bd 10, s. 181—507.
- Bouček B.* On the phylogeny and taxonomy of graptolites. — In: Proc. Intern. Paleontol. Union. Evolution, ostracoda, paleoecology and paleobiogeography, other subjects. W-wa: Inst. Geol., 1972, p. 9—14.
- Boureau E.* Traité de paléobotanique. T. 3. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. P.: Masson et Cie, 1964. 544 p.
- Boureau E.* Traité de paléobotanique. T. 2. Bryophyta, Psilophyta, Lycophta. P.: Masson et Cie, 1967. 845 p.
- Boy J.* Die Branchiosaurier (Amphibia) der saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW Deutschland). — Abh. Hess. Landesanst. Bodenforsch., 1972, Bd. 65, S. 1—137.
- Breimer A., Ubachs G.* A critical comment on the classification of the pelmatozoan echinoderms. — Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Proc. Ser. B, 1974, vol. 78, N 5, p. 398—417.
- Brett C.E., Frost T.J., Sprinkle J., Clement C.R.* Coronioidea: a new class of blastozoan echinoderms based on taxonomic reevaluation of Stephanocrinus. — J. Paleontol., 1983, vol. 57, N 4, p. 627—651.
- Brignoli P.M.* The evolution of the Arachnida. — Boll. zool., 1980, vol. 47, suppl., p. 21—26.
- Brongniart A.* Histoire naturelle des Crustacés fossiles: Trilobites. P., 1822. 154 p.
- Brown D.A.* The Tertiary cheilostomatous Polyzoa of New Zealand. L., 1952. 404 p. (The Trustees of the British Museum).
- Brunton H.* Some lines of brachiopod research in the last decade. — Paläontol. Ztschr., 1975, Bd. 49, N 4, S. 512—529.
- Campagno L.* Interrelationships of living

- clasmobranchs. — In: *Interrelations of fishes*. L.: Acad. press, 1973, p. 15—61.
- Campbell K.S., Bell M.W. A primitive amphibian from the Late Devonian of New South Wales. — *Alcheringa*, 1977, vol. p. 369—381.
- Canto C.P. *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, 1979. 590 p.
- Carroll R.L. *Notosuchus*. — the oldest known rhynchosaur. — *Bull. S. Afr. Mus.*, 1976, vol. 72, p. 37—57.
- Carroll R.L. Patterns of amphibian evolution: An extended example et the incompleteness of the fossil record. — In: *Patterns of evolution*. Amsterdam: Elsevier, 1977a, p. 405—437.
- Carroll R.L. The origin of lizards. — *Linn. Soc. Symp. Ser.*, 1977 a, N 4, p. 359—376.
- Carroll R. L. The hyomandibular as a supporting element in the skull of primitive tetrapods. — In: *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. L.: N. Y.: Acad. press, 1980, p. 293—317.
- Carroll R., Holmes R. The skull and jaw musculature as guides to the ancestry of salamanders. — *Zool. J. Linn. Soc.*, 1980, vol. 68, N 1, p. 1—40.
- Carroll R.L., Winer L. Appendix to accompany chapter 13 (Patterns of amphibian evolution: An extended example of the incompleteness of the fossil record). — In: *Patterns of evolution*. Amsterdam: Elsevier, 1977, p. 1—13.
- Charig A.J. Dinosaur monophyly and new class of vertebrates: A critical review. — *Linn. Soc. Symp. Ser.*, 1976, N 3, p. 65—104.
- Charig A.L., Krebs B., Sues H.-D., Westphal F. Thecodontia. — In: *Handbuch der Paläoherpelologie*. Stuttgart: G. Fischer, 1976, Bd. 13. 137 S.
- Chen Jun-yuan, Tsu Si-ping, Chen Ting-en, Qi-Den-luan. Late Cambrian Cephalopods of North China. *Platynocerida*, *Protactinocerida* (ord. nov.), and *Janhecerida* (ord. nov.). — *Acta paleontol. Sinica*, 1979, vol. 18, N 1, p. 1—20.
- Chitwood B.G. The designation of official names for higher taxa of invertebrates. — *Bull. Zool. Nomencl.*, 1958, vol. 15, pt 25/28, p. 860—895.
- Clark A.H. A monograph of the existing crinoids. — *US Nat. Mus. Bull.*, 1915, vol. 1, pt 1, p. 406.
- Clarke R.B. Radiation of the Metazoa. — In: *The origin of major invertebrate groups*. L., 1979, vol. 12, p. 55—102.
- Coczan F., Groot L., Krutzsch W., Pacltova B. Gattungen des Stemma "Normapolles Pflug", 1953 (*Angiospermae*) Neubeschreibung und Revision europäischen Formen (Oberkreide bis Eozän). — *Paläontol. Abh.*, 1967, Bd. 2, S. 427—633.
- Colbert E.H. Relationships of the Saurischian dinosaurs. — *Amer. Mus. Novit.*, 1964, N 2181. 24 p.
- Concllin E.G. The embryology of a brachiopoda *Terebratulina septentrionalis*. — *Proc. Amer. Philos. Soc. Phila.*, 1902, vol. 41, p. 41—76.
- Cooper B.J. Toward a familial classification of Silurian conodonts. — *J. Palaeontol.*, 1977, vol. 51, N 6, p. 1057—1071.
- Cori C.I. *Die Tierwelt Deutschland und der angrenzenden Meeressteile nach ihren Merkmalen und nach ihren Lebensweise*. Jena, 1929, S. 25—142.
- Cosgriff J.W., Zawiskie J.M. A new species of the *Rhytidosteiidae* from the *Lystrosaurus* zone and a review of the *Rhytidosteiidae*. — *Palaeontol. afr.*, 1979, vol. 22, p. 1—27.
- Cox C.B. The problematic Permian reptile *Eumotosaurus*. — *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.*, 1969, vol. 18, N 2, p. 167—196.
- Cox L.B. Thoughts on the classification of the Bivalvia. — *Proc. Malacol. Soc. London*, 1960, vol. 34, N 2, p. 60—88.
- Credner H. *Die Urvierfussler (Eotetrapoda) des sachsichen Rothliegenden*. B., 1891. 525 S.
- Crowther P., Rickards R.B. Cortical bandages and the graptolite zooid. — *Geol. et palaeontol.*, 1977, vol. 11, p. 9—46.
- Cuffey R.J. An improved classification, based upon numerical taxonomic analyses, for the higher taxa of Entoproct and Ectoproct Bryozoans. — In: *Living and fossil Bryozoa*. L.: Acad. press, 1973, p. 549—563.
- Debrenne F. *Archaeocyatha*. Contribution a l'étude des faunes cambriennes du Maroc, de Sardaigne et de France. — *Serv. Notes et mem. geol. Maroc.*, 1964, N 179, vol. 1. 265 p.
- Debrenne F., Termier H., Termier G. *Radiocyatha: Une nouvelle classe d'organismes primitifs du Cambrien inférieur*. — *Bull. Soc. géol., France*, 1971a, vol. 12, N 1, p. 120—125.
- Debrenne F., Termier H., Termier G. Sur de nouveaux représentants de la classe des *Radiocyatha*: Essai sur l'évolution des *Metazoaires* primitifs. — *Bull. Soc. géol. France*, 1971a, vol. 13, N 3/4, p. 439—444.
- Denison R.H. Evolution and classification of the *Osteostraci* — *Fieldiana: Geol.*, 1951, vol. 2, N 3, p. 155—196.



- Denison R.H.* Early Devonian fishes from Utah. III. Arthrodira. — *Fieldiana: Geol.*, 1958, vol. 2, N 9, p. 459—560.
- Denison R.H.* The Cyathaspididae. A family of Silurian and Devonian jawless vertebrates. — *Fieldiana: Geol.*, 1964, vol. 13, N 5, p. 307—473.
- Denison R.H.* Evolution and classification of placoderm fishes. — *Breviona Mus. Comp. Zool.*, 1975, N 432, p. 1—24.
- Dennser D.V., Ehrendorfer F., Mägdefrau K., Ziegler H.* Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Stuttgart; New York: G. Fischer, 1978. 1080 S.
- Dineley D.L., Loeffler E.J.* Ostracoderm faunas of the Delorme and associated Siluro-Devonian formations. N.W.T., Canada. L.: Palaeontol. assoc., 1976. 214 p. (Spec. pap. palaeontol.; N 18).
- Diver W.L., Peat C.L.* On the interpretation and classification of Precambrian organic-walled microfossils. — *Geology*, 1979, vol. 7, p. 401—404.
- Donovan D.T.* Cephalopod phylogeny and classification. — *Biol. Rev.*, 1964, vol. 39, N 3, p. 259—287.
- Downey M.E.* Zorocallida, new order, and Doraster constellatus, new genus and species, with notes on the Zoroasteridae (Echinodermata: Asteroidea). — *Smithsonian Contrib. Zool.*, 1970, N 64. 18 p.
- Durham J.W.* Classification of Clypeasteroid Echinoids. — *Univ. Cal. Publs. Geol. Sci.*, 1955, vol. 31, N 4, p. 73—198.
- Durham J.W., Melville R.V.* A classification of Echinoids. — *J. Paleontol.*, 1957, vol. 31, N 1, p. 242—272.
- Dutuit I.M.* Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. — *Mém. Mus. nat. hist. natur.* 1976, vol. 36, p. 1—253.
- Dzik E.* Remarks on the evolution of Ordovician conodonts. — *Acta Palaeontol. pol.*, 1976, vol. 21, p. 393—455.
- Eichenberg W.* Conodonten aus dem Culm des Harzes. — *Paläontol. Ztschr.*, 1930, Bd. 12, S. 177—182.
- Engeser Th., Reitner J.* Beiträge zur Systematik von phragmokonstragenden Coleoiden aus dem Unterithonium. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1981, N 9, S. 527—545.
- Erben H.K., Flajs G., Siehl A.* Über die Schalenstruktur von Monoplacophoren. — *Akad. Wiss. Lit. Abh. Mat.-natur. wiss. Kl.*, 1968, Bd. 1, S. 1—21.
- Fell H.B.* A classification of echinoderms. — *Tuatara*, 1962a, vol. 10, p. 138—140.
- Fell H.B.* A living somasteroid, Platasterias latiradiata Gray. — *Univ. Kans. Paleontol. Contribs*, 1962a, Art. 6, p. 16.
- Fell H.B.* The phylogeny of sea-stars. — *Philos. Trans. Roy. Soc. London B*, 1963, vol. 246, p. 381—435.
- Firstman B.* The relationship of the chelicerate arterial system to the evolution of the endosternite. — *J. Arachnol.*, 1973, vol. 1, N 1, p. 1—54.
- Fischer L.-C.* Biogéographie des Chaetetida et des Tabulospongida post-paléozoïques. — *Mém. Bur. rech. géol. et mineres*, 1977, vol. 89, p. 530—534.
- Flower R.H., Kummel B.* A classification of the Nautiloidea. — *J. Paleontol.*, 1950, vol. 24, N 5, p. 604—616.
- Flügel E.* Fossil Algae: Recent results and development. B. etc.: Springer, 1977. 372 p.
- Flügel H.W.* Ein Spongienmodell für die Fawositiidae. — *Lethaia*, 1975, vol. 9, p. 405—419.
- Foster M.* Ordovician receptaculitids from California and their significance. — *Lethaia*, 1973, vol. 6, N 1, p. 35—90.
- Gadow H.F.* The evolution of vertebral column. Cambridge, 1933.
- Galloway J.* Structure and classification of the Stromatoporoidea. — *Bull. Amer. Paleontol.*, 1957, vol. 37, N 164, p. 343—480.
- Gardiner B.G.* Further notes on palaeoniscoid fishes with a classification of the Chondrostei. — *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.) Geol.*, 1967a, vol. 14, N 5, p. 143—206.
- Cardiner B.G.* The significance of the preoperculum in actinopterygian evolution. — *J. Linn. Soc. Zool.*, 1967a, vol. 47, N 311, p. 197—209.
- Gierson J.D., Bonamo P.M.* Leclercgia complexa: Earliest ligulate lycopod (Middle Devonian). — *Amer. J. Bot.*, 1979, vol. 66, N 4, p. 474—476.
- Gislén T.* Echinoderm studies. — *Zool. bidr. Uppsala*, 1924, bd 9. 330 p.
- Glaessner M.* Precambrian Fossils from South Australia. — In: XXI Intern. Geol. Congr., Copenhagen, 1960. — В кн.: Тр. XXI сес. Междунар. геол. конгр., 1963, т. 1. с. 531—538.
- Golikov A.N., Starobogarov Y.I.* Systematics of prosobranch gastropods. — *Malacologia*, 1975, vol. 15, N 1, p. 185—232.
- Gothan W., Weyland H.* Lehrbuch der Paläobotanik. B.: Akad. Verl., 1973. 677 S.
- Granjean F.* Observations sur les Acariens (2e série). — *Bull. Mus. Nat. hist. natur. Sér. 2*, 1935, vol. 7, p. 201—208.

- Grasshoff M.** A model of the evolution of the main chelicerata groups. — In: *Arachnology. 7th Intern. Congr. Proc. Symp. Exter.*, 1977. L., 1978, p. 278—284.
- Gregory W.K.** The orders of mammals. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1910, vol. 27, p. 524.
- Gross W.** Fossilium Catalogus. Ps 57. Antiarchi. B., 1932. 40 p.
- Gross W.** Über die Placodermen-Gattungen *Asterolepis* und *Tiaraspis* aus dem Devon Belgiens und einen fraglichen *Tiaraspis*-Rest aus dem Devon Spitzbergens. — *Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg.*, 1965, t. 41, N 16.
- Grunow A.** Die österreichischen Diatomaceen. I—II. — *Verh. Zool.-bot. Ges. Wien*, 1862, Bd. 12, S. 315—472, 545—588.
- Haas F.** Bivalvia. — In: *Brönn H.G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs*. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft, 1929, Bd. 3, Abt. 3, T. 1. 466 S.
- Hahn G. und R.** Forschungsbericht über Trilobitomorpha. — *Paläontol. Ztschr.*, 1975, Bd. 49, N 4, S. 432—460.
- Hall E.K., Kelson K.R.** The mammals of North America. N.Y.: Ronald press, 1959. 1083 p.
- Hakstead L.B., Liu Y.-H., Pan K.** Agnathans from the Devonian of China. — *Nature*, 1979, vol. 282, N 5741, p. 831—833.
- Handlirsch A.** Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908. 1430 S.
- Handlirsch A.** Palaeontologie-Systematische Übersicht. — In: *Handbuch der Entomologie*. Jena: G. Fischer, 1925, S. 117—299, 377—1140.
- Harris T.M.** The Mesozoic gymnosperms. — *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 1976, vol. 21, N 1, p. 119—134.
- Hartman W.D., Goreau T.E.** Jamaican coralline Sponges: Their morphology, ecology and fossil relatives. — *Symp. Zool. Soc. London*, 1970, vol. 25, p. 205—243.
- Hartman W.D., Goreau T.F.** Ceratoporella (Perifera, Sclerospongiae) and the Chaetetic "corals". — *Trans. Conn. Acad. Arts Sci.*, 1972, vol. 44, p. 133—148.
- Hasle G.R.** Two types of valve processes in centric diatoms. — *Nova Hedwigia*, 1972, vol. 39, p. 55—78.
- Hasle G.R.** Some marine plankton genera of the diatom family Thalassiosiraceae. — *Nova Hedwigia*, 1973, vol. 45, p. 1—67.
- Hatschek B.** Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. — *Ztschr. Wiss. Zool.*, 1877, Bd. 29, S. 502—548.
- Haugh B.N., Bell B.M.** Classification schemes. Echinoderms. Notes for a short course. — *Univ. Tenn. Dep. Geol. — Stud. Geol.*, 1980, vol. 3, p. 94—105.
- Heaton M.J.** The Cotylosauria: A reconsideration of a group of archaic tetrapods. — In: *The terrestrial environment and the origin of land vertebrates*. L. etc.: Acad. press, 1980, p. 497—522. (*Syst. Assoc. Symp. Ser.*; N 15).
- Hendey N.I.** The plankton diatoms of the southern seas. — *Discov. Rep.*, 1937, vol. 16, p. 151—364.
- Hennig W.** Die Stammesgeschichte der Insekten. Frankfurt a. M., 1969. 436 S.
- Henningsmoen G.** Remarks on the classification of trilobites. — *Norsk geol. tidsskr.*, 1951, Bd. 29, s. 174—217.
- Heurck H.** A treatise on the Diatomaceae / Transl. by W.E. Baxter. L., 1896. 559 p.
- Hill D.** Rugosa and Tabulata. — In: *Treatise on invertebrate paleontology*. — *US Geol. Surv. and Univ. Kans. press*, 1981, pt F, suppliss. 762 p.
- Hoek J. van den Algen.** Einführung in die Phycologie. Theme Veslay. Stuttgart, 1978.
- Hollande A., Enjumeat M.** Cytologie, évolution et systématique des Sphaeroides (Radiolaries). — *Arch. Mus. nat. hist. natur. Sér. 7*, 1960, vol. 7. 134 p.
- Holm G.** Sveriges Kambrisk-Siluriska Hyolithidae och Conulariidae. — *Sver. geol. unders. C*, 1893, N 112. 169 s.
- Holmes K., Carroll R.L.** A temnospondyl amphibian from the Mississippian of Scotland. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1977, vol. 147, N 12, p. 489—511.
- Holmgren N.** General morphology of the lateral sensory line system of the head in fish. — *Kgl. sven. vetenskapsakad. handl.*, 1942, bd. 20, N. 1, s. 1—46.
- Honigberg B.M., Balamuth W., Bovee E.C. et al.** A revised classification of the phylum Protozoa. — *J. Protozool.*, 1964, N 1, p. 7—20.
- Howie A.A.** On a Queensland labyrinthodont. — In: *Studies in vertebrate evolution*. Edinburgh, 1972, p. 51—64.
- Hu Chung-Hung.** Ontogeny and sexual dimorphism of lower paleozoic trilobites. — *Palaeontogr. Amer.*, 1971, vol. 7, N 44, p. 31—155.
- Hubbs C.** Proposed modifications of Stenzel system. — *Copeia*, 1953, vol. 4, p. 251—252.
- Huene F.** Amphibia (Paläontologie). — *Handwörterb. Naturwiss.*, 1931, Bd. 1, S. 299—312.
- Huene F.** Die Frage nach der Herkunft der Ichthyosaurier. — *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, 1937, vol. 27, p. 1—9.

- Huene F.* Ein aquatischer Zweig der Pelycosaurier. — *Paläontol. Ztschr.*, 1940, Bd. 22, S. 120—125.
- Huene F.* Short review of the lower tetrapods. — *Spec. Publ. Roy. Soc. S. Afr.*, 1948, R. Broom Commemor. Vol., p. 65—106.
- Huene F.* *Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden*. Jena: G. Fischer, 1956. 716 S.
- Huene F.* *Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden*. Nachträge und Ergänzungen. Jena: G. Fischer, 1959.
- Hupé P.* Classification des Trilobites. — *Ann. paléontol.*, 1953, t. 39, p. 61—168.
- Hustedt F.* Die Kieselalgen. 1—3. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland Österreichs und der Schweiz. Leipzig, 1927—1966.
- Hyman L.H.* The Invertebrates: Echinodermata the coelomate Bilateria. N.Y. etc.: McGraw-Hill, 1953. Vol. 4. 763 p.
- Hyman L.H.* The invertebrates: Smaller coelomata groups. N.Y.: McGraw-Hill, 1959. Vol. 5. 783 p.
- Jaanusson V.* Graptoloids from the Ontikan and Viruan (Ordov.) Limestones of Estonia and Sweden. — *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, 1960, vol. 38, p. 288—366.
- Jaanusson V.* Evolution of the brachiopod hinge. — *Smithsonian Contrib. Palaeobiol.*, 1971, vol. 3, p. 33—46.
- Jaekel O.* Über die Agnostiden. — *Dt. geol. Ges. Ztschr.*, 1909, Bd. 61, S. 380—401.
- Jaekel O.* Phylogenie und System der Pelmatozoen. — *Paläontol. Ztschr.*, 1918, Bd. 3, H. 1, S. 1—128.
- Janvier P.* Anatomie et position systématique des galéaspidés (Vertebrata, Cyclostomata), céphalaspidiomorphes du Dévonien inférieur du Yunnan (Chine). — *Bull. Mus. nat. hist. natur. Sci. terre*, 1975, N 41, p. 1—16.
- Janvier P.* Les poissons dévoniens de l'Iran central et de l'Afghanistan. — *Mém. Soc. géol. France*. N.S., 1977, N 8, p. 277—289.
- Janvier P., Ritchie A.* Le genre *Groenlandaspis* Heintz (Pisces, Placodermi, Arthrodira), dans le Dévonien d'Asie. — *C.r. Acad. sci. D*, 1977, t. 284, N 15, p. 1385—1388.
- Jarvik E.* On the structure of the snout of crossopterygians and lower gnathostomes in general. — *Zool. bidr. uppsala*, 1942, bd 21, s. 235—675.
- Jarvik E.* On the fish-like tail in the ichthyostegid stegocephalians. — *Medd. Grönland*, 1952, bd 114, N 12, s. 1—90.
- Jarvik E.* Theories of l'évolution des vertébrés reconsiderées à la lumière des récentes découvertes sur les vertébrés inférieurs/
- Preface et trad. de J.-P. Lehman. P.: Masson et Cie, 1960. 104 p.
- Jarvik E.* Middle and Upper Devonian Porolepiformes from east Greenland with special reference to *Glyptolepis groenlandica* n. sp. and discussion on the structure of the head in the Porolepiformes. — *Medd. Grönland*, 1972, bd 187, N 2, s. 380.
- Jefferies R.P.S.* Some fossil chordates with echinoderm affinities. — *Symp. Zool. Soc. London*, 1967, N 20, p. 163—208.
- Jeletzky J.A.* Comparative morphology, phylogeny and classification on fossil Coleoidea. — *Univ. Kans. Paleontol. Contribs*, 1966, Artz. 162 p.
- Jell P.A.* Plumulites and the machaeridian problem. — *Alcheringa*, 1979, vol. 3, N 3/4, p. 253—259.
- Jensen M.* Morphology and Classification of Euechinoidea Bronn, 1860 — a cladistic analysis. — *Vid. medd. Dan. naturhist. foren.*, 1981, bd 143, s. 7—99.
- Jeppson L.* Notes on some Upper Silurian multi-element conodonts. — *Geol. fören. Stockholm förh.*, 1969, bd 91, s. 12—24.
- Jessen E.* Schultergürtel und Pectoralflosse bei Actinopterygiern. — *Fossils and Strata*, 1972, N 1, 101 p.
- Joussé A.P.* Diatom biostratigraphy on the generic level. — *Micropaleontology*, 1978, vol. 24, N 3, p. 316—326.
- Kaestner A.* *Lehrbuch der speziellen Zoologie*. T. 1. Wirbellose. 1956.
- Kaestner A.* 3. Klasse Asteroidea (Seesterne). — In: *Lehrbuch der speziellen Zoologie*. T. 1. Wirbellose. Jena: G. Fischer, 1963, S. 1303—1340.
- Kelley V.C., Silver C.* Geology of the Caballo Mountains, Mexico. — *Publ. N. Mex. Univ. Geol.*, 1952, vol. 4, p. 286.
- Kesling R.V., Graham A.* *Ischadites* is a Dasycladacean alga. — *J. Paleontol.*, 1962, vol. 36, N 5, p. 943—952.
- Kesling R.V.* Three Permian starfish from Western Australia and their bearing on revision of the Asteroidea. — *Contribs Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, 1969, vol. 22, N 25, p. 361—376.
- Kesling R.V.* *Michiganaster inexpectatus*, a new many-armed starfish from the Middle Devonian Rogers City limestone of Michigan. — *Contribs Mus. Paleontol. Univ. Mich.*, 1971, vol. 23, N 16, p. 247—262.
- Kiderlen H.* Die Konularien: über Bau und Leben der ersten Scyphozoa. — *Neues Jb. Miner. Geol. Paläontol.*, 1937, Bd. 77, S. 113—169.
- Kier P.M.* Revision of the cassiduloid Echino-

- ids. — *Smithsonian Miscell. Coll.*, 1962, vol. 144, N 3. 262 p.
- Kier P.M. Revision of the oligopygoid echinoids. — *Smithsonian Miscell. Coll.*, 1967, vol. 152, N 2. 147 p.
- Klapper G., Philip G.M. Devonian conodont apparatuses and their vicarions Skeletal elements. — *Lethaia*, 1971, vol. 4, p. 429—452.
- Klapper G., Philip G.M. Familial classification of reconstructed Devonian conodont apparatuses. — *Geol. et palaeontol.*, 1972, vol. B-1, p. 97—114.
- Knight Y.B. Paleozoic Gastropod genotypes. — *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, 1941, N 32. 510 p.
- Kozłowski R. Tymezażowe wiadomości o graptolitach z tremadoku Polski i ich teoretycznym znaczeniu. — *Ann. Mus. Zool. Pol.*, 1938, vol. 13, N 16, p. 183—196.
- Kozłowski R. Les graptolithes et quelques nouveaux groupes d'animaux du tremadoc de la Pologne. — *Palaeontol. pol.*, 1949, vol. 3, 235 p.
- Kraus O. Zur phylogenetischen Stellung und Evolution der Chelicerata. — *Entomol. Germ.*, 1976, Bd. 3, N 1/2, S. 1—12.
- Kristensen N.P. The phylogeny of hexapod "orders": A critical review of recent accounts. — *Ztschr. zool. Syst. and Evolutionsforsch.*, 1975, Bd. 13, H. 7, S. 1—44.
- Krutzsch W. Bemerkungen zur Benennung und Klassifikation fossiler (insbesondere tertiärer) Pollen und Spores. — *Ztschr. Geol.*, 1954, Bd. 3, H. 3, S. 258—311.
- Kuhn O. Die fossilen Amphibien. B., 1939. 98 S.
- Kuhn O. Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien. Bamberg, 1961. 79 S.
- Kuhn O. Die Amphibien. München; Oeben, 1965.
- Kuhn O. Die fossile Werbeltierklasse Pterosauria. Kralin; München: Verl. Oeben, 1967. 52 S.
- Kuhn O. Die Grossgliederung der Amphibien und Reptilien. — *Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh.*, 1968, N 9, S. 513—521.
- Kuhn O. Proganosauria, Bolosauria, Placodontia, Araucoscelidea, Trilophosauria, Weigeltisauria, Millerosauria, Rhynchocephalia, Protosauria. — In: *Handbuch der Paläoherpetologie*. Stuttgart: G. Fischer, 1969, Bd. 9. 80 S.
- Kützing F.T. Die Kieselalgen. Kohn: Nordhausen, 1844. 152 S.
- Laicharting J.N. Verzeichniss und Beschreibung der Tyroler Insecten. Zürich, 1781—1784. Th. 1. Bd. 1. 176 S.; Bd. 2. 248 S.
- Lambert J., Thiery P. Essai de nomenclature raisonnée des Echinides. Chaumont, 1909—1925. 607 p.
- Lange A.B. Evolution and system of Chelicerata. — In: 1st Intern. Congr. Entomol. Moscow, 1972, p. 163—164.
- Lehmann U. Ammoniten, ihr Leben und ihre Umwelt. Stuttgart, 1976.
- Levine N., Corliss J., Cox F. et al. A new revised classification of the Protozoa. — In: The committee on systematics and evolution of Society of Protozoologists, 1979, p. 87.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G. et al. A new revised classification of Protozoa. The committee on systematics and evolution of the Society of Protozoologists. — *J. Protozool.*, 1980, vol. 27, N 1, p. 38—58.
- Manton S.M. Introduction to classification of Arthropoda. — In: *Treatise on invertebrate paleontology*. Washington; Lawrence, 1969, pt R, vol. 1, p. 3—15.
- Lillegraven J.A., Kielan-Jaworowska Z., Clemens A.W. Mesozoic mammals: The first two-thirds of mammalian history. Berkeley etc.: Univ. Cal. press, 1979. 312 p.
- Lindström M. A suprageneric taxonomy of the conodonts. — *Lethaia*, 1970, vol. 3, p. 427—445.
- Liu Yü-hai. Lower Devonian agnathans of Yunnan and Sichuan. — *Vertebrata Palasiatica*, 1975, vol. 13, N 4, p. 202—216.
- McKenna M.C. The origin and early differentiation of therian mammals. — *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1969, vol. 167, N 1, p. 217—240.
- McKenna M.C. Toward a phylogenetic classification of the mammalia. — *Phylogeny of the Primates*, 1975, N 4, p. 21—46.
- McKnight D.G. Classification of somasteroids and asteroids (Asterozoa: Echinodermata). — *J. Roy. Soc. N.Z.*, 1975, vol. 5, N 1, p. 13—19.
- Mapes R.H. Carboniferous and permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America. — *Univ. Kans. Paleontol. Contr.*, 1978, art. 64, p. 75.
- Marcus E. Bryozoa. — *Tierwelt Nord und Ostsee*, 1926, Bd 4, N 7, S. 100.
- Marek L. New knowledge on the morphology of hyolithes. — *Sb. geol.*, v. 6, 1963, s. 53—73.
- Marek L. Nove rody Hyolithu z Ceskeho Ordoviku. — *Čas. Nár.*, 1966, v. 135, N 2, s. 89—92.

- Marek L. The class Hyolitha in the Caradoc of Bohemia. — Sb. geol. věd. P., 1967, s. 113.
- Marinelli W., Strenger A. Vergleichende Anatomie und Morphologie der Wirbeltiere. III. Lig. Squalus acanthias L. Wien: Fr. Deuticke, 1959, S. 173—308.
- Marshall L.C. The families and genera Marsupialia. — Fieldiana: Geol., 1981, N 8. 65 p.
- Martynov A.V. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. — Ztschr. Morphol., Ökol. Tiere, 1925, Bd. 4, H. 3, S. 465—501.
- Matthew G.F. Acrothyra and Hyolithes — a comparison. — Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 2, 1901, vol. 7, sect. 4, p. 93—107.
- Mayr E. Bryozoa versus Ectoprocta. — Syst. Zool., 1968, vol. 16, N 2, p. 213—216.
- Melton W., Scott H.W. Conodont-bearing animals from the Bear Gulch Limestone, Montana. — Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1973, vol. 141, p. 31—65.
- Meyen S.V. An attempt at a radical improvement of suprageneric taxonomy of fossil plants. — Phyt. 1978, vol. 1, p. 76—86.
- Meyen S.V. Basic features of gymnosperm systematics and phylogeny as shown by the fossil record. — Bot. Rev., 1984, vol. 50, N 1. 111 p.
- Miles R.S. The acanthodian fishes of the Devonian Plattenkalk of the Paffrath trough in the Rhineland. — Ark. zool. Ser. 2, 1966, bd 18, N 9, s. 147—194.
- Miles R.S. The old Red Sandstone Antiarths of Scotland: Family Bothriolepididae. L.: Palaeontogr. Soc. Monogr., 1968. 130 p.
- Miles R.S. Palaeozoic fishes. L.: Chapman and Hall, 1971. 259 p.
- Miles R.S. An actinolepid arthrodire from the Lower Devonian Peel Sound Formation, Prince of Wales Island. — Palaeontographica A, 1973a, Bd. 143, N 1/6, S. 109—118.
- Miles R.S. Articulated acanthodian fishes from the Old Red Sandstone of England, with a review of the structure and evolution of the acanthodian shoulder-girdle. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., 1973b, vol. 24, N 2, p. 111—213.
- Miles R.S. The relationships of the Dipnoi. — Coll. intern. CNRS, 1975, N 218, p. 133—148.
- Mlynarski M. Testudines. — In: Handbuch der Paläoherpétologie. Stuttgart: G. Fischer, 1976, Bd. 7. 130 S.
- Moore R.C. The use of fragmentary crinoidal remains in stratigraphic paleontology. — Denison Univ. Bull. J. Sci. Labs, 1939, vol. 33 (1938), p. 165—250.
- Moore R.C. Crinoids. — In: Moore R.C., Lalicker C.G., Fischer A.G. Invertebrate fossils. N.Y. etc., 1952, p. 604—652.
- Moore R.C., Jeffords R.M. Classification and nomenclature of fossil crinoids based on studies of dissociated parts of their columns. — Univ. Kans. Paleontol. Contr. 1968, art. 9, p. 86.
- Moore R.C., Laudon L.R. Evolution and classification of Paleozoic crinoids. — Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1943, N 46, p. 153.
- Moore R.C., Sylvester-Bradley P.C. Proposed insertion in the "Regles" of provision recognizing "Parataxa" as a special category for classification and nomenclature of discrete fragments or of life-stages of animals which are inadequate for identification of Whole-animal taxa, with proposals of procedure for the nomenclature of "Parataxa". — Bull. Zool. Nomencl., 1957, vol. 15, sect. A, pt 1/4, doc. 1/1, p. 5—13.
- Mortensen Th. A monograph of the Echinoidea. Copenhagen: Reitzel-Publisher, 1928—1951. Vol. 1—5.
- Moy-Thomas J.A. Palaeozoic fishes. L., 1939. 149 p.
- Mu A.T. Evolution, classification and distribution of graptoloidea and graptodendroids. — Sci. Sinica, 1974, vol. 17, N 2, p. 227—238.
- Müller A.H. Lehrbuch des Paläozoologie. Bd. III. Vertebraten. T. 1. Jena, 1966. 638 S.
- Müller A. Zur Morphologie von Receptaculites neptuni (Miscellanea). — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abh., 1967, Bd. 129, N 3, S. 231—239.
- Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda. — Acta Univ. Stockholm Contr. Geol., 1964, vol. 11, N 4, p. 79—102.
- Naef A. Studien zur generalen Morphologie der Mollusken. — Ergeb. und Fortschr. Zool., 1924, Bd. 6, N 1, S. 27—124.
- Němejc F. Paleobotanika. I. Všeobecná část. Systematická část. Bakterie — Sinice — Bičikovci — Rasy — Honby. Pr.: Nakl. Cesk. Akad. Věd., 1959. 404 s.
- Němejc F. Paleobotanika. II. Systematická část. Rostliny mechovité, Psilofytové, akapřodrosty. Pr.: Nakl. Cesk. Akad. Věd., 1963. 529 s.
- Němejc F. Paleobotanika. III. Systematická část. Rostliny nahosemenné. Pr.: Akademie, 1968. 474 s.
- Němejc F. Paleobotanika. IV. Systematická část. Rostliny krytosemenné. Pr.: Akademie, 1975. 659 s.
- Neumayr M. Zur Morphologie des Bivalven-

- schlosses. — S.-Ber. Akad. Wiss. Wien, 1883, Bd. 88, S. 385—418.
- Neumayr M. Beiträge zu einer morphologischen Eintheilung der Bivalven. — Denkschr. Kais. Akad. Wiss. Wien, 1891, Bd. 58, S. 701—801.
- Nicholson H.A., Lydekker. A manual of palaeontology. 3rd ed. L., 1889. Vol. 2.
- Nielsen C. Entoproct life-cycles and the entoproct-ectoproct relationship. — Ophelia, 1971, vol. 9, p. 200—341.
- Nitecki M.N. Algae nature of calathids. — In: Abstr. XI Intern. Bot. Congr., 1969a, p. 159.
- Nitecki M.N. Surficial pattern of Receptaculitids. — Fieldiana: Geol., 1969b, vol. 16, N 14, p. 361—376.
- Nitecki M.H., Debrénne F. The nature of Radiocyathids and their relationship to Receptaculitids and Archaeocyathids. — Geobios, 1979, N 12, p. 5—27.
- Nitecki M.H., Toomey D.F. Nature and classification of Receptaculitids. — Bull. Cent. rech. Explor. Prod. Elf-Aquitaine, 1979, vol. 3, N 2, p. 725-732.
- Nitsche H. Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. — Ztschr. Wiss. Zool., 1869, Bd. 20, H. 1, S. 1—36.
- Novitskaya L.I. Critères taxonomiques en classification des Agnathes. — Cybium. Sér. 3, 1977a, vol. 1, p. 83—94.
- Novitskaya L.I. Phylogenetic relations between fossil and recent Agnatha. — J. Paleontol. Soc. India, 1977b, vol. 20, p. 48—51.
- Okada H., McInture A. Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic oceans. — Micropaleontology, 1977, vol. 23, N 1, p. 1—13.
- Okulitch V. Cyathospongia — a new class of Porifera to include the Archaeocyathinae. — Trans. Roy. Soc. Canada. Ser. 3, 1935, sect. 4, vol. 29, p. 75—106.
- Okulitch V.I. North American Pleospongia. — Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1943, N 48, 112 p.
- Olson E.C. The family Diadectidae and its bearing on the classification of reptiles. — Fieldiana: Geol., 1946, vol. 11, p. 1—53.
- Olson E.S. Late Permian Vertebrates US and USSR. — Trans. Amer. Philos. Soc., 1962, vol. 52, 224 p.
- Olson E.C., Lammers G.E. A new brachyopid amphibian. — In: Essays on palaeontology in honour of Loris Shano Russel. Toronto, 1976, 45—57. (Roy. Ontario Mus. Life Sci. Misc. Publ.).
- Orvig T. Y a-t-il une relation directe entre les arthroïdes ptyctodontides et les holocéphales? — Coll. Intern. CNRS, 1962, N 104, p. 49—61.
- Ostrom J.H. Archaeopteryx and the origin of birds. — Biol. J. Linn. Soc., 1976, vol. 8, N 2, p. 91—182.
- Panchen A.L. A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1959, vol. 242, N 691, p. 207—281.
- Panchen A.L. Batrachosauria. Anthracosauria. — Handb. Paläoherpetol., 1970, T. 5A, S. 1—84.
- Panchen A.L. On Crassigyrinus scoticus Watson, a primitive amphibian from the Lower Carboniferous of Scotland. — Palaeontology, 1973, vol. 16, N 1, p. 179—193.
- Panchen A.L. A new genus and species of anthracosaur amphibian from the lower Carboniferous of Scotland and the status of Pholidogaster pisciformis Huxley. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1975, vol. 269, N 900, p. 581—640.
- Panchen A.L. The origin and relationships of the anthracosaur Amphibia from the Late Palaeozoic. — In: The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. L.; N.Y.: Acad. press, 1980, p. 319—350.
- Pander C.H. Monographie der fossilen Fisches des Silurischen System der Russisch-Baltischen Gouvernements. St. Petersburg, 1856, 91 S.
- Parsley R.L., Mintz L.W. North American Paracrinoidea: (Ordovician: Paracrinozoa, new, Echinodermata). — Bull. Amer. Paleontol., 1975, vol. 68, N 288, 115 p.
- Parke M., Dixon P.S. A revised checklist of British marine algae. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1964, vol. 44, p. 499—542.
- Parsons T.H.S., Williams E.E. The relationships of the modern Amphibia: a reexamination. — Quart. Rev. Biol., 1963, vol. 38, N 1, p. 26—53.
- Paul C.R.C. Early echinoderm radiation. — In: Origin major invertebrate groups. Proc. Symp., 1978. L. etc., 1979, p. 415—434.
- Pearse A.S. Zoological names. — In: A list of phyla, classes and orders, sect. F. Durham: AAAS Duke univ. press, 1936, p. 1—24.
- Peel J.S., Yochelson E.L. Giant Mollusca (Hyolitha) from the Permian of East Greenland. — Rapp. Grønlands geol. unders., 1980, bd 101, s. 65—67.
- Pelseneer P. Sur la classification phylogénétique des Pelecypodes. — Bull. sci. France et Belg., 1889, vol. 20, p. 27—52.
- Pelseneer P. La classification des Lamellibranches d'après les branchies. — Ann. Soc. zool. et malacol. Belge, 1903, t. 38.
- Percival F. A contribution to the life history of

- the brachiopod *Terebratella inconspicua* Sowerby. — Trans. Roy. Soc. N.Z., 1944, vol. 74, p. 1—23.
- Perrie J.O.E.* Mémoire sur les étoiles de mer recueillies dans la Mer d'Antilles et le Golf du Mexique. — Mus. hist. natur. Ser. 2, 1884, vol. 6, p. 127—276.
- Petrunkovich A.* A study of Palaeozoic Arachnida. — Trans. Conn. Acad. Arts and Sci., 1949, vol. 37, p. 69—315.
- Petrunkovich A.* Paleozoic and Mesozoic Arachnida of Europe. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1953, vol. 53, p. 1—128.
- Petrushvskaya M.G.* Cenozoic radiolarians of the Antarctic, Leg 29, DSDP. — In: Initial Reports of the DSDP. Wash., 1975, vol. 29, p. 541—675.
- Petrushvskaya M.G., Kozlova G.E.* Radiolaria. Leg. 14, DSDP. — In: Initial Reports of the DSDP. Wash., 1972, vol. 14, p. 495—648.
- Pflug H.* Zur Entstehung und Entwicklung des Angiospermen Pollens in der Erdgeschichte. — Palaeontographica B, 1953, Bd. 95, S. 60—171.
- Pflug H.* Zur Fauna der Nama-Schichten in Südwest-Afrika. I. Pteridium. Bau und systematische Zugehörigkeit. — Palaeontographica A, 1970, N 134, S. 226—262.
- Philip G.M.* Classification of echinoids. — J. Paleontol., 1965, vol. 39, N 1, p. 45—62.
- Philip G.M.* Carpoids-echinoderms or chordates? — Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 1979, vol. 54, N 4, p. 439—471.
- Plenk H.* Die Entwicklung von Oistella neapolitana. — Arb. Zool. Hist. Univ. Wien, 1913, Bd. 20, S. 93—108.
- Poche F.* Die Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs. — Arch. Naturgesch., 1911, N 1, Suppl. 1, S. 63—136.
- Pocock R.I.* A monograph of the terrestrial Carboniferous Arachnida of Great Britain. — Paleontogr. Soc. Monogr., 1911, vol. for 1910, p. 1—84.
- Pojeta J., jun.* Molluscan phylogeny. — Tulane Stud. Geol. and Paleontol., 1980, vol. 16, N 1/2, p. 55—80.
- Pojeta J., jun., Runnegar B.* The paleontology of rostroconch molluscs and the early history of the phylum Mollusca. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1976, N 968, pt 4, p. 197.
- Pojeta J., Runnegar B., Morris N.J., Newell N.D.* Rostroconchia: A new class of bivalved mollusks. — Science, 1972, vol. 177, N 4045, p. 264—267.
- Poplin C.M.* Perspectives nouvelles sur l'origine des Chimères à partir d'un nouveau matériel de Chondrichthyes du Pennsylvanien du Kansas. — In: 6<sup>e</sup> Reun. annu. sci. terre, Orsté, 1978. P., 1978, p. 318.
- Potonie R.* Synopsis der Gattungen der Sporae dispersae. — Beih. Geol. Jb., 1956, H. 203, S. 103; 1958, H. 31, S. 114; 1960, H. 39, S. 189; 1966, H. 72, S. 244.
- Potonie R., Kremp G.* Die Sporae dispersae des Ruhr-Karbons. I—III. I — Palaeontographica, 1955, Bd. 98, S. 136; II — Palaeontographica, 1956, Bd. 99, S. 85—191; III — Palaeontographica, 1956, Bd. 100, S. 68—121.
- Purchon R.D.* Phylogenetic classification of the Lamellibranchia with special reference to the Protobranchia. — Proc. Malacol. Soc. London, 1959, vol. 33, p. 224—230.
- Purchon R.D.* Phylogenetic classification of the Bivalvia, with special reference to the Septibranchia. — Proc. Malacol. Soc. London, 1963, vol. 35, p. 71—80.
- Raw F.* Origin of Chelicerates. — J. Paleontol., 1957, vol. 31, p. 139—192.
- Reisz R.* Petrolacosaurus, the oldest known diapsid reptile. — Science, 1977, vol. 196, p. 1091—1093.
- Reisz R.* The Pelycosauria: A review of phylogenetic relationships. — In: The terrestrial environment and the origin of land vertebrates. L. etc.: Acad. press, 1980, p. 553—592. (Syst. Assoc. Spec. Vol.; N 15).
- Remington L.C.* The "Apterygota". — In: A century of progress in the natural sciences. San Francisco, 1955, Centennial vol., p. 495—505.
- Rhodes F.H.T.* A classification of Pennsylvanian conodontassemblage. — J. Paleontol., 1952, vol. 26, p. 886—901.
- Rhodes F.H.T.* Comment on the Moore Sylvester-Bradley "Parataxa Plan." — Bull. Zool. Nomencl., 1957, vol. 15, doc. 1/47, p. 305—312.
- Rickards R.B., Hutt J.E., Berry W.B.N.* Evolution of the Silurian and Devonian graptoloids. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., 1977, vol. 28, N 1, p. 1—120.
- Riedel W.* et al. The fossil record. — In: A symposium with documentation jointly sponsored by the Geol. Soc. London and Palaeontol. Assoc. L., 1967, p. 291—298.
- Rietschel S.* Die Receptaculiten. (Beiträge zur Kenntnis der Receptaculiten, 1). — Senckenberg. Lethaea, 1969, Bd. 50, N 5/6.
- Rohdendorf B.B.* Phylogenie. — Handb. Zool., 1969, Bd. 4, H. 2, T. 1/4, S. 28.
- Rollins H.B., Batter R.L.* A sinns-bearing Monoplacophoran and its role in the classification of primitive Mollusca. — J. Paleontol., 1968, vol. 11, N 1, p. 132—140.
- Romein A.J.T.* Lineages in Early paleogene cal-

- careous nannoplankton. — *Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 1979, vol. 22, p. 231.
- Romer A.S.* The early evolution of fishes. — *Quart. Rev. Biol.*, 1945, vol. 21, N 1, p. 33—69.
- Romer A.S.* The primitive reptile *Limnoscelus* restudied. — *Amer. J. Sci.*, 1946, vol. 244, p. 149—188.
- Romer A.S.* Review of the Labyrinthodontia. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1947, vol. 99, N 1, 368 p.
- Romer A.S.* Osteology of the Reptilia. Chicago: Univ. press, 1956. 772 p.
- Romer A.S.* Synapsid evolution and dentition. — In: Intern. Colloq. on the evolution of mammals. Brussels, 1961, pt 4, p. 9—56.
- Romer A.S.* Diadectes an amphibian? — *Copeia*, 1964, N 4, p. 718—719.
- Romer A.S.* Vertebrate paleontology. 3rd ed. Chicago: Univ. press, 1966. 468 p.
- Romer A.S.* Notes and comments on the vertebrate paleontology. Chicago: Univ. press, 1968. 324 p.
- Romer A.S.* A temnospondylous labyrinthodont from the Lower Carboniferous. — *Kirtlandia*, 1969, vol. 6, p. 1—20.
- Romer A.S.* The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVI. Thecodont classification. — *Breviora Mus. Comp. Zool.*, 1972, N 395, p. 1—24.
- Ross R., Sims P.A.* Observations on family and generic limits in the Centrales. — *Nova Hedwigia Beih.*, 1973, vol. 45, p. 97—132.
- Rowell A.J.* Some early stages in development of the brachiopod *Crania anomala* (Müller). — *Ann. and Mag. Natur. Hist. Ser. 13*, 1960, vol. 3, p. 35—52.
- Rowell A.J.* The Cambrian brachiopod radiation: monophyletic or polyphyletic origins? — *US Geol. Surv. Open File Rep.* 81—743, 1981a, p. 184—187.
- Rowell A.J.* The origin of the brachiopods. — *Univ. Tenn. Dep. Geol. Stud. Geol.*, 1981b, vol. 5, p. 97—109.
- Rowell A.J.* The monophyletic origin of the Brachiopoda. — *Lethaea*, 1982, vol. 15, N 4, p. 299—307.
- Rudwick M.J.* Living and fossil brachiopods. L.: Hutchinson, 1970. 199 p.
- Runnegar B., Jell P.A.* Australian Middle Cambrian molluscs and their bearing on early molluscan evolution. — *Alcheringa*, 1976, vol. 1, N 2, p. 109—138.
- Runnegar B., Pojeta J.* Molluscan Phylogeny: The paleontological viewpoint. — *Science*, 1974, vol. 186, p. 311—317.
- Runnegar B., Pojeta J., Taylor M.E., Colling D.* New species of the Cambrian and Ordovician chitons *Matthevia* and *Chelodes* from Wisconsin and Queensland evidenced for the early history of polyplacophoran mollusks. — *J. Paleontol.*, 1979, vol. 53, N 6, 1374—1394.
- Säve-Söderbergh G.* Some points of view concerning the evolution of the vertebrates. — *Ark. zool.*, 1934, bd 26A, N 17, s. 1—20.
- Säve-Söderbergh G.* On the dermal bones of the head of the labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. — *Medd. Grönland*, 1935, bd 98, s. 211.
- Säve-Söderbergh G.* On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia. — *Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. Ser. 3*, 1936, bd 16, N 1, s. 1—181.
- Savory T.H.* Arachnida. L. etc.: Acad. press, 1977. 340 p.
- Savory T.H.* Cyphophthalmi: the case for promotion. — *Biol. J. Linn. Soc.*, 1977b, vol. 9, N 3, p. 299—304.
- Schaeffer B.* Comments on Elasmobranch evolution. — In: Sharks, skates and rays. Baltimore, 1967, p. 3—35.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. — *Akad. Wiss. und Lit. Abh. Mat.-naturwiss. Kl.*, 1968, N 3, S. 735—901.
- Schlösser M.* Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie) von Kare A. Zittel. II. Vertebrata. München; Berlin, 1923. 706 S.
- Schmidt H.W.* Conodonten-Funde in ursprünglichem Zusammenhang. — *Paläontol. Ztschr.*, 1934, Bd. 16, S. 76—85.
- Schopf T.J.M.* Ectoprocta, Entoprocta and Bryozoa. — *Syst. Zool.*, 1968, vol. 17, p. 470—472.
- Schütt F.* Bacillariales. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1896, Bd. 1, T. 1b, S. 31—153.
- Scott H.W.* The zoological relationships of the conodonts. — *J. Paleontol.*, 1934, vol. 8, p. 448—455.
- Scott H.W.* Conodont assemblages from the Heath formation. — *J. Paleontol.*, 1942, vol. 16, p. 293—300.
- Sharov A.G.* Basic Arthropodian stock, with special reference to Insects. Oxford etc.: Pergamon press, 1966. 272 p.
- Shear W.A.* A review of the Cyphophthalmi of the United States and Mexico, with a proposed reclassification of the suborder (Arachnida, Opiliones). — *Amer. Mus. Novit.*, 1980, N 2705, p. 1—34.
- Sieverts-Doreck H.* Articulata. — In: Moore R.C., Lalicker C.G., Fischer A.G. Invertebrate fossils. N.Y. etc., 1952. 614 p.



- Sill W.D.* The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the rauisuchid thecodonts. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1974, vol. 146, N 7, p. 317—362.
- Simon W.* Archaeocyathaceae. I, II. — *Abh. Senckenberg. naturforsch. Ges.*, 1939, N 448, S. 1—87.
- Simonsen R.* Ideas for a more natural system of the centric diatoms. — *Nova Hedwigia Beih.*, 1972, vol. 39, p. 37—54.
- Simonsen R.* The diatom system: Ideas on phylogeny Bacillaria. 2. Braunschweig: I. Cramer, 1979.
- Simpson G.G.* The principles of classification and a classification of mammals. — *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.*, 1945, vol. 85, p. 350.
- Simpson G.G.* Concluding remark: Mesozoic mammals revisited. — *Zool. J. Linn. Soc.*, 1971, 50, p. 181—198.
- Sladen W.P.* Report on the Asteroids. Report on the Scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873—76. — *Zoology*, 1889, vol. 30, p. 1—42.
- Smith A.B.* Implications of lantern morphology for the phylogeny of Post-Palaeozoic echinoids. — *Palaeontology*, 1981, vol. 24, pt 4, p. 779—801.
- Smith A.B.* The affinities of the Middle Cambrian Haplozoa (Echinodermata). — *Alcheringa*, 1982, vol. 6, N 1/2, p. 93—99.
- Smith H.L.* Conspectus of the families and genera of the Diatomaceae. Chicago, 1872, p. 1—19, 72—93, 154—157.
- Snodgrass R.* Evolution of the Anellida, Onychophora and Arthropoda. — *Smithsonian Miscell. Coll.*, 1938, vol. 97, 159 p.
- Sporne K.R.* The morphology of gymnosperms: The structure and evolution of primitive seed-plants. L.: Hutchinson, 1965. 216 p.
- Sporne K.R.* The morphology of Pteridophytes: The structure of ferns and allied plants. L.: Hutchinson, 1975. 191 p.
- Springer F.* Crinoidea. — In: *Textbook of paleontology*. L., 1913, vol. 1, p. 173—243.
- Springer F.* The Crinoidea Flexibilia. — *Smithsonian Inst. Publs*, 1920, N 2501. 486 p.
- Sprinkle J.* Morphology and evolution of blastozoan echinoderms. Harvard: Univ. Mus. Comp. Zool. Spec. Publ., 1973. 283 p.
- Stahl B.J.* Non-autostylic Pennsylvanian iniopterygian fishes. — *Paleontology*, 1980, vol. 23, N 2, p. 315—324.
- Stearn C.W.* The relationship of the Stromatoporoid to Sclerosponges. — *Lethaia*, 1972, vol. 5, p. 369—388.
- Stensio E.* Upper Devonian vertebrates from East Greenland, collected by the Danish Greenland Expeditions in 1929 and 1930. — *Medd. Grønland*, 1931, bd 86, N 1. 213 s.
- Stensio E.* Contributions to the knowledge of the vertebrate fauna of the Silurian and Devonian of Western Podolia. II. Notes on two Arthrodires from the Downtonian of Podolia, Stockholm. — *Ark. zool.*, bd 35A, N9, s. 1—83.
- Stensio E.* On the pectoral fin and shoulder girdle of the Arthrodires. — *Stockholm. Kgl. sven. vet. akad. handl. Ser. 4*, 1959, bd 8, N 1. 229 s.
- Stensio E.* Anatomical studies on the arthrodiren head. I. — *Kgl. sven. vetenskapsakad. handl.*, 1963a, bd 9, N 2. 419 s.
- Stensio E.* The brain and the cranial nerves in fossil lower craniate vertebrates. — *Skr. norske vid.-akad. Oslo. Kl. I*, 1963b, 120 s.
- Stenzel H.B.* Proposed uniform endings for names of higher categories in zoological systematics. — *Science*, 1950, vol. 112, p. 94.
- Störmer L.* Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Pt 1. Arachnida. — *Senckenberg. Lethaea*, 1970, Bd. 51, N 4, S. 335—369.
- Störmer L.* On the relationship and phylogeny of fossil and recent Arachnomorpha, a comparative study in Arachnida. — *Skr. Norske vid.-akad. Oslo. Kl. I*, 1944, bd 5, s. 158.
- Störmer L.* Arthropods from the Lower Devonian (Lower Emsian) of Alken an der Mosel, Germany. Pt 5. Myriapoda and additional forms, with general remarks on fauna and problems regarding invasion of land by Arthropods. — *Senckenberg. Lethaea*, 1976, Bd. 57, N 2/3, S. 87—183.
- Stys P., Kerzhner J.M.* The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera. — *Acta entomol. bohemosl.*, 1975, sv. 72, s. 65—79.
- Sweet W.C., Bergström S.M.* Multielement taxonomy of Ordovician conodonts. — *Geol. et palaeontol.*, 1972, vol. SB-1, p. 29—42.
- Tarlo L.* Agnatha. — In: *The Fossil record*. L.: Geol. Soc., 1967, p. 629.
- Tatarinov L.P.* Seymouriamorphen aus der Fauna der USSR. — In: *Handbuch der Paläontologie*. Stuttgart: G. Fischer, Bd. 5B, S. 70—80.
- Taylor T.G.* The Archaeocyathinae from the cambrian of South Australia with an account of the monography and affinities of the whole class. — *Mem. Roy. Soc. S. Austral.*, 1910, vol. 2, pt 2, p. 55—188.

- Taylor T.N.* Paleobotany: An introduction to fossil plant biology. N.Y. etc.: McGraw-Hill, 1981. 589 p.
- Teichert C.* Major features of cephalopod evolution. — Univ. Kans. Dep. Geol. Spec. Publ., 1967, vol. 2, p. 162—210.
- Termier H. et G.* Paleontologie Marocaine. I. Generalites sur les Invertebres fossiles. — Notes et Mém. serv. géol., 1947, N 69, p. 391.
- Termier H. et G.* Evolution et Biocénese. P.: Musson, 1968. 241 p.
- Thenius E., Hofer H.* Stammesgeschichte der Säugetier. B.: Spring-Verl., 1960. 322 S.
- Thiele J.* Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena, 1929—1931. Bd. 1. 778 S.
- Thiele J.* Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Jena, 1935. Bd. 2. 1154 S.
- Thomson P., Pflug H.* Pollen und Sporen des Mitteleuropäischen Tertiärs. — Palaeontographica B, 1953, Bd. 94, S. 1—138.
- Thulborn R.A.* Dinosaur polyphyly and the classification of archosaurs and birds. — Austral. J. Zool., 1975, vol. 23, p. 249—270.
- Ting T.H.* Revision der Archaeocyathinen. — Neues Jb. Geol. und Paläontol. Abt. B, 1937, Bd. 78, S. 327—379.
- Toomney D.F., Ingels Jerome J.C.* Reported Silurian occurrence of calathium from the Thornton Reef, Illinois: A correction. — J. Paleontol., 1964, vol. 38, N 6, p. 1102—1104.
- Traité de Zoologie/Ed. P.P. Grasse. P.: Masson et Cie, 1948. T. 1. Pt 2. 1953. 1160 p.; T. 6. 1949. 979 p.; T. 11. 1948. 1077 p.; T. 13. 1958. 2758 p.; T. 17. 1955. 2300 p.*
- Traité de Paleontologie/Publié sous la direction de J. Piveteau. P., 1952. T. 1. 782 p.; T. 2. 790 p.; T. 3. 1953. 1063 p.; T. 4. 1964. 387 p.; T. 5. 1955. 1113 p.; T. 6. 1958. 962 p.*
- Treatise on invertebrate paleontology/First edition directed and edited R.C. Moore, second by C. Teichert. Washington; Lawrence: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1953. Pt C. Protista 2. 1964. Vol. 1, 2. 900 p.; Pt E. Archaeocyatha, Porifera. 1955. 122 p.; Pt F. Coelenterata. 1956. 498 p.; Pt G. Bryozoa. 1953. 253 p.; Pt H. Brachiopoda. 1965. 927 p.; Pt J. Mollusca 1. 1960. 350 p.; Pt K. Mollusca 3. 1964. 519 p.; Pt L. Mollusca 4. 1957. 490 p.; Pt N. Mollusca 6. 1969. 1224 p.; Pt O. Arthropoda 1. 1959. 560 p.; Pt P. Arthropoda 2. 1955. 565 p. Pt S. Echinodermata 1. Vol. 1, 2. 1967. 650 p.; Pt T. Echinodermata 2. Vol. 1—3. 1978. 1027 p.; Pt U. Echinodermata 3. Vol. 1, 2. 1966. 695 p.; Pt V. Graptolithina, 1970. 163 p.; Pt W. Miscellanea, 1962. 143 p.*
- Treatise on invertebrate paleontology. 2nd ed. Pt E. Archaeocyatha. Washington; Lawrence: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1972. 153 p.*
- Urbanek A.* On the morphology and evolution of the Cucullograptinae (Monograptidae Graptolithina). — Acta palaeontol. pol., 1966, vol. 11, p. 291—344.
- Urbanek A.* Significance of ultrastructural studies for graptolite research. — Acta palaeontol. pol., 1978, vol. 23, N 4, p. 595—629.
- Van-der-Hammen L.* A revised classification of the mites (Arachnida; Acaridae). — Zool. meded., 1972, d. 47, blz. 273—292.
- Van-der-Hammen L.* A new classification of Chelicerata. — Zool. meded., 1977, d. 51, N 20, blz. 307—319.
- Walliser O.H.* Conodonten des Silurs. — Abh. Hess. Landesamt. Bodenforsch., 1964, Bd. 41, S. 106.
- Walker A.D.* A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh.), with remarks on the classification of crocodiles. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1970, vol. 257, p. 323—372.
- Walker E.P. et al.* Mammals of the world. Baltimore: J. Hopkins press, 1964, p. 645—1520.
- Wang H.C.* A revision of the Zoantharia Rugosa in the light of their minute skeletal structures. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1950, vol. 234, p. 175—246.
- Watson D.M.S.* The Acanthodian fishes. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1937, vol. 228, N 549, p. 49—116.
- Watson D.M.S.* The origin of frogs. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1940, vol. 60, p. 195—231.
- Watson D.M.S.* On Bolosaurus, and the origin and classification of reptiles. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1954, vol. 114, p. 37—89.
- Watson D.M.S.* On Millerosaurus and the early history of the sauropsid reptiles. — Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1957, vol. 240, p. 325—400.
- Watson D.M.S.* The myotomes of acanthodians. — Proc. Roy. Soc. London B, 1959, vol. 151, p. 23—25.
- Watson D.M.S., Romer A.S.* A classification of therapsid reptiles. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1956, vol. 114, p. 37—89.
- Weber M.* Die Säugetiere. Jena: G. Fischer, 1927/1928. Bd. I/II. 806 S.
- Wenz W.* Gastropoda. I. Allgemeiner Teil und

- Prosobranchia. — In: Handbuch der Paläozoologie. B., 1938—1944, Bd. 6, T. 1. 1639 S.
- Wenz W., Zilch A. Gastropoda. II. Euthyneura. — In: Handbuch der Paläozoologie. B., 1960, Bd. 6, T. 2. 834 S.
- Westoll T.S. The paired fins of placoderms. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1945, vol. 61, N 15, pt 2, p. 381—398.
- Westoll T.S. On the evolution of the Dipnoi. — In: Genetics, paleontology and evolution. Princeton: Univ. press, 1949, p. 121—184.
- Weygoldt P., Paulus H.F. Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. — Ztschr. zool. Syst. und Evolutionforsch., 1979, Bd. 17, N 3, S. 177—200.
- White E. Australia Arthrodires. — Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol., 1952, vol. 1, N 9, p. 249—304.
- Williams V., Hurst J.M. Patterns of evolution as illustrated by the fossils record. Amsterdam etc., 1977. XIII + 591 p.
- Woodward A.S. Text-book of paleontology. L., 1932. Vol. II. 464 p.
- Wooley T.A. A review of the phylogeny of mites. — Annu. Rev. Entomol., 1961, vol. 6, p. 263—284.
- Worobjeva E.J. Formenvielfalt und Verwandtschaftsbeziehungen des Osteolepidida (Grossopterygii, Pisces). — Palaeontol. Ztschr., 1975, Bd. 1/2, S. 44—55.
- Wright A.D. Brachiopod radiation. — In: Origin of major invertebrate groups. L., 1979, p. 236—252. (Syst. Assoc. Spec. vol.; N 12).
- Yatsu N. Development of Lingula. — J. College Sci. Univ. Tokyo, 1902, vol. 17, art. 4, p. 112.
- Yochelson E.L. Matthewa, a proposed new class of Mollusca. — Geol. Surv. Profess. Pap., 1966, vol. 523-B, p. 1—9.
- Yochelson E.L. Que vadis Bellerophon? — Univ. Kans. Dep. Geol. Spec. Publ., 1967, vol. 2, p. 141—161.
- Yochelson E.L. Stenothecoida, a proposed new class of cambrian Mollusca. — In: Abstracts of the papers presented at the session of the International Paleontological Union. Pr., 1968, p. 34.
- Yochelson E.L. Stenothecoida, a proposed new class of Cambrian Mollusca. — Lethaia, 1969, vol. 2, N 1, p. 49—62.
- Yochelson E.L. Early radiation of Mollusca and mollusc-like groups. — In: Origin major invertebrate groups. Proc. Symp., 1978. L., 1979, p. 323—358.
- Yochelson E.L., Flower R.H., Webers G.T. The bearing of the new Late Cambrian monoplacophoran genus Knightoconus upon the origin of the Cephalopoda. — Lethaia, 1973, vol. 6, p. 275—310.
- Yoshikura M. Comparative embryology and phylogeny of Arachnida. — Kumamoto J. Sci. Biol., 1975, vol. 12, p. 71—142.
- Zeiss A. Fossile Cephalopoden mit Weichteilen. — Natur. und Mus., 1962, Bd. 98, H. 10, S. 418—424.
- Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischen Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung. — Paläontol. Ztschr., 1969, Bd. 43, N 1/2, S. 13—27.
- Ziegler B., Rietschel S. Phylogenetic relationships of fossil Calcisponges. — Zymp. Zool. Soc. London, 1970, N 25, p. 23—40.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart: G. Fischer, 1959. 777 S.
- Zittel K.A. Handbuch der Palaeontologie. Oldenbourg etc., 1893. Bd. IV. Mammalia. 799 S.
- Zittel K.A. Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). München; Leipzig, 1895.

## УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Acantharea, *ria, riea* — 10, 165  
 Acanthocephala, *phalaria, phaliphala* — 165  
 Acanthodei, *dida, dii, diformes* — 114  
 Acanthognathidae, *thinae* — 106  
 Acanthometra 10  
 Acanthothoraci 114  
 Acari, *riiformes, rimorpha* 65  
 Acnidaria 165  
 Acochlidiiiformes, *mii* 35  
 Acoela 35  
 Acrania 165  
 Acreodi 143  
 Acrinoderma 65  
 Acrotretida, *tacea* 43  
 Acteoniformes 35  
 Actinanthides 22  
 Actinelida, *noidea* 10  
 Actiniaria 22  
 Actinocerata, *ratida, ratoidea, rida* 40  
 Actinochaeta 65  
 Actinodontida — 32  
 Actinolepidae, *pidoklei, pina* — 114  
 Actinomyxidina — 165  
 Actinopoda — 10  
 Actinopterygii — 114  
 Actinostromatida 22  
 Actinotrichida 65  
 Actinotrocha, *chariae* 165  
 Actinotrochozoa — 165  
 Aculifera — 165  
 Aetosauria — 132  
 Aglaspida — 65  
 Agliformes — 35  
 Agmata — 165  
 Agnatha — 112  
 Agnostida, *toidea* — 61  
 Agoniatitida — 40  
 Ajacicyathida, *thina* — 13  
 Alata — 40  
 Albaillellaria — 10  
 Alcyonacea, *naria, nida* — 22  
 Aldanocyathus — 13  
 Alethinophidia — 132  
 Allogromida, *mina* — 8  
 Allotheria — 143  
 Almasauridae, *roidea* — 123  
 Altaicornoidea — 65  
 Alveolinida, *litina* — 22  
 Amblypoda, *pygi* — 65  
 Ammodiscata, *scida, scoidida* — 8  
 Ammonitea, *nitida, nitina, nitolda, noidea* — 40  
 Ammoscalariata, *riida* — 10  
 Amoebopteria, *phriaria* — 165  
 Amphiastraeida — 22  
 Amphibia — 123, 132  
 Amphiboliformes, *mii* — 35  
 Amphichelydia — 132  
 Amphineura, *neurys* — 28, 165  
 Amphiplastra — 132  
 Amphisbaehia — 132  
 Amplexoporida — 56  
 Amyocerata — 80  
 Anachoropteridaceae — 155  
 Anactinotrichida — 65  
 Anagalida — 143  
 Anapsida — 132  
 Anarcestida — 40  
 Anarthrodina — 114  
 Anascina — 56  
 Anaspida — 112  
 Anaspidea — 35  
 Aneurophytales — 157  
 Angulata — 92  
 Anguste-Radulata — 40  
 Anilidia, *liidae* — 132  
 Anisobranchia — 35  
 Anisomyaria — 32  
 Anisopleura — 35  
 Ankylosauria — 132  
 Annella — 165  
 Annelida, *lides* — 165  
 Annulobactritida — 40  
 Anomodontia 132  
 Anomalodesmacea, *mata* — 32  
 Anoplura — 80  
 Antarctaspina — 114  
 Antennata — 165  
 Anthobranchia — 35  
 Anthozoa — 22, 23  
 Anthracomarti — 65  
 Anthracosauria, *roideae* — 65

В указателе приводятся ссылки только на первые страницы разделов. Названия одного таксона, отличающиеся окончаниями даны группами.

- Anthropoidea - 143  
 Antiarcha, archi - 114  
 Antipatharia, thida - 22  
 Anura - 123  
 Apatellata - 65  
 Aphaniptera - 80  
 Aphetohyoidea - 114  
 Aphrosalpingida, gidea, giformes, goida - 17  
 Aphrosalpinx - 17  
 Apicomplex - 165  
 Aplacophora - 28  
 Aplyciiformes - 35  
 Apoda - 123  
 Apodacea - 83  
 Aporata - 22  
 Apsidospondyli 123  
 Aptocyathus 13  
 Apterygota - 80  
 Apulmonata - 65  
 Araeoscelidia - 132  
 Arachnida, nidea, noidea, nomorp-  
   hae - 65  
 Arachnophyllina - 22  
 Araneae, neomorphae - 65  
 Aranei - 65  
 Araphidineae - 148  
 Arbacioida - 100  
 Arberia, les - 158  
 Archacosyconida - 13  
 Archaea - 165  
 Archaeata - 13, 17, 22, 165  
 Archaeoceti - 143  
 Archaeocyathi, thida, thina, then, 13, 165  
 Archaeodendrida - 104  
 Archaeogastropoda - 35  
 Archaeognatha - 80  
 Archaeoptera - 80  
 Archaeopteris, ridales - 157  
 Archaeosuchia - 132  
 Archaeosyconina - 13  
 Archeocaeiida - 22  
 Archiannelida - 165  
 Archinacellida - 28  
 Archinacelliformes, mii - 35  
 Architarbi - 65  
 Architectoniciformes, mii - 35  
 Archodonata - 80  
 Archonta - 143  
 Archosauria - 132  
 Arcoida - 32  
 Arctocyonia - 143  
 Arctolepidida - 114  
 Arthrodira - 114  
 Arthropoda - 61, 165  
 Arthropoda - 154  
 Articulata - 49, 83, 92, 165  
 Articulina - 56  
 Artiodactyla - 143  
 Asaphina - 61  
 Ascetospora - 165  
 Ascheilmintzes - 165  
 Ascocerotida, cerida - 40  
 Ascophorina - 56  
 Asegmentata - 92  
 Aspidochirota - 83  
 Aspidophora - 35  
 Asprapotherioidea - 143  
 Associata - 22  
 Astartida - 32  
 Asterias - 165  
 Asteroidea, rozoa - 83, 98, 165  
 Asterolepididae, pidida, pidoidei - 114  
 Asterolepiiformes - 114  
 Asteroxylon 153  
 Asterozoa - 98  
 Asthenodontida 32  
 Astraeoida - 22  
 Astrocoeniina - 22  
 Astropotheria - 143  
 Astrorrhiza - 8  
 Asyndactyla - 143  
 Ataxophragmiida - 8  
 Atelostomata - 100  
 Athecata - 132  
 Athoracophoriformes - 35  
 Athyracea, rididina, ridacea - 43  
 Athyrisinacea - 43  
 Atlantiformes - 35  
 Atrypacea, pida, pidina - 43  
 Aulacoceratida, cerida - 40  
 Aulodonta - 100  
 Aulophyllina - 22  
 Auloporida - 22  
 Autobranchia - 32  
 Axonocrypta - 104  
 Axonolipa - 104  
 Axonophora - 104  
 Bacillariophyceae, phyta - 148  
 Bactritida, toida, toidea - 40  
 Bactrognathidae - 106  
 Baenioidea, noidea - 132  
 Bajkalooceratida, tidae - 40  
 Balognathidae, thinae - 106  
 Barinophytales 153  
 Barragwanathia 154  
 Barrandoceratida, cerida - 40  
 Barytheria, therioidea - 143  
 Basiliolacea - 43  
 Basommatophora - 35  
 Bassleroceratida - 40  
 Batoidei - 114  
 Batrachomorpha - 123  
 Batrachosauria - 123  
 Bauriamorpha - 132  
 Baurusuchia, idae - 132  
 Belemnitea, nitida, nitoida, noidea - 40  
 Belemnoteuthida - 40  
 Bellerophonitida, tiformes - 35  
 Belluae - 143  
 Belodontidae - 106

Bennettitales - 158  
 Biddalphiineae - 148  
 Bilateria - 165  
 Billingsellacea - 43  
 Binoatia - 114  
 Birkeniae - 112  
 Bivalvia - 28, 32, 165  
 Blastoidea - 83  
 Blastozoa - 83  
 Blattida, tidea, todea - 80  
 Blattinopsida - 80  
 Blattopteroidea - 80  
 Bothriocidaris, roida - 100  
 Bothriolepididae, pidoidei, piformes - 114  
 Botryopteridaceae, les - 155  
 Bourgueticrinida, nina - 92  
 Bowmanitidae - 154  
 Brachia, chiata - 165  
 Brachiopoda, - 43, 165  
 Brachyopoda, dei - 123  
 Brachiopterygi - 132  
 Brachydeirina - 114  
 Brachythoraci - 114  
 Bradyodonti - 114  
 Branchiata - 165  
 Brachiotrema, mata - 165  
 Brisingida - 98  
 Brooksellida - 22  
 Bruta - 143  
 Bryantodontacea, tidae - 106  
 Bryozoa - 56, 165  
 Bucciniformes, mii - 35  
 Buliminida - 8  
 Bulliformes, formii - 35  
 Bulliones - 35  
 Bunotheria - 143  
 Cadomellacea - 43  
 Caenogastropoda - 35  
 Calamites, tales, taceae - 154  
 Calamophyton - 154  
 Calamopitys, pituales - 158  
 Calamostachyales - 154  
 Calathium - 20  
 Calcichordata - 83, 165  
 Calcifera - 8  
 Callistophytales - 158  
 Callixylon - 157  
 Caloneuridea, rodea - 80  
 Calostylina - 22  
 Calulifera - 65  
 Calycinida - 98  
 Calymenidae - 61  
 Calyptoptomatida - 28  
 Calyptraciformes, mii - 35  
 Calyptrastega - 56  
 Calysozoa - 56  
 Camarodonta - 100  
 Camaroidea - 104  
 Cambriiida - 28  
 Camerata - 83, 92

Camerellacea - 43  
 Camerothercida - 65  
 Camplostega - 56  
 Camplostromatoidea - 83  
 Campylopteroidea - 80  
 Canalifera - 35  
 Cancellina - 56  
 Caniniina - 22  
 Cannobotryoidea - 10  
 Capitosauridae, dea, dei - 123  
 Capsulocyathina - 13  
 Captorhinomorpha - 132  
 Cardiolepidaceae - 158  
 Carditida - 32  
 Carettochelyoidea - 132  
 Carnivora - 143  
 Carnosauria - 132  
 Carnosina - 56  
 Carnosits - 56  
 Carpoidea - 83, 165  
 Carpozoa - 165  
 Carterinida, rinoida - 8  
 Carybdeida - 27  
 Caryocrinites - 98  
 Caryophyllida, lina, liida - 22  
 Cassidiformes - 35  
 Cassidulinida - 8  
 Cassiduloida - 100  
 Caudofoveta - 28  
 Caulinaria - 92  
 Caulogastra - 65  
 Cavoliniformes - 35  
 Caytoniales - 158  
 Centrales, ricae - 148  
 Centroceratida - 40  
 Centronellidina - 43  
 Cephalaspides, domorphi - 112  
 Cephalochordata - 165  
 Cephelopoda - 28, 40, 165  
 Cephalorhyncha, rhynchus - 165  
 Ceramoporina - 56  
 Ceratitida - 40  
 Ceratobuliminida - 8  
 Ceratodontida, toidei - 114  
 Ceratomorpha - 143  
 Ceratoporellida - 22  
 Ceratopsida - 132  
 Cerebrata - 165  
 Ceriantipatharia - 22  
 Cerithiiformes, mii - 35  
 Cerioporina - 56  
 Cerritosaurus - 132  
 Cestoda, des - 165  
 Cestus - 165  
 Cetacea - 143  
 Cete - 143  
 Chaetedia - 22, 23  
 Chaetognatha - 165  
 Chasmatopsida - 65  
 Cheilostomata, mida - 56

- Cheirolepidaceae - 158  
 Cheirurida - 61  
 Chelicerata - 65, 165  
 Cheliceromorpha - 165  
 Chelicerophora - 65  
 Cheliferes - 65  
 Chelodida - 28  
 Chelonethi - 65  
 Chelonia, nioidea, noidea, nomorpha, nopl-  
 lastra - 132  
 Chelydoidea, droidea - 132  
 Chernetidae - 65  
 Cheuberticyathina - 13  
 Chilopoda - 165  
 Chilostomellida - 8  
 Chimaerae - 114  
 Chirognathacea, thidae, thinae - 106  
 Chiroptera - 143  
 Chitonida - 28  
 Chlorophyta - 18  
 Chondrichthyes - 114  
 Chondrostei - 114  
 Chonetacea, tidina - 43  
 Chordata, tes - 165  
 Choristodera - 132  
 Chrysomonadinae - 150  
 Chrysophyta - 150  
 Cidaroida - 100  
 Ciliata - 165  
 Ciliophora - 165  
 Cimicida - 80  
 Cimiciformes - 80  
 Cingulata - 143  
 Circonulariina - 27  
 Circothecida - 41  
 Cladida, doidea - 92  
 Cladocrinoidea - 92  
 Cladophora - 104  
 Cladoselachii - 114  
 Cladotheria - 143  
 Cladoxylales - 155  
 Clathrodictyida - 22  
 Clavohamulidae - 106  
 Cleodora - 41  
 Clepsidropsidaceae - 155  
 Climatiformes - 114  
 Climolesta - 143  
 Clitambonitacea, tidina - 43  
 Clymenida - 40  
 Clypeasteroida - 100  
 Cnidaria - 22  
 Cnide, des, don - 165  
 Cnidospora, sporidia - 165  
 Coccolithophorales, rides - 150  
 Coccostei, steina, steida - 114  
 Cochleophora, phorus - 165  
 Coelacanthi, thiformes - 114  
 Coelenterata - 22, 165  
 Coelodontidae, tinae - 106  
 Coelolepida - 112  
 Coelospira cea - 43  
 Coeluroidea, rosauria, - 132  
 Coenithecalliida - 22  
 Coenothecalia, caliida - 22  
 Coenozoa - 22  
 Coleoidea - 40  
 Coleoptera, roidea - 80  
 Collembola - 80  
 Colloconchida - 32  
 Collodaria - 10  
 Coloneurida - 80  
 Colosteidae, steidoidea, steiformes - 123  
 Columnariida, riina - 22  
 Comarostomata - 65  
 Comasterina - 92  
 Comatulida - 92  
 Compsocrinina - 92  
 Conchifera - 28  
 Conchopeltina - 22  
 Condylarthra - 143  
 Comconchia - 28  
 Coniferales - 158  
 Coniformes - 35  
 Conocardiida, dioida - 32  
 Conocoryphidae - 61  
 Conodontochordata, tophorida - 106  
 Conulariida, riina - 22  
 Conulata - 27  
 Corallimorpharia - 22  
 Cordaites, tales - 158  
 Cordaitanthus, thales - 158  
 Cordylodontinae - 106  
 Coronata - 92  
 Coronatida - 27  
 Cornuspirida - 8  
 Comuta - 83  
 Corydallida - 80  
 Corynexochida, chidae, choidea - 61  
 Corynograptida - 104  
 Coscinicyathina - 13  
 Cotylosauria, ris - 132  
 Cranaenacea - 43  
 Craniacea, iida, iidina - 43  
 Crassigyrinus - 123  
 Creodonta - 143  
 Crestjashitoidea - 41  
 Cribrimorphina - 56  
 Cricoconarida - 28  
 Crinoidea - 83, 92, 165  
 Crinon - 165  
 Crinozoa - 83  
 Crocodilia, lomorpha - 132  
 Crossopterygii - 114  
 Cruciplastra - 132  
 Crustacea - 65  
 Crustaidea - 104  
 Cryptodira - 132  
 Cryptodonta, tida - 32  
 Cryptogomae - 65  
 Cryptonellacea - 43

Cryptoperculata - 65  
 Cryptostomata, mida - 56  
 Cryptozonia - 98  
 Ctenocystoidea - 83  
 Ctenodontida - 32  
 Ctenophora, phoraria - 22  
 Ctenostomata, mida, mina - 56  
 Curtaulata - 56  
 Cuspidariida - 32  
 Cyamoidea - 165  
 Cyathocrinina, noidea - 92  
 Cyathophyllina - 22  
 Cycadales, opsidea - 158  
 Cycadosarpidiaceae - 158  
 Cyclicl - 92  
 Cyclobranchia - 35  
 Cyclocystoidea - 83  
 Cycliidea - 165  
 Cycdomya - 28  
 Cyclospiracea - 43  
 Cyclostomata, mida - 56  
 Cyclostomi - 112  
 Cymbionites - 83  
 Cynodontia - 132  
 Cynognathia - 132  
 Cyphophthalmi - 65  
 Cypraeiformes - 35  
 Cyrtellaria, tida, toidea - 10  
 Cyrtida - 10  
 Cyrtinacea - 43  
 Cyrtocrinida, nira - 92  
 Cyrtodontida - 32  
 Cyrtodoninae - 106  
 Cyrtolitea - 28  
 Cyrtionella, lida - 28  
 Cyrtosoma - 28  
 Cyrtospiriferacea - 43  
 Cystiphyllida, lina - 22  
 Cystoidea - 83, 165  
 Cystoporida, rina - 56  
 Cytomorpha - 165  
 Dacryoconarida - 28  
 Dactyletrina - 56  
 Dallinacea - 43  
 Dasyurimorphia - 143  
 Davidsoniacea - 43  
 Dayiacea - 43  
 Decapoda - 40  
 Dechenellidae - 61  
 Deinocephalia - 132  
 Deinocherosauria - 132  
 Deinodontoida - 132  
 Deinonychosauria - 132  
 Deinotherioidea - 143  
 Deltaxheridia - 143  
 Delthyridacea, didina, riacea - 43  
 Dendrepentontidae - 123  
 Dendrochirotaacea - 83  
 Dendrocrinina, noidea - 92

Dendroidea - 104  
 Dendrophyllina - 22  
 Dentallida - 28  
 Dentoceratidae - 28  
 Dermochelyoidea - 132  
 Dermoptera - 143  
 Desmodonta - 32  
 Desmemydidae - 132  
 Desmostulia - 143  
 Demostyliiformes - 143  
 Deuterostomia - 165  
 Dextrobranchia - 35  
 Diadecta, tes, tia, tidae, tosaoria, tomorpha - 132  
 Diadematacea, toida - 100  
 Diaphanopterida, ridea, rodea - 80  
 Diarthrognathia, thioidea - 132  
 Diasoma, mus - 28  
 Diatomatae - 148  
 Diatomeae areolatae - 148  
 Diatomeae striatae - 148  
 Diatomeae vittatae - 148  
 Dibranchiaspidomorphi - 112  
 Dibranchiata - 40  
 Dichograptina - 104  
 Dichoporita - 83  
 Dickinsonia, sonida - 22  
 Dicranograptida - 104  
 Dicranophyllum, pnyllales - 158  
 Dictionalia - 13  
 Dictionellidina - 43  
 Dictyocyathina - 13  
 Dictyoneurida, dea - 80  
 Dicydica - 92  
 Dicyema, mida - 165  
 Dicyemataria - 165  
 Dicynodontia, toidea - 132  
 Didelphia, phimorphia - 143  
 Didymograptida, ina - 104  
 Dielasmatacea - 43  
 Dikelocephalidae - 61  
 Dinocerata - 143  
 Dinocephalia - 132  
 Dinosauria - 132  
 Diplacanthida - 114  
 Diplarthra - 143  
 Dipleurzoa - 22  
 Diplobathra, dida - 92  
 Diplobelida, lina - 40  
 Diplograptina - 104  
 Diplopoda - 165  
 Diploporita - 83  
 Diplorhina - 112  
 Diplotheceida - 41  
 Diplura - 80  
 Dipnoi - 114  
 Diprotodontia - 143  
 Diptera - 80  
 Dipterida - 114  
 Discinacea - 43



Discoasteraceae - 150  
 Discoidea - 10  
 Discopoda - 35  
 Discosauriscidae - 132  
 Discosorida - 40  
 Disparta, rida - 92  
 Dissidoceratida - 40  
 Dissorophidae - 123  
 Distacodontacea, tidae - 106  
 Dithecoidea - 104  
 Divasibranchia - 35  
 Docodonta - 143  
 Docoglossa - 35  
 Dokidocyathina - 13  
 Drepanophycus 154  
 Dromasauria - 132  
 Dryolestoidea - 143  
 Duboisella - 106  
 Dvinosaurus - 123  
  
 Ecardines - 43  
 Echato crinea - 83  
 Echinocea, noida, noidea, nozoa - 83, 100, 165  
 Echinocystitoida - 100  
 Echinodermata - 83, 165  
 Echinoidea, nus - 100, 165  
 Echinospaerium - 165  
 Echinospirida - 35  
 Echinostachyaceae - 154  
 Echinthurioida - 100  
 Echiura, rida, rus - 165  
 Echmato crinea, inida - 92  
 Ectocochlia - 40  
 Edaphosauria - 132  
 Edentata - 143  
 Edopiformes, poidea, psoidea - 123  
 Edriosaterida - 83  
 Edrioblastoidea - 83  
 Eichwaldiacea - 43  
 Elasmobranchii - 42  
 Elephantioidea - 143  
 Eleutherozoa, theris - 83, 165  
 Ellesmeroceratida, cerida - 40  
 Elliptici - 92  
 Ellobiida - 35  
 Elonichthyiformes - 112  
 Ebmioptera - 80  
 Embitopoda - 143  
 Embolomeri - 123  
 Embolospondyli - 123  
 Enantia, tiozoa - 165  
 Endoceratea, ceratida, ceratoida, ceratoida, cerida - 40  
 Endocochlia - 40  
 Endosclerata - 22  
 Endothyrida - 8  
 Ennotheria - 143  
 Enosuchidae - 132  
 Entactiniidae - 10

Enteletacea - 43  
 Enteropneusta - 165  
 Enterozoa - 165  
 Entomostoma - 35  
 Entoprocta - 165  
 Entovia - 158  
 Eoblattida - 80  
 Eocrinoidea - 83, 92  
 Eodiscoidea - 61  
 Eolacertilia - 132  
 Eometatheria - 143  
 Eopodiscaceae - 148  
 Eopteropoda, podes - 28, 41  
 Eosuchia - 132  
 Eotheria - 143  
 Eotheriodontia - 132  
 Eparotocyona - 143  
 Ephemerida, riformes, roptera, roidea - 80  
 Ephedrales 158  
 Epimerata 65  
 Epitheria - 143  
 Equisetales, taceae, tidae, topsida - 154  
 Erinaceomorpha - 143  
 Erniettomorpha - 165  
 Eryopsidae, sideoidea - 123  
 Erypoidea - 123  
 Estinnophyton - 153  
 Etapteridaceae - 155  
 Enarchaeocyathi - 13, 169  
 Euarthrodira - 112  
 Eubleptodea - 80  
 Eubrachythoracei - 114  
 Euchelicerata - 65  
 Euclasteroidea - 98  
 Eucochlia - 40  
 Eucurtidioidea - 10  
 Eudesmodontida - 32  
 Eudiplobathrina - 92  
 Euechinoidea - 100  
 Eugorgonopsia - 132  
 Eulamellibranchia, chiata - 32  
 Eunotosauria - 132  
 Eupantotheria - 143  
 Euplacentalia - 143  
 Eupsammiida - 22  
 Euradiolaria - 10  
 Eureptilia - 132  
 Eurypterida - 65  
 Euryisiphonata - 40  
 Eurytomata - 56  
 Euselachii - 114  
 Eusuchia - 132  
 Eutaxodontida - 32  
 Eutetrapoda - 123  
 Euthecostomata - 35  
 Eutheria - 143  
 Evenkiellida - 22  
 Excentrocaulacea - 92  
 Excentrocordata - 92  
 Exilithecida - 41

- Exosclerata - 22  
 Fasciculithaceae - 22  
 Faviina - 22  
 Favositida, tina - 22  
 Fenestellidae, tina - 56  
 Fenestrada, ina - 56  
 Ferae - 143  
 Ferungulata - 143  
 Filosa - 165  
 Fissiculata - 83  
 Fissipedia - 143  
 Fistuliporina - 56  
 Fistuliporita - 83  
 Flagellata, tae - 150, 165  
 Flexibilia - 83, 92  
 Foraminifera, ferida - 8  
 Forcipulatae, tida - 83, 98  
 Forficulida - 80  
 Fungiida, glina - 22  
 Fusulinida, nina, noida - 8  
  
 Gadilida - 28  
 Galeaspidia - 112  
 Galeodes - 65  
 Galeopoidea - 132  
 Galeosauroida - 132  
 Gastrodeuteia - 32  
 Gastropempta - 32  
 Gastropoda - 28, 35  
 Gastropoteia - 32  
 Gastrotetartica - 32  
 Gastrottricha - 165  
 Gastrottriteia - 32  
 Gemuendinae, dinida - 114  
 Gephyrea - 165  
 Gerarida, dea - 80  
 Geronostromatida - 22  
 Gigantostraca - 65  
 Ginkgo, goaceae, goales, gopsida - 158  
 Glires - 143  
 Globigerinida, rinea - 8  
 Globorilida - 41  
 Globorotaliida - 8  
 Globosicyathina - 13  
 Glosselytrodea - 80  
 Glossophyllum - 158  
 Glyptocrinina - 92  
 Gnathostomata - 100  
 Gnathostomi - 114  
 Gnetales - 158  
 Gonambonitacea - 43  
 Gondolellacea, lidae - 106  
 Gondwanostachyaceae - 154  
 Goniactinida - 83  
 Goniatitida - 40  
 Gordiacea - 165  
 Gorgonacea, nida, niida - 22  
 Gorgonopsia, oidea - 132  
 Granuloreticulosa - 165  
 Graptolitha, thina, loidea - 104  
  
 Gryllida, lidea, lonas - 80  
 Grylloblattida, tidae, todea - 80  
 Gymnoderma - 132  
 Gymnoglossa - 35  
 Gymnolaemata - 56  
 Gymnospermae, mopsida - 158  
 Gyrcanthida - 114  
  
 Habrovirgatina - 56  
 Haematomizida - 80  
 Haliommoidea - 10  
 Halloporina - 56  
 Hallopus, poda - 132  
 Halysitida, tina - 22  
 Hamiglossa - 35  
 Hantkeninida - 8  
 Haplocnemata - 65  
 Haplosporidia - 165  
 Haplozoa - 83, 165  
 Haptophyceae, phyta - 150  
 Haptopoda - 65  
 Harpida - 61  
 Hederellina - 56  
 Hegerotheria - 143  
 Helicida, ciones, cionelliformes - 35  
 Helicoplacoida - 83  
 Heliolitida, tina, toidea - 22  
 Helioporida - 22  
 Heliozoa, zoa - 10  
 Hemichordata - 165  
 Hemicidaroida - 100  
 Hemiptera - 80  
 Hemistreptocrinida, crinoidea - 83, 92  
 Hemizonida - 98  
 Heptatella - 65  
 Hesperoherpeton - 123  
 Hesperometatheria - 143  
 Heterangium - 158  
 Heteroconchia - 32  
 Heterocorallia - 22  
 Heterohellicida - 8  
 Heterodonta, tida - 32  
 Heteropoda - 35  
 Heteroptera - 80  
 Heterostiina - 114  
 Heterostraci - 112  
 Hexacoralla - 22  
 Hexagonellina - 56  
 Hexastylloidea - 10  
 Hibbardellinae - 106  
 Hindeodellinae - 106  
 Hippomorpha - 143  
 Hippuritida, toida - 32  
 Hirudinea - 165  
 Holactinochitnosi - 65  
 Holasteroida - 100  
 Holactypoida - 100  
 Holoccephali - 104  
 Holometabola - 80  
 Holonematei, teina - 114

- Holopodina - 92  
 Holoptychiida - 114  
 Holostei - 114  
 Holothuroidea - 83, 165  
 Hokotracheata - 65  
 Homalonotidae - 61  
 Homalozoa - 83, 165  
 Homoctenida - 28  
 Homoiostelea - 83  
 Homoptera - 80  
 Homostelea - 83  
 Hormosimida - 8  
 Hyboocrinida - 92  
 Hydroconozoa - 27  
 Hydrocorallina - 22  
 Hydroida, rokdea, rozoa - 22  
 Hydropalaeoptera - 80  
 Hydrozoa - 22, 165  
 Hyema - 154  
 Hymenophyllaceae  
 Hymenoptera, roidea - 80  
 Hyocrinina - 92  
 Hyolitha, thellida, thes, thida, thidae, thina,  
 thoida, thomorpha, thozoes - 41, 165  
 Hyolithelminthes - 41  
 Hyperoartii - 112  
 Hyperotreti - 112  
 Hypoparia - 61  
 Hypoperlida, lidea - 80  
 Hyraces, coidea - 143  
 Hystricomorpha - 143  
 Ibyka - 155  
 Icarosaurus - 132  
 Ichthyopterygia - 132  
 Ichthyosauria - 123  
 Ichthyostegalia - 123  
 Icriodontidae, tinae - 106  
 Ictidosauria - 132  
 Ictidosuchoidea - 132  
 Ictopsia - 143  
 Idiognathodontidae, tinae - 106  
 Iguania - 132  
 Illaenida - 61  
 Illinella - 106  
 Imbricata - 83  
 Inadunata - 83, 92  
 Inarticulata - 43  
 Inferioarticulata - 43  
 Inocaulida - 104  
 Insecta - 165  
 Insectivora - 143  
 Intejoceratida, cerida - 40  
 Iridopteridales - 155  
 Irregularia - 100  
 Irregularies - 13  
 Ischnucanthida, thiformes - 114  
 Isitithecoidea - 41  
 Isocrinina, ida - 92  
 Isophyllibranchida - 32  
 Isophorida - 83  
 Isopleura - 35  
 Isoptera - 80  
 Iunnanolepidoidei - 114  
 Jurinida - 80  
 Kamptozoa 56  
 Kastarachiida 65  
 Katoporida 112  
 Kazakhstanicyathida - 13  
 Kennalestida - 143  
 Ketophyllina - 22  
 Kinorhyncha - 165  
 Kirenegollida - 28  
 Knightoceras - 28  
 Kolymaspidida - 114  
 Koninckinacea - 43  
 Korovinella - 22  
 Kuchneotheria - 143  
 Kuchneosauridae - 132  
 Kunneosaurus - 132  
 Kutorginacea, nida - 43  
 Labechiida, chloidea - 22  
 Labellata - 65  
 Labirinthula - 165  
 Labyrinthodontia - 123  
 Labyrinthomoppha - 165  
 Lacertilia - 132  
 Lagenida - 8  
 Lagenostoma, les - 158  
 Lagomorpha - 143  
 Lagynata, nea, nida - 8  
 Lamellibranchiata - 28  
 Lamellicristata - 165  
 Laniatores - 65  
 Lanthiniformes - 35  
 Lanthanosuchia, chidae - 132  
 Larcoidea - 10  
 Latigastra - 65  
 Latipinnata - 132  
 Latiscopidae - 123  
 Lebachiaaceae - 158  
 Lecleroqia - 154  
 Lenacyathus - 13  
 Lenticulinida - 8  
 Lepidocarpales - 184  
 Lepidocentroida - 100  
 Lepidocystoidea - 83  
 Lepidodendrales - 154  
 Lepidoderma - 132  
 Lepidopleurida - 28  
 Lepidoptera - 80  
 Lepidosauria - 132  
 Lepidosirenoidei - 114  
 Lepidostrobales - 184  
 Lepismatida, toa - 80  
 Lepospondyli - 123  
 Leptaulata - 56  
 Leptictida - 143  
 Leptograptina - 104  
 Leptorophida, dae - 132

- Leptostrobales - 158  
 Leptotyphlopidae - 132  
 Lesleya - 158  
 Lewistownella - 106  
 Libellulida, lones - 80  
 Lichenariida, riina, riidae - 22  
 Lichida - 61  
 Ligonodontinae - 106  
 Liliopsida - 161  
 Limaceformes, mii - 35  
 Limnoscelidae - 132  
 Limulida - 65  
 Linguatularii, tulida, tula - 165  
 Lingulacea, lida - 43  
 Liphistiomorphae - 65  
 Lipodontida - 32  
 Lipostena - 65  
 Lissamphibia - 123  
 Lithelioidea - 10  
 Lithorhisotomatida - 22  
 Lithostrotionina - 22  
 Litopterna - 143  
 Littoriniformes - 35  
 Lituolida - 8  
 Lobodothyridae - 43  
 Lobosa - 165  
 Lochria - 106  
 Lonchodinae - 106  
 Lonsdaleina - 22  
 Lophiostomatida - 22  
 Lophophorata, rus - 56  
 Loricata - 28  
 Loxembolomeri - 123  
 Loxommidae, matoidea, midae, moidei, moideae - 123  
 Loxommiformes - 123  
 Loxosomatina - 56  
 Lucinida - 32  
 Luidia - 98  
 Lumbricus - 165  
 Lycopsida - 154  
 Lykophyllina - 22  
 Lymnaeiformes, mii - 35  
 Lytocerata, ceratina - 40  
 Lytoniaceae - 43  
  
 Macharidia - 83  
 Machilida - 80  
 Macruriformes, tiones - 35  
 Macropetalichthyes, thyida - 114  
 Macrophreatina - 92  
 Macroscelidea - 143  
 Macrotheca - 28  
 Madrepuraria - 22  
 Magnoliopsida - 161  
 Mallophaga - 80  
 Mammalia - 143  
 Manchurostachyeaceae - 154  
 Mandibulata - 165  
 Mantida, todea - 80  
  
 Mariametrina - 92  
 Marsipobranchii - 114  
 Marsupialia - 143  
 Marsupicarnivora - 143  
 Martiniacea - 43  
 Mastigophora - 165  
 Mattheva - 28  
 Matthewia - 28  
 Meandriida - 22  
 Mecoptera, roidea - 80  
 Megachiroptera - 143  
 Megagerculata - 65  
 Megaloptera - 80  
 Megasecoptera, roidea - 80  
 Melanelliformes, mii - 35  
 Melonechinoida - 100  
 Melosiraceae - 148  
 Menotyphla - 143  
 Meridiogastra - 65  
 Meridiungulata - 143  
 Merostomata - 65  
 Mesaxonia - 143  
 Mesenosaurus, ridae - 132  
 Mesogastropoda - 35  
 Mesosauria - 132  
 Mesosuchia - 132  
 Mesozoa - 165  
 Metastamata - 65  
 Metatheria - 143  
 Metaxygnathus - 123  
 Metazoa - 22  
 Metapsauroida - 123  
 Metosauroida - 123  
 Metriophyllina - 22  
 Michelinocheratida - 40  
 Micraster - 100  
 Microbiotheria - 143  
 Microchiroptera - 143  
 Microcotyphia - 80  
 Micropholoidea - 123  
 Microspora, ridia - 165  
 Microthelyphonida - 65  
 Millamminata, minida, minea - 8  
 Miliolina, lida, loida - 8  
 Milleporina - 22  
 Millericrinina, ida - 92  
 Millerosauria - 132  
 Millerotidae - 132  
 Miomera - 61  
 Miomoptera - 80  
 Mischopterida - 80  
 Mitrata - 83  
 Modiomorphoidea - 32  
 Mollusca - 28, 165  
 Molluscoidea - 165  
 Monobathra, rida - 92  
 Monocyathida, thina - 13  
 Monocyclica - 92  
 Monodelphia - 143  
 Monograptina - 104

- Monoplacophora — 28  
 Monorhina — 112  
 Monotremata — 143  
 Monura — 80  
 Mostotchkia — 158  
 Multituberculata — 143  
 Murchisoniata — 35  
 Muscida — 80  
 Mütica — 143  
 Mygaelosauria — 132  
 Mygalomorphae — 65  
 Myoidea — 32  
 Myomorpha — 143  
 Myriapoda — 65  
 Myrmeleontida, tidea — 80  
 Mystacoceti — 143  
 Mysticeti — 143  
 Mytilida, loida — 32  
 Myxini, noidea — 114  
 Myxosporidia — 165  
 Najadida — 32  
 Nannocnidacea — 150  
 Nassellaria, sellarida, soidea — 10  
 Naticiformes — 35  
 Nautila, lida, loda, loidea, lomorphi,  
 lus — 40  
 Nelegerocoinoidea — 41  
 Nematelminthes — 165  
 Nematoda, tomiorpha — 165  
 Nematosalpinx — 17  
 Nemertari, tina, tineia, tini — 165  
 Nemertes — 165  
 Neogastropoda — 35  
 Neolampadoidea — 100  
 Neoloricata — 28  
 Neopolina — 28  
 Neoproniodontinae — 106  
 Neoptera — 80  
 Neopterygii — 104  
 Neorhachitomi — 123  
 Neotaxodonta — 32  
 Neritopsiformes, mii — 35  
 Neuroptera, roidea — 80  
 Nochorojyathina, thus — 13  
 Nodosariida, rioida 8  
 Noeggerathiales 157  
 Notabilitina, litoidea — 41  
 Notacalamitaceae — 154  
 Notiprogonia — 143  
 Notomyotida — 98  
 Notoriotomorphia — 143  
 Notoungulata — 143  
 Novaklida — 28  
 Nuculida, loida — 32  
 Nudibranchia — 35  
 Nummulitida — 8  
 Nycteroleterida, ridae — 132  
 Nycteroleteromorpha — 132  
 Nyctiphuretia — 132  
 Nymida — 80  
 Obolacea — 43  
 Obolellaceae, lida — 43  
 Octocoralla, lia — 22  
 Octopoda, poda, podida, podoidea, poi-  
 da — 40  
 Odonata, toidea — 80  
 Odontoceti — 143  
 Odontomorpha — 28  
 Odontopleuridae — 61  
 Oegophiurida — 83  
 Oistodontidae — 106  
 Olenellida, loida — 61, 65  
 Oligochaeta — 165  
 Oligoneoptera — 80  
 Oligopygoida — 100  
 Oligosyringia — 32  
 Onchidiiformes, mii — 35  
 Oncoceratida, cerida, ceratoidea, cerato-  
 morphi — 40  
 Onychochiliformes, mii — 35  
 Onychodontiformes — 114  
 Onychophora — 165  
 Opabinia — 65  
 Opalina, nomorpha — 165  
 Ophiacodontia — 132  
 Ophidia — 132  
 Ophiocistia, toidea — 83  
 Opisthoparia — 61  
 Ophiurida, roidea — 83, 165  
 Opilioacarida — 65  
 Ophiones, nidea — 65  
 Opisthobranchia — 35  
 Orbitolitida, lidida — 8  
 Ornithomimosauria — 132  
 Ornithopoda — 132  
 Ornithischia — 132  
 Ornithodelphia — 143  
 Orthacea, thida, thidina — 43  
 Orthoceratida, ceratoida, ceratoidea, ceri-  
 da, ceroda, ceratomorphi — 40  
 Orthodonti — 114  
 Orthonectida — 165  
 Orthopsida — 100  
 Orthoptera, roidea — 80  
 Orthotetacea — 43  
 Orthotheca, thecida, thecoidea, theci-  
 morpha — 41  
 Oryctocephalidae — 61  
 Osculosa — 10  
 Osteichthyes — 114  
 Osteodonti — 114  
 Osteolepidida — 114  
 Osteolepiformes — 114  
 Osteostraci — 112  
 Ovatoryctocara — 65  
 Oviraptorosauria — 132  
 Oxynoiformes — 35  
 Pachyodontida — 32

- Pachyosteina, ida - 114  
 Pachypodosauria - 132  
 Pachystega - 56  
 Paeckelmannellacea - 43  
 Paenungulata - 143  
 Palaeacanthaspida - 114  
 Palaeonodonta - 143  
 Paleachinoidea - 100  
 Palaeodictyoptera, roidea - 80  
 Palaeoheterodonta - 32  
 Palaeonisci, nisciformes - 114  
 Palaeoptera - 80  
 Palaeopterygii - 114  
 Palaeoschada, dida, diformes - 17  
 Palaeostegalia - 123  
 Palaeotaxodonta - 32  
 Paleolericata - 28  
 Paleomanteida, teidea - 80  
 Paleotubuliporina - 56  
 Palpatores - 65  
 Palpigradi - 65  
 Paludicellina - 56  
 Palyprotodontia - 143  
 Panderodontacea, tidae - 106  
 Panorpida - 80  
 Pantodonta - 143  
 Pantodontida - 32  
 Pantopoda - 65  
 Pantotheria - 143  
 Panungulata - 143  
 Paoliida, liiformes - 80  
 Papilionida, dea - 80  
 Parablastoidea - 83  
 Paracrinoidea - 83  
 Paracrinozoa - 83  
 Paracrocodylia - 132  
 Paramelemorphia - 143  
 Paramelina - 143  
 Paramyxa - 165  
 Paraneoptera - 80  
 Paraplecoptera - 80  
 Parareptilia - 132  
 Pararthropoda - 165  
 Parasemionoti - 114  
 Parasitiformes - 65  
 Parathurmaninida - 8  
 Paraxonia - 143  
 Pareiasauria, ridae - 132  
 Patelliformes, mii - 35  
 Patelliones - 35  
 Paterinacea, rinida - 43  
 Patriotheria - 143  
 Paucituberculata - 143  
 Pauropoda - 165  
 Paxillosa, sida - 83, 98  
 Pecora - 143  
 Pectinibranchia - 35  
 Pectinida - 32  
 Pectinifera - 65  
 Pedeticosauria - 132  
 Pedicellinida, nina - 56  
 Pediculariiformes - 35  
 Pediculida - 80  
 Pedinoidea - 100  
 Pedipalpi - 65  
 Pelecypoda - 28  
 Pelmatozoa - 83, 165  
 Peltaspermales, maceae - 158  
 Peltobatrachidae - 123  
 Peltophora - 165  
 Pelycosauria - 132  
 Pennales, natae - 148  
 Pennatulacea, tida, tidae - 22  
 Pentacordata - 92  
 Pentacrinoidea - 92  
 Pentameracea, rida, ridina - 43  
 Pentameri, rata - 92  
 Pentastomida, mum - 165  
 Pentoxylon, xyloles - 158  
 Peraceliformes, mii - 35  
 Peraceliones - 35  
 Peramura - 143  
 Peridionites - 83  
 Perielitroidea - 80  
 Permidea - 80  
 Periodontidae - 106  
 Peripatarii, patus - 165  
 Perischoechinoidea - 83, 100  
 Perlida - 80  
 Permothemistida - 80  
 Pertica - 153  
 Peryssodactyla - 143  
 Petalichthyida - 114  
 Petaloname - 27, 165  
 Petrolacosaurus, ridae - 132  
 Petromyzonida - 112  
 Phacopida, poidea - 61  
 Phaeodarea, daria - 10  
 Phagocytellozoa - 165  
 Phaladomyida, myoidea - 32  
 Phalangida - 65  
 Phalangiotarbi - 65  
 Phanerozonia - 98  
 Phasmatida, todea - 80  
 Phenacodonta - 143  
 Phylactenii, nina, rioidei - 114  
 Pholidogaster - 123  
 Pholidota - 143  
 Phoronida, noidea - 165  
 Phragmoteuthida - 40  
 Phryganeida - 80  
 Phrynida - 65  
 Phrynophiurida - 83  
 Phthinosuchia - 132  
 Phylactolaemata - 56  
 Phylladoderma - 158  
 Phyllidiiformes, mii - 35  
 Phylloceratida, ceratina - 40  
 Phylloleppina, pida pidida - 114  
 Phylloporinina - 56

Phyllospondyli — 123  
 Phyllotheceae — 154  
 Phymosomatoida — 100  
 Phytosauria — 132  
 Pilina, nea — 28  
 Pilosa — 143  
 Pinaceae  
 Pinnipedia — 143  
 Pinophyta, nopsida, nales — 158  
 Pisces — 114  
 Placentalia — 143  
 Placodermi — 114  
 Placodontia — 132  
 Placophora — 28  
 Placozoa — 165  
 Plagioacanthoidea — 10  
 Plagiosauria, roidea — 123  
 Planiplastra — 132  
 Plasmodroma — 165  
 Platasterias, racea, rida — 98  
 Plathelminthes — 165  
 Platodaria, des — 165  
 Platyasterida — 83  
 Platysternoidea — 132  
 Plecoptera, roidea — 80  
 Plectambonitacea — 43  
 Plectellaria — 10  
 Plectronoceratida, ratidae — 40  
 Plerophyllina — 22  
 Plesiochelyoidea — 132  
 Plesiocidaroida — 100  
 Plesiopoda — 123  
 Pleuracanthodii — 114  
 Pleurobranchiiformes — 35  
 Pleurodira — 132  
 Pleuroosauridae — 132  
 Pleurosternoidea — 132  
 Pleurotomariiformes, riiones — 35  
 Plumatellida, lina, lita — 56  
 Pneumodermatifprmes — 35  
 Podaxon, nia — 56  
 Podogonata — 65  
 Podokesauridae — 132  
 Podosomata — 65  
 Podozamitaceae — 158  
 Pogonophora, phorus — 165  
 Policordalia — 92  
 Poliplacophora  
 Polisyngina — 32  
 Polybranchiaspida, aspidomorphi — 112  
 Polybranchiiformes, mii — 35  
 Polychaeta — 165  
 Polycystina, tineae — 10  
 Polycyttaria — 10  
 Polyentactiniidae — 10  
 Polygnathacea, thidae — 106  
 Polymera — 61  
 Polymorphinida — 8  
 Polyneoptera — 80  
 Polyphaga — 80

Polyplacida — 83  
 Polyplacophora — 28, 165  
 Polypodiales, diopsida — 155  
 Polypteri — 114  
 Polyzoa — 56  
 Porambonitacea — 43  
 Porata — 27  
 Porifera — 165  
 Porolepiformes — 114  
 Poromyida — 32  
 Porulosa — 10  
 Poteriocrinina — 92  
 Potura — 80  
 Praeactinostroma — 22  
 Praecardiida, dioida — 32  
 Preptotheria — 143  
 Priapula, pulida, pulus — 165  
 Primates — 143  
 Primofilices — 155  
 Prioniodinacea, dinidae — 106  
 Prioniodontacea, tidae, tinae — 106  
 Probivalvia — 28  
 Proboscifer — 65  
 Proboseidea — 143  
 Prochordata — 165  
 Procolophonia, midae, nomoprha — 132  
 Proconodontidae, tinae — 106  
 Procynosuchia — 132  
 Productacea, tida, tidina — 43  
 Proetoidea — 61  
 Proganochelydida, doidea — 132  
 Proganosauria — 132  
 Progymnospermopsida — 157  
 Projectoaperturites  
 Prolacertilia, tiformes — 132  
 Prolecanitida — 40  
 Promammalia — 143  
 Promillerosauria — 132  
 Proparia — 61  
 Proporida — 22  
 Propteridophyta — 153  
 Prosauropoda — 132  
 Prosimii — 143  
 Prosobranchia — 35  
 Prosopygia — 165  
 Protactinoceratida — 40  
 Protapanderodontinae — 106  
 Protaraeida — 22  
 Protelytrida, roptera — 80  
 Proterochampsia — 132  
 Proterosuchia — 132  
 Proteutheria — 143  
 Protobenidae — 61  
 Protoblattodea — 80  
 Protobranchia — 32  
 Protociliata — 165  
 Protocoleoptera — 80  
 Protocryptodira — 132  
 Protodonata — 80  
 Protodonta — 143

Protolpidodendralis, ron – 154  
 Protomedusae – 22  
 Protoperlaria – 80  
 Protopityales – 157  
 Protoptera – 80  
 Protopteridiales – 157  
 Protorrhynchota – 80  
 Protorthoptera – 80  
 Protosphagmiales – 153  
 Protostomia – 165  
 Protosuchia – 132  
 Prototheria – 143  
 Protozoa, zoon – 8  
 Protracheata – 165  
 Protremata – 43  
 Protrochozoa – 165  
 Protungulata – 143  
 Prunoidea – 10  
 Psalixochlaenaceae – 155  
 Pseudochelonoplastra – 132  
 Pseudopetalichthyida – 114  
 Pseudopolygnathidae – 106  
 Pseudorthocerotida – 40  
 Pseudoscorpiones, nida, nomorpha – 65  
 Pseudosuchia – 132  
 Pseudothecostomata – 35  
 Psilophyta – 153  
 Psocida, dea – 80  
 Psocoptera, roidea – 80  
 Ptenoglossa – 35  
 Ptenophyllina – 22  
 Pteraspidea, domorphi – 112  
 Pterichthyes – 114  
 Pteridiniida – 27  
 Pteridiomorpha – 165  
 Pteridophyta – 153  
 Pterioidea – 32  
 Pteriomorphia – 32  
 Pterobranchia – 165  
 Pteroconchida – 32  
 Pterodactyloidea, loidei – 132  
 Pteropoda – 35  
 Pterosauria – 132  
 Pterygota – 80  
 Ptilodictyina, tyita – 56  
 Ptychopariida, rioidea – 61  
 Ptyctodontida – 114  
 Pugiunculus – 65  
 Pulicida – 80  
 Pulmonata – 35  
 Pustulosa, sida – 98  
 Putapocyathidae, thina, thus – 13  
 Pycnogonida – 65  
 Pygasteroidea – 100  
 Pyramidellidae, liones – 35  
 Pyramidelliformes, mii – 35  
 Pyrotheria – 143  
 Pyxibryozoa – 56  
 Quadrilaterata – 92

Quadrostitia – 114  
 Radiata – 165  
 Radiocyatha, thales, thida – 13, 21  
 Radiolaria – 10, 165  
 Radius – 165  
 Radotinida – 114  
 Rangeomorpha – 165  
 Rangiida – 27  
 Raphidiida – 80  
 Raphidineae – 148  
 Receptaculida, lita, litaceae, litaphyceae, litida, litalies – 18  
 Rectangulina – 56  
 Redlichiida, chioidea – 61  
 Regulares – 13  
 Regularia – 100  
 Reinmannia – 157  
 Remigolepidida, lepiformes – 114  
 Renaleis – 13  
 Reptilia – 132  
 Reptiliomorpha – 123  
 Reticulariaceae – 43  
 Retziaceae, ziidina – 43  
 Rhabdomesita, mesonida – 56  
 Rhachitomi – 123  
 Rhamphorhynchoidea, didei – 132  
 Rhaphidioptera – 80  
 Rhenanida – 114  
 Rhinesuchoidea – 123  
 Rhipidistia – 114  
 Rhipidognathidae – 106  
 Rhipidomellaceae – 43  
 Rhizacyathida, thus – 13  
 Rhizopa, poda – 10, 165  
 Rhizosoleniineae – 148  
 Rhizostomatida – 27  
 Rhodopiformes – 35  
 Rhombifera – 83  
 Rhynchocephalia – 132  
 Rhynchonellaceae, lida – 43  
 Rhynchophthya – 80  
 Rhynchopora – 43  
 Rhynchosauria, ridae – 132  
 Rhynchota – 80  
 Rhyniophyta, opsida – 153  
 Rhytidosteidae, doidae – 123  
 Richthofeniaceae – 43  
 Ricinulei – 65  
 Ringiculiformes – 35  
 Robertinida, noida – 8  
 Robustocyathus – 13  
 Rodentia – 143  
 Rosalinida – 8  
 Rostrata – 65  
 Rostroconchia, chida – 28  
 Rotaliata, lica, liida, liina, lioida – 8  
 Rotatoria – 165  
 Rotifera – 165  
 Roveacrinida – 92



- Rudistae - 32  
 Ruminantia - 143  
 Runciniformes - 35  
 Rugosa - 22  
 Rustellacea, lida - 43  
 Rutoceratida - 40  
  
 Saccoglossa - 35  
 Sagenocrinida, noidea - 92  
 Sagitta, taria - 165  
 Salenioidea - 100  
 Salientia - 123  
 Salinella, laria - 165  
 Salpingina - 56  
 Salterella - 165  
 Salviniaceae  
 Sarcodina - 8  
 Sarcomastigophora - 10  
 Sarcopterygii - 114  
 Sarcinulida, lina - 22  
 Saurischia - 132  
 Sauropoda, podomorpha - 132  
 Sauropterygia - 132  
 Scaloposauria - 132  
 Scandentia - 143  
 Scanochitonida - 28  
 Scaphopoda - 28  
 Scarabaeida, baeidea, baeina, baemorpha,  
     baerformesa baeiformia, baeoda, baeona,  
     baeones - 80  
 Scenella - 28  
 Schizodonta - 32  
 Schizomida - 65  
 Schizoneuraceae - 154  
 Schizopeltida - 65  
 Schlumberginida - 8  
 Sciuromorpha - 143  
 Scleractinia - 22  
 Sclerocoralia - 22  
 Sclerosauridae - 132  
 Sclerospongia - 22  
 Scoliocephidia - 132  
 Scorpiones, nida, nidica - 65  
 Scorpionomorpha - 65  
 Scottognathus - 106  
 Scutellida, loidea - 61  
 Scutibranchia - 35  
 Scylacosauria, roidea - 132  
 Scyphomedusae - 22  
 Scyphozoa - 27, 165, 22  
 Sebecosuchia - 132  
 Segnosauria - 132  
 Semaestomatida - 22  
 Selachii, choidei - 114  
 Sepiida - 40  
 Sepioidea - 40  
 Septibranchia, chida - 32  
 Sermayaceae - 155  
 Serpentes - 132  
 Seymourida, ridae, riamorpha - 132  
 222  
 Sigillariaceae - 154  
 Silicifera - 8  
 Silicotubida - 8  
 Sinistrobranchia - 35  
 Sinolepidae - 114  
 Sinuitopsida - 28  
 Siphonariiformes - 35  
 Siphonophora, phorida - 22  
 Siphonotretacea, tertida - 165  
 Sipuncula, lida, lus - 165  
 Sirenia - 143  
 Shikovia - 158  
 Soanitida - 20  
 Solemyida, myoidea - 32  
 Solenochilida - 40  
 Solenococonchia - 28  
 Solenogastres - 28  
 Solenopleuroidea - 61  
 Solenoporaceae - 22  
 Soleolifera - 35  
 Solifugae, fugomorpha - 65  
 Solitaria - 22  
 Solpugida - 65  
 Soluta - 65  
 Somasteroidea - 83  
 Soricomorpha - 143  
 Spatangoida - 100  
 Spathognathodontidae, tinae - 106  
 Sphaeractinida, noidea - 22  
 Sphaerellaria - 10  
 Sphaeripararia - 165  
 Sphaerocollidea - 10  
 Sphaeroidea - 10  
 Sphenacodontia - 132  
 Sphenolithaceae - 150  
 Sphenophyllum, lales, opsidea - 154  
 Sphenosuchus - 132  
 Spinulosae, sida - 83, 98  
 Spiraculata - 83  
 Spiriferacea, rida, ridina, rimacea, rimidi-  
     ne - 43  
 Spirillinida - 8  
 Spongia, giaria - 165  
 Spongiomorpha - 22  
 Spongodiscoidea - 10  
 Sporozoa - 165  
 Spumellaria, larida - 10  
 Squamata - 132  
 Staurida, riina - 22  
 Stauromedusida - 22  
 Stauropteridacea - 155  
 Stegocephalia - 123  
 Stegomosuchus - 132  
 Stegosauria - 132  
 Stellatosporea - 165  
 Stellerioidea - 83  
 Stenolacmata - 56  
 Stenosclimata - 43  
 Stenosiphonata - 40  
 Stenothecoida - 28

Stensioellida – 114  
 Stenurida – 83  
 Stephanospondylidae – 132  
 Stereoplasmatina – 22  
 Stereospondyli – 123  
 Stereostolonata – 104  
 Stethostomata – 65  
 Sthenaropodidae – 80  
 Sticholonche, lonchea – 10  
 Stiligeriformes – 35  
 Stirodonta – 100  
 Stolonifera, rina – 56  
 Stolonioidea – 104  
 Strepsiptera – 80  
 Streptelasmata, tina – 22  
 Strialata – 92  
 Stringocephalacea – 43  
 Stromatocystoidea – 83  
 Stromatopora, rida, roidea – 22  
 Strombiformes – 35  
 Strophalosiaacea – 43  
 Stropheodontacea – 43  
 Strophomenacea, menida, meridina – 43  
 Stylasterina – 22  
 Stylinida – 22  
 Styliolina – 28  
 Styliomatophora – 35  
 Styliophora – 83  
 Stylopida – 80  
 Subulitiformes – 35  
 Subungulata – 143  
 Succineiformes – 35  
 Suessiaacea – 43  
 Suiformes – 143  
 Superioarticulata – 43  
 Symmetrodonta – 143  
 Symphyla – 165  
 Synapsida – 132  
 Synaptosauria – 132  
 Synzyphosura – 65  
 Syringonematida – 13  
 Syringoporida, rina – 22  
 Syringostromatida – 22  
 Syringothyridacea – 43  
 Syntrophiidina – 43  
 Szecyathida – 13

Tabulata – 23  
 Tabulatomorpha – 23  
 Tabulospongia – 23  
 Taeniodonta – 143  
 Tallophyta – 18  
 Tanaoalviformes – 35  
 Tanaocrinina – 92  
 Tardigrada, gradus – 165  
 Tarphycerata, ceratoldea, cerida – 40  
 Tartarides – 65  
 Taxocrinida, noidea – 92  
 Taxodonta – 32

Taxopoda – 10  
 Tanystrachia – 132  
 Tapinocephaloidea – 132  
 Tchernoviaceae – 154  
 Tchuranithecoidea – 41  
 Tecostomata – 35  
 Tectibranchia – 35  
 Tectinifera – 8  
 Tedeacea – 155  
 Teleostei – 114  
 Teleostomi – 114  
 Telestacea, tida – 23  
 Telosporidia – 165  
 Telotremata – 43  
 Temnopleuroidea – 100  
 Temnospondyli – 123  
 Tentaculata – 56  
 Tentaculita, litida – 28  
 Terae – 143  
 Terebratulacea, tulida, tulidina – 43  
 Terebratulacea, lidina – 43  
 Tergomya – 28  
 Termitida – 80  
 Testicardines – 43  
 Testudinata, nes, noidea – 132  
 Tethytheria – 143  
 Tetrabranchiata – 40  
 Tetracoralia, lia – 22  
 Tetracordata – 92  
 Tetradiida, diina – 22  
 Tetrariculacea – 92  
 Teuthida, thioidea – 40  
 Textulariata, riida, rina – 8  
 Thalassemydoidea – 132  
 Thalassicola – 10  
 Thalassiosiraceae  
 Thalassocyathida, thus – 13  
 Thalattisuchia – 132  
 Thalattosauria – 132  
 Thallascrinina – 92  
 Thamnopora – 22  
 Theca – 41  
 Thecoidea, deidina – 43  
 Thecodontia – 132  
 Thecoidea – 83  
 Thecopora – 132  
 Thelodonti, tida – 112  
 Thelyphonida – 65  
 Therapsida – 132  
 Therapsauridae – 132  
 Theria – 143  
 Therictoida – 143  
 Theriodontia – 132  
 Therocephalia – 132  
 Theromorpha – 132  
 Theropoda – 132  
 Thoracocare – 61  
 Thripida, dea – 80  
 Thysanoptera, roidea – 80  
 Thysanura – 80

- Tillodonta, dontia – 143  
 Timanodictyina – 56  
 Titanoptera – 80  
 Titanosuchoidea – 132  
 Tokosauridae – 132  
 Tokotheria – 143  
 Toxodonta – 143  
 Toxoglossa – 35  
 Trachea, ata – 165  
 Trocheopulmonata – 35  
 Trachylidea, linida – 22  
 Trachypsammiacea – 22  
 Transversistriati – 41  
 Trechnotheria – 143  
 Trematosauria, roidea, roidei – 123  
 Trepostomata, mida, mina – 56  
 Triaricaulacea – 92  
 Tribilidida, diida, dium – 28  
 Tribosphedia – 143  
 Trichechiformes – 143  
 Trichopitiaceae – 158  
 Trichoplax – 165  
 Trichoptera – 80  
 Triconodonta – 143  
 Tricordata – 92  
 Trigonocarpales – 158  
 Trigonioidea – 32  
 Trigonostylopoidea – 143  
 Trigonotarbi – 65  
 Trilolita, tes, tomorpha – 61, 165  
 Trimerellacea – 43  
 Trimerorhachoida – 123  
 Trimusculiformes – 35  
 Trinucleida – 61  
 Trionychia, choidea – 132  
 Triplestacea, siidina – 43  
 Tritoniiformes – 35  
 Tritylodontia, ntoidea – 132  
 Trochhelminthes – 165  
 Trochiformes, mii – 35  
 Trochiones – 35  
 Trochonematiformes – 35  
 Trochozoa, chus – 165  
 Tseajidae – 132  
 Tubicaulidaceae – 155  
 Tubiporidae – 22  
 Tuboidea – 104  
 Tubulicristata – 165  
 Tubulidentata – 143  
 Tubuliporina – 56  
 Tubulobryozoa – 56  
 Tumulosida – 98  
 Tunicata – 165  
 Tylopoda – 143  
 Typhlopidae – 132  
 Typotheria – 143  
 Uintacrinida – 92  
 Umbraculiformes, mii – 35  
 Unguiculata – 143  
 Ungulata – 143  
 Unionida – 32  
 Uniramia – 165  
 Uractinida – 98  
 Urochordata – 165  
 Urodela, lidia, lomorpha – 123  
 Uropektidae – 132  
 Uropygi – 65  
 Zaccanthoididae – 61  
 Zailleriaceae – 43  
 Zatheria – 143  
 Zeuglodontia – 143  
 Zigodiplobathrina – 92  
 Zoantharia, thinaria – 22  
 Zonastrea – 22  
 Zoraptera – 80  
 Zorocallida – 98  
 Zorotypidae – 80  
 Zosterophyllophyta – 153  
 Zosterophyllospida – 153  
 Zygentoma – 80  
 Zygopteridales, daceae – 155  
 Vaginella – 41  
 Valvatae, tacea, tida – 83, 98  
 Vanuxemella – 61  
 Varii – 92  
 Varioparietidae – 22  
 Venerida, roida – 32  
 Venyukovioidea – 132  
 Venykoviamorpha – 132  
 Vermes – 165  
 Vermidea, moidea – 56, 165  
 Vermoidea, moides  
 Veronicelliformes – 35  
 Vertebrata – 165  
 Verticordiida – 32  
 Vesicularina – 56  
 Vespida, dea – 80  
 Vevipariformes, mii – 35  
 Volborthellida – 40  
 Voltziaceae – 158  
 Vosicukoidae – 13  
 Walchiostrobus – 158  
 Welwitschiales – 158  
 Westergaardodina – 106  
 Westfalicus – 106  
 Wuttagoonaspina – 114  
 Xenocoelonia – 28  
 Xenophoiphora – 165  
 Xenungulata – 143  
 Xyphosura, rida – 65  
 Xenacanthi – 114  
 Xenarthra – 143  
 Yanheoceratida – 40  
 Younginiiformes – 132

## СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие .....	3	Рыбы (Pisces) .....	115
Введение .....	6	Плакодермы (Placodermi) .....	115
Простейшие (Protozoa) .....	9	Акантоды (Acanthodii) .....	118
Фораминиферы (Foraminifera) .....	9	Хрящевые рыбы (Chondrichthyes) .....	119
Радиолярии (Radiolaria) .....	11	Костные рыбы (Osteichthyes) .....	121
Археоприаты (Archaeocyatha) .....	14	Земноводные (Amphibia) .....	124
Афросальпингата (Aphrosalpingata) ..	19	Батрахоморфные лабиринтодонты (Labyrinthodontia, Batrachomorpha) ..	124
Рецептакулиты (Receptaculita) .....	20	Пресмыкающиеся (Reptilia) .....	133
Рецептакулитиды (Receptaculitida) ..	20	Котилозавры (Cotylosauria) .....	134
Соанитиды (Soanitida) .....	21	Черепахи (Testudinata, или Chelonina) .....	136
Радиоприаты (Radiocyathida) .....	22	Прогинозавры и ихтиоптеригии (Proginosauria и Ichthyopterygia) ..	137
Кишечнополостные (Coelenterata) ..	23	Синаптозавры (Synaptosauria) ..	137
Гидроидные (Hydrozoa) .....	23	Лепидозавры (Lepidosauria) .....	138
Коралловые полипы (Anthozoa) .....	24	Архозавры (Archosauria) .....	140
Сцифонидные (Scyphozoa) .....	28	Синапсиды (Sinapsida или Theromorphia) .....	142
Моллюски (Mollusca) .....	29	Млекопитающие (Mammalia) .....	144
Двустворчатые моллюски (Bivalvia) ..	33	Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) .....	149
Брюхоногие моллюски (Gastropoda) ..	36	Кокколитофориды (Coccolithophorales) .....	151
Головоногие моллюски (Cephalopoda) ..	41	Высшие растения .....	153
Хиолиты (Hyolithozoes) .....	47	Моховидные .....	154
Брахиподы (Brachiopoda) .....	50	Проптеридофиты .....	154
Мшанки (Bryozoa) .....	57	Птеридофиты .....	154
Членистоногие (Arthropoda) .....	62	Плауновидные .....	155
Трилобиты (Trilobita) .....	62	Членистостебельные .....	155
Хелицерные (Chelicerata) .....	66	Папоротники .....	156
Насекомые (Insecta) .....	81	Прогимноспермы .....	158
Иглокожие (Echinodermata) .....	84	Голосеменные .....	159
Морские лилии (Crinoidea) .....	93	Покрытосеменные .....	162
Морские звезды (Asteroidea) .....	99	Ископаемые споры и пыльца .....	163
Морские ежи (Echinoidea) .....	101	Названия таксонов группы типа в зоологической систематике .....	166
Грантолиты (Graptolitha) .....	105	О проблемах номенклатуры высших таксономических категорий .....	174
Хордовые (Chordata) .....	107	Проект рекомендаций по регламентации номенклатуры таксонов рангом выше надсемейства .....	181
Конодонты (Conodontophorida) .....	107	Литература .....	188
Бесчелюстные и челюстноротые (Agnatha и Gnatostomi) .....	112	Указатель латинских названий .....	209
Бесчелюстные (Agnatha) .....	113		
Челюстноротые (Gnatostomi) .....	115		