

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

---

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
ТОМ LXXXIII

В. Е. РУЖЕНЦЕВ

**ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ,  
СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ  
ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ**



---

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва — 1960

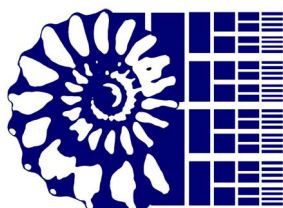
А К А Д Е М И Я  Н А У К  С С С Р

---

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА  
ТОМ LXXXIII

В. Е. РУЖЕНЦЕВ

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ,  
СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ  
ПАЛЕОЗОЙСКИХ  
АММОНОИДЕЙ



<http://jurassic.ru/>



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

---

Москва—1960

Ответственный редактор  
член-корр. АН СССР  
*Ю. А. ОРЛОВ*

## ВВЕДЕНИЕ

Палеонтология, или наука о древних живых существах, вымерших в ходе геологической истории, рассматривает широкий круг биологических вопросов, вследствие чего может быть названа также палеобиологией. Главнейшая задача палеонтологии состоит в изучении истории органического мира и законов его развития в геологическом прошлом Земли. Решение этой задачи возможно только на основе классификации почти бесконечного разнообразия вымерших организмов. Отсюда возникает единство двух направлений в научной работе палеонтолога: филогенетического (изучение истории органических групп) и систематического (построение их научной системы). Обычно систематику отождествляют с таксономией, рассматривая эти термины как синонимы, однако удобнее их разграничивать. В таком случае систематика распадается на три тесно связанных между собой раздела, каковыми являются: таксономия, или разработка теоретических принципов классификации, классификация, или распределение организмов по группам (таксономическим категориям), расположенным в определенной системе, и номенклатура, или научное наименование выделяемых категорий.

Ввиду того что систематика всегда была неотъемлемой частью неонтологии и палеонтологии, она не могла, конечно, выделиться в совершенно самостоятельную науку. Можно сказать, что это — особая биологическая дисциплина, зародившаяся в недрах ботаники, зоологии и палеонтологии, разрабатывающая вопросы научной классификации организмов и опирающаяся при этом на данные морфологии, физиологии и экологии. Как и другие отрасли науки, систематика имеет свои теоретические основы, научную терминологию и практические методы работы; ей присущи также разные идеологические направления.

В эпоху креационизма, когда все сущее принималось неизменным с начала вещей, идеалы натуралистов не шли дальше познания единого, однажды установленного порядка природы. Основным принципом, на котором держалась систематика того времени, было признание постоянства видов. Линней, которого считают отцом систематики, придал ей большую внутреннюю стройность и логичность благодаря введению биномиальной номенклатуры. Кювье, один из самых последовательных сторонников постоянства видов, был крупнейшим выразителем теории типов в биологии; он доказывал, что естественная система может быть основана только на принципах типизации. Отсюда возникло особое направление — типологическая систематика, имеющая дело с внешне-историческими понятиями.

В XIX в. в естествознании происходили огромные изменения, охватившие также и область систематики. Эти изменения были связаны с зарождением эволюционного учения, изложенного в разное время в трудах Ламарка и Дарвина, которых при всем различии их взглядов объединяла идея развития. После опубликования «Происхождения видов» Дарвина

изучение истории органических групп, или, по терминологии Геккеля, филогении, стало одной из самых важных задач биологии. Одновременно произошло смыкание филогении с систематикой; возникла филогенетическая систематика.

Два основных направления в систематике, типологическое и филогенетическое, сохранились и в последарвиновский период. Среди палеонтологов одни исследователи шли по следам Кювье, сводя задачу палеонтологии к наименованию, классификации и описанию, другие — ставили перед собой более высокую цель, стремились выяснить связь между органическими группами, понять историю их развития. Многие палеонтологи-эволюционисты (Бейрих, Вааген, Вюртенбергер, Гильгендорф, Карпинский, Неймайр, Никитин, Смит, Хайэт и другие) строили ряды форм или разветвленные филогенетические схемы. Однако фактический материал, которым они владели, был настолько ограничен и неполон, что выводы этих авторов, за редким исключением, были спекулятивными и часто вызывали недоверие. Позднейшая ревизия таких построений действительно показала их большую или меньшую несостоятельность. Это привело в свое время к понижению интереса палеонтологов к филогенетическим исследованиям, а вместе с тем — к укреплению позиций типологического направления или просто к бездействию в систематике. В этом отношении весьма показательен вывод, к которому пришел такой крупный ученый и организатор палеонтологии, как А. А. Борисяк. В своей посмертной работе (1947, стр. 65) он со всей определенностью писал об отсутствии какой-либо теоретической основы в вопросах таксономии, а общее состояние палеонтологической систематики назвал хаотическим. Отсюда очевидной для всех становится срочная необходимость коренного перелома в этом вопросе.

Русская палеонтология всегда была передовой, прогрессивной наукой. Это видно прежде всего из того, что основателем подлинно научного, эволюционного направления в палеонтологии был В. О. Ковалевский. Многие русские ученые (Карпинский, Никитин, Павлов, Михальский, Андрусов, Борисяк и другие) внесли исключительно ценный вклад в развитие этой науки. В русской палеонтологии всегда крепко держались материалистические традиции; характерно, что среди наших ученых не получили распространения разного рода «генезы», вроде ортогенеза Нэгели, аристокенеза Осборна, гологенеза Роза, протерогенеза Шиндевольфа. Многие зарубежные палеонтологи были склонны к тому, чтобы непонятное явление обозначать новым словом, которое затем приобретало смысл мистического действующего фактора. Такая замена знания фетишизированным словом, являющаяся одним из проявлений агностицизма и несовместимая с материалистическим мировоззрением, была чужда русской палеонтологии.

Советские палеонтологи, следуя лучшим традициям учителей, подняли эту науку на более высокую ступень. В своей работе они уделяют все большее внимание таким важным биологическим проблемам, как организм и среда, форма и функция, онтогенез и филогенез, становление вида и высших категорий. Все большее число палеонтологов включается в изучение филогении различных групп ископаемых организмов, причем на основе значительно более полного, тщательно собранного фактического материала. На этом пути открываются широкие перспективы для развития советской палеонтологии в теоретическом направлении, для творческой разработки вопросов систематики, а в результате и для лучшего обслуживания палеонтологами запросов геолого-разведочной практики.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

**ТЕОРИЯ  
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ**

## ИСТОКИ УЧЕНИЯ О СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Зачатки систематики формировались в процессе трудовой деятельности людей. Познавая окружающую природу, используя для удовлетворения своих жизненных потребностей отдельные растения и животных, люди с древнейших времен научились распознавать их и давали им определенные названия. Характерно, что такие народные названия часто состояли из двух слов, т. е. были биномиальными (например, плакучая ива, бурый медведь).

Философы древней Греции заложили первые научные основы систематики. Аристотель (384—322 гг. до н. э.) писал, что животных можно определенным образом характеризовать на основании их образа жизни, поведения, привычек и частей их тела. Он различал не только очень крупные группы животных, но и более мелкие, названия которых частично сохранились в современной научной номенклатуре (например, Coleoptera и Diptera среди насекомых). Древнегреческие философы (Платон, Аристотель) различали две таксономические категории — род (*γενος*) и вид (*ειδος*), которые, конечно, не соответствуют современному их пониманию, но оказали большое влияние на развитие систематики в предлиннеевский период.

Карл Линней (1707—1778). Основателем научной систематики заслуженно считают шведского ученого, по преимуществу ботаника, Линнея. Он поставил перед систематикой две задачи: во-первых, построение системы (диспозиция) и, во-вторых, умелое наименование форм (деноминация). Система, которую создал Линней, была, конечно, искусственной; она и не могла быть иной, поскольку автор ее исходил в своих построениях из того, что видов существует столько, сколько различных форм создал в начале мира всемогущий. Будучи креационистом и принимая господствовавшую в то время идею неизменности природы, Линней не ставил вопроса о возможности эволюции органического мира, хотя и допускал впоследствии происхождение новых форм в результате гибридизации. Поэтому свою задачу как систематика он ограничивал наведением порядка в том большом, но хаотическом материале, который в его время был известен натуралистам. Система Линнея не учитывала и не могла, конечно, учитывать генетических взаимоотношений, однако она, безусловно, много способствовала расцвету естествознания.

Большой заслугой Линнея было то, что в десятом издании «Systema Naturae» (Linnaeus, 1758) он последовательно провел иерархический принцип на основе следующих таксономических понятий: империя (или мир явлений), царство (минеральное, растительное и животное), класс, отряд, род, вид, разновидность. Эта иерархия оказалась настолько удобной, рациональной и жизненной, что за 200 лет не испытала скольких-нибудь существенных изменений и сейчас является основой всякой

систематики. Из коренных категорий в нее были добавлены только тип и семейство. Такой же большой заслугой Линнея было введение так называемой бинаминальной номенклатуры, согласно которой каждая особь получает двойное название — родовое и видовое. Эта номенклатура и по сей день обеспечивает порядок и взаимопонимание в систематике. «Как национальные литературы особенно чтут творца своего языка, так и общечеловеческий язык описательного естествознания должен чтить в Линнее своего творца. Этот вновь созданный им язык выразился и в замечательной по своей простоте бинарной номенклатуре, благодаря которой там, где для обозначения известного организма прибегали к целым описаниям, стало достаточно двух слов, и в изящной, лаконической, строго последовательной терминологии, послужившей образцом для всех позднейших натуралистов» (Гимиряев, 1942, стр. 13).

Жорж Кювье (1769—1832) был крупнейшим французским ученым додарвиновского периода, совмещавшим большую эрудицию зоолога с огромным опытом палеонтолога и сравнительного анатома. Такое направление его научной деятельности должно было привести к отрицанию линнеевской «системы природы» и к созданию новой системы, подкрепленной сравнительно-анатомическими исследованиями. Однако отношение Кювье к вопросам систематики в значительной мере определялось его антиэволюционными взглядами. Допуская возникновение новых разновидностей как случайных подразделений вида, зависящих от воздействия различных внешних обстоятельств, он твердо верил, что основные особенности животных протистоят каким бы то ни было влияниям времени, климата, одомашнивания и т. д. Известные на земле виды, существующие с момента их сотворения, не могли выходить за пределы основной свойственной им организации. Креационизм Кювье обуславливал, таким образом, метафизическую сущность его таксономических построений.

Кювье был основоположником учения о типах животных, которое своими корнями уходит в идеалистическую философию Платона. Отрицая линнеевскую систему, как искусственную, Кювье предложил свою «естественную» систему животных, в основу которой был положен принцип типизации, т. е. распределение животных по их типовому строению, изначально свойственному каждой группе. Построение такой системы рассматривалось как перевод мыслей творца на человеческий язык. В качестве теоретической основы своей классификации Кювье выдвинул принцип соподчинения признаков, согласно которому все особенности животного делятся на важные и второстепенные; первые служат для выделения наиболее крупных, вторые — подчиненных им таксономических категорий.

Практической основой классификации должно быть морфологическое сходство; при группировке сравниваемых форм систематик должен руководствоваться правилом, согласно которому все члены одной таксономической категории стоят ближе друг к другу, нежели к членам какой-либо другой аналогичной категории.

Исследования Кювье, безусловно, внесли большой по тому времени порядок в классификацию, однако антиэволюционный образ мыслей этого ученого привел к созданию только типологической систематики. Принцип соподчинения признаков, сам по себе очень важный, может стать причиной ошибочных заключений, если его применять вне исторической перспективы. «Естественная» система Кювье в действительности не была таковой, вследствие того что в ее основе лежала ложная идея неизменных видов. Кювьеризм в систематике, сыграв свою положительную роль на заре палеонтологии, в дальнейшем стал тормозить развитие этой науки. Защищая позиции креационизма, Кювье утверждал, что эволюционное понимание органического мира вредит естественной истории. Перекли-



каясь с ним, современные сторонники разного рода «естественных», а на самом деле формалистических систем то же обвинение предъявляют дарвинизму, указавшему правильный путь построения научной системы организмов.

Жан Батист Ламарк (1744—1829) — другой замечательный ученый Франции, современник и антагонист Кювье, наиболее яркий представитель эволюционного учения додарвиновского периода. Вопросы систематики занимали очень видное место в его научной работе, а выводы, к которым он приходил, представляют большой интерес и в настоящее время. Но при этом надо иметь в виду, что Ламарк оформлял свои представления в условиях жестокой борьбы с креационизмом и катастрофизмом, господствовавшими в его время. Это не могло не наложить своеобразного отпечатка на все его рассуждения.

Читая «Философию зоологии» Ламарка (Lamarck, 1809), невольно удивляешься, как далеко вперед ушел он по сравнению с господствовавшими в то время представлениями. Трагедия этого большого ученого в том и заключалась, что его идеи современниками не были поняты, а учеными более позднего периода были восприняты односторонне. Мы не будем останавливаться здесь на причинах эволюционного процесса, как их понимал Ламарк, и на тех результатах, в большинстве случаев отрицательных и антинаучных, которые возникли в более позднее время из его представлений и особенно из выдвинутого им принципа градации. Надо прямо сказать, что в этом повинен не столько сам Ламарк, сколько не в меру усердные его последователи. Нас интересуют сейчас его оригинальные идеи, относящиеся к вопросам систематики.

Рассуждения Ламарка основываются на трех понятиях, из которых первым являются естественные отношения, вторым — общее распределение и третьим — классификация. Вопросы естественных, или, как говорил Кювье, соответственных, отношений интересовали натуралистов и до Ламарка, но он придал этому понятию особый смысл, — основой естественных отношений служит не идея творца, как думали прежде, а действительное родство форм, возникавшее в процессе развития. Для установления естественных отношений необходимо всестороннее познание организации животных путем широкого применения сравнительно-анатомических исследований. Ламарк подчеркивал, что изучение отношений между наблюдаемыми предметами имеет столь очевидное значение, что в настоящее время на него надо смотреть как на главный предмет занятий, содействующий успеху естественно-научных знаний. Следовательно, изучение отношений есть метод, позволяющий дать научно обоснованное распределение животных и их классификацию. Условия борьбы с креационизмом, защищавшим изначальность видов и признававшим резкие границы между ними, заставляли Ламарка противопоставлять эти два понятия. Обратимся к его собственным словам (Ламарк, 1935, стр. 91, 92):

«Цель *общего распределения* животных — служить не только удобным справочником, но прежде всего быть возможно близкой копией естественного порядка, т. е. того порядка, в котором природа производит животных и который так ярко выражен ею в их взаимных отношениях друг к другу.

*Классификация* же животных, наоборот, ставит своей целью задержать с помощью внутренних пограничных линий общего животного ряда движение нашей мысли на известных пунктах, чтобы мы могли с большим удобством отдаться изучению каждой отдельной породы, уяснить себе ее отношение к другим известным нам животным и занести в соответствующие рубрики вновь открытые виды. Это средство, восполняющее нашу слабость, облегчает нам изучение предмета и приобретение знаний; пользование им для нас — прямая необходимость, но, как я уже показал, это

только искусственный прием, не имеющий ничего общего с положением вещей в природе».

Отсюда мы видим, что под общим распределением животных Ламарк понимал ту отрасль науки, которая значительно позднее получила название филогении. Построение естественных рядов и является, по мнению французского ученого, основной задачей зоологии (и палеонтологии). Что касается классификации, то это искусственное нарушение единства и непрерывности естественных рядов животных путем выделения различных таксономических категорий. В действительности же, как думал Ламарк, природа не образовывала ни постоянных классов, ни отрядов, ни семейств, ни родов, ни видов, а только особи, последовательно сменявшие друг друга и сходные с породившими их.

Конфликт с современниками, не понявшими величия его мысли, оказывал своеобразное влияние на развитие идей Ламарка. Его современники, признававшие неизменность видов, не шли в своих обобщениях дальше типизации; он противопоставлял им учение о развитии, подчеркивая необходимость построения естественных рядов животных, постепенно усложнявших свою организацию. Его современники перенесли центр внимания на вопросы «естественной» системы, которая должна была правильно отражать мировой распорядок, установленный свыше; протестуя против мнения большинства, Ламарк всякую классификацию считал искусственной. Разграничение и резкое противопоставление общего распределения животных их классификации является недостатком учения Ламарка, не сумевшего осознать единство общего (филогенетического ряда) и его частей. Ему была чужда идея прерывистого развития, возникавшая у работавшего одновременно с ним Э. Жоффруа Сент-Илера, который допускал возможность внезапного появления новых форм в результате воздействия измененных условий на зародыш. Будучи убежденным сторонником развития животных, но развития медленного и постепенного, Ламарк неоднократно подчеркивал искусственность и условность границ между таксономическими единицами, настойчиво рекомендовал осторожность и призывал к установлению единообразных правил и принципов при выделении видов, родов и т. д. Моментом, благоприятствующим классификации, он считал отсутствие сведений о многих породах животных и растений, создающее пробелы в естественном ряду организмов. Эта мысль несколько напоминает идею о неполноте геологической летописи, занимавшую такое большое место в учении Дарвина. Но это лишь внешняя аналогия, потому что Ламарк в своем отвращении к катастрофам Кювье доходил до отрицания возможности вымирания видов без участия человека, говорил, что породы живых существ продолжают существовать все, несмотря на их изменения. Какой же принцип выдвинул сам Ламарк для установления линий раздела между различными категориями животных? Решение этого вопроса он предлагает только в отношении классов: каждый класс включает животных с особой системой организации. Выделение более мелких таксономических категорий сопряжено с большими трудностями, поскольку должно основываться на менее важных признаках.

Итак, несмотря на то, что во всех рассуждениях Ламарка подчеркивается противоположность общего распределения и классификации, мы должны считать его основоположником филогенетической систематики. Противопоставление общего распределения и классификации следует считать методом борьбы с идейными противниками и прежде всего с Кювье. Действительная же сущность учения Ламарка видна из следующего абзаца (там же, стр. 99, 100):

«Вместо того, чтобы поставить классификацию в том и другом царстве живых тел в зависимость от распределения, которое должно оставаться свободным от всяких стеснений, натуралисты

заботились исключительно об удобном классифицировании предметов, оставляя их распределение на произвол» (разрядка моя.— В. Р.). Эти слова следовало бы помнить механоламаркистам, которые так настойчиво писали об отделении систематики от филогении.

Замечательные идеи Ламарка не оказали сколько-нибудь заметного влияния на систематику додарвиновского периода. Работа по созданию филогенетической системы организмов была возможна только на основе признания и разработки эволюционного учения, но научный мир не был еще подготовлен к этому и крепко стоял на позициях креационизма. Ж. Бюффон, указавший на возможность изменения видов и впервые связавший историю органического мира с историей Земли, был вынужден Сорбонной отказаться от своих во многих отношениях знаменательных мыслей. Эволюционные идеи Жоффруа Сент-Илера и Ламарка были подавлены авторитетом Кювье, который резко выступал против эволюционного понимания органического мира. Все это привело к тому, что в систематике еще долго продолжали господствовать принципы, установленные Кювье.

Чарльз Дарвин (1809—1882). Дальнейшее развитие эволюционного направления в систематике мы находим в трудах великого английского естествоиспытателя Дарвина. Общим для Ламарка и Дарвина было то, что они оба исходили из реального родства форм и клали в основу систематики генеалогическое распределение групп, т. е., говоря современным языком, стремились к созданию филогенетической систематики. Но в их взглядах было и существенное различие. Ламарк резко противопоставлял классификацию, как искусственный прием, общему распределению животных и считал, что в процессе развития в действительности не возникали те группы, которые теперь выделяются как таксономические категории. Дарвин, наоборот, отождествлял систематику с генеалогическим распределением организмов, что в свою очередь порождало у него не вполне четкое отношение к вопросу о реальности вида и тем более высших категорий. Однако в своем учении о дивергенции Дарвин убедительно показал, что различные по своему иерархическому положению группы организмов объективно существуют во времени и пространстве.

Дарвин различал искусственную и естественную классификации, из которых первая основана на отдельных признаках, а вторая — на их сумме. Но что такое естественная классификация? По господствовавшему в то время представлению — это группировка организмов по наибольшему сходству. Дарвин критиковал подобные представления и доказывал, что естественная система представляет собой генеалогическое распределение организмов, основанное на установлении действительного родства по происхождению. Размер изменений, испытанных разными группами в ходе развития, выражается в размещении их по таксономическим категориям различных рангов.

Новое представление о систематике требовало иного подхода к оценке признаков. Сторонники старой систематики искали идеальных сходств; они не учитывали, конечно, сходств по происхождению, а лишь сходства по цели, придавая наибольшее значение тем особенностям, которые связаны с образом жизни. Дарвин заявил об ошибочности подобных взглядов, так как аналогичные признаки или особенности приспособления, весьма важные для процветания живых существ, не должны иметь значения для систематика. Построение генеалогической системы должно основываться, по Дарвину, на признаках трех категорий. К первой категории относятся признаки действительного (гомогенного) сходства, которые не зависят от условий существования сравниваемых групп; только они в отличие от аналогичных, или гомопластических, особенностей организации указывают на действительное родство форм. Вторая категория признаков

охватывает всякого рода зачаточные или атрофированные органы, которые не имеют существенного значения в жизни организмов, но исключительно важны для систематики. Зачаточные органы Дарвин сравнивал с буквами, которые сохранились в правописании, но сделались бесполезными в произношении; они служат ключом к объяснению его происхождения. Наконец, к третьей категории признаков принадлежат особенности эмбрионального строения сравниваемых форм. Зародыш, по образному выражению Дарвина, это более или менее потускневший портрет общего прародителя всех членов одной большой группы в его взрослом или личиночном состоянии.

Эволюцию организмов Дарвин основывал на постепенной, медленной, «неопределенной» изменчивости, которая давала материал для действия естественного отбора. Он признавал наличие в природе и более резкой, скачкообразной изменчивости, которую называл «внезапной изменчивостью», но так как последняя наблюдается редко и обычно имеет характер уродства, то не придавал ей особого значения. Эти представления об изменчивости, как о равномерно текущем процессе, естественно, должны были отразиться на той части учения Дарвина, где шла речь о взаимоотношении между различными таксономическими категориями. Доказывая постепенность переходов между единичными формами, разновидностями и видами, Дарвин говорил, что различия между ними примыкают одни к другим, нечувствительно сливаются в один непрерывный ряд. Далее он писал (Дарвин, 1952, стр. 121): «Из всего сказанного ясно, что термин «вид» я считаю совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собой схожих, и существенно не отличающихся от термина «разновидность», обозначающего формы, менее резко различающиеся и колеблющиеся в своих признаках. Равно и термин «разновидность» в сравнении с индивидуальными различиями применяется произвольно и только ради удобства» (разрядка моя.— В. Р.). Такое отношение к вопросу о виде вызвало, как известно, критику со стороны ученых, защищавших идею постоянства видов, например со стороны А. Агассиза, который проинизировал — как могут виды изменяться, если они не существуют. О более крупных таксономических категориях Дарвин писал очень мало, но характерен следующий его вывод в заключительной части «Происхождения видов» (там же, стр. 447): «Весьма возможно, что формы, в настоящее время обыкновенно признаваемые за разновидности, впоследствии будут признаны достойными особых видовых названий, и в таком случае научный и обиходный языки достигнут большего согласия. Словом, мы будем относиться к видам таким же образом, как относятся к родам те натуралисты, которые допускают, что роды только искусственные сочетания, придуманные ради удобства. Может быть, это не очень утешительная перспектива, но зато мы навсегда освободимся от тщетных поисков за неуловленной до сих пор и неуловимой сущностью слова «вид» (разрядка моя.— В. Р.). Этот вывод характеризует отрицательную сторону учения Дарвина, который не мог осознать того факта, что развитие органического мира включает в себе единство противоположностей — непрерывности и прерывности.

Между тем в своем учении о дивергенции и расхождении признаков Дарвин стихийно подходил к правильному решению этого вопроса. В отличие от Ламарка, который отрицал вымирание видов, он придавал этому фактору огромное значение. Четкость и обособленность различных таксономических групп, наличие между ними больших или меньших перерывов, есть результат дивергенции и вымирания промежуточных форм. А как же обстоит дело в том случае, если последовательность организмов рассматривается во времени, в непрерывной последовательности развития? — во-

прос наиболее интересный для систематика-палеонтолога. Дарвин и здесь дал по существу правильный ответ (там же, стр. 408): «Вымирание только очертило группы, но никак не создало их, потому что если бы все прежде жившие на земле формы вдруг ожили, было бы совершенно невозможно указать границы отдельных групп, но естественная классификация или, по крайней мере, естественная группировка была бы возможна». Такая возможность всегда будет существовать благодаря тому, что все формы, возникшие от одного предка, должны будут сохранить что-то общее в своей организации. Особенно ценно и показательное следующее приведенное у Дарвина сравнение (там же): «Мы можем отличить у дерева ту или другую ветвь, хотя в месте развилка они сходятся и сливаются». Но что такое точка разветвления, как не узловый пункт, не перерыв в постепенности, не смена направления развития?

Выше мы говорили, и это вытекает из оригинального текста, об отождествлении у Дарвина систематики с генеалогическим распределением существ, т. е. с филогенией. Этот вывод, отражающий сущность дарвинизма в систематике, должен быть расширен на основе только что сделанных замечаний. Преодолевая колебания в вопросе о реальности таксономических категорий, Дарвин вплотную подходил к правильному решению проблемы. К сожалению, ортодоксальные последователи Дарвина, особенно из числа палеонтологов, не только не заметили эту рациональную мысль, но стали на путь еще большего отрицания реальности вида и более высоких таксономических категорий, о чем подробнее будет сказано дальше.

---

## ТИПЫ СИСТЕМ

Прошло 200 лет с тех пор, как Линней заново создал новую отрасль естествознания — систематику. Казалось бы, достаточно было времени для того, чтобы свести задачи и принципы систематики к единому, общепризнанному представлению. Однако ничего подобного не случилось; наоборот, и в наше время по этому вопросу существуют самые разнообразные и резко противоречивые суждения. Каждому ясно, что центральная задача систематики — это распределение организмов по группам и расположение всей иерархии таксономических категорий в определенной системе. Но при этом сразу же возникает вопрос: какова должна быть система и на какой классификации она должна быть основана?

В сводке по ботанической филогенетике В. Циммерман (Zimmermann, 1931) различает три формы классификации: целевую, типологическую и филогенетическую. Такое подразделение верно отражает различные течения в систематике. Вместе с тем этот вопрос заслуживает более подробного рассмотрения, так как, если целевая, или искусственная, классификация в значительной мере стала теперь достоянием прошлого, то два других направления все еще представлены в равной мере многочисленными сторонниками, отражающими идеологию разных мировоззрений — идеалистического и материалистического.

Два принципиально различных направления в систематике, типологическое и филогенетическое, ведут к разным способам объединения организмов в таксономические группы. Всякого рода «естественные», или типологические, системы основаны преимущественно на горизонтальной группировке, филогенетическая система — на вертикальной группировке. Отсюда видно, что синонимами являются такие понятия, как, с одной стороны, типологическая и горизонтальная классификации, а с другой — филогенетическая и вертикальная классификации.

### ТИПОЛОГИЧЕСКИЕ, ИЛИ «ЕСТЕСТВЕННЫЕ», СИСТЕМЫ

Рассмотрим сначала то течение в систематике, которое сознательно пренебрегает историческим анализом фактов и пытается филогенетической систематике противопоставлять особую «естественную» систематику, основанную на идеалистической морфологии. Корни этого направления мы находим у Аристотеля, который наиболее практичной считал систему организмов, основанную на степени сходства их морфологических признаков. Такого же представления в новое время придерживались многие философы и натуралисты первой половины XIX столетия; так, например, французский философ-позитивист Конт, не допускавший возможности познания сущности и внутренних причин явлений, призывал к изучению неизменных отношений последовательности и подобия; в биологии он признавал только метод сравнительного изучения — искусство классифици-

ровать. Кювье, решительно отвергавший эволюцию, положил в основу «естественной» системы распределение животных по их типовому строению, т. е. изначальному и неизменному сходству. Но особенно ярко идея механистической «естественной» системы выражена у ботаника А. Де Кандоля, который вместе со своими сотрудниками описал около 60 000 видов и в результате пришел к выводу, что характеристика любой таксономической категории должна быть такова, что группы, которые она обнимает, более сходны между собой, чем с соответствующими подразделениями другой категории. Подсчитывая количество сходств и различий у представителей разных групп, Де Кандоль систему растений пытался обосновать статистикой признаков.

Учение Дарвина привело к резкому разделению систематиков на два лагеря. Сторонники «естественной» классификации непрерывно и с разных точек зрения обрушивались на материалистическую теорию эволюции. В их критике механистические взгляды сочетались с ярко выраженным или, реже, завуалированным идеализмом. Биологи разных направлений и специальностей решительно высказались против филогенетической и за «естественную» классификацию — среди них Дриш, Нильсон, Нэгели, Радль, Хайята, Шиффнер, позднее Дансер (Danser, 1942) и многие другие.

Известный ботаник-мехаполамаркист К. Нэгели (Nägeli, 1884), цитируя Дарвина и Геккеля, писал, что их взгляды на систему были бы обязательны, если бы происхождение растений и животных действительно было монофилетическим; однако, по мнению этого автора, такое представление неестественно и не должно приниматься в соображение. Нэгели полагал, что организмы возникали самопроизвольно многократно, вследствие чего не может быть и речи о всеобщем родстве между ныне живущими родами. Но так как в органическом мире господствует единство и закономерность развития, внутренняя «всеобщая норма», то организмы, не находясь в генетическом родстве, так относятся друг к другу, как если бы они состояли в родстве. Эта видимость, по мнению указанного автора, имеет лишь символическое значение, а потому филогенетическая система растений не существует в действительности, а только образно.

Типологическую классификацию сознательно защищал и теоретически «обосновывал» неовиталист Г. Дриш (Driesch, 1899, 1911). По его мнению, филогения — не наука и не имеет права на это название, а всего лишь субъективное добавление к данным сравнительной систематики. По представлению Дриша, проблема систематики совершенно независима от эволюционного учения; пренебрежение этой истиной будто бы сильно задержало углубление и развитие биологической классификации. Задача систематики — наведение порядка в разнообразии организмов, ее метод — статическое обобщение, построение общих понятий, абстрагирование. Объекты должны рассматриваться вне времени, не один после другого, а один возле другого. Понятия вневременны, а поскольку сосуществование видов выражено в понятиях, то это сосуществование также вне времени. Метафизические взгляды Дриша, вытекавшие из формально-логического понимания структурных особенностей организмов, заставляли его сделать вывод о совершенно служебном значении систематики; классификация не наука, писал этот автор, а только предварительная работа к ней, — она каталогизирует.

Японский ботаник Б. Хайята (Hayata, 1921, 1931), критикуя дарвиновские представления, предложил взамен свою «динамическую» систематику. Оригинального в ней мало; как мы увидим в дальнейшем, аналогичные мысли уже были высказаны раньше (Соболев, 1914). Хайята пытался показать, что если генетически близкие формы расположить вертикальными рядами, то можно заметить связь признаков в горизонтальном направлении, т. е. система должна иметь форму сетки, по аналогии

с периодической системой Менделеева. «Динамика» ее заключается в том, что положение систематических групп изменяется в зависимости от точки зрения исследователя и взятого им за основу признака. Поэтому автор писал (1921), что ни один вид, род или семейство не имеет фиксированного естественного положения, а только какое-то непостоянное место, подверженное изменению в зависимости от критерия, принятого для сравнения. И вот эта пиццета мысли, отказ от единой системы, приспособление ее к тому или иному личному взгляду находят сочувственный отклик у зарубежных биологов. Г. Дю Риэ (Du Rietz, 1930) даже назвал автора «замечательным реформатором», добавив при этом, что его собственные взгляды очень близки к изложенным.

В течение последних трех-четырёх десятилетий принципы идеалистической систематики получили широкое распространение среди зарубежных палеонтологов, особенно немецких. Ярким представителем этого направления может служить А. Нэф (Naef, 1919, 1922). В работе 1919 г. он различал две морфологии — идеалистическую, основанную на «типических сходствах», и филогенетическую, в основе которой лежит «установление первичных состояний», т. е. историческое рассмотрение фактов. Нэф предполагал тогда, что системы, построенные на этих двух основах, должны совпадать. Однако позднее (Naef, 1922, стр. 4) он высказался уже вполне определенно: «...здесь не остается ничего другого, как принципиально вернуться к основам классической (и де а л и с т и ч е с к о й) морфологии и прежде всего выяснять «т и п и ч е с к и е с х о д с т в а» живых существ». Весьма характерны следующие слова автора: «Это похоже на реакцию и есть в некотором смысле реакция; во всяком случае это означает принципиальный отказ от того течения в биологии, которое было торжественно открыто и оформлено Геккелем и которое мы, коротко говоря, методологически рассматриваем как промах».

Аналогичных взглядов на систематику придерживается О. Шиндевольф (Schindewolf, 1928б). Свои представления он определяет тем, что ставит себя в один ряд с наиболее видными сторонниками типологической классификации, среди которых называет такие фамилии, как Браун, Дриш, Гёбель, Нэф, Пиа, Шаксель и Чулок. Свойственное этой группе направление он определяет словами Ю. Пиа (Pia, 1923, стр. 91): «...систематические категории и филогенетические ряды суть две совершенно различные вещи...», между которыми по многим соображениям не может быть компромисса.

Шиндевольф решительно выступает против филогенетической систематики и защищает типологическую систематику, которая имеет автономное значение, так как идет впереди филогении. По его мнению, единственная цель систематики — чисто формальное, основанное на понятиях упорядочение разнообразия органических форм; таксономические категории не существуют реально, это чистые понятия, без какой-либо пространственно-временной связи. Систематика, пишет Шиндевольф (Schindewolf, 1928б, стр. 126), представляет собой «чистую науку о порядке», которая имеет целью упорядочить организмы на чисто морфологической (типологической) основе и привести их в идеальную систему путем выделения «естественных групп», компоненты которых обладают аналогичным планом строения и вытекающим из типического сходства (по Нэфу) «родством» форм. Таким образом, в вопросах систематики Шиндевольф отстаивает антинаучные позиции идеалистической морфологии Нэфа. То «родство», о котором говорит автор, конечно, не имеет ничего общего с реальным родством, с реальным единством, познаваемым в результате исторического изучения организмов.

В большой книге «Основные вопросы палеонтологии» О. Шиндевольф (Schindewolf, 1950) еще раз вернулся к рассмотрению проблем система-



тики. Автор отмежевывается здесь от немногих, как он говорит, современных сторонников ортодоксальной идеалистической морфологии, отрицающих идею эволюции. Тем не менее и в этой работе Шиндевольф утверждает, что задача систематики сводится к чисто формальному подразделению органического многообразия форм исключительно при помощи понятий, что систематика только сравнивает, констатирует, подразделяет и отнюдь не задается вопросом о фактических отношениях. Он защищает «естественную» систему организмов, которая основана на сравнительной морфологии, являющейся «наукой вне времени и истории» (стр. 450). Однако далее автор делает уступку, заявляя, что палеонтология со своим историзмом вносит временные компоненты во вневременную систему. Но отсюда вовсе не следует, что Шиндевольф в какой бы то ни было степени принимает филогенетическое направление в систематике; наоборот, дальше он подчеркивает, что последняя методически самостоятельна и совершенно не зависит от эволюционных идей (стр. 460). По его мнению, филогенетические воззрения вследствие их гипотетического характера привели бы только к распаду системы, которая в своей морфологической форме надежно обоснована и благодаря своему чисто упорядочивающему характеру неопровержима. Шиндевольф считает, что филогенетическая систематика была бы практически возможна лишь в том случае, если бы существовал хотя бы один самостоятельный филогенетический метод, и дальше пытается доказать, что такого метода не существует.

В действительности это совершенно не так. Рассмотрение таксономических категорий и их особенностей во времени и пространстве, т. е. в историческом развитии, является важнейшим методом филогенетической систематики, чуждым противоположному направлению. Систематика не является для нас заменой филогении, так же как не является и первой стадией познания, в течение которой все должно быть описано и классифицировано. Систематика и филогения идут рядом, нераздельно, тесно связанные между собой. Статический подход, которого придерживаются сторонники типологических систем, не годится для научного исследования; статика фиксирует внешнее проявление момента, тогда как сущность познается только в движении.

Среди русских ученых рассматриваемое направление в систематике ярче всего выражено у энтомолога Е. С. Смирнова (Смирнов, 1923, 1938; Smirnov, 1924, 1925). Кредо этого автора со всей наглядностью вытекает из следующего абзаца, который мы находим в его первой статье (1923, стр. 359): «Окончательное укрепление эволюционизма, последовавшее в результате появления «Происхождения видов» Дарвина, оказало вредное, как нам кажется, влияние на нормальный ход развития систематики. — Но еще гораздо худшие последствия повлекло за собой общее признание монофилетической гипотезы Дарвина». Строго научному филогенетическому принципу Смирнов противопоставляет свои взгляды на систематику как на самостоятельную дисциплину, не имеющую никакого отношения к вопросам филогении. В книге «Очерки по теории эволюции» (Смирнов, Вермель и Кузнец, 1924) авторы определяют систематику как науку статическую, изучающую современное распределение организмов по их сходству и устанавливающую закономерности в строении таксономических категорий и в соотношении признаков. Следует подчеркнуть, что здесь идет речь о каких-то статических закономерностях, которые должны определить «сходственные соотношения» между существующими организациями. Авторы считают, что основным принципом систематики является представление о «естественной системе». Посмотрим, на чем же основывается эта система.

Смирнов полагает, что состав и границы таксономических категорий определяет не родство, а совокупность условий жизни. Отдельные признаки и таксономические категории возникают под влиянием определенно направленного изменяющего действия внешней среды из разных источников, т. е. полифилетически. Поэтому все признаки, свойственные данной группе организмов, должны иметь равное значение и учитываться при классификации в равной мере. В этой связи нельзя не заметить, что, постулируя равноценность всех признаков, автор не в состоянии понять значения основных особенностей организации, которые определяют характер развития на каждом историческом этапе.

В качестве аргумента в пользу своих заключений Смирнов привлекает выводы некоторых палеонтологов о параллельном развитии генетически далеких ветвей. Делая ссылки на Денере, Штейнмана и Дакке, автор совершенно игнорирует выводы противоположного характера, например результаты больших исследований А. П. Карпинского, который писал (Karpiński, 1926), что правильный ход онтогенеза у различных филогенетических ветвей Prolecanitidae на протяжении от верхнего девона до триаса едва ли может оставить какое-либо сомнение в отношении действительного родства и последовательности большинства форм, отнесенных к этим ветвям. Параллельное развитие, которое ни в коем случае нельзя смешивать с полифилией, не мешает построению филогенетической системы. Так называемые «полифилетические» роды палеонтологов в действительности являются гетерогенными, т. е. нуждаются в разукрупнении или перегруппировке. Палеонтология не даст каких-либо обоснований в пользу разбираемого нами взгляда на систематику.

Отвергая филогенетическое понимание таксономических категорий, Смирнов выдвигает взамен понятие конгрегации. В его толковании естественной категорией является конгрегация, т. е. скопление сходных форм. Конгрегации заключают формы, развившиеся в разных генетических стволах, но переживающих однородную «филетическую стадию». Элементарной таксономической категорией является раса — конгрегация первого порядка; за нею идут конгрегации второго, третьего и т. д. порядков, соответствующие более крупным категориям (племена, подвиды, виды...). Все они представляют собой горизонтальные сечения вертикальных генетических стволов. Таковы представления этого автора о таксономических категориях. Признавая полифилетическое развитие органического мира, Смирнов подменяет конкретные в их историческом движении группы абстрактными «конгрегациями».

К этому же течению в систематике примыкал А. А. Любищев (1923, 1925). Он различал три формы системы: 1) иерархическую, частным случаем которой является филогенетическая система, 2) коррелятивную, в основе которой лежит неравноценность, иерархия, сцепление признаков и 3) комбинативную, основанную на признании полной равноценности и независимости признаков. Любищев возражал против филогенетической системы, так как, по его представлению, таксономические и морфологические закономерности надо рассматривать статически. Он писал, что морфология есть учение о форме, стоящее в ближайшем отношении к геометрии и независимое от физиологии, что систематика не есть историческая наука. Приведем конечный вывод этого автора о форме «естественной» системы (1923, стр. 110): «в противоположность мнению Бергсона можно сказать: мы вправе считать эволюцию доказанной с чрезвычайно высокой степенью вероятия (не для высших таксономических единиц), но в вопросах систематики мы не можем пользоваться ее языком; в отношении морфологии и систематики она совершенно бесплодна. Поэтому прослеживание линий эволюции — бесполезная работа для систематики (против Берга, 1922). Как указывает Радль, система может быть

построена или на Платоне или на Дарвине со Спенсером; построение системы на философии Дарвина оказалось иллюзией: надо строить систему, отрешившись от эволюционного подхода». Таким образом, Любищев откровенно защищал идеалистическую систематику и призывал строить систему, опираясь на философию Платона. При выборе формы системы он симпатизировал комбинативному принципу, который защищается Смирновым, но еще больше расположен в пользу коррелятивной системы.

Ярким примером «естественной» систематики амmonoидей могут служить работы Д. Н. Соболева (1914, 1924, 1927), который тоже отрицал филогенетическую систему и вместо нее предлагал свою «естественную» «ретикулярную градативно-комбинативную систему». Последняя заслуживает рассмотрения как образец бесплодного умствования и построения формальной, лишенной содержания схемы. В основе ее лежит представление о полифилетическом происхождении различных групп организмов.

Соболев подразделял признаки на устойчивые и изменчивые, из которых первые свидетельствуют о родственных взаимоотношениях, вторые же указывают лишь на стадии филогенетического развития. По его мнению, изменчивость органических форм не хаотична, но подчинена закону гомологических вариационных рядов (по Н. И. Вавилову), или параморфизма, и закону параллельного развития. Признаки, которые встречаются во многих параллельных рядах и связаны будто бы с действием какой-то всеобщей закономерно направляющей силы, этот автор и называл изменчивыми, или градационными.

В дальнейшем мы покажем, что научная система требует в качестве одного из условий своего построения группировки признаков по их значимости. Однако то подразделение признаков, которого придерживался Соболев, не только не способствует делу, но обязательно должно вести к ложным выводам. Классифицируя признаки на устойчивые и изменчивые, он проводил между ними резкую грань, тогда как на самом деле в процессе филогенетического развития изменчивые черты организации становятся устойчивыми, а устойчивые могут стать изменчивыми. Каждый признак, как результат определенного этапа развития, надо рассматривать в связи с предыдущим и последующим состоянием. Ошибкой Соболева было также то, что он не считался с коррелятивным взаимоотношением признаков.

Ознакомимся теперь подробнее с «ретикулярной градативно-комбинативной системой» амmonoидей. На основе устойчивых признаков строятся вертикальные ряды системы (= orthotaxis), причем в качестве таких признаков произвольно берутся: длина жилой камеры, типы линий роста, сечение оборота, характер пережимов, ребристости и спиральной струйчатости. На основе изменчивых, или градационных, признаков строятся горизонтальные ряды системы (= plagiotaxis), причем в качестве изменчивых признаков принята «лобатура» (т. е. характер лопастной линии), «спиралитет» (завернутость раковины) и «линеатность» (характер линий роста). Такое подразделение признаков является совершенно произвольным. Особенно обращает на себя внимание тот факт, что сечение оборота отнесено к разряду устойчивых, а лопастная линия — к разряду изменчивых признаков, в то время как эти особенности организации, конечно, обуславливают друг друга.

В результате пересечения вертикальных и горизонтальных рядов получается построение (= diataxis) «естественной» системы, причем таксономические категории получают названия: п о л ч и щ е, д и в е р с и я, с о р о д, р о д, в ы р о д, у р о д и т. д. В результате всей этой «уродливой» процедуры Соболев пришел к чрезвычайно сложной номенклатуре, которая резко отличается от обычной биномиальной номенклатуры Линнея. Так, например, девонский *Protornoceras siemiradzki* Dybcz. получил у него

следующее название: *Gomi-umbo-gony-re-amblylobites dorsatus-dorsovaricatus-subcostatus* n. n. f. *subumbilicata*. Вот к чему приводит отказ от филогенетической систематики! Отсюда ясно, почему работа цитированного автора не получила со стороны представителей русской палеонтологии одобрения, на которое, по его собственному признанию, автор претендовал (Соболев, 1924, Предисловие), и почему Международная комиссия по зоологической номенклатуре постановила, что на родовые названия Соболева закон приоритета не распространяется (Мнение 132).

Своеобразные представления Д. Н. Соболева отнюдь не уникальны среди наших палеонтологов. Что это так, показывает статья Г. Н. Фредерикса (1926), посвященная родам одной крупной группы брахиопод (спириферид). Этот автор тоже заявил себя сторонником «чисто морфологической, или естественной, классификации», которая ни в какой степени не считается с генетическими отношениями отдельных групп. Учитывая разные признаки, Фредерикс строил пространственную решетку, узлы которой называл градационными стадиями, или «родами», беря это слово в кавычки. По мнению указанного автора, такая «естественная» классификация, разделяющая близко родственные формы, даже внутривидовые группы, и соединяющая генетически чуждые формы, совершенно необходима, так как без нее будто бы невозможно построить ни одной филогенетической ветви. Как перейти от чисто абстрактных «родов» к конкретной филогении, автор не объяснил. Однако совершенно ясно, что систематику и филогению он рассматривал как две совершенно различные, никак между собой не связанные области познания.

На этом мы закончим рассмотрение идеологических обоснований и принципов так называемых «естественных» систем. Уделив этому вопросу довольно много места, мы в то же время, конечно, далеко не исчерпали всех авторов. Но и приведенный материал красноречиво говорит о том, что типологические концепции в систематике имеют многочисленных и активных защитников в различных областях биологии, причем количество их не только не убывало, а, наоборот, нарастало по сравнению с положением дела в конце прошлого столетия. Это отчасти объясняется и тем, что приверженцы противоположного направления менее активны, слабо борются за свои принципы, неумело показывают преимущества филогенетической систематики, нередко принимают ее скорее формально, нежели по существу, т. е. недостаточно четко и убедительно реализуют теорию в своей практической работе.

Из нашего обзора видно, что типологические системы основаны на признании полифилии и ортогенеза, на защите идеалистической морфологии или механистического анализа сходств, следовательно, все они для нас неприемлемы. Хотя эти системы и называются «естественными», они в действительности не являются таковыми, а представляют собой искусственную группировку организмов, которая годится в лучшем случае для служебных, практических целей и ни в коем случае не служит высоким целям прогресса биологии как исторической науки. Единственной естественной системой может быть только филогенетическая система, основанная на изучении конкретной филогении.

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА

Из предыдущего ясно, что филогенетическая систематика в отличие от типологической ставит своей целью построение системы органического мира на основе выяснения действительных генетических взаимоотношений различных групп во времени и пространстве. Корни этого направления, как мы видели, содержатся в учении Ламарка и особенно Дарвина. Под влиянием эволюционного учения идея филогенетической системы стала

быстро распространяться и приобретать признание среди прогрессивных представителей биологической науки. Наибольший успех она имела, естественно, среди палеонтологов, которые вследствие особенностей своего материала неизбежно должны были рассматривать его в связи с геологической историей, т. е. во времени. Н. Неймайр (Neumayr, 1889) писал о своем убеждении в том, что именно учение о происхождении дает новое развитие систематике. Одновременно с книгой этого автора появилась работа А. П. Карпинского (Karpinsky, 1889), в которой мы находим убедительный пример преимущества классификации аммоноидей на основе выяснения их происхождения с применением онтогенетического метода исследования. К. Динер (Diener, 1910) говорил о благороднейшей задаче палеонтологического исследования — вместо искусственной создать истинную систему, которая выражала бы родство связанных между собой через эволюцию органических групп. Л. Плате (Plate, 1914) высказался за филогенетическую систематику и видел ее конечную цель в познании лишнего пробелов родословного древа отдельных групп животных. Г. Ф. Осборн (Osborn, 1923) также выступал как сторонник филогенетической систематики, которая, по его словам, стремится различать связи по крови и происхождению среди как вымерших, так и существующих млекопитающих. Он критиковал морфологический метод Э. Кона, ведущий к созданию горизонтальных таксономических категорий на основе сходных признаков в различных вертикальных рядах. Вопреки мнению таких крупных палеонтологов, как Мэттью и Грегори, Осборн отстаивал принципы филогенетической систематики, так как только этот метод работы способствует разъяснению многих запутанных вопросов. Он писал, что номенклатура и систематика — это средства, на которых зиждется выражение действительного знания взаимоотношений и филогении. Отсюда вытекала характеристика таксономических категорий: подсемейства — это вертикальные ряды, которые могут быть подразделены на родовые стадии; роды — это последовательные стадии адаптации и эволюции одного или многих признаков, наблюдаемые в восходящих геологических горизонтах. Виды, по словам автора, могут быть поняты только в их филетических взаимоотношениях. Таким образом, филогенетическая концепция приложима ко всем таксономическим категориям, от высших до самых низших. Надо отметить, что, принимая филогенетический принцип, Осборн не отбрасывал лишнеевскую классификацию; последняя, по его мнению, должна быть приспособлена и видоизменена применительно к палеонтологическим открытиям. Автор настоящей работы (Руженцев, 1940а, 1949а, 1950, 1951а, 1952а, 1956а) показал преимущества филогенетической систематики в специальных монографиях, посвященных изучению палеозойских аммоноидей.

Можно сказать, что в настоящее время среди палеонтологов побеждает идея филогенетической систематики. Однако отсюда не следует, что в большинстве палеонтологических работ применяется правильный метод исследования, потому что нередко эта идея принимается скорее на словах, нежели по существу. Некоторые исследователи, признавая, что филогения является самым надежным критерием, на котором должна основываться классификация, продолжают определять взаимосвязь между изучаемыми группами поверхностно, по внешнему сходству, без выяснения внутреннего единства. Основной недостаток типологического направления — субъективизм — сохраняется и в этом случае. Одним словом, принимая на словах идею исторического исследования, на деле подобные авторы группируют изучаемые организмы в таксономические категории нередко так же стихийно, случайно, субъективно, как и сторонники типологического направления.

Многие зоологи и ботаники также склонялись в сторону филогенетической системы, хотя построение ее на современном материале представляет

по вполне понятным причинам, значительно большие трудности. Э. Геккель (Haeckel, 1866), который в этом отношении был ревностным последователем Дарвина, отождествлял естественную систему с родословным древом, или филемой. Г. Карни (Carpi, 1925), опубликовавший специальную работу о методах филогенетических исследований, писал, что система должна быть выражением кровного родства и отражать историю развития органического мира. В. Кроу (Crow, 1926) в статье, не лишенной некоторых спорных положений, говорил, что современная ходячая зоологическая и ботаническая литература, в отличие от научных работ непосредственно последарвиновского времени, отражает утрату интереса к филогенетическим исследованиям, откуда ни в коем случае не следует, что уже разработаны твердо установленные схемы классификации. Автор писал, что естественная система, если отрешиться от старых представлений, связанных с этим понятием, должна быть охарактеризована как расположение видов в роды, семейства и т. д. таким образом, что члены данного рода ближе относятся один к другому по происхождению, чем члены различных родов. То же самое справедливо в отношении более высоких таксономических категорий. Определяя естественную систему как систему родства, Кроу подчеркивал, что она есть реальность, так как дает верные сведения о филогении, хотя последние могут быть неполными. При этом автор справедливо обратил внимание на то, что филогения не есть генеалогия; она — историческая наука, но не история индивидов. Отстаивая филогенетическую систематику, указанный автор, естественно, придавал огромное значение гомологиям и отрицал полифилетическое развитие. Л. А. Зенкевич (1939) правильно отмечал, что на отношении к вопросу о взаимосвязи системы и филогении проверяется восприятие исследователем закономерностей эволюционного процесса, мы бы сказали даже, проверяется основное мировоззрение автора. Сторонники «естественных» систем отстаивают полифилию и равноценность признаков. Критикуя такой метод систематического исследования, Зенкевич защищает монофилию и сравнительно-генетическую оценку признаков. Он заключает свою статью утверждением, что будущность систематики связана с филогенетическим принципом. Книга В. Л. Комарова (1944) «Учение о виде у растений» также является хорошей аргументацией в пользу филогенетической систематики. Хотя этому вопросу автор не уделяет специального внимания, тем не менее, доказывая, что таксономические категории представляют собой различные этапы эволюции и степени родства и что эволюция без системы является понятием отвлеченным, а не конкретным, он заставляет читателя самого сделать неизбежный и единственно правильный вывод: научная система органического мира может быть только филогенетической.

В книге американского орнитолога Э. Майра (Mayr, 1944; Майр, 1947), озаглавленной «Систематика и происхождение видов», указано на почти неограниченное разнообразие мнений по таким вопросам, как: Что такое вид? Реальны ли таксономические категории? Какова должна быть система? и т. д. Такое положение дела в зарубежных странах, освещенное компетентным автором, лишний раз подчеркивает, что биологи разных специальностей, в том числе и палеонтологи, должны уделить самое серьезное внимание обоснованному решению этих вопросов. Нельзя, скажем, ограничиваться призывом преимуществ филогенетической систематики, как это многие делают, а надо теоретически доказать и далее в практической работе использовать эти преимущества. Иначе говоря, надо бороться за филогенетический принцип в систематике.

Майр проводит сравнение старой и новой систематики. Первая интересовалась главным образом видом, определение которого было чисто морфологическим, причем обычно по одному или немногим образцам. Кроме того, для нее характерен большой интерес к техническим вопросам номен-

клатуры и типа. Вторая главным предметом исследования считает не столько виды, сколько подвиды и популяции, используя массовый материал и изучая индивидуальные вариации. Кроме морфологических признаков, она широко применяет при определении форм экологические, географические и другие факторы, т. е. проявляет больше интереса к биологическому направлению в работе. Легко заметить, что автор дает характеристику новой систематики только с зоологической точки зрения. Палеонтолог должен внести сюда свои коррективы, ибо, как показал В. Ковалевский и как правильно отметили В. Аркелл и Дж. Мой-Томас (Arkell and Moy-Thomas, 1940), в систематике палеонтологического материала приобретает очень важное значение проблема рода и, добавим от себя, более высоких таксономических категорий. Определив основные задачи новой систематики, Майр указывает следующие три раздела систематического исследования: 1) определение (аналитическая стадия), 2) классификация (синтетическая стадия, включающая вопросы оценки категорий и их группировки) и 3) изучение видообразования и факторов эволюции. Таким образом, автор понимает задачи систематики значительно шире, чем сторонники типологических систем.

В конце книги Майр формулирует свое отношение к системе; он пишет (1947, стр. 416): «Теория эволюции разрешила загадку высокой степени совершенства естественной системы способом, который был так же прост, как и хорош: организмы какой-либо «естественной» систематической категории сходятся друг с другом по такому большому количеству признаков потому, что они происходят от одного общего предка! Естественная система стала «филогенетической» системой». Поэтому одна из целей систематики есть установление и признание только таких категорий классификации, которые основаны на филогенетических взаимоотношениях. В то же время цитированный автор предупреждает против смешивания понятий системы и филогении: «классификация не должна и не может выразить филогению; она лишь основана на филогении» (там же, стр. 419).

Последний тезис можно высказать и так: систематика не есть филогения. В этой связи мы должны отметить, что многие дарвинисты, допуская полную постепенность и равномерность эволюционных изменений и доказывая отсюда нереальность таксономических категорий, были склонны считать, что в конце концов родословное древо заменит систему. Такое допущение не выдерживает никакой критики, потому что филогения никогда не сможет заменить систематику. Мы считаем вполне правильным тезис, согласно которому систематика не есть филогения, несмотря на то что сторонники типологической систематики (например, Дриш) утверждают то же самое. Сходство здесь только в словах, но абсолютно различно понимание существа дела. Сторонники типологического направления полностью отделяют систематику от филогении, считая, что первая не имеет никакого отношения к эволюционной теории. Сторонники филогенетического направления должны понимать систематику и филогению противоположными в их единстве. Эта проблема ниже будет освещена подробнее.

На этом мы закончим краткий обзор материалов, в которых защищается филогенетический принцип в систематике. Для большей ясности необходимо сказать еще несколько слов по поводу той критики, которая идет из противоположного лагеря. Обычно делают три возражения против филогенетической системы.

Первое возражение основано на отрицании конкретной филогении, на признании полифилии и на неправильной интерпретации фактов параллельного развития. Если многие наиболее прогрессивные ученые были вполне согласны с Л. Долло (Dollo, 1909), который писал, что филогения

всегда будет высшей целью палеонтологии, то не меньшее количество биологов относилось к филогении отрицательно, как, например, Г. Дриш, сравнивавший ее с историей мифологических богов (по Slow, 1926), или И. Лотси (Lotsy, 1916), заявивший, что филогения не наука, а продукт фантастической спекуляции, или Г. Дю Риэ (Du Rietz, 1930), который писал, что никто не мог быть более компетентным судьей в этом вопросе, чем Лотси. Можно сослаться еще на Ю. А. Филипченко (1926), который полагал, что филогенетическое направление отошло в область истории, так как будто бы все более выяснялась сомнительность достигаемых этим путем результатов. Вполне понятно, что такая оценка филогении распространялась и на филогенетическую систематику. Однако, поскольку многие новейшие работы, основанные на богатом и тщательно собранном материале, говорят об исключительной важности и ценности филогенетических исследований, указанная выше оценка филогении отпадает. В равной мере беспристрастный анализ фактов, отказ от признаков-фетишей, позволяет развенчать полифилию. Что касается параллельного развития, то оно не мешает построению научной системы, стоит лишь отказаться от горизонтальных «категорий», выделяемых на основе типологического сходства. Этим снимается первое и самое главное возражение противников филогенетического направления в систематике.

Второе возражение основано на том, что филогения низших таксономических единиц обычно не удается, хотя, казалось бы, восстановить их филогению легче всего, так как дивергенция видов и внутривидовых категорий произошла сравнительно недавно (речь идет о современных организмах). Делая такое возражение, не вполне относящееся к палеонтологическому материалу, авторы не учитывают ту очевидную истину, что не всякая низшая группа, например вид, дает начало филогенетическому ряду. Если бы дело обстояло иначе, то была бы справедлива теория полифилетического развития Штейнмана. В действительности низшие таксономические группы представляют пучки форм, возникающие, по принципу адаптивной радиации, из одного корня; эти группы отражают адаптацию не столько во времени, сколько в пространстве, в условиях данного геологического времени, и лишь немногие из них, эволюируя, переходят в следующий геологический век. Все это как раз и приводит к тому, что филогения видов представляет наиболее трудно разрешимую задачу. Филогенетик, имея дело с видами, часто пытается найти прямую генетическую связь там, где ее в действительности и не было.

Третье возражение основано на том, что филогенетические системы претерпевают якобы частые перестройки; при этом забывают, что тот же «упрек» можно сделать в отношении любой концепции, которая не топчется на месте. Подобные, хотя и не столь частые перестройки неизбежны, во-первых, вследствие неполноценности старых схем, основанных на метафизических методах обобщения фактов, и, во-вторых, по той простой причине, что познание мира само есть движение. Филогенетическая система, как и всякое научное обобщение, не есть истина в последней инстанции и зависит от будущих открытий.

Многие палеонтологи, принимая филогенетическую систематику или, во всяком случае, не отвергая ее с категоричностью типологов, делают ряд оговорок или выражают сомнение в ее практической пригодности. Можно указать, например, на Н. И. Андрусова (1897), который, хотя и склонялся в сторону генетических родов и видов, но отмечал трудность в их различении и необходимость большой предварительной работы. Непоследовательность этого заслуженного автора сказалась на результатах его большой работы по дрейссенидам. Доказав, что род *Dreissensia* (теперь *Dreissena*) происходит из двух ветвей рода *Congeria*, Андрусов не разукрупнил его, а сохранил в старом объеме в виде дифилетической категории.



В. Аркелл и Дж. Мой-Томас (Arkell a. Moy-Thomas, 1940) согласны с тем, что большинство современных палеонтологов применяют филогенетический метод классификации, стремясь расположить органические остатки в соответствии с предполагаемым ходом эволюции, но берут под вопрос целесообразность основывать классификацию на филогении, так как результаты филогенетических исследований гипотетичны и более или менее субъективны. Далее авторы приводят примеры того, насколько в последние годы усложняется классификация. Они говорят о новых систематических единицах брахиопод, которыми трудно пользоваться из-за сложной техники изучения, о большом количестве новых родов аммоподей, о чрезмерном разукрупнении рода *Inoceramus* и т. д. Разбор этих примеров приводит их к выводу, что усложнение палеонтологической классификации при помощи детальных филогений, которые часто имеют мало интереса, исключая демонстрацию конвергенции, не отвечает никакой полезной цели. В общем вся статья (в сборнике «The new systematics») написана для того, чтобы показать, что филогенетическая и практическая классификации часто несовместимы и что поэтому во многих случаях надо отдавать предпочтение горизонтальной классификации.

Согласиться с таким выводом мы, конечно, никак не можем. Создание вертикальной, т. е. филогенетической, системы действительно вызывает необходимость большей или меньшей перестройки групп и нередко разукрупнения прежних таксономических категорий, но отсюда ни в какой мере не следует, как думают цитированные авторы, что разукрупненные группы теряют стратиграфическое значение. Если два зональных вида (пример Аркелла и Мой-Томаса) будут превращены в дюжину видов, то дело сведется к тому, что вместо двух будет двенадцать зональных видов, указанные же авторы говорят о дюжине видов, не имеющих стратиграфической ценности,— это ошибка. Исследователь, который стремится познать конкретную истину, не может причислять себя к категории укрупнителей или дробителей, потому что он объединяет и дробит группы организмов не по склонности и не на глазок, а учитывая перерывы в непрерывности эволюционного процесса. И если при этом новые системы бывают сложнее старых, то это не вина исследователя или принципа, а отражение сложности существенного движения органического мира. Аркелл и Мой-Томас пишут, что наиболее важный вопрос, который исследователь должен задать себе, устанавливая роды и виды, сводится к тому — почему он делает так. На этот вопрос может быть только один правильный ответ: чтобы с максимальной точностью отразить в таксономических категориях исторически возникшее реальное единство органических групп.

Э. Майр (1947, стр. 421) согласен с тем, что идеалом являются филогенетическая система и монофилетические категории, но одновременно пишет: «Несмотря на то, что вертикальная классификация теоретически кажется лучше, горизонтальная часто бывает более практична». Та же мысль повторяется в работе Э. Майра, Э. Линсли и Р. Юзингера (1956, стр. 59). В этой связи надо со всей определенностью сказать, что при сравнительной оценке двух направлений в классификации нельзя допускать никакой эклектики. Мы должны исходить из того, что теория и практика существуют и развиваются нераздельно; поэтому теоретически правильное решение вопроса в конечном счете всегда оказывается и наиболее жизненным, наиболее практичным.

## ПРОБЛЕМА ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА

---

Одной из важнейших теоретических проблем биологии, имеющих в то же время исключительное значение при решении вопросов систематики, является взаимоотношение индивидуального и исторического развития организмов (онтогенеза и филогенеза). Эту проблему следует считать преимущественно палеонтологической, потому что только при изучении ископаемых органических остатков можно путем прямых наблюдений восстанавливать конкретные филогенетические ряды и находить их отражение в онтогенезе позднейших организмов. Признание взаимной обусловленности онтогенеза и филогенеза, а следовательно, и явления рекапитуляции, т. е. сокращенного повторения в индивидуальном развитии потомков онтогенетических стадий далеких предков, должно стать обязательной предпосылкой изучения истории развития органического мира.

В истории биологических наук, пожалуй, не было другой проблемы, которая захватила бы столь широкие круги ученых, заставила бы так много исследовать и писать и в конечном счете получила бы столь противоречивую оценку, как проблема взаимоотношения индивидуального и исторического развития организмов.

Как известно, Ч. Дарвин (Darwin, 1859) придавал большое значение эмбриологическим показателям эволюции и сам сделал ценный вклад в разработку этого вопроса. Его современник и последователь Ф. Мюллер (Müller, 1864) написал интереснейшую статью, которую нередко рассматривают как первоисточник так называемого биогенетического закона. Другой «основоположник» закона, во всяком случае давший ему название, Э. Геккель (Haeckel, 1866), обнародовал свои выводы о взаимоотношении онто- и филогенеза как важнейший общий закон органического развития. Многие другие биологи того же или более позднего периода также могут быть отнесены к числу сторонников биогенетического закона. Исследования А. Н. Северцова (1912, 1939) и его учеников и сотрудников (Б. С. Матвеев, 1934, 1937, 1939, 1946, 1947; И. И. Ежиков, 1933, 1939, 1940 а, б и др.) были в значительной мере направлены на разработку вопросов взаимоотношения онто- и филогенеза, как важнейшей проблемы биологии. Теория филэмбриогенеза Северцова представляет исключительно важный вклад в научную разработку этой проблемы. Среди ботаников ценные работы дали Э. Джеффри (Jeffrey, 1924), Б. М. Козо-Полянский (1937) и А. Тахтаджян (1943, 1947).

Однако оценка биогенетического закона со стороны неонтологов далеко не так однообразна, как это может показаться из предыдущих строк. Многие зоологи относились или относятся к нему осторожно, с оговорками или просто отрицательно. Мы не будем разбирать существующую критику биогенетического закона, так как это слишком обширная тема; материал по этому вопросу можно найти в работах А. Н. Северцова (1912,

1939), Б. М. Козо-Полянского (1937), С. Г. Крыжановского (1939), И. И. Ежикова (1940), С. Д. Холмса (Holmes, 1944) и у многих других авторов. Отметим лишь, что эта критика идет по разным направлениям. Одни, как, например, Кейбель и Плате, не хотят признать биогенетический закон основным обобщением в биологии, так как им кажется, что существуют многочисленные исключения, которых он не объясняет. Другие (Гарбовский, Гертвиг, Гис, Коллери, Харст) вообще отрицают существование такого закона. В. Гарстаг (Garstang, 1922) писал, что онтогенез иногда повторяет последовательные изменения предков, но преобладают в нем самостоятельные преобразования, типичные для каждого периода жизненного цикла. Основной вывод этого автора сводился к тому, что онтогенез не повторяет филогенез, а творит его. В то же время Гарстаг высказал правильную мысль о том, что филогенез представляет последовательность связанных между собой изменяющихся онтогенезов. Г. Де Беер (De Beer, 1930) отрицает рекапитуляцию в геккелевском смысле, но признает повторения признаков, или, как он говорит, «репетиции». В общем возражения этого автора сводятся к отрицанию ускоренного повторения в з р о с л ы х стадий предков в онтогенезе потомков, с чем можно только согласиться. С. Г. Крыжановский (1939) тоже резко критикует биогенетический закон, подразумевая под ним только геккелевское обобщение и все с ним логически связанное. Наконец, многие ученые дали свою отрицательную оценку закону, имея в виду преимущественно его применение при филогенетических исследованиях. В общем прав был Т. Н. Джордж (George, 1933), когда писал, что после Геккеля палеонтологи в основном принимали биогенетический закон и стремились применить его в своей практической работе, тогда как зоологи склонны были отрицать его основные утверждения и даже закон в целом.

Но среди палеонтологов также нет единодушия в этом вопросе, тем более что разработка его пошла здесь своим, оригинальным путем. Современники Дарвина — как дарвинисты, так и ламаркисты — уделяли в своих работах большое внимание проблеме взаимоотношения индивидуального и исторического развития и внесли серьезный вклад в ее разработку. В этом отношении достаточно сослаться на таких крупных ученых, как А. П. Карпинский, А. О. Михальский и А. П. Павлов в России, Э. Коп, А. Хайэтт и Дж. Смит в США, Л. Вюртебергер и М. Неймайр в Германии. Особенно много внимания уделялось этому вопросу со стороны палеонтологов, изучавших головоногие моллюски, что и понятно, если учесть, что ископаемые представители этого класса животных исключительно благоприятны для онтогенетических наблюдений. У палеонтологов, имевших дело с цефалоподами, возникало естественное желание установить их филогенетическое развитие, используя для этой цели биогенетический закон. Но и другие палеонтологи конца прошлого столетия стремились идти по тому же пути исследования и выполнили интересные работы (Бийчер, Кларк и Шухерт по брахиоподам, Джексон по пелециподам и т. д.). Однако позднее к вопросам взаимоотношения онто- и филогенеза наступило заметное охлаждение, а в последнее время можно встретить и с отрицательным отношением к биогенетическому закону или, во всяком случае, к возможности его практического использования.

Английский палеонтолог Л. Спэт (Spath, 1933), специалист в области изучения мезозойских аммоидей, писал, что не теоретические рассуждения, а практический опыт заставил его отказаться от теории рекапитуляции. По его наблюдениям, у аммоидей онтогенез не является сокращенным повторением филогенеза, потому что новые признаки появляются сначала у молодых особей и только в ходе дальнейшего филогенеза переходят на более поздние обороты раковины. Спэт не может отрицать того факта, что весьма различные аммоидеи проходили

одинаковое или сходное раннеонтогенетическое развитие, но дает ему свое, причем необычайно примитивное, объяснение, которое сводится к следующему (1933, стр. 420): «...по наследственности аммонит был аммонитом, и, подобно другим организмам, он должен был расти и; следовательно, обязательно должен был проходить через более примитивные стадии». В заключении своей статьи Спэт еще раз решительно заявляет (стр. 460): «...в результате практического опыта автора палингенетические методы дискредитированы».

Немецкий палеонтолог О. Шиндевольф (Schindewolf, 1925, 1929, 1936б), тоже изучавший преимущественно цефалопод, не отрицает того типа эволюционных изменений, при котором новые особенности организации появляются в конце морфогенеза и затем, в ходе исторического развития группы, сдвигаются на более ранние стадии. Но решающее значение в эволюции органического мира он придает иному способу развития, который был установлен еще А. П. Павловым (Pavlov, 1901), затем был выдвинут на первое место Спэтом и, наконец, получил от Шиндевольфа название протерогенеза. Согласно теории протерогенеза, новые особенности организации под влиянием неизвестных внутренних сил возникают на ранних стадиях онтогенеза, но не распространяются сразу на более поздние стадии, т. е. взрослый организм продолжает сохранять при этом строение предков. Только в ходе дальнейшего филогенетического развития признаки, возникшие путем протерогенеза, захватывают все более поздние стадии онтогенеза вплоть до взрослого состояния. Уже Павлов неудачно назвал подобные новообразования пророческими, или пророческими, фазами. По теории Шиндевольфа онтогенез «предвосхищает» филогенетическое развитие, откуда нетрудно сделать вывод, что развитие органических групп как бы предопределено. С другой стороны, поскольку протерогенез можно считать якобы преобладающим способом эволюции, явление рекапитуляции становится исключением.

Теория протерогенеза уже встретила самую серьезную критику в нашей научной литературе (Давиташвили, 1940, 1948; Ежиков, 1940а; Руженцев, 1940а; Иванов, 1945 и др.). Действительно, примеры, которые Шиндевольф приводит в подтверждение своей теории, в одних случаях могут быть объяснены замедлением онтогенетического развития и выпадением конечных стадий, в других — они требуют дополнительного изучения на основе тщательных стратиграфических и филогенетических исследований. Но что самое главное, эти примеры представляют исключительную редкость, и Шиндевольф глубоко заблуждается, когда изображает дело таким образом, будто бы протерогенез имеет решающее значение в развитии органического мира. С этой точки зрения интересно указать, что при изучении больших и весьма разнообразных по составу коллекций палеозойских аммоидей мы ни разу не встретились с явлением «протерогенеза», и постоянно наблюдали явление филэмбриогенеза.

Американский палеонтолог Дж. Симпсон (Simpson, 1945, стр. 6, 7) тоже скептически относится к онтогенетическому принципу, ссылаясь все на те же слова — «онтогенез не повторяет филогенез». По его мнению, надежды, которые возлагались на теорию рекапитуляции, оказались иллюзией. Однако далее Симпсон правильно рекомендует не разделять эмбриологическую и морфологическую области исследования, а рассматривать организм в целом, в течение всего жизненного цикла. С этим можно только согласиться, но возникает законный вопрос — кто же строит филогенез и систему только по эмбриональным показателям и не чаще ли выводы делают на основе морфологии только взрослого организма?

Все попытки дискредитировать биогенетический закон, или, лучше сказать, теорию рекапитуляции, обречены на неудачу. Многочисленные работы, как, например, классические труды А. П. Карпинского (1889, 1890,

1896), а также наши исследования эволюции палеозойских аммонитов (Руженцев, 1939в, 1940а, 1949а и др.) позволяют сделать как раз обратное заключение. Л. Ш. Давиташвили (1948) правильно отмечает, что исследования советских палеонтологов выгодно отличаются от большинства зарубежных работ как по подходу к изучению этой проблемы, так и по достигнутым результатам (стр. 324). Проведя соответствующее сравнение, указанный автор пишет: «Советские же палеонтологи, тщательно изучая явления рекапитуляции, отвергают как примитивные, упрощенные представления «крайних рекапитуляционистов» школ Геккеля и Хайэтта, так и воззрения Спэта и других «декадентствующих» биологов, пришедших к полному отрицанию фактов сохранения в онтогенезе организмов структур, соответствующих более поздним или дефинитивным стадиям индивидуального развития их предков» (стр. 326).

Интересно указать в этой связи, что революционный демократ Д. И. Писарев уже в 1864 г., т. е. до появления известных работ Мюллера и Геккеля, писал: «Все превращения, которые совершались в породах птиц, млекопитающих и других животных, с той минуты, когда эти животные уклонились от чистого рыбьего типа, все эти превращения мало-помалу стеснились в одну кучку и уложились целиком в непродолжительную жизнь зародыша. Многие черты этих превращений при этом, конечно, изгладились и исказились, но, несмотря на то, даже и теперь жизнь зародыша представляется наблюдательному натуралисту в виде короткой истории и родословной таблицы всей породы» (1949, стр. 490). Из этой цитаты видно, что идея рекапитуляции была воспринята и правильно оценена передовыми русскими мыслителями сразу же после опубликования книги Дарвина «Происхождение видов».

Несколько позднее (1877—1878) важное замечание по этому вопросу было сделано Ф. Энгельсом. Указав, что для теории развития органического мира решающее значение имеют две науки, эмбриология и палеонтология, Энгельс конкретизировал эту мысль в следующих словах: «Обнаруживается именно характерное соответствие между постепенным развитием органических зародышей в зрелые организмы и последовательным рядом растений и животных, появлявшихся одни за другими в истории земли. Как раз это соответствие дало надежнейшую опору для теории развития» (Анти-Дюринг, 1951, стр. 70). Отсюда видно, что такой великий мыслитель в области диалектики природы, как Энгельс, придавал важнейшее значение взаимной обусловленности индивидуального и исторического развития организмов.

Однако критика биогенетического закона и явления рекапитуляции пустила столь глубокие корни, что даже комментаторы Энгельса (Токин и Айзупет, 1936, стр. 149, 150) придерживаются в оценке биогенетического закона иной позиции, что видно из следующего их примечания: «Несомненно, что в настоящее время биогенетический закон в формулировке Геккеля нас удовлетворить не может, хотя бы уже потому, что явления рекапитуляции, на которых он основан, встречаются недостаточно часто, чтобы оправдать его как «основной закон». Дело здесь, конечно, не в формулировках Геккеля, которые, как известно, были многократно переработаны другими авторами, а в недооценке того, что без повторения или, более точно, без сокращенного повторения, т. е. без рекапитуляций, эволюция вообще невозможна. Отрицание рекапитуляций равносильно утверждению самозарождения».

Итак, вопреки мнению многих современных авторов, нужно признать, что индивидуальное развитие и историческое развитие организмов неразрывно связаны между собой и что эта связь двусторонняя: не только онтогенез создает филогенез, но и филогенез влияет на онтогенез, видоизменяет его. Поэтому советские палеонтологи признают и придают

огромное значение явлению рекапитуляции. Эволюция могла осуществляться только путем повторения онтогенеза с частичным его изменением, потому что всякое новое поколение, каким бы изменениям оно ни подвергалось под влиянием возникающих внешних и внутренних противоречий, обязательно повторяет в своем онтогенезе основные стадии развития предков; без повторения нет связи, а следовательно, не может быть и исторического развития.

Отсюда вытекает огромное практическое значение онтогенетического принципа в палеонтологии. Русскими учеными впервые была разработана правильная методика онто-филогенетических исследований. Советские палеонтологи все больше и шире используют онтогению при решении различных вопросов филогении и систематики, вскрывая, таким образом, многие накопленные прежде ошибки. И у нас нет никаких сомнений в том, что эта методика не только не дискредитирована (как думал Спэт), а что именно на этом пути палеонтология добьется дальнейшего расцвета.

В нашем вступлении мы хотели показать, что проблема взаимоотношения онто- и филогенеза, несмотря на свою столетнюю давность, все еще получает существенно различную, иногда прямо противоположную оценку с точки зрения как теории вопроса, так и практического его приложения. Освещение этого вопроса в свете палеонтологических фактов заслуживает, конечно, самого пристального внимания, потому что только палеонтологический материал позволяет наблюдать смену онтогенезов в конкретных филогенетических рядах. Материал эволюционных морфологов, несмотря на его большую полноту, никогда не обладает этим ценнейшим свойством. Любые две современные формы, выбранные в качестве объекта сравнительно-эмбриологического изучения, будут, как правило, дивергирующими формами, так как обе представляют собой результат приспособления к разным условиям текущего геологического периода. Для получения прямых (а не косвенных) показателей рекапитуляции необходимо было бы провести их сравнение с общим предком, но это возможно только на палеонтологическом материале. Вероятно, поэтому в палеонтологической литературе биогенетический закон получает более простую и четкую формулировку и пользуется несравненно большим признанием, чем в литературе неонтологической.

В развитии представлений, которые суммируются теперь под названием биогенетического закона, можно различить три последовательных этапа. Первый этап ознаменовался преодолением метафизической теории преформации и открытием индивидуального развития, т. е. того явления, которое позднее от Э. Геккеля получило название онтогенеза. Второй этап связан с открытием явления онтогенетической рекапитуляции, получившего эволюционное объяснение впервые в работе Ч. Дарвина. Отличительной особенностью третьего этапа, трудно отделимого от второго, была дальнейшая разработка проблемы рекапитуляций, главным образом в отношении выяснения взаимосвязи онто- и филогенеза. В это время палеонтологами было установлено интересное явление онтогенетического ускорения, или концентрации.

## ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ, ИЛИ ОНТОГЕНЕЗ

В эпоху господства креационизма вопрос об индивидуальном развитии, или, вернее, росте органических форм, решался довольно своеобразно. В XVII в. Сваммердам сформулировал метафизическую «теорию» преформации, которая была известна также под названием теории эволюции, или инволюции. Термин «эволюция» понимался в то время, конечно, в совершенно ином смысле по сравнению с последарвиновским

периодом. Гипотеза преформации утверждала, что эмбриональный зачаток представляет готовое во всех частях и со всеми будущими особенностями существо, отличающееся от взрослого организма, который из него возникает, только необычайно малыми размерами частей; последние, кроме того, водянисты и перепутаны между собой (*partes involutae*). Развитие такого предобразованного, или преформированного, зародыша рассматривалось как пропорциональное развертывание (*evolutio*) и рост его частей. Образно говоря, по этой гипотезе зародыш всякого организма развертывается как цветок из готовой уже почки. Тесно связанная с господствовавшим в то время религиозным объяснением мироздания, гипотеза преформации даже в индивидуальном развитии не допускала каких-либо качественных преобразований. Логическим следствием этих представлений было заумное учение Бонна о последовательном и бесконечном включении зародышей друг в друга (*emboitement*).

Однако накапливались новые факты, и пылкий ум натуралистов искал новых путей для решения возникавших вопросов. Мысли об эмбриональном развитии в ином значении этого слова появились впервые в конце XVII в. (Гарвей, Бюффон). Но первое яркое и вполне обоснованное выступление в защиту нового учения, теории эпигенеза, было сделано молодым К. Ф. Вольфом (*Wolff*, 1759) в работе «*Theoria Generationis*». На ботаническом и зоологическом материале этот ученый показал (но не доказал современникам), что теория преформации представляет вымысел, что наблюдение показывает обратное — постепенное развитие зародыша от простого к сложному. Вольф доказывал, что всякое органическое тело или его часть сначала производится без определенной структуры и потом уже делается организованным. Это открытие в такой степени не соответствовало духу времени, а предубеждение общества против всякого рода попыток разрушить традиционные представления были настолько сильны, что достаточно было резкого выступления физиолога-преформиста Галлера (в 1765 г.) против новых идей, чтобы они были отвергнуты и надолго забыты. Вольф был вынужден эмигрировать в Россию, так как на родине его отнесли в разряд опасных материалистов, покушающихся на основы религиозных представлений. Только в 1812 г. работы Вольфа снова привлекли к себе всеобщее внимание.

Блестящие исследования русского академика К. М. Бэра (*Baer*, 1828), заложившие прочные основы новой науки — эмбриологии, окончательно доказали, что организмы в своем развитии от яйца до дефинитивного состояния проходят сложный путь качественных изменений. Тот же факт был подтвержден многими учеными на палеонтологическом материале и прежде всего на примере амmonoидей. К теории эпигенеза Бэр отнесся отрицательно, так как в работе Вольфа развитие понималось как новообразование. Хотя Бэр и писал, что из гомогенного и общего постепенно возникает гетерогенное и частное, но дальше подчеркивал, что все отдельное содержится раньше в общем, так что нигде не происходит новообразования, а только преобразование.

Таким образом, в результате исследований Вольфа и Бэра было открыто важнейшее явление, знание которого оказало огромное влияние на всю последующую историю биологии, — явление индивидуального развития, или, по позднейшей терминологии Э. Геккеля, онтогенеза. Идея преформации, придуманная метафизиками XVII в., была органически связана с представлениями о неизменности органической природы, ибо не могло изменяться то, что предобразовано на все поколения вперед. Идеи Вольфа и Бэра нанесли поражение ложным преформистским представлениям, расчистив путь для настоящего эволюционного учения.

Первоначально теория индивидуального развития уживалась с господствовавшими еще представлениями о неизменности видов. Однако

триумфальное шествие новых эволюционных идей привело к коренному изменению взглядов и в этом вопросе. Было доказано, что онтогенез не есть явление изначальное, постоянное, что он возник и развивался в процессе движения органического мира. А. Н. Северцов (1939, стр. 572) предполагал, что у одноклеточных не было онтогенеза и что последний появился только у их многоклеточных потомков. Этот вывод был ошибочным, потому что палеонтологам хорошо известно, что у простейших (фораминифер) их раковина проходит довольно сложное индивидуальное развитие, рекапитулируя признаки предков. Отсюда можно заключить, что онтогенез возник у одноклеточных в очень отдаленном прошлом. С другой стороны, можно вполне согласиться со второй частью вывода Северцова, в которой он говорит (там же): «Развитие онтогенеза есть средство, которым была достигнута эволюция новых, более высоких форм жизни».

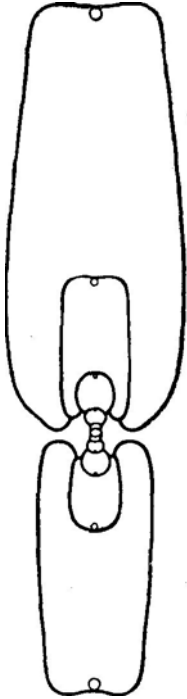


Рис. 1. Поперечное сечение раковины *Artioceras rhipaeum* (Ruzh.) ( $\times 4$ ); артинский ярус (по Руженцеву, 1949а).

Среди ископаемых организмов явление онтогенеза, вероятно, лучше всего наблюдается у аммоноидей, раковина которых сохраняет все стадии индивидуального развития, начиная от эмбриональной, возникшей еще в яичевой капсуле. В постэмбриональный период по мере роста организма его живое тело перемещалось вперед по трубке раковины, образуя периодически сзади себя все более сложно и разнообразно гофрированные перегородки, которые герметически отделяли жилую камеру от предшествующей газовой. Перегородки, имеющие важное функциональное значение (Руженцев, 1946) и отражающие всю последовательность онтогенетических изменений задней части мантии, имеют сложное, часто необычайно сложное краевое очертание. Этот рисунок перегородочного края, иначе говоря, линию контакта перегородки со стенками раковины принято называть лопастной (или сутурной, перегородочной) линией. Долголетними исследованиями установлено, что

важных таксономических признаков.

Чтобы в самом начале продемонстрировать, какие большие онтогенетические изменения испытывают раковины аммоноидей, обратимся к некоторым примерам. На рис. 1 показано поперечное сечение раковины *Artioceras rhipaeum* (Ruzh). В личиночной стадии, при наличии первых трех-четырех оборотов, раковина этого вида имеет дисковидную эволютивную форму с обтекаемой вентральной стороной и относительно широким умбо. Затем происходят быстрые изменения вследствие особенно сильного возрастания высоты оборотов и появления вентральной борозды. В результате раковина, оставаясь дисковидной, становится инволютивной, имеет вогнутую вентральную сторону и почти закрытое умбо.

Еще более резкие онтогенетические преобразования испытывают перегородки того же вида. В личиночной стадии имеется всего восемь лопастей, из которых вентральная связана с дорсальной, первая умбональная с внутренней боковой, а вторая умбональная остается свободной (рис. 2). В ходе дальнейшего развития возникает много новых лопастей, происходит многократное изменение взаимосвязи различных элементов и в конце концов образуется перегородка совершенно иной формы с 48 лопастями вместо восьми.





Рис. 2. Онтогенетическое развитие перегородки *Artioceras rhipacum* (Ruzh.) (увеличение от 30 до 3); черным цветом обозначены лопасти; артинский ярус (по Руженцеву, 1946).

На рис. 3 изображены сведенные к одному размеру четыре наружные лопастные линии того же вида — эмбриональная, вторая, третья и во взрослом состоянии. Здесь без всякого пояснения очевидно, что сложность очертания первых и последних перегородок не идет ни в какое сравнение. Эмбриональная лопастная линия имеет только одну умбональную лопасть, вторая — вентральную и умбональную лопасти, третья — вентральную и две умбональные лопасти. Все лопасти на этой стадии развития имеют очень простое, округленное очертание. Во взрослом

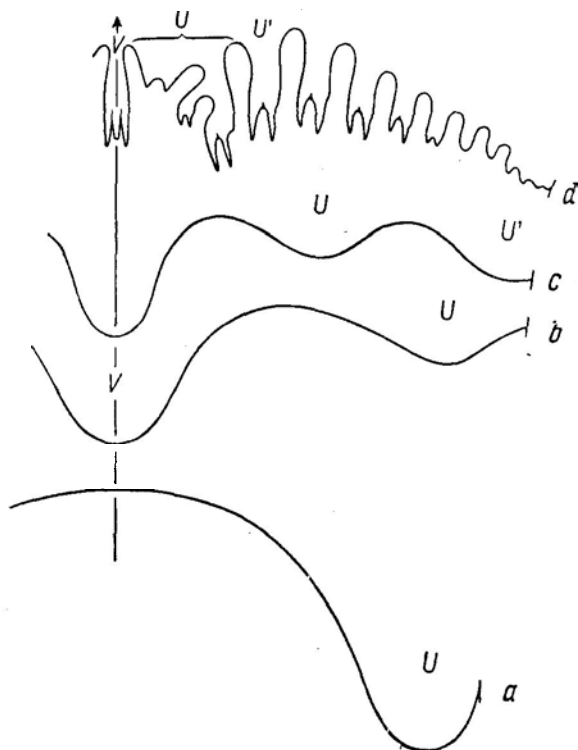


Рис. 3. Начальные и конечная стадии онтогенетического развития наружной лопастной линии *Artioceras rhiraeum* (Ruzh.); артинский ярус (ориг.):

a — с — первая, вторая и третья лопастные линии ( $\times 150$ );  
d — лопастная линия во взрослом состоянии ( $\times 1,5$ );  
V — вентральная лопасть; U, U' — умбональные лопасти

состоянии лопастная линия состоит из вентральной и 12 умбональных лопастей, из которых большая часть приобрела зубчики в основании. Первичная умбональная лопасть U испытала сложное преобразование.

На рис. 4 показано полное онтогенетическое развитие лопастной линии *Marathonites (Almites) invariabilis* Ruzh., начиная с эмбриональной стадии и кончая вполне взрослым состоянием. Здесь можно проследить всю последовательность переходов от очень простого очертания к весьма сложному. Наружная боковая лопасть L из простой путем трехчленного деления превращается в три самостоятельные трехзубчатые боковые лопасти  $L_2L_1L_2$ . Аналогичные сложные изменения испытывают и все другие лопасти.

Ограничиваясь этими примерами, мы должны подчеркнуть, что раковины всех аммоноидей испытывали в ходе индивидуального развития значительные изменения. Но особенно большим онтогенетическим пре-

образованиям были подвержены перегородка и лопастная линия. Что касается последней, то она не переставала изменяться на протяжении всей жизни моллюска, только масштаб изменений с возрастом становился все меньшим. В дальнейшем будет показано, что различные онтогенетические стадии имеют исключительно важное значение при решении вопросов филогении и систематики аммонойд.

Посмотрим теперь, что такое индивидуальное развитие и какое место занимает это явление в эволюции органического мира. С философских

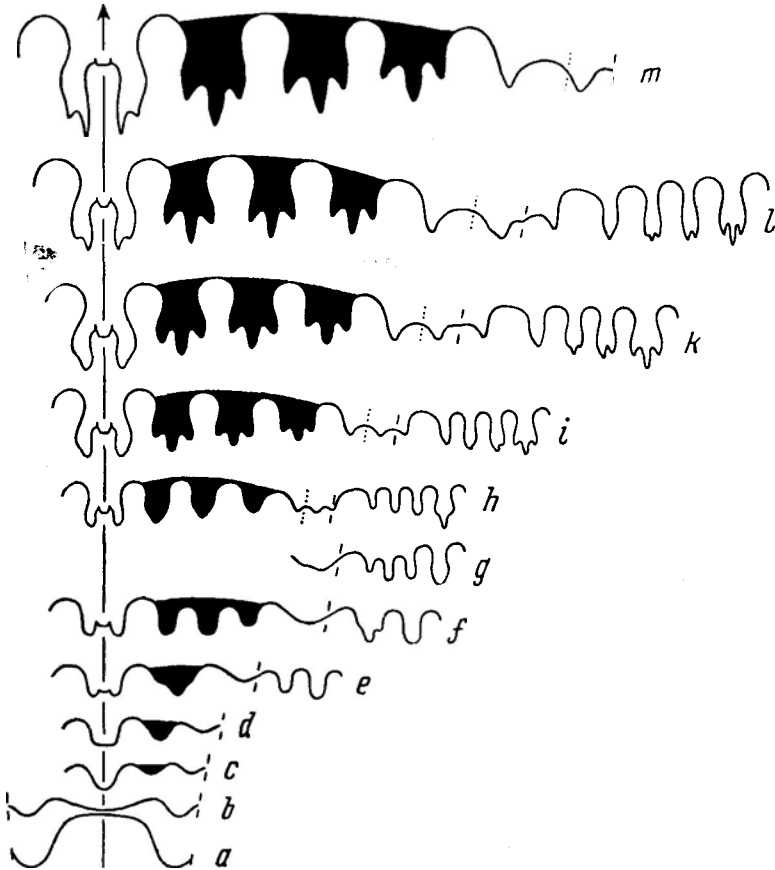


Рис. 4. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Marathonites (Almites) invariabilis* Ruzh. от эмбриональной до взрослой стадии (увеличение от 34 до 2,4); черным цветом показаны первичная боковая и возникающие из нее лопасти ( $L \rightarrow L_2L_1L_2$ ); артинский ярус (по Руженцеву, 1956а).

позиций онтогенез — это одно из приспособлений органической материи, возникшее из нее самой на очень ранних этапах эволюции и затем непрерывно совершенствовавшееся; в то же время это путь осуществления качественного многообразия. В онтогенезе конденсировалась история филогенетического ряда, сохранялось все то, что оказалось особенно полезным для организмов, но сохранялось в обобщенном виде, лишенное частных особенностей взрослого состояния. Благодаря этому постоянно существовала возможность перехода путем мелких и постепенных онтогенетических изменений к большим, скачкообразным филогенетическим изменениям. Если новая особенность организации возникает под влиянием изменившихся условий существования рано в онтогенезе, то ее конечное выражение

у взрослого организма может привести к резким различиям предковых и вновь возникших форм. Возможно, именно в таком изменении и находит свое объяснение любопытный палеонтологический факт: наличие постепенных рядов форм внутри сравнительно небольших групп и отсутствие сплошь и рядом переходных форм между большими группами.

Поэтому развитие онтогенеза было и следствием и непременно условием самодвижения органической природы, смены одних форм жизни другими, более совершенными. В непрерывном потоке отмиравших и вновь возникавших организмов онтогенез был связующим звеном между старым и новым. Но здесь мы переходим уже к проблеме взаимоотношения онтогенезов во времени, к проблеме эволюции онтогенезов.

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКАПИТУЛЯЦИЯ

Трудно сказать, когда и кем впервые было замечено явление рекапитуляции, т. е. сокращенного повторения признаков предков в онтогенетическом развитии потомков. Многие видные ученые конца XVIII и первой половины XIX в. (Кильмейер, Меккель, Окен, Жоффруа Сент-Илер, Серр, Агассиз, Бух, Квенштедт, д'Орбиньи, Р. Оуэн) высказались с той или иной точки зрения если не в пользу рекапитуляции, истинный смысл которой в то время еще не был понят, то во всяком случае в пользу параллелизма между стадиями индивидуального развития, с одной стороны, и различными ниже организованными животными — с другой. Принято считать, что Л. Ф. Кильмейер (Kielmeyer, 1793) был первым, кто заявил о наличии такого параллелизма. Более определенные суждения по этому вопросу высказал И. Ф. Меккель (Meckel, 1824), сторонник Ламарка, что отразилось на формулировке предложенного им закона сходства, согласно которому развитие отдельного организма совершается по тем же законам, что и развитие всего ряда животных, т. е. высшее животное в главных чертах своего развития проходит ниже его стоящие ступени, благодаря чему периодические различия могут быть сведены к классовым различиям.

Факт повторения в индивидуальном развитии аммоноидей признаков, типичных для более примитивных представителей того же надотряда, был известен Л. Буху, Квенштедту и особенно д'Орбиньи. В своей палеонтологии Р. Оуэн указывал, что лопастная линия аммоцитов резко изменяется с возрастом, так что один вид может быть отнесен на разных стадиях развития к трем родам — *Goniatites*, *Ceratites* и *Ammonites*. Однако наиболее категорические и определенные суждения по вопросу рекапитуляции были высказаны Л. Агассизом на основе изучения рыб. В своих лекциях по сравнительной эмбриологии этот ученый (Agassiz, 1848—1849) говорил, что наиболее древние животные соответствуют ранним стадиям индивидуального развития современных животных. А. Хайэтт (Hyatt, 1897) выражал свое удивление по поводу того, что Агассиз не стал эволюционистом, хотя обладал всеми фактами, достаточными для построения эволюционной теории. Хайэтт писал, что так называемый геккелевский «биогенетический закон» соответствует закону эмбриональной рекапитуляции Агассиза, заново установленному в эволюционных терминах. Палингенезы Геккеля — это то, чему учил Агассиз своих учеников, самого Хайэтта в том числе, и что последний твердо воспринял и в дальнейшем постоянно применял в своих филогенетических исследованиях. Авторитет Агассиза в этом вопросе виден также из того, что на него дважды ссылается Дарвин в своей книге «Происхождение видов».

Ученые додарвиновского периода уже вполне осознали значение эмбриональных и постэмбриональных изменений, хотя по-разному объясняли это явление. Большинство из них сопоставляло эмбриональные стадии ка-

кого-либо изучаемого объекта с более низко организованными ныне живущими или вымершими взрослыми животными. Против таких традиционных представлений выступил К. М. Бэр (Baer, 1828), лучший эмбриолог того времени. Личные исследования показали ему, что зародыши позвоночных при развитии не проходят никаких стадий, отвечающих известным животным формам. Поэтому после ряда рассуждений и доказательств он высказал следующие важные положения (Бэр, 1924, стр. 51):

*«Зародыш каждой животной формы отнюдь не повторяет при развитии другие животные формы, а, напротив, скорее обособляется от них».*

*«В основе своей, значит, зародыш высшей животной формы никогда не бывает подобен другой животной форме, а лишь ее зародышу».*

Первое положение указывает на то, что Бэр не был сторонником recapитуляции. Его несогласие с другими учеными и прежде всего с Меккелем проистекало от того, что традиционные представления того времени слишком напоминали ему господствовавшую раньше (XVII и XVIII вв.) идею «лестницы существ» — идею, которая шла вразрез с теорией типов Кювье — Бэра. Второе положение Бэра, в котором он говорил, что зародыш высшей животной формы может быть подобен лишь зародышу другого животного, прекрасно подтверждается всеми современными данными. Эмбриологический материал может быть использован при изучении филогенезов и действительно освещает темные закоулки филогенетического лабиринта только с учетом этого второго обобщения Бэра.

Остановимся теперь несколько подробнее на воззрениях Ч. Дарвина, который, как известно, проявлял большой интерес к вопросам эмбриологии и даже сожалел после появления работ Мюллера и Геккеля, что не развил эту тему с большей подробностью. Для того чтобы понять действительное отношение Дарвина к интересующему нас вопросу и уровень его представлений, мы обратимся к основному труду «Происхождение видов», причем возьмем для сравнения русские издания 1865 и 1937 гг. Книга 1865 г. интересна для нас потому, что представляет собой перевод второго английского издания, вышедшего в 1860 г., т. е. до ознакомления Дарвина с работами Мюллера, Геккеля и американских палеонтологов.

Выясним сперва отношение Дарвина к палеонтологическим данным. В этой части ссылака делается на Агассиза, причем в двух местах книги (1865). На стр. 268 мы читаем: «Агассиз настаивает на том, что древние животные до некоторой степени схожи с зародышами ныне существующих животных тех же классов или что геологическая последовательность угасших форм в некоторой мере параллельна эмбриологическому развитию форм новейших. Не могу не согласиться с Пикте и с Гексли в том, что основательность этого воззрения далеко не доказана<sup>1</sup>. Но я вполне надеюсь, что она подтвердится со временем, по крайней мере относительно подчиненных групп, выделившихся одна из другой во времена относительно недавние. Ибо это учение Агассиза вполне согласуется с теорией естественного отбора». В позднейших изданиях слова от «Не могу не согласиться»... и до конца цитаты Дарвин выбросил, заменив их короткой фразой «Такой взгляд удивительно хорошо согласуется с нашей теорией». На стр. 354 автор вновь обращается к Агассизу: «Так как зародышевое состояние каждого вида и группы видов указывает нам на строение их древних, менее видоизмененных родичей, мы ясно видим, почему древние вымершие животные формы походят на зародышей их потомков — наших живых видов. Агассиз считает это сходство общим законом природы; но я должен признаться, что имею только надежды на оправдание этого закона

<sup>1</sup> Разрядка во всех цитатах Дарвина моя. — В. Р.

в будущем». Этот отрывок остался без изменения и в последующих изданиях. Из обеих цитат видно, что Дарвин как в это, так и в более позднее время, относился очень осторожно к идее повторения древних форм в индивидуальном развитии форм, более молодых по происхождению. Его мысли, как будет видно из дальнейшего, клонились скорее в сторону закона зародышевого сходства, т. е. к идеям Бэра.

Обратимся теперь к тем очень важным обобщениям Дарвина, в которых он говорит о наследовании в соответствующем возрасте. Проследим все формулировки этого вопроса по книге 1865 г. Уже на стр. 11 Дарвин высказывает следующий «очень общий закон: в какой период жизни ни возникла бы в первый раз особенность, она стремится воспроизводиться у потомков в возраст соответствующий — лишь иногда раньше». На стр. 268 читаем: «В одной из следующих глав я постараюсь показать, что взрослый организм разнится от своего зародыша вследствие видоизменений, совершившихся в не ранний возраст и унаследованных в том же возрасте. Этот процесс, оставляя зародыш почти неизменным, беспрепятственно накопляет, в течение последовательных поколений, новые уклонения в организме взрослом». На стр. 350: «Обыкновенно полагают, вероятно основываясь на том, что уродливости часто обнаруживаются в зародыше в очень ранний возраст, что и легкие уклонения по необходимости должны возникнуть в возрасте столь же раннем. Но мы имеем мало указаний на такое обстоятельство; скорее мы имеем указания на противное». Однако в конце того же абзаца это категорическое утверждение несколько ограничивается следующими словами: «Но в других случаях очень возможно, чтобы каждое последовательное видоизменение или многие из них возникли в очень ранний период». В следующем абзаце Дарвин снова говорит о том, что в каком бы возрасте ни возникло впервые уклонение в родиче, оно стремится воспроизвестись в соответствующем возрасте у потомка, но несколько ниже ограничивает это утверждение: «Я далеко не утверждаю, чтобы так было всегда, и я мог бы привести множество примеров<sup>1</sup> уклонения (в обширном смысле этого слова), которые обнаружались у детеныша в возраст более ранний, чем у родителя». К этому же вопросу автор снова возвращается на стр. 353, где мы читаем: «В некоторых случаях последовательные уклонения могут возникать по причинам нам совершенно неизвестным в очень ранний возраст или каждое уклонение может передаваться возрасту более раннему, чем тот, в который оно возникло». И снова на стр. 355, ссылаясь на утверждаемую Агассизом параллель между эмбриональными стадиями нынешних животных и геологической последовательностью животных вымерших, Дарвин указывает, что истину такого закона можно доказать «лишь в тех случаях, в которых прежнее состояние... не было затемнено либо возникновением целого ряда видоизменений в возраст очень ранний, либо передачей этих видоизменений в возраст более раннему, чем тот, в котором они впервые возникли». И, наконец, в заключении, на стр. 378, Дарвин формулирует окончательный вывод: «Основываясь на том, что последовательные видоизменения не всегда обнаруживаются в очень ранний возраст и передаются наследственно такому же, не очень раннему возрасту, мы вполне можем объяснить себе, почему зародыши млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и рыб столь близко схожи между собой и столь несхожи с формами взрослыми».

Приведенных цитат достаточно, чтобы выяснить отношение Дарвина к вопросам индивидуального и исторического развития в их взаимосвязи.

---

<sup>1</sup> Характерно, что в последующих изданиях эти слова сильно смягчаются — «несколько и исключительных случаев».

Раздел «Эмбриология» он начинает указанием на закон зародышевого сходства и большой цитатой из Бэра, положения которого могут быть «лучшим подтверждением» этого закона. Это значит, что в споре, который существовал между Меккелем и Агассизом, с одной стороны, и Бэром — с другой, Дарвин стал на сторону последнего, правильно поняв, что зародыши могут быть сходны только с другими зародышами, но не со взрослыми формами. Далее, безусловно, Дарвину принадлежит заслуга правильного, эволюционного объяснения причины зародышевого сходства. Причина этого явления в том, что видоизменения совершаются главным образом в раннем возрасте и наследуются затем в общем в том же возрасте, причем зародыш в процессе эволюции остается почти неизменным. По этому закону (Дарвин указывает, что это «очень общий закон») поздние стадии развития изменяются, в то время как ранние остаются в общем в прежнем состоянии, — мысль в основном верная, хотя и дающая явлению несколько одностороннее освещение. Эта односторонность была понята уже А. Н. Северцовым (1912, стр. 22), когда он писал: «По закону наследования в соответственные сроки, установленному Дарвином, мы можем сказать, что данный признак появляется у потомков в тот же период жизни, в который он появился у предков, или несколько ранее, и на основании этого мы можем заключить, что эмбриональные признаки должны развиваться у потомков в те же периоды жизни и в той же последовательности, как у предков. Но это не объясняет нам почему ряд новых признаков, приобретенных взрослыми предками данного животного, во время их филогенетической эволюции превратится при последующей эволюции в признаки эмбриональные?»

Нельзя сказать, что Дарвин не учитывал возможности видоизменений в раннем возрасте, а также возможности наследования в более раннем возрасте; однако нетрудно заметить, что в этих вопросах его позиция была колеблющаяся, нечеткая. Не будет преувеличением сказать, что подобного рода явления он хотя и имел в виду, но не придавал им особого значения. С таким же колебанием относился Дарвин к закону эмбриональных повторений Агассиза, хотя и подчеркивал, что выводы последнего вполне согласуются с теорией естественного отбора. Во всяком случае, дальнейшей разработки проблемы повторения и, тем более, постановки проблемы рекапитуляции, т. е. сжатого, сокращенного повторения, у Дарвина нет, вероятно потому, что в целом он более симпатизировал теоретическим взглядам Бэра, нежели Меккеля и Агассиза.

Интересно посмотреть, как изменились представления Дарвина после того, как он ознакомился с трудами Ф. Мюллера, Геккеля, Коп и Хайэтта. Если мы обратимся к книге издания 1937 г., которая включает все новейшие дополнения, то заметим, что его отношение к интересующему нас вопросу не изменилось. Чтобы показать это, приведем два дополнения, внесенные в более поздние издания «Происхождения видов». На стр. 265, 266 читаем: «Существует и другой возможный способ перехода — это через ускорение или замедление периода воспроизведения. Проф. Коп и некоторые другие ученые в Соединенных Штатах в последнее время особенно на этом настаивают». И несколько ниже: «также не представляется невероятным, чтобы предшествовавшие более ранние стадии развития пробегались в сокращенном виде и, наконец, вполне выпадали. Часто ли совершается такой процесс изменения и вообще совершался ли он когда-нибудь, не берусь судить». Отсюда видно, что новые идеи не изменили теоретических установок Дарвина; они не вмещались в разработанную им схему. Как бы в подтверждение этого вывода Дарвин внес еще одно дополнение в свою работу, которое лишней раз подчеркивает, причем в наиболее ортодоксальной форме, без всяких оговорок и ограничений, сущность его

теории взаимоотношения индивидуального и исторического развития (стр. 324): «Всевозможные черты эмбриологического сходства могут быть, как мы увидим далее, объяснены тем, что предки существующих видов изменялись не в самом раннем периоде своего развития, а передавали приобретенные ими признаки своим потомкам в соответствующем возрасте. Таким образом, воздействие почти не касается ранних стадий развития зародыша, и он остается как бы свидетелем прошлых состояний, через которые прошел вид. Этим объясняется тот факт, что существующие виды в течение ранних стадий развития так часто походят на более древние и исчезнувшие формы того же класса». Здесь последовательно сказано о сходстве (а не о рекапитуляции), о наследовании в соответствующем возрасте, о консервативности ранних стадий, — это и есть основа дарвиновских представлений в вопросе взаимоотношения индивидуального и исторического развития. Дальнейшая разработка проблемы показала, что эти представления нельзя считать исчерпывающими.

Явление онтогенетической рекапитуляции было названо Геккелем «основным биогенетическим законом» (Haeckel, 1874). Первоначальная формулировка его была дана в 1866 г. в следующих словах (Геккель, 1940, стр. 169):

«История развития организмов распадается на две родственные, тесно друг с другом связанные отрасли: на онтогению, или историю развития органических особей, и на филогению, или историю развития органических групп, возникших из одного общего корня.

Онтогения представляет собой краткое и быстрое повторение (рекапитуляцию) филогении, повторение, обусловленное физиологическими функциями наследственности (воспроизведения) и приспособляемости (питания). В течение быстрого и краткого хода своего онтогенетического развития особь повторяет важнейшие из тех изменений формы, через которые прошли ее предки в течение медленного и длительного хода их палеонтологического развития по законам наследственности и приспособления».

Эта формулировка, с одной стороны, создала биогенетическому закону необычайную популярность, а с другой — вызвала много критических работ самого разнообразного характера, нередко доходивших до полного отрицания закона. В самом деле, несмотря на свою кажущуюся четкость, формулировки Геккеля очень неопределенны. Прежде всего неясно, какие стадии повторяет онтогенез, когда он рекапитулирует филогенез. Отсюда сделан вывод, что Геккель говорит о рекапитуляции взрослых особенностей предков, невозможность чего была доказана уже Бэр. Исходя из благого намерения показать реальность действующих причин (*causae efficientes*) и абсурдность допущения планомерно действующих конечных причин (*causae finales*), Геккель дает совершенно одностороннюю, механистическую оценку взаимосвязи онто- и филогенеза — «филогенез есть механическая причина онтогенеза» (1940, стр. 174), недоучитывая того, что филогенез есть последовательность изменяющихся онтогенезов, т. е. что он не только причина, но и следствие онтогенеза.

Столь же метафизичным было разделение Геккелем онтогенетических изменений на палингенезы и ценогенезы. Основное, по представлению Геккеля, — это палингенез, или основанное на наследственности сжатое повторение хода эволюции предков. Ценогенез представляет собой основанное на приспособляемости новейшее добавление, искажающее или затемняющее палингенез. Ценогенезы выражаются, с одной стороны, в появлении специальных эмбриональных приспособлений, а с другой — в сдвигании признаков во времени (гетерохронии) или в пространстве (ге-



теротопии). «Если в палингенезе главную роль играют законы конституированной гомотопной и гомохронной наследственности, то в ценогенезе, напротив, первостепенное значение имеют законы сокращенной модифицированной гетеротопной и гетерохронной наследственности» (там же, стр. 272). Из этой цитаты видно, что Геккель резко разграничивает два типа изменений, не задаваясь вопросом, откуда же происходит сжатое повторение филогении при палингенезе. Он не понял ни истинного смысла так называемых «ценогенезов», ни существования тесной взаимосвязи между старыми и новыми особенностями организации в процессе эволюции.

В своих работах Геккель охватил, можно сказать, все многообразие проблемы взаимоотношения онто- и филогенеза, но охватил настолько односторонне, что его теория подвергается до сих пор жестокой и, может быть, не всегда справедливой критике. В его формулировках, если судить не по букве, а по сути дела, поражает не ошибочность, а скорее логическая непоследовательность, незаконченность, жесткость мысли. Бросающиеся в глаза противоречия и неясности формулировок, а главное непонимание связи между различными процессами онто-филогенеза в значительной мере обесценили работы Геккеля. В исследованиях других ученых рассматриваемая проблема получила более толковую разработку.

Палеонтологические наблюдения вопреки мнению некоторых палеонтологов могут быть лучшим доказательством явления онтогенетической рекапитуляции. В этом отношении весьма поучительны старые исследования А. П. Карпинского (1889, 1890, 1891), установившего тесную филогенетическую связь семейств *Pronoritidae* и *Medlicottiidae* и повторение в онтогенезе *Artinskia artiensis* (Grünew.) и *Medlicottia orbignyana* (Vern.) признаков, наблюдающихся у представителей предкового семейства *Pronoritidae*.

Можно было бы указать много интересных и убедительных примеров, подтверждающих онтогенетическую рекапитуляцию, но мы ограничимся фактами, полученными при изучении семейств *Shumarditidae*, *Vidrioceratidae* и *Cyclolobidae*.

Обратимся сначала к семейству *Shumarditidae*, которое существовало от среднего карбона до конца нижней перми. На рис. 5 изображены некоторые стадии онтогенетического развития лопастной линии *Shumardites confessus* Ruzh. и вполне сформировавшиеся линии представителей родов *Aktubites* и *Parashumardites*. Достаточно сравнить рис. 5, e и 5, i, чтобы убедиться в том, что в онтогенезе верхнекаменноугольного *Sh. confessus* повторяется лопастная линия предка — среднекаменноугольного *A. (A.) trifidus*. Рассматриваемый пример интересен и в другом отношении. В верхнем карбоне долгое время были известны два рода — более ранний *Parashumardites* из жигулевского яруса (рис. 5, l) и более поздний *Shumardites* из оренбургского яруса (рис. 5, h). У *Parashumardites* первичная наружная боковая лопасть L испытала неполное трехчленное деление, зато одновременно на три самостоятельные части распалась умбональная лопасть. У *Shumardites* лопасть L превратилась в три обособленные, зубчатые в основании лопасти, но умбональная осталась нерасчлененной. Следовательно, сильное развитие наружной боковой лопасти у *Shumardites* компенсируется делением умбональной лопасти у *Parashumardites*. При изучении филогении семейства *Shumarditidae* на основе исследования лопастных линий, нами было высказано предположение (Руженцев, 1950, стр. 163), что два названных рода представляют самостоятельные ветви, возникшие от какого-то третьего, еще не найденного рода, у которого боковые лопасти должны быть построены по типу *Parashumardites*, а умбональные — по типу *Shumardites*. Теперь предполагаемый род найден в московском ярусе и получил название

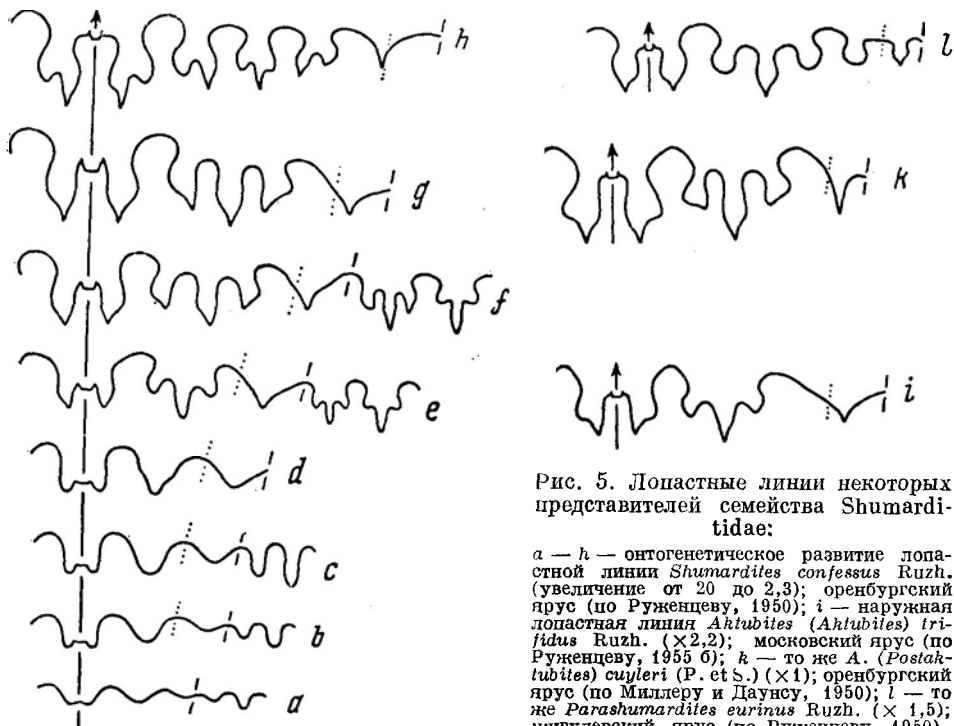


Рис. 5. Лопастные линии некоторых представителей семейства Shumarditidae:

a — h — онтогенетическое развитие лопастной линии *Shumardites confessus* Ruzh. (увеличение от 20 до 2,3); оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950); i — наружная лопастная линия *Aktubites (Aktubites) trifidus* Ruzh. (×2,2); московский ярус (по Руженцеву, 1955 б); k — то же *A. (Postaktubites) cyleri* (P. et S.) (×1); оренбургский ярус (по Миллеру и Даунсу, 1950); l — то же *Parashumardites eurinus* Ruzh. (×1,5); игулевский ярус (по Руженцеву, 1950).

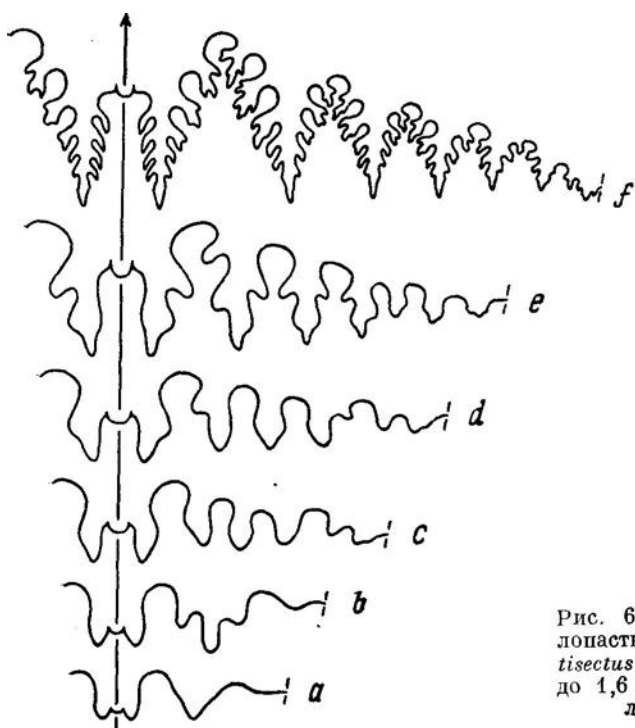


Рис. 6. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Perrinites hilli multisectus* M. et F. (увеличение от 18 до 1,6); артинский ярус (по Миллеру и Фёрнишу, 1940а).

*Aktubites* (Руженцев, 1955б). Этот факт лишний раз подтверждает значение и силу онто-филогенетического метода исследований.

Самым поздним представителем семейства *Shumarditidae* был род *Perrinites* из артинского яруса. Онтогенетическое исследование показало, что уже в раннем возрасте он проходит стадии предковых родов *Aktubites* и *Shumardites*; чтобы убедиться в этом, нужно сравнить рис. 6, *a, b* и рис. 5, *d, e, i*. Более поздняя стадия *Perrinites* (рис. 6, *c*) отвечает стадиям *Shumardites*, изображенным на рис. 5, *f, g*. Следующая лопастная линия *Perrinites* (рис. 6, *d*) представляет не что иное, как несколько упрощенную линию *Shumardites* во взрослом состоянии. Позднее в онтогенезе рассматриваемого рода (рис. 6, *e*) появляются особенности, типичные для нижнепермского рода *Properrinites*, развитие которого мы рассматривать не будем. Для полной ясности необходимо отметить, что одновременно с рекапитуляцией и дальнейшим развитием признаков предковых родов в онтогенезе *Perrinites* наблюдается и новая особенность — полное тройное деление умбональной лопасти. Подобную особенность мы уже видели у рода *Parashumardites*. У представителей основной филогенетической ветви семейства *Shumarditidae* тройное деление умбональной лопасти параллельно возникло впервые у рода *Properrinites*.

Перейдем теперь к рассмотрению следующего примера. Семейства *Vidrioceratidae* и *Cyclolobidae* непосредственно связаны одно с другим и образуют надсемейство *Cyclolobaseae*. Древнейшим представителем видриоцератид был верхнекаменноугольный род *Vidrioceras*. Исследование онтогенетического развития лопастной линии *V. borissiaki* Ruzh. показало, что на очень ранней стадии, при ширине оборота около 1,3 мм (рис. 7, *a*), наружная боковая лопасть *L* еще не расчленена. Вскоре после этого происходит ее деление на три части (рис. 7, *b*), которые затем быстро обособляются и превращаются в три вполне самостоятельные лопасти  $L_2L_1L_2$  (рис. 7, *c, d*). Одна из них, ближайшая к умбо, становится особенно широкой и резко двураздельной (рис. 7, *g*). Чтобы не усложнять вопроса, мы не будем рассматривать развитие других элементов лопастной линии.

В ассельское время на смену указанному выше виду возник *Prostacheoceras juresanense* (Max.) с несколько более сложной перегородкой. У нового вида при ширине оборота 1,8 мм (рис. 8, *a*) наружная боковая лопасть уже весьма широкая, отчетливо подразделенная на три части. Далее она превращается в три самостоятельные боковые лопасти (рис. 8, *b*), из которых третья не только становится двураздельной, но и достигает стадии почти полного обособления ветвей. Таким образом, очень рано в онтогенезе лопастная линия *Prostacheoceras* проходит стадию юного *Vidrioceras*, но при одинаковых размерах раковины перегородка первого оказывается более дифференцированной. Особенно обращает на себя внимание тот факт, что у *Prostacheoceras* вновь возникшая третья боковая лопасть, ближайшая к умбо, очень рано становится широкой, двураздельной и во взрослом состоянии бывает гораздо сильнее расчленена, чем у *Vidrioceras*.

В артинское время появился еще более высоко организованный представитель того же филогенетического ряда — *Waagenina subinterrupta* (Krot.). Как показали наблюдения, у этого вида при ширине оборота 0,6 мм (рис. 9, *a*) первичная боковая лопасть еще не расчленена, но при  $\Pi = 1,1$  мм (рис. 9, *b*) становится широко трехраздельной. Затем происходит быстрое обособление вновь образующихся лопастей с превращением их в самостоятельные элементы (рис. 9, *c, d*). При этом особенно энергично развивается третья боковая лопасть, резко подразделенная на две части. Таким образом, лопастная линия *Waagenina* сжато повторяет стадии *Vidrioceras* и *Prostacheoceras*, а затем развивается дальше. Если из

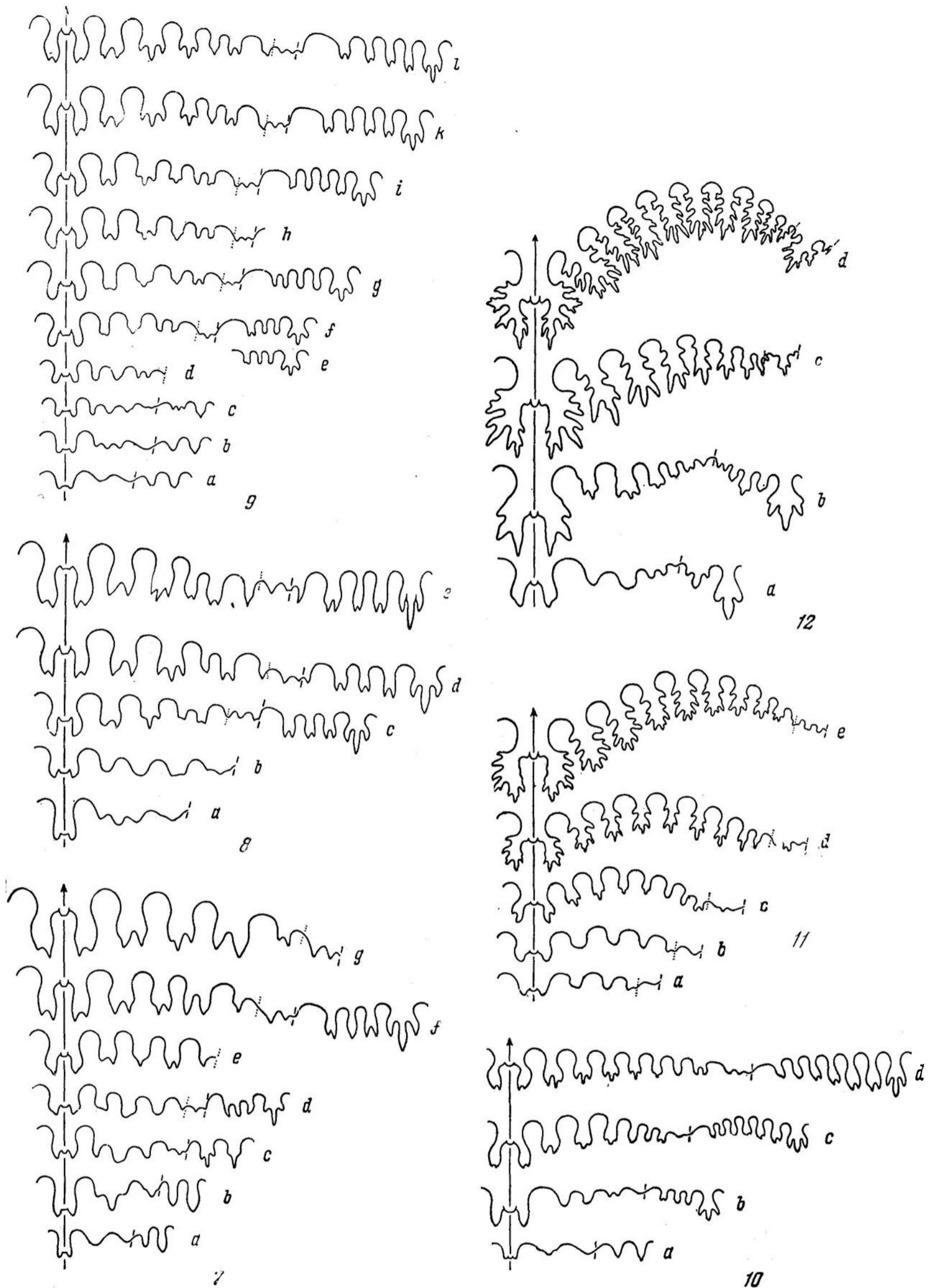
первичной лопасти L у двух предковых родов возникли три лопасти, из которых третья широкая и все более двураздельная, то у *Waagenina* из нее образовались уже пять лопастей, из которых пятая двураздельная.

На Урале более высокие представители семейства Vidrioceratidae не существовали. Но если мы обратимся к материалу других стран, то сможем продолжить рассмотрение выбранного нами примера. На рис. 10 показаны некоторые стадии развития лопастной линии у *Stacheoceras toutmanskyae* M. et F. из верхнепермских отложений Мексики. В раннем онтогенезе этого вида (рис. 10, a, b) мы без труда узнаем стадии, которые были зафиксированы нами у всех ранее рассмотренных представителей семейства. Но здесь из первичной лопасти L развиваются не пять, как у *Waagenina*, а семь самостоятельных лопастей, из которых седьмая широкая и двураздельная.

В конце нижнепермского времени от видрицератид отделилось новое семейство Cyclolobidae, представители которого имели еще более сложную перегородку с сильно расчлененными лопастями. Рассмотрим род *Waagenoceras* этого семейства (рис. 11), возникший в начале верхнепермского времени. Во взрослом состоянии лопастная линия *Waagenoceras* резко отличается от лопастных линий *Stacheoceras* и более древних представителей семейства Vidrioceratidae. Однако онтогенетическое исследование *W. dieneri girtyi* M. et F. снова подтверждает явление рекапитуляции. В онтогенезе названного подвида, распространенного в Северной Америке, прослежено, как из первичной наружной боковой лопасти L возникают сперва три (рис. 11, a), затем четыре (рис. 11, b) и так до семи (рис. 11, c) лопастей, из которых ближайшая к умбо, т. е. соответственно третья, четвертая и седьмая, всегда бывает широкая и резко двураздельная. Если сравнить соответствующие рисунки, то становится совершенно очевидным, что указанные стадии в онтогенезе *W. dieneri girtyi* повторяют юные стадии развития лопастных линий *Vidrioceras*, *Prostacheoceras*, *Waagenina* и *Stacheoceras*. После достижения высшей стадии предкового семейства у *Waagenoceras* начинается еще большее усложнение перегородки (рис. 11, d, e) — возникают многочисленные дополнительные зубцы, рассекающие лопасти почти доверху.

То же самое мы наблюдаем в развитии более высокого верхнепермского рода *Timorites*. Лопастная линия, изображенная на рис. 12, a, рекапитулирует юные стадии *Prostacheoceras* (рис. 8, b), *Waagenina* (рис. 9, d) и т. д. Следующую стадию в развитии *T. schucherti* (рис. 12, b) можно рассматривать как несколько искаженную лопастную линию вполне сформировавшихся представителей рода *Waagenina*. Позднее возникают особенности *Waagenoceras* и, наконец, самого *Timorites*.

Рассмотренный пример интересен в том отношении, что он показывает эволюцию онтогенетического развития лопастной линии определенной группы аммоноидей на протяжении очень длительного времени — от верхнего карбона до конца перми (около 50 миллионов лет). Нами было с полной очевидностью продемонстрировано, что все последовательные члены филогенетической серии Vidrioceratidae → Cyclolobidae кратко повторяют в личиночном или юношеском возрасте стадии развития своих все более далеких предков. Разве можно после этого отрицать явление рекапитуляции, к чему склоняются, как мы видели выше, многие ученые. И разве можно подобное повторение объяснять тем, что «аммонит был аммонитом», как писал Л. Спэт (Spath, 1933). Существует много различных групп аммоноидей, но их представители проходили в своем развитии не просто через более примитивные стадии, а кратко повторяли, рекапитулировали особенности своей группы, однажды возникшие и затем стойко державшиеся в организации.



Эволюция онтогенетического развития лопастной линии у представителей надсемейства Cyclolobosae

- Рис. 7. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Vidrioceras borissiahi* Ruzh. (увеличение от 14 до 3,5); оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950):  
 а — при Ш = 1,3 мм; б — при В = 0,8 мм и Ш = 1,8 мм; в — при Ш = 3,0 мм; д — при В = 3,0 мм и Ш = 5,3 мм; е — при В = 5,0 мм и Ш = 9,2 мм; ф — при В = 8,3 мм и Ш = 14,0 мм; г — при В = 10,2 мм и Ш = 17,3 мм.
- Рис. 8. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Prostacheoceras juresanense* (Max.) (увеличение от 16,5 до 2,2); ассельский ярус (по Руженцеву, 1951а):  
 а — при Ш = 1,8 мм; б — при В = 2,2 мм и Ш = 3,7 мм; в — при В = 4,2 мм и Ш = 6,5 мм; д — при В = 9,0 мм и Ш = 14,0 мм; е — при В = 16,5 мм.
- Рис. 9. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Waagenina subinterrupta* (Krot.) (увеличение от 43 до 3); артинский ярус (по Руженцеву, 1956а):  
 а — при Ш = 0,6 мм; б — при Ш = 1,1 мм; в — при Ш = 1,5 мм; д — при Ш = 2,4 мм; е — при Ш = 2,6 мм; ф — при Ш = 2,8 мм; г — при Ш = 4,8 мм; и — при В = 4,5 мм и Ш = 6,5 мм; к — при В = 8,5 мм и Ш = 11,3 мм; л — при В = 12,3 мм и Ш = 16,0 мм.
- Рис. 10. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Stacheoceras toumanskyae* M. et F. (увеличение от 25 до 2,4); казанский ярус (по Миллеру и Фёрншпу, 1940а).
- Рис. 11. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Waagenoceras dieneri girtyi* M. et F. (увеличение от 17,5 до 2,5); казанский ярус (по Миллеру и Фёрншпу, 1940а).
- Рис. 12. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Timorites schucherti* M. et F. (увеличение от 10,5 до 1,2); казанский ярус (по Миллеру, 1944).

Какой же вывод можно сделать из нашего рассмотрения явления онтогенетической рекапитуляции? Выше мы сказали, что развитие онтогенеза было непеременимым условием эволюции. Развивая эту мысль, мы неизбежно приходим к выводу, что эволюция могла осуществляться только путем повторения онтогенезов с частичным их изменением, ибо в ходе эволюции новое поколение, каким бы изменениям ни подвергалось оно под воздействием внешних условий, обязательно повторяет в своем онтогенезе основные стадии развития предков. Без повторения нет связи, а следовательно, не может быть и исторического развития; отрицание рекапитуляции равнозначно признанию самопроизвольного зарождения или творческого акта. Значит, онтогенетическая рекапитуляция действительно является одним из основных законов движения органического мира. В то же время онтогенетический принцип является одним из самых действенных практических методов решения сложных вопросов филогении и систематики.

Дарвин дал правильное, но не исчерпывающее объяснение явлению онтогенетической рекапитуляции. Геккель пытался сделать больше, но своим механистическим подходом к анализу явления, а главное, резким противопоставлением палингенезов и ценогенезов лишь создал новые трудности в разработке этой проблемы. Поэтому позднейшие исследователи, работавшие в области онтогении, стремились ответить на важный вопрос — когда и какими способами возникают новые особенности организации.

## МОДУСЫ ОНТО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И ПОРЯДКИ РЕКАПИТУЛЯЦИИ

Вопрос о модусах (способах) появления новых признаков в онтогенезе имеет большую литературу. Как было показано выше, Дарвин считал, что новые особенности организации появляются, как правило, в раннем возрасте. Значительно шире этот вопрос был рассмотрен в статье Ф. Мюллера (Müller, 1864; Мюллер, 1940), который установил два основных способа перехода от одного состояния к другому:

1. Вновь возникающая форма приобретает новые признаки (уклоняется в сторону) до достижения родительского состояния. Этот способ эволюции соответствует тому, что позднее стали называть девиацией.

2. Вновь возникающая форма приобретает новые признаки после достижения родительского состояния. Этот способ эволюции соответствует тому, что позднее стали называть надставкой, или анаболией.

Кроме этих основных способов перехода, Ф. Мюллер упомянул вскользь о некоторых других (1940, стр. 144), а именно:

3. «Нередко... различие увеличивается по мере возвращения к более ранним стадиям развития».

4. «В других случаях пути развития, исходя из одной и той же точки и приводя к одной и той же цели, расходятся в середине развития далеко друг от друга».

5. «Наконец... бывает, что самое большое сходство падает на середину развития».

Э. Геккель придал этому важному вопросу совершенно иное направление; он резко подразделил онтогенетические явления на две группы. П а л и н г е н е з а м и он назвал все, что унаследовано от родоначальных форм, ц е н о г е н е з а м и — все, что «фальсифицирует» палингенезы в результате приспособления к эмбриональной или личиночной жизни. Второе понятие, подменившее все способы перехода, установленные Ф. Мюллером, оказалось сборным и совершенно непонятным. Его бесплодность

была скоро понята как палеонтологами, так и зоологами. Так, например, Дж. П. Смит (Smith, 1899) писал, что ошибкой было называть ценогенезами признаки, унаследованные от предков, но сходящиеся у потомков вместе вследствие неравномерного ускорения развития.

Палеонтологами давно было установлено, что новые изменения могут происходить на различных стадиях индивидуального развития. Ниже мы цитируем А. Хайэтта, который писал о вариациях в юношеской и взрослой стадии роста. Этим, однако, не ограничивались представления этого ученого. В другом месте он писал о том (Huatt, 1894), что в самый ранний период эволюции даже эмбрионы могли стать различными, но впоследствии большие изменения испытывали только более поверхностные признаки. Здесь ясно было сказано о том способе эволюции, который позднее получил название архаллаксиса.

Среди зоологов можно отметить Э. Перрье и Ш. Гравье (Perrier et Gravier, 1902), которые тоже критиковали введенные Геккелем понятия и взамен предложили новые названия. Они различали нормальную онтогению, или патрогению, когда все анцестральные формы воспроизводятся в онтогенезе в хронологическом порядке, и адаптивную онтогению, или армозогению; последняя может быть цинотрофической, когда эмбрион ведет свободную и активную жизнь, или оотрофической, когда он развивается под оболочкой яйца.

Иначе подошел к вопросу А. Н. Северцов (1912). Он различал два способа изменения органов взрослого животного: 1) способ эмбриональных изменений и 2) способ изменения конечных стадий, или способ надставок. Здесь пока что мы видим повторение взглядов Мюллера и Хайэтта. Однако дальше Северцов дал более глубокий анализ вопроса. Геккелевское понятие ценогенезов он дифференцировал, выделив собственно ценогенезы, или специальные эмбриональные приспособления, и филэмбриогенезы, или филогенетические изменения эмбриональных органов, связанные с изменениями органов взрослых животных. Филэмбриогенезы могут быть двух родов: 1) при способе эмбриональных изменений возникают первичные филэмбриогенезы, которые, следовательно, предшествуют изменению взрослого животного, являются причиной этого изменения; 2) при способе надставок, в результате ускорения развития и сдвигания признаков в эмбриональное состояние, возникают вторичные филэмбриогенезы, которые являются, таким образом, следствием изменения органов взрослого животного. В этих определениях ценно то, что фиксируется взаимосвязь изменений, возникающих при разных способах эволюции на различных стадиях онтогенеза.

Ф. Франц (Franz, 1927) предложил различать четыре способа перехода к новому состоянию, или, как он их называет, биометаболических модуса: 1) пролонгацию, или удлинение, 2) аббревиацию, или сокращение, 3) увеличивающуюся с каждой стадией девиацию, т. е. отклонение, и 4) девиацию, кульминирующую на определенных стадиях.

Дж. Де Беер (De Beer, 1930, 1940) доказывал, что новые черты организации могут появляться на любой стадии онтогенеза. Подобно Северцову, он придавал большое значение времени первого появления признака в онтогенезе и даже предложил в этой связи новую терминологию. Он назвал педоморфозом филогенетические изменения посредством девиации, а также неотении, когда взрослые потомки приобретают признаки юных предков (Де Беер ставит знак равенства между понятиями юный и ценогенетический). Геронтоморфозом он назвал филогенетические изменения, возникающие в результате модификации признаков, которые уже были во взрослом состоянии. В этом случае эволюция идет посредством взрослых вариаций, гиперморфоза и ускорения развития.

Модусы онто-филогенетических изменений подробно рассматриваются в последней книге А. Н. Северцова (1939). Автор разбирает здесь следующие случаи:

1. Анаболия, или надставка конечных стадий развития, когда новые стадии онтогенеза прибавляются в конце периода морфогенеза.

2. Девиация, или отклонение (абберация) направления эмбрионального развития, когда ход онтогенеза меняется со средних стадий развития.

3. Архаллаксис, или изменение первых зачатков (о вторичных архаллаксистах мы скажем несколько слов ниже).

Указанные три способа могут вести как к положительному изменению филогенеза, так и к отрицательному его изменению (при уменьшении величины зачатков). Характерно, что в конце своей книги Северцов (1939, стр. 590) делает следующий вывод: «Прогрессивная и регрессивная эволюция строения и функций взрослых органов происходит путем изменения хода морфогенеза этих органов, изменений, которые могут иметь место в начальных, в средних стадиях развития и в самом конце морфогенеза органа, проще говоря, прогрессивная и регрессивная эволюция происходит путем изменений, возникающих на любой стадии развития органов животного» (разрядка моя.— В. Р.). Считая совершенно правильной именно последнюю мысль, мы должны особо отметить условность разделения способов онто-филогенетических изменений на анаболии, девиации и архаллаксисты. С точки зрения изложения предмета выделенные Северцовым модусы имеют определенное значение, условность же каждого из них была понятна и самому автору, как это следует из приведенной выше цитаты. В таком смысле и мы будем пользоваться этими понятиями при дальнейшем изложении.

В статье С. Г. Крыжановского (1939) дана критика существующих представлений о модусах эволюции. Этот автор приходит к выводу, что явлений ценогенеза и палингенеза не существует, что не может быть способов эволюции посредством анаболии и девиации, что эволюционные изменения онтогенеза всегда сопровождаются более или менее полным вытеснением старых фаз (субституцией). В самом деле, нельзя резко противопоставлять ценогенезы и филэмбриогенезы, с одной стороны, и палингенезы — с другой, потому что всякое новое образование сопровождается каким-то изменением палингенеза. Однако так как изменение захватывает, как правило, не весь организм, а только часть признаков, то в онтогенезе могут быть (и это часто наблюдается) такие признаки, которые перешли от предков к потомкам без изменения. Их можно называть палингенетическими. Правильно, что изменения сопровождаются вытеснением старых фаз,— это очень важный принцип, находящийся в полном согласии с явлением ускорения развития. Следовательно, не может быть надставок и девиаций в буквальном смысле слова; новые изменения, будь то в конце или в середине морфогенеза, прибавляются не к старому состоянию, а к измененному старому.

Надо отметить, что Крыжановский, развивая идеи Ф. Мюллера, классифицирует рекапитуляции в соответствии с порядком их появления и выделяет: 1) прямой порядок, когда предшествующие фазы онтогенеза древнее последующих; 2) обратный порядок, когда первые фазы новее последующих; 3) различные сочетания этих порядков. Поэтому он приходит в конце концов к такому общему выводу (1939, стр. 364): «Новые рекапитуляции или новые фазы возникают на всех этапах развития; старые рекапитуляции или старые фазы исчезают на всех этапах развития».

Обратимся теперь к палеонтологическому материалу. Наш опыт онто-филогенетического исследования аммоноидей показал, что у них также



могут быть различные модусы эволюционных изменений. Крупные таксономические категории возникали, как правило, путем очень ранних преобразований, которые можно приравнивать к архаллаксам или ранним девиациям. Так, например, у древнейших климений на протяжении одного первого оборота сифон переходит с вентральной стороны на дорсальную (первичный филэмбриогенез). Известно много ранних преобразований перегородки, приводивших к крупным изменениям в структуре раковины взрослого животного (возникновение семейств *Shumarditidae*, *Vidrioceratidae*, *Popanoceratidae* и др.). У многих аммоноидей резкие изменения, вызванные ускорением развития, начинаются с третьей, второй и даже первой перегородки (вторичные филэмбриогенезы). В других случаях изменения происходили на средних стадиях или в конце морфогенеза. Одним словом, палеонтологический материал подтверждает вывод А. Н. Северцова о том, что эволюционные изменения могут возникать на любой онтогенетической стадии.

Так же различны у аммоноидей порядки рекапитуляции, хотя прямой порядок является безусловно и резко преобладающим. Объяснение этому можно найти в том, что личинки аммоноидей жили свободно совместно с взрослыми формами, не нуждаясь в специальных адаптациях, связанных с особыми условиями существования. Обратный порядок рекапитуляций представляет исключительно редкое явление; это видно хотя бы из того, что при изучении палеозойских аммоноидей мы ни разу с ними не встретились. Рассмотрим наблюдавшиеся нами порядки рекапитуляций.

1. Наиболее распространенным типом является прямой порядок рекапитуляции в рядах с усложняющейся организацией. В этом случае изменения могут появляться на разных стадиях онтогенеза, т. е., пользуясь условными терминами, могут идти по способу архаллаксы, девиации или анаболии, причем ранние изменения обязательно распространяются, разрастаясь, до взрослого состояния. В каждом филогенетическом ряду наблюдается при этом закономерная смена способов эволюции основного морфологического звена: первое изменение возникает по способу архаллаксы или ранней девиации, филогенетически последующие изменения появляются на все более поздних стадиях онтогенеза. Примером может служить филогения семейств *Medlicottiidae* (Руженцев, 1949а), *Shumarditidae*, *Vidrioceratidae*, *Popanoceratidae* (Руженцев, 1940а) и многих других. Возникновение новых филогенетических стадий сопровождается ускорением развития палингенетических стадий, т. е. их сдвижением к протокояну, уплотнением и частичным выпадением. Несмотря на это, рекапитуляции бывают довольно полными, причем их последовательность в онтогенезе точно соответствует возникновению новых таксономических категорий в филогенезе.

2. Значительно менее распространенным типом является прямой порядок рекапитуляции в рядах с упрощающейся организацией. В этом случае изменения появляются на поздних стадиях онтогенеза путем выпадения конечных стадий развития. Стадии, предшествовавшие у предков взрослому состоянию, становятся взрослыми стадиями у потомков. Несмотря на упрощение организации, последние стадии онтогенеза, как и в предыдущем случае, бывают сложнее всех более ранних. Примером может служить филогения семейств *Pronoritidae* (Руженцев, 1949а) и *Marathonitidae* (Руженцев, 1940а). У поздних проноритид перегородка и лопастная линия становились все более простыми и напоминали ранние стадии развития более древних представителей этого семейства. У маратонитид сложная дорсальная лопасть в ходе эволюции тоже упрощалась, пока не приобрела простую копьевидную форму. При таком типе эволюции возникновение новых филогенетических

стадий сопровождается замедлением развития стадий анцестрального состояния, т. е. их сдвиганием в сторону жилой камеры. Вследствие этого рекапитуляция, сохраняя прямой порядок, бывает неполной, — отсутствуют в онтогенезе стадии, отвечающие дефинитивному состоянию недавних предков.

3. Еще более редким типом является обратный порядок рекапитуляции. В этом случае изменения появляются впервые на ранних стадиях онтогенеза, но не распространяются сразу до взрослого состояния; лишь в ходе филогенетического развития новые признаки захватывают поздние стадии. В качестве примера такого хода эволюции обычно называют некоторых юрских аммонитов. В ряду *Macrocephalites* → *Keplerites* → *Cosmoceras* новая уплощенная форма раковины вентральной бороздой возникает вначале на ранних оборотах *Keplerites* и только у *Cosmoceras* распространяется до последнего оборота. То же самое наблюдается в ряду *Macrocephalites* → *Cadoceras* → *Quenstedticeras* с той лишь разницей, что здесь возникает раковина линзовидной формы. В ряду *Orthosphinctes* → *Prorasenia* → *Rasenia* по этому способу развивается скульптура, — происходит замещение двойных ребер тройными. Протерогенетические ряды Шиндевольф строит среди климений с треугольным завиванием раковины, например, ряд *Kamptoclymenia endogona* → *K. trigona* → *K. trivariata* → *Triaclymenia triangularis* → *Parawocklumeria distorta* → *P. paradoxa*.

Ранние онтогенетические изменения, не распространяющиеся до взрослого состояния, были А. П. Павловым (Pavlov, 1901) неудачно названы профетическими фазами, а продвижение соответствующего признака ко взрослому состоянию — филогенетическим ускорением. Тенденциозная терминология Павлова нашла дальнейшее развитие в работах Л. С. Берга (1922) и О. Шиндевольфа (1925, 1936б). Первый пытался установить принцип «предварения филогении онтогенезом», который служит якобы одним из ярких доказательств развития в определенном направлении — вне всякого участия случайностей. Второй сформулировал сходную по смыслу «теорию протерогенеза» и писал об онтогенетическом предвосхищении филогении. Все эти объяснения неприемлемы прежде всего потому, что в их основе лежит телеологическое понимание эволюции. Д. Соболев (1924), разбирая вопрос о «профетических фазах», писал, что здесь нет никакого указания на будущее, а имеет место простой возврат к прошлому. Это объяснение тоже не может быть признано удачным, так как прошлого, о котором думает цитированный автор, в этом случае не было, — «профетические фазы» не отвечают какому-либо дефинитивному состоянию предков. Более правильное решение вопроса было предложено А. Н. Ивановым (1945), который в результате детального исследования онтогенеза у родов *Keplerites* и *Cosmoceras* пришел к выводу, что филогенетическое изменение идет в этом и аналогичных случаях путем замедления развития, или брадигенеза.

Филогенез протерогенетического типа осуществляется в результате сочетания двух модусов эволюции: в начале филогенетического ряда новый признак возникает путем архаллаксиса или ранней девиации, влияние которых не распространяется до взрослого состояния<sup>1</sup>; в дальнейшем эволюция идет путем отпадения конечных стадий при замедленном развитии стадий анцестрального состояния. В результате признаки, возникшие на ранних стадиях, как бы всплывают из глубины онтогенеза

<sup>1</sup> Если мы называем архаллаксисом и девиацией такие эмбриональные изменения, влияние которых сказывается на взрослом состоянии той же особи, то эмбриональным изменениям, о которых идет речь в данном случае («профетическим» фазам), по-видимому, целесообразно дать особые наименования.

и в конце концов становятся признаками взрослого организма. В зависимости от характера ранних изменений эволюция может идти по пути усложнения или по пути упрощения организации. В начале филогенетического ряда наблюдается обратный порядок рекапитуляции, так как первые стадии онтогенеза новее последующих, однако в дальнейшем в результате выпадения последних стадий онтогенеза возникает прямой порядок рекапитуляции, когда первые стадии онтогенеза становятся древнее последующих, но в этом прямом порядке отсутствуют стадии, отвечающие дефинитивному состоянию предков.

Нетрудно заметить, что второй и третий тип эволюции аммоноидей обнаруживают большое сходство. Их объединяет то, что в обоих случаях филогенетическое изменение идет путем выпадения конечных стадий онтогенеза в условиях замедления развития. Иначе говоря, естественный отбор идет на сохранение рано созревающих особей. Различие же заключается в том, что во втором случае предшествующих онтогенетических новообразований не бывает, а в третьем — они наблюдаются.

4. Очень редким типом является сложный порядок рекапитуляции. Фактически нам известен только один такой случай, когда путем девиации появляются новые усложняющие изменения, не распространяющиеся до взрослого состояния (обратный порядок), а путем отрицательной анаболии — упрощающие изменения (прямой порядок). Преобладающее изменение, ведущее к усложнению организации (за счет средних стадий), в конце филогенеза может уступить место преобладающему развитию в сторону упрощения организации (за счет поздних стадий). Этот случай — филогения семейства *Somoholitidae*, отличительной особенностью которого являются широкие лопасти с характерными боковыми выступами; во взрослом состоянии эти лопасти приобретают более простое очертание. У последнего члена филогенетического ряда (род *Neoshumardites*) вся лопастная линия становится несколько более примитивной, особенно на внутренней стороне раковины. Для этого случая, видимо, справедливо утверждение А. Хайэтта (1889), который думал, что ускорение развития свойственно не только прогрессивным, но и регрессивным рядам (ускорение в дегенерации). Появление путем отрицательной анаболии новых более примитивных признаков сопровождается ускорением развития более ранних стадий того же звена, т. е. сдвиганием их к протоконху, в результате чего происходит общее упрощение организации.

Рассмотренные нами случаи, вероятно, не исчерпывают всего многообразия филогенетических изменений. Тем не менее уже отсюда ясно, что явление онтогенетической рекапитуляции не может иметь того простого выражения, которое ему пытались придать старые авторы, — явление богаче закона. Поэтому и практическое значение рекапитуляций в деле познания филогении и построения системы меняется в зависимости от модуса онто-филогенетических изменений. Онтогенетические наблюдения в рядах с усложняющейся организацией и прямым порядком рекапитуляции дают самый полный материал для восстановления конкретной филогении, особенно при изменениях по способу анаболии. В этом случае последовательность онтогенетических стадий дает достаточно определенные указания на смену форм в филогенезе. При изменениях по способу девиации и, тем более, архаллаксиса эти указания бывают затемнены вследствие появления новых стадий — стадий перехода ко взрослому состоянию, которые станут рекапитуляциями только при дальнейшем филогенезе. Онтогенетические наблюдения в рядах с обратным и сложным порядком рекапитуляций дают материал, значительно более трудный для интерпретации, который сам по себе может повести к ложным выводам. Однако так как изменения захватывают, как правило, не всю структуру,

а лишь какую-то ее часть, то практически всегда остается достаточно показателей для восстановления истинного хода эволюции, конечно, с учетом других принципов исследования и прежде всего хронологического.

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ УСКОРЕНИЕ, ИЛИ КОНЦЕНТРАЦИЯ

Ускорение эволюционного процесса — очевидный эмпирический принцип. Несмотря на то что эволюция филогенетических ветвей проходит с различной скоростью, преобладающая тенденция ускорения не может вызывать никаких сомнений. Все данные палеонтологии и неонтологии убедительно говорят о том, что в органической природе, несмотря на частые отклонения в сторону, несмотря на случаи регрессивного развития, эволюция идет от простого к сложному, от низшего к высшему. Ф. Энгельс («Диалектика природы», 1941, стр. 249) высказал весьма интересное положение: «По отношению ко всей истории развития организмов надо принять закон ускорения пропорционально квадрату расстояния во времени от исходного пункта... Чем выше, тем быстрее идет дело». Б. М. Козо-Полянский (1937) предложил называть это положение законом Энгельса. Как же увязать закон филогенетического ускорения с теми процессами, которые совершаются в онтогенезе?

Учитывая, что всякая филогенетическая ветвь представляет сумму эволюлирующих онтогенезов, нетрудно сделать вывод, что филогенетическое ускорение должно быть связано с ускорением онтогенетическим. Исследование палеонтологических фактов, как увидим дальше, полностью подтверждает этот вывод.

Принцип онтогенетического ускорения учтен уже в формулировке биогенетического закона, потому что не может быть «сокращенного повторения» без ускорения ранних стадий онтогенеза. Ф. Мюллер впервые сознательно подчеркнул значение более ранней закладки органов в онтогенезе потомков. Установив два способа перехода к новому состоянию, способ девиаций и надставок, он сделал еще один оригинальный и очень важный вывод о том, что историческое свидетельство, сохранившееся в онтогенезе, понемногу стирается вследствие того, что развитие принимает все более прямой путь от яйца ко взрослому состоянию. Высказав в этом положении идею об ускорении развития, Мюллер дал ему следующее объяснение (1940, стр. 151): «Вообще животному выгодно как можно раньше приобрести те преимущества, которые служат ему основой в борьбе за существование. Более раннее появление позднее приобретенных особенностей принесет в большинстве случаев пользу, запоздалое — вред; первое там, где оно случайно появилось, сохранится благодаря естественному отбору. Точно так же полезно и всякое изменение, которое выпрямляет уклонения в сторону, заключающиеся в прохождении разнообразных личиночных форм, упрощает ход развития, сокращает его, отселяет к более раннему времени и, наконец, к жизни в яйце». Из приведенной цитаты видно, насколько глубоки были мысли Мюллера о взаимоотношении онто- и филогенеза. Он не только установил разные способы перехода к новому состоянию, но и понимал, что всякий переход сопровождается одновременной более или менее глубокой перестройкой всего хода индивидуального развития. В этом отношении его учение совершеннее и последовательнее не только по сравнению с предшественниками, но и по сравнению с представлениями Геккеля.

Особое внимание явлению онтогенетического ускорения было уделено палеонтологами, так как они постоянно имели дело с рядами форм, эволюция которых продолжалась геологическими веками, т. е. десятки

и сотни миллионов лет. У последовательных представителей таких рядов все онтогенетические изменения могут быть изучены с наибольшей уверенностью.

Прежде других внимание этому явлению уделил американский палеонтолог А. Хайэтт, назвавший его законом ускорения развития, или тахигенеза. Первая формулировка закона, данная им независимо от работ Мюллера и Геккеля, гласила (Hyatt, 1866—1869, стр. 203):

«Юные особи более высоких видов постоянно ускоряют, таким образом, свое развитие и сводят ко все более эмбриональному состоянию или совершенно пропускают стадии роста, соответствующие взрослым периодам предыдущих, или более низких видов.

Другими словами, происходит непрерывная концентрация<sup>1</sup> признаков взрослого состояния более низких видов у юных особей более высоких видов и вытекающее отсюда смещение других эмбриональных особенностей, которые сами также прежде принадлежали взрослым периодам еще более низких видов».

Известно и другое определение закона ускорения развития (Hyatt, 1889, стр. X): «Все видоизменения и вариации в прогрессивных рядах появляются сперва в юношеской или взрослой стадии роста, а затем наследуются, согласно закону ускорения, на все более ранних стадиях, пока они или становятся эмбриональными, или вытесняются из организма, замещающаяся признаками более позднего происхождения». Заметим, что в этой, а также в более поздних работах, автор употребляет название тахигенеза (tachygenesis).

Несколько позднее Хайэтт (Hyatt, 1897, стр. 222) характеризовал закон ускорения развития следующим образом: «Признаки наследуются у сменяющих друг друга видов или форм данного ряда на все более ранних стадиях в онтогении каждого члена серии. Эти признаки, как правило, исчезают из онтогении совсем у конечных или последними встречающихся членов серии, и конечные формы становятся, таким образом, очень отличны в своем развитии».

Изложенные выше представления, сложившиеся в результате изучения фактического материала, вызывают большой интерес. Они существенно отличались от традиционных представлений того времени, когда многие авторы, принимавшие дословно закон Геккеля, пытались искать в онтогенезе все прошлые филогенетические стадии и чуть ли не в дефинитивном состоянии предков. Изложенные представления отличаются и от взглядов многих современных биологов, пытающихся защищать тезис о наследовании в соответствующем возрасте или предполагающих, подобно Л. В. Крушинскому (1939, стр. 365), что «... до фенокритического пункта (т. е. до расхождения пути развития старого и нового признака. — В. Р.) мутационно изменившийся признак повторяет путь развития нормального признака». А. Хайэтт в прошлом столетии показал, что это не так, что в результате накопления новых стадий в одном и том же ряду признаков старые стадии сдвигаются назад, уплотняются и, наконец, вообще исчезают, т. е. что эволюция идет путем не только надстройки онтогенеза, но и одновременной перестройки сохранившихся предшествующих стадий.

Выше мы привели цитату, из которой было видно, что Дарвин после появления работ Копа и Хайэтта не считал явление ускорения развития невероятным, однако отказался высказать по этому вопросу определенное суждение. Такое отношение к важнейшему обобщению палеонтологии можно объяснить несколькими причинами. Во-первых, Дарвин не мог симпатизировать тем общим теоретическим предпосылкам, которые

<sup>1</sup> Следует отметить, что иногда вместо названия «law of acceleration» Хайэтт употреблял «law of concentration».

клялись американскими палеонтологами-неоламаркистами в основу закона ускорения развития. Во-вторых, исходя во всех своих выводах из строго проверенных фактов, он лично, видимо, не располагал таковыми в данном случае. Достаточно вспомнить в этой связи его столь же осторожное вначале отношение к закону эмбриональной рекапитуляции Агассиза. В-третьих, идеи Дарвина, касающиеся вопросов эмбриологии, не вполне согласовывались с явлением ускорения развития, потому что он всегда подчеркивал значение наследования в соответствующем возрасте.

Многие палеонтологи, изучавшие явление онтогенетической рекапитуляции, наряду с ускорением развития замечали выпадение стадий, наблюдающихся у предков. Подчеркивая значение этого явления, В. Ланг (Lang, 1919) назвал его *липогенезом*, а С. Бакман (Buckman, 1920) — *липопалингенезом* (lipopalingenesis).

Для регрессивных ветвей американский палеонтолог Э. Коуп (Cope, 1887) установил принцип замедления развития, который заключается в том, что в ходе эволюции наиболее поздние стадии онтогенеза исчезают, а их место занимают такие черты организации, которые у предков встречались на ранних стадиях онтогенеза, — животное как бы отстывает все дальше назад. А. Грабау (Grabau, 1910) предложил называть это явление *брадигенезом* (bradygenesis).

Явление ускорения развития получило широкое признание. После Ф. Мюллера и А. Хайэтта о нем писали среди палеонтологов Э. Коуп, Л. Вюртенбергер, М. Неймайр, Дж. П. Смит, Г. Осборн, среди зоологов — А. Н. Северцов и многие другие ученые обеих специальностей. Характерно, что немецкие ученые обычно приписывали открытие этого явления Вюртенбергеру (но не Геккелю!). Как американский, так и немецкий палеонтолог пришли к своим выводам на основании изучения аммоноидей.

Интересные выводы были сделаны Э. Менертом (Mehner, 1897, 1898), который доказывал, что прогрессивные органы закладываются раньше и развиваются ускоренно, а регрессивные закладываются позднее и развиваются замедленно. В работе 1898 г. автор сформулировал «основной закон» органогенеза: «Скорость процесса онтогенетического развития (роста) органа пропорциональна достигнутой им высоте развития. Она повышается всякий раз с повышением и падает с понижением однажды достигнутой высоты развития» (цитирую по А. Н. Северцову, 1939, стр. 460.— В. Р.). Нетрудно видеть, что этот закон представляет лишь несколько иную формулировку принципов ускорения и замедления развития. Менерт правильно подчеркивал, что усложнение организации сопровождалось ускорением онтогенетического развития, акцелерацией, которая выражалась в более ранней закладке органа или признака, в более быстрой смене первых стадий. Наоборот, упрощение организации сочеталось с замедлением онтогенетического развития, с ретардацией, которая выражалась в более поздней закладке, в замедлении всего процесса роста. Все это подтверждается онтогенетическим исследованием аммоноидей.

Вопросам ускорения развития посвящена большая монография французских зоологов Э. Перрье и Ш. Гравье (Perrier et Gravier, 1902). Авторы заново «открыли» явление и предложили для него название *тахигени* (tachygenie), которое, как мы видели выше, значительно раньше было введено Хайэттом<sup>1</sup>; тахигенезом они называют причину или совокупность причин, вызывающих ускорение индивидуального развития. Несмотря на то, что авторы придерживаются в основном ламаркистских идей, в их работе высказаны некоторые интересные соображения,

<sup>1</sup> Французские авторы ни в тексте, ни в библиографическом списке совершенно не упоминают имена Хайэтта и Коупа, работы которых, видимо, не были им известны. Работа Перрье и Гравье в свою очередь не была замечена А. Н. Северцовым и его сотрудниками.

подтвержденные разбором большого количества зоологических примеров. Проводя параллель между долгими веками филогенетической реализации признаков (в одной серии последовательных форм) и всего лишь несколькими неделями их онтогенетической реализации, они говорят о том, что наследственность могла функционировать, только необычайно сокращая фазы воспроизведения и трансформации этих признаков. Здесь кстати будет упомянуть аналогичную аргументацию американского палеонтолога Дж. П. Смита (Smith, 1899), который самое яркое доказательство онтогенетического ускорения, или тахигенеза, видел в том, что раковина аммонита при размере не более 2,7 мм пробегает изменения, для которых ее предкам потребовалось время от нижнего девона до конца карбона, т. е. около 85 миллионов лет. Возвращаясь к работе французских авторов, укажем основной вывод, к которому они пришли в результате обобщения большого материала (стр. 348): «*тахигенез есть необходимый способ функционирования наследственности*» или, беря это слово в динамическом смысле, «*тахигенез есть необходимое (essentielle) свойство наследственности*».

В ранних работах А. Н. Северцова явлению ускорения развития уделено достаточно внимания. По мнению этого ученого (1912, стр. 171), «при прогрессивной эволюции посредством изменения начальных стадий эмбриональное развитие удлиняется прибавкой одной или нескольких стадий в самом начале развития, причем это удлинение обыкновенно компенсируется ускорением развития именно этих начальных стадий» (первичные филэмбриогенезы). Иначе обстоит дело при эволюции путем изменения конечных стадий развития. В этом случае (там же, стр. 190) «признаки, появившиеся в конце индивидуального развития (надставки), в течение филогенетического развития постепенно передвигаются все на более ранние стадии онтогенеза» (вторичные филэмбриогенезы)<sup>1</sup>. В последней работе Северцов (1939) изменил свои прежние представления. Здесь он критикует взгляды авторов, которые доказывали существование ускорения развития. Описывая установленный Вюртенбергером факт сдвигания бугорков у некоторых аммонитов с поздних стадий на более ранние, Северцов дает ему как будто бы иное толкование. По его мнению, в этом случае происходит не сдвигание признака на более раннюю стадию, а появление нового аналогичного признака в другом месте раковины. Это рассуждение основано явно на недоразумении. Факт ускорения развития устанавливается при сравнении нескольких последовательных онтогенезов. Никто не сомневается в том, что при развитии последующих поколений происходит не сдвигание бугорков, а образование новых бугорков, как пишет Северцов,— важно то, что один и тот же признак, в данном случае характерная особенность скульптуры раковины, появляется у все более юных особей, причем это связано с возникновением нового признака во взрослом состоянии. Это интереснейшее явление и было фигурально названо сдвижением признака в онтогенезе. На ход индивидуального развития влияет не только вновь приобретенный признак сам по себе, но и те сдвиги во времени и пространстве (гетерохронии и гетеротопии), которые он вызывает. Вторичные филэмбриогенезы Северцова, значение и смысл которых автор совершенно напрасно затушевывал в последующих работах, правильно объясняли то явление, которое палеонтологи наблюдают на каждом шагу.

Отказ от признания вторичных филэмбриогенезов привел к созданию понятия «вторичных архаллакисов» (Северцов, 1939, стр. 519), которые «обычно имеют место тогда, когда орган, развивавшийся у предков путем анаболии, начинает развиваться у потомков путем архаллакиса. При этом

<sup>1</sup> В оригинале обе цитаты набраны курсивом.— В. Р.

ряд начальных стадий развития (стадий анцестральной рекапитуляции) выпадает, онтогенез укорачивается (акцелерация), и образуется новый, несколько иной зачаток того же органа». Но это ведь и есть крайний случай проявления ускорения развития, — то, что палеонтологи называют липопалингенезом. От фактов уйти невозможно, а от перемены названия суть дела не меняется.

Онтогенетическое ускорение получает особенно яркое подтверждение при исследовании различных представителей надотряда аммоноидей. Проследим это явление отдельно в эволюции раковины, скульптуры и лопастной линии.

1. В качестве примера онтогенетического ускорения в развитии раковины возьмем семейство *Vidrioceratidae* (рис. 13). Анцестральный

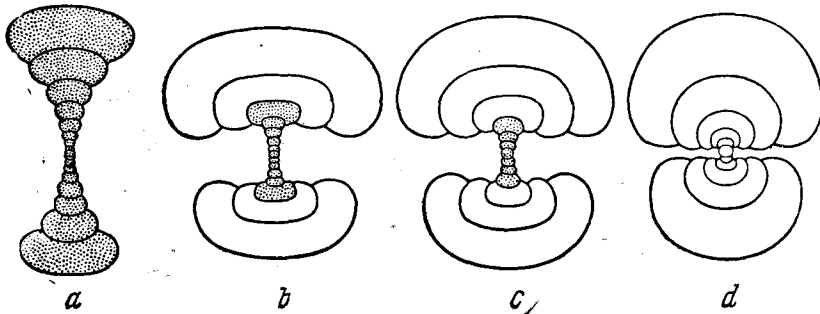


Рис. 13. Поперечные сечения раковин (по Руженцеву, 1940а):

- a — *Eoasianites concinnus* Ruzh.; оренбургский ярус; b — *Vidrioceras borissiakii* Ruzh.; оренбургский ярус; c — *Prostacheoceras juresanense* (Max.); ассельский ярус; d — *Waagenina subinterrupta* (Krot.); артинский ярус (во всех случаях  $\times 4$ ).

род *Eoasianites*, от которого произошло это семейство, имеет эволютивную раковину с широким умбо даже во взрослом состоянии. У первого представителя семейства, оренбургского рода *Vidrioceras*, во взрослом состоянии раковина округленная, инволютная, с очень узким умбо, но на первых четырех оборотах она не отличается от раковины *Eoasianites*. У ассельского рода *Prostacheoceras* эволютивная стадия первых оборотов несколько сокращена. Наконец, у артинского рода *Waagenina* она полностью вытеснена из онтогенеза, и раковина с первого оборота становится инволютной и округленной. Таким образом, эволюция онтогенеза раковины видриоцератид сопровождается смещением эволютивных оборотов назад, их сокращением и, наконец, полным выпадением. Иначе говоря, путь, который ведет к типичному для данного семейства состоянию, становится все более коротким, все более ускоренным.

2. Примером онтогенетического ускорения в развитии скульптуры может служить изменение вентральной стороны у связанных между собой родов *Medlicottia* и *Eumedlicottia*. Первые представители рода *Medlicottia*, сакмарские *M. semota* Ruzh. и *M. vetusta* Ruzh., имеют довольно резкие вентральные бугорки на протяжении всей раковины. У нижеартинской *M. intermedia* Ruzh. бугорки последних оборотов развиты гораздо слабее и смещены с вершины килей на их боковую сторону, но на более ранних оборотах они такие же, как и у сакмарских видов. У верхнеартинской *M. orbignyana* (Vern.) на поздних оборотах бугорки совершенно исчезают, но хорошо развиты при диаметре около 30 мм и в более раннем возрасте. У первого представителя рода *Eumedlicottia*, *E. whitneyi* (Böse), слабые бугорки сохраняются при диаметре не более 15 мм. Наконец, у более высокого вида, *E. burckhardti* (Böse), бугорки полностью



вытеснены из онтогенеза и отсутствуют на протяжении всей раковины. В этом примере мы взяли несколько видов, образующих конкретный и прямой филогенетический ряд. Эволюция раковины шла здесь главным образом по пути изменения вентральной стороны, которая становилась все более узкой и гладкой (исчезновение бугорков). Такое преобразование явно было направлено на усиление плавучести животного. В процессе отбора на лучшее передвижение в воде представители родов *Medlicottia* и *Eumedlicottia* приобретали новые особенности на поздних стадиях онтогенеза, а признаки древнего происхождения постепенно сдвигались при этом назад, в сторону протоконха, пока не исчезли совершенно. Эволюция от бугристой и более широкой вентральной стороны к гладкой и узкой шла все более коротким и быстрым путем.

Еще более яркие примеры онтогенетического ускорения получены в результате исследования онто-филогении лопастной линии аммоноидей. Рассмотрим с этой точки зрения сперва общий ход развития больших групп, затем особенности строения первой перегородки и некоторых отдельных лопастей и, наконец, характер онто-филогенетических изменений лопастной линии в семействах *Medlicottiidae* и *Vidrioceratidae*.

3. Забегая несколько вперед, отметим, что генетической основой лопастной линии всех аммоноидей, за исключением древнейшего подотряда *Agoniatitina*, служит линия, впервые возникшая в семействе *Anarcestidae* и состоящая из трех лопастей<sup>1</sup> — вентральной, умбональной и дорсальной, т. е. имеющая формулу  $VU : D$ . От нее идут два основных направления развития: для одного характерно дополнительное появление сначала внутренней боковой, а затем второй умбональной лопасти (формула —  $VU : ID \rightarrow VUU^1 : ID$ ), для другого — появление сначала наружной боковой, а затем внутренней боковой лопасти (формула —  $VLU : D \rightarrow VLU : ID$ ). От этих групп возникает все разнообразие аммоноидей с более сложной перегородкой, которые рекапитулируют в онтогенезе признаки далеких предков. Онто-филогенетические исследования показывают, что стадии развития, занимавшие у девонских аммоноидей весь жизненный цикл, у более поздних сохраняются только в самом раннем онтогенезе. Так, например, у многих каменноугольных и пермских форм трехлопастная линия с формулой  $VU : D$ , типичная прежде для взрослого состояния, сохраняется только на второй перегородке. У многих мезозойских форм даже эта стадия бывает вытеснена из онтогенеза вследствие ускорения развития, и вторая перегородка образуется сразу по формуле  $(V_1V_1)UU^1 : ID$ . Таким образом, весь ход развития аммоноидей показывает быстрое нарастание онтогенетического ускорения: сложность организации, достигнутая на протяжении всего девонского периода (35 миллионов лет), у верхнепалеозойских и мезозойских аммоноидей возникает за самый короткий срок онтогенетического развития, иногда немедленно после выхода животного из яйцевой капсулы.

4. Даже самые глубокие, самые консервативные черты организации в конце концов изменяются под влиянием ускорения развития. Среди аммоноидей различают три основных типа эмбриональной (первой) перегородки, образующейся в яйцевой капсуле: аселлатный, латиселлатный и ангустиселлатный (рис. 14). Первый тип характерен для большинства девонских аммоноидей, второй — для каменноугольных, пермских и частично триасовых аммоноидей, третий — для большинства мезозойских аммоноидей. У ангустиселлатных форм в результате ускорения развития резкое изменение испытывает даже первая перегородка, развивавшаяся в яйцевой капсуле. Вместо одной умбональной лопасти  $U$  она сразу, скачкообразно приобретает две ( $UU^1$ ) или даже три ( $UU^1 : I$ ) лопасти.

<sup>1</sup> Объяснение индексов лопастей дано на стр. 150.

5. Посмотрим теперь, что происходит в процессе онто-филогенетического развития с вентральной лопастью V. Хорошо известно, что общий ход ее эволюции у гониатитов таков: сперва она становится более узкой, затем в основании плоской, далее делится на две части, которые у взрослых форм принимают более или менее сложное очертание, т. е. первичная лопасть V превращается в двураздельную лопасть ( $V_1V_1$ ). Онтогенетические исследования показывают, что у нижнекаменноугольных форм, например у рода *Beurichoceras*, деление вентральной лопасти начинается

дальше, — как мы увидим, — уже после седьмой перегородки (рис. 15). Однако в ходе дальнейшего филогенетического развития, по мере того как во взрослом состоянии накапливаются все более сложные стадии, расчленение вентральной лопасти начинается все раньше и раньше в онтогенезе. Так, например, у рода *Glaphyrites* первые следы деления замечаются на пятой перегородке (рис. 16), у рода *Agathiceras*, у которого вентральная лопасть во взрослом состоянии сильно разрастается, — даже на третьей (рис. 17). Мезозойских аммоноидей нельзя сравнивать с гониатитами, так как они принадлежат к другому филогенетическому стволу, тем не менее интересно указать, что у них процесс ускорения развития заходит еще дальше. У юрских форм вентральная лопасть, как

правило, имеет двураздельное очертание на второй перегородке, т. е. в момент первого появления (рис. 18). Все промежуточные стадии, наблюдавшиеся у агониатитов и цератитов, были вытеснены из онтогенеза и совершенно исчезли.

6. Перейдем к рассмотрению другого элемента — первичной наружной боковой лопасти L. У древних форм эта лопасть зарождается из вершины наружного седла относительно поздно; так, например, у нижнекаменноугольного рода *Beurichoceras* (рис. 15) даже на седьмой перегородке она только намечается. У верхнекаменноугольных представителей родов *Glaphyrites* и *Eoasianites* (рис. 16, 19) наружная боковая лопасть зарождается на третьей перегородке, но развита в этой стадии еще очень слабо. У пермского рода *Kargalites* (рис. 20), отличающегося гораздо более сложным строением, она тоже появляется с третьей перегородки, но развита гораздо сильнее, чем у названных выше родов. Отсюда следует, что эволюция онтогенезов сопровождается смещением момента возникновения наружной боковой лопасти на более ранние стадии, ускорением ее развития.

Все описанные выше случаи относились к очень ранним стадиям развития перегородки и лопастной линии. Рассмотрим теперь несколько примеров, опирающихся на эволюционные изменения внутри отдельных семейств. Они должны показать, что изменения более поздних стадий тоже подчиняются принципу онтогенетического ускорения.

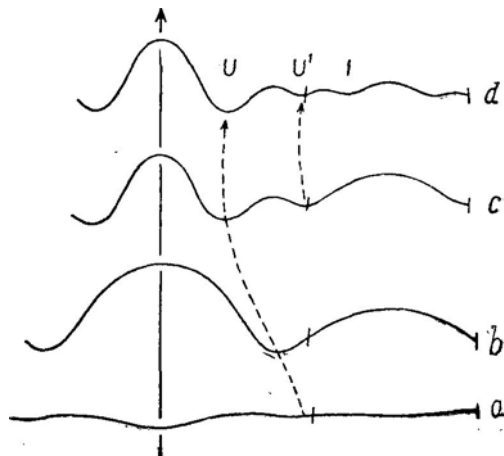


Рис. 14. Основные типы эмбриональной (первой) лопастной линии (частично по Шиндewolfу, 19296):

a — аселлатный тип; *Gephuroceras intumescens* (Beur.); верхний девон; b — латиселлатный тип; *Merocanites applanatus* (Frech); нижний карбон; c — ангустиселлатный тип; *Schlotheimia angulata* (Schloth.); нижняя юра; d — то же; *Bifericeras bifer* (Quenst.); нижняя юра (сильно увеличено).

7. Основным звеном в эволюции лопастной линии семейств Pronoritiidae и Medlicottiidae была первичная умбональная лопасть U. Общий ход ее филогенетического развития за время от нижнего карбона до верхней перми включительно сводился к следующему: сначала из простой она

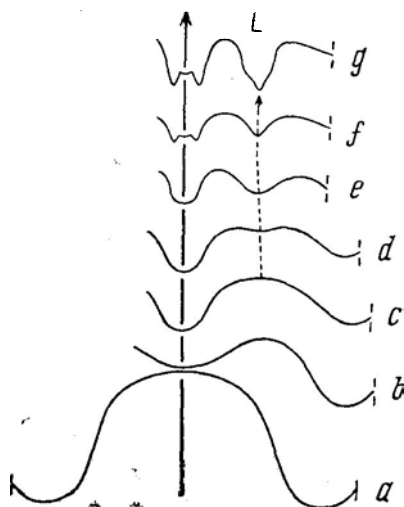


Рис. 15. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Veurichoceras micronotum* (Phill.); нижний карбон, визейский ярус (по Бранко, 1880—1881);

a — c — первая, вторая и третья лопастные линии; d — седьмая лопастная линия; e — g — лопастные линии при диаметре раковины 1,25 мм, 5,5 мм и 13,0 мм.

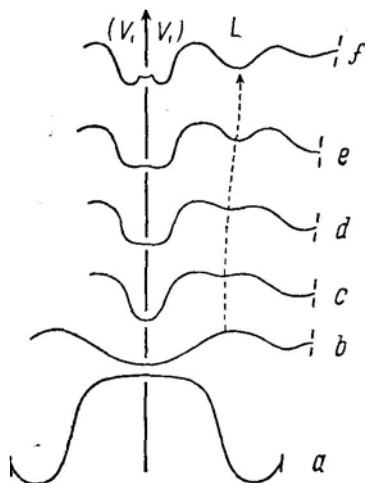


Рис. 16. Начальные стадии онтогенетического развития лопастной линии *Glaphyrites submodestus* Ruzh.; жигулевский ярус (по Руженцеву, 1950);

a — e — лопастные линии от первой до пятой ( $\times 50$ ); f — лопастная линия при  $\Pi = 1,1 \text{ мм}$  ( $\times 33$ ).

превратилась в двураздельную, затем внутренняя ее часть дала начало самостоятельной лопасти, а внешняя преобразовалась в систему адвентивных лопастей. Весь этот длинный и сложный путь филогенеза кратко

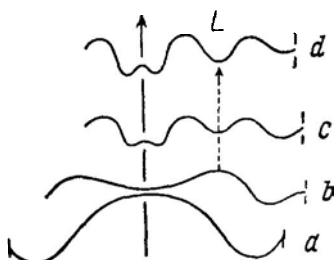


Рис. 17. Начальные стадии онтогенетического развития лопастной линии *Agathiceras uralicum* (Karst.); оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950);

a — c — первая, вторая и третья лопастные линии ( $\times 50$ ); d — лопастная линия при  $\Pi = 1,0 \text{ мм}$  ( $\times 25$ ).



Рис. 18. Эмбриональная (первая) и вторая лопастные линии *Schlotheimia angulata* (Schloth.); нижняя юра (сильно увеличено) (по Шиндewolfу, 1929б).

повторяется в онтогенезе непосредственно связанных между собой нижнепермских родов *Artinskia* и *Medlicottia*, причем рекапитуляция идет под знаком ускорения. При сравнении родоначальника медликоттиид, рода *Prouddenites*, и двух только что названных поздних родов обращает

на себя внимание ускоренное развитие внешней ветви лопасти U, т. е. той ветви, из которой образуются все адвентивные элементы. При одинаковых размерах раковины (высота оборота около 1,8—1,9 мм) внешняя ветвь первичной умбональной лопасти у *Prouddenites* в общем такая же,

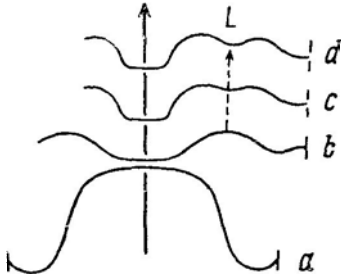


Рис. 19. Начальные стадии онтогенетического развития лопастной линии *Eoasianites concinnus* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1949а);

a — d — лопастные линии от первой до четвертой (× 50).

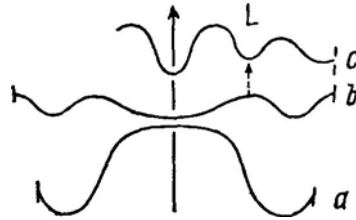


Рис. 20. Начальные стадии онтогенетического развития лопастной линии *Kargalites typicus* Ruzh.; артинский ярус (по Руженцеву, 1949а);

a — c — первая, вторая и третья лопастные линии (× 50).

как и внутренняя (рис. 21, a), у *Artinskia* несколько редуцирована (рис. 22, c), у *Medlicottia* уже переместилась в вершину седла (рис.

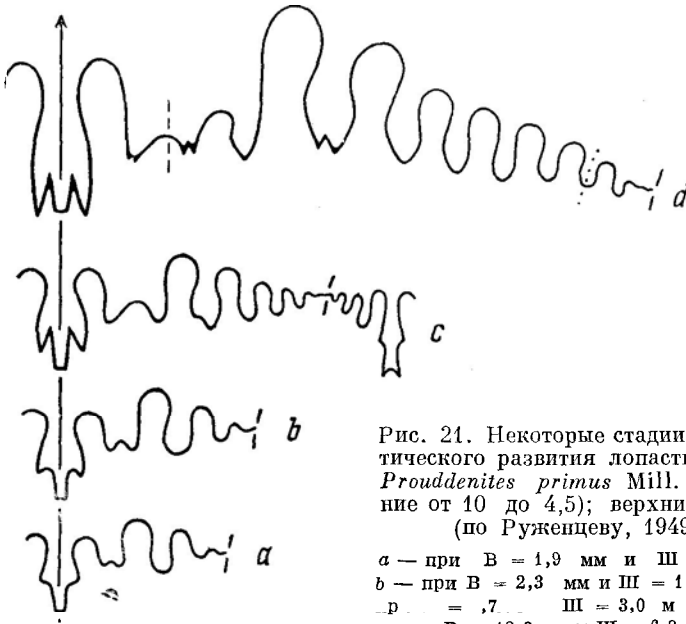


Рис. 21. Некоторые стадии онтогенетического развития лопастной линии *Prouddenites primus* Mill. (увеличение от 10 до 4,5); верхний карбон (по Руженцеву, 1949а);

a — при В = 1,9 мм и Ш = 1,4 мм;  
b — при В = 2,3 мм и Ш = 1,8 мм; c —  
d — при В = 2,7 мм и Ш = 3,0 мм; d — при  
В = 12,3 мм и Ш = 6,8 мм.

23, h). Полное развитие адвентивных лопастей наблюдается у рода *Artinskia* при высоте оборота около 10 мм (рис. 22, g). У рода *Medlicottia*, отличающегося более высокой организацией, аналогичная стадия появляется впервые при высоте оборота 6,7 мм (рис. 23, n), т. е. онтогенетически значительно раньше. В результате ускорения развития из онтогенеза *Medlicottia orbignyana* (Vern.) полностью вытеснена проноритовая стадия, наблюдающаяся у *Prouddenites* и *Artinskia*, и внешний зубчик первичной

умбоной лопасти смещается вверх сразу, в момент становления (рис. 23, *d, e*). Все это говорит о том, что «удлинение» онтогенеза у *Medlicottia* вследствие появления большего количества адвентивных лопастей компенсируется ускоренным прохождением стадий в личиночном состоянии.

8. Развитие лопастной линии у представителей семейства *Vidriocera*-*tidae* шло путем трехчленного деления всех лопастей, кроме вентральной.

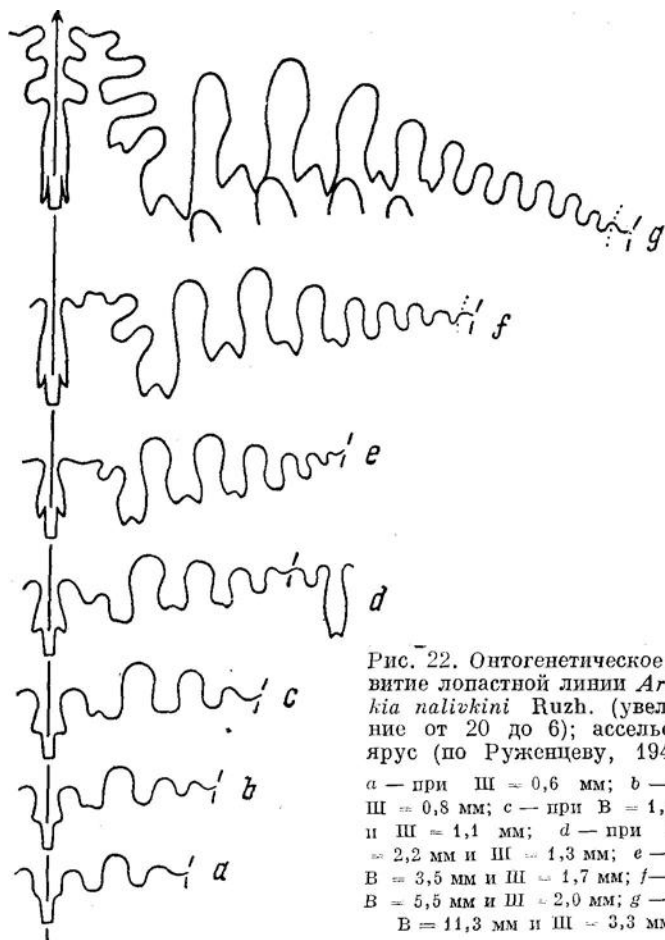


Рис. 22. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Artinskia nalivkini* Ruzh. (увеличение от 20 до 6); асельский ярус (по Руженцеву, 1949а);

*a* — при Ш = 0,6 мм; *b* — при Ш = 0,8 мм; *c* — при В = 1,8 мм и Ш = 1,1 мм; *d* — при В = 2,2 мм и Ш = 1,3 мм; *e* — при В = 3,5 мм и Ш = 1,7 мм; *f* — при В = 5,5 мм и Ш = 2,0 мм; *g* — при В = 11,3 мм и Ш = 3,3 мм.

Наружная боковая лопасть *L* в результате такого онтогенетического изменения превращается в три самостоятельные лопасти, из которых третья становится широкой и двураздельной, затем ее внутренняя ветвь — тоже широкой и двураздельной и т. д. Если мы возьмем какую-нибудь определенную стадию онтогенетического развития, например стадию полного обособления трех лопастей  $L_2L_1L_2$ , то увидим, что в соответствии с принципом ускорения развития, или тахигенеза, она проявляется у следующих друг за другом родов во все более раннем возрасте: у *Vidrioceras* при ширине оборота 5,3 мм (рис. 7, *d*), у *Prostacheoceras* при Ш = 3,7 мм (рис. 8, *b*), у *Waagenina* при Ш = 1,5 мм (рис. 9, *c*). Усложнение перегородки на поздних стадиях вызывает одновременное сдвигание и уплотнение стадий в раннем онтогенезе. В результате такого уплотнения некоторые стадии совершенно выпадают; так, например,

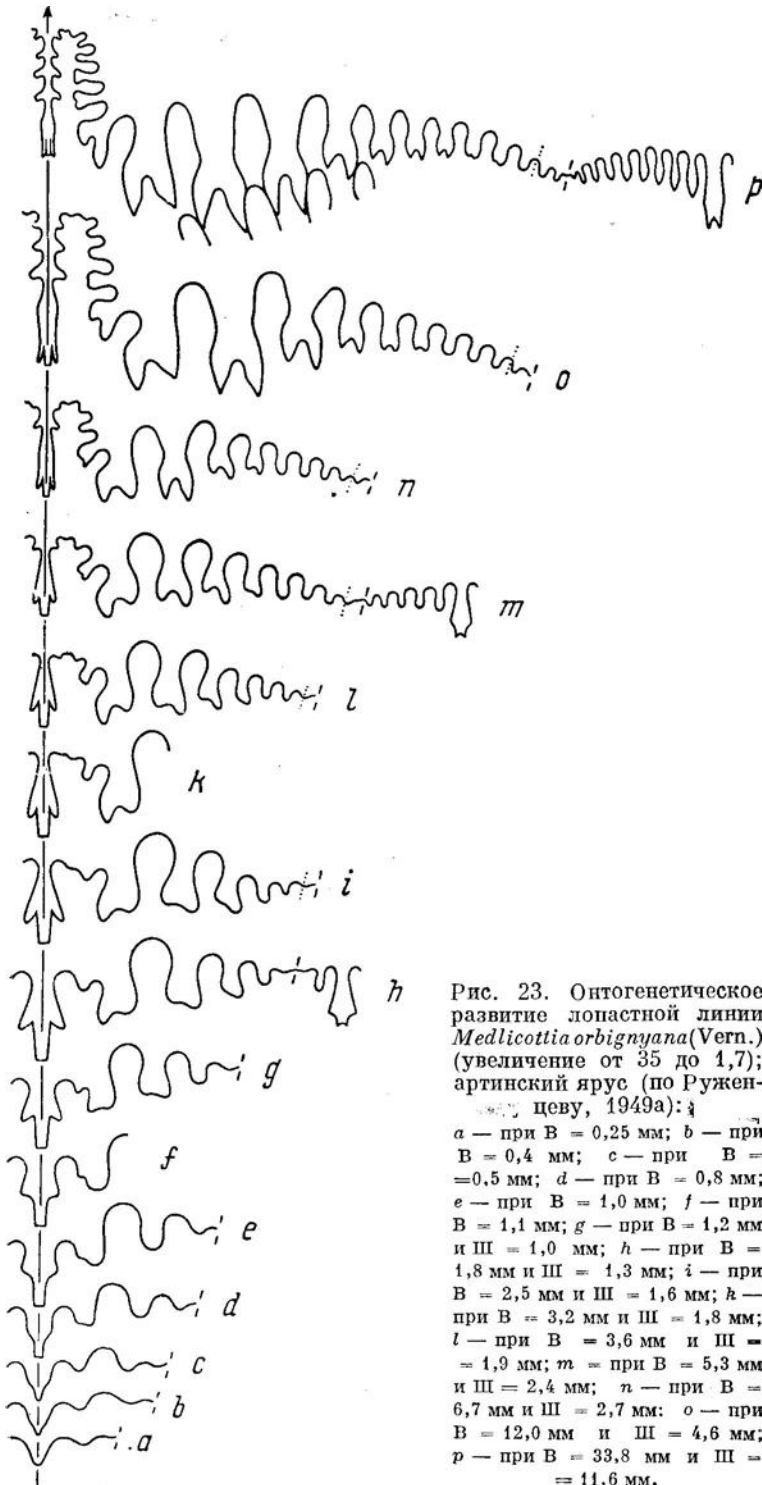


Рис. 23. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Medlicottia orbignyana* (Vern.) (увеличение от 35 до 1,7); артинский ярус (по Руженцеву, 1949а):  
 а — при  $V = 0,25$  мм; б — при  $V = 0,4$  мм; в — при  $V = 0,5$  мм; д — при  $V = 0,8$  мм; е — при  $V = 1,0$  мм; ф — при  $V = 1,1$  мм; г — при  $V = 1,2$  мм и  $\text{III} = 1,0$  мм; h — при  $V = 1,8$  мм и  $\text{III} = 1,3$  мм; и — при  $V = 2,5$  мм и  $\text{III} = 1,6$  мм; k — при  $V = 3,2$  мм и  $\text{III} = 1,8$  мм; л — при  $V = 3,6$  мм и  $\text{III} = 1,9$  мм; m — при  $V = 5,3$  мм и  $\text{III} = 2,4$  мм; n — при  $V = 6,7$  мм и  $\text{III} = 2,7$  мм; o — при  $V = 12,0$  мм и  $\text{III} = 4,6$  мм; p — при  $V = 33,8$  мм и  $\text{III} = 11,6$  мм.

у *Vidrioceras* и *Prostacheoceras* в начале онтогенеза вентральная лопасть бывает длинная и узкая, а у *Waagenina* она сразу становится широкой.

Каковы же причины ускорения развития? Э. Коп пытался объяснить это явление действием особого вида энергии, который был назван им батмизмом. Это объяснение не годится, потому что существование такой энергии ничем не доказано. А. Хайэтт давал явлению механистическое объяснение; он исходил из того, что вновь возникавшие особенности организации вследствие их большей полезности и приспособленности к новым условиям жизни должны были будто бы сталкиваться с развитием менее полезных предковых стадий и стремиться заместить их. Такие рассуждения, в сущности говоря, никак нельзя назвать объяснением явления, так как в действительности в процессе индивидуального развития нет «столкновения» особенностей, и ни одна предковая стадия, уже осуществленная в онтогенезе, не может уступить место другой, хотя бы и более полезной стадии. Подобные рассуждения и объяснения — чистая абстракция, вытекающая из логического разрыва двух явлений: изменения наследственности и реализации этого изменения в развитии. Многие ученые, начиная с Ф. Мюллера, объясняли онтогенетическое ускорение действием естественного отбора. Действительно, отбор всегда будет идти на сохранение форм с более ранним появлением новых особенностей, полезных для организма в определенных условиях среды. А это в свою очередь будет определять направление дальнейших изменений.

Палеонтологи в результате изучения большого фактического материала, особенно раковин амmonoидей, убедительно показали, что особенности организации, однажды приобретенные на какой-то стадии индивидуального развития, у потомков появлялись на все более ранних стадиях. Иными словами, в онтогенезе происходила концентрация признаков или даже полное выпадение некоторых из них. Значит, эволюция шла путем не только приобретения новых особенностей, но и путем одновременной перестройки исторически предшествующих (палингенетических) стадий. В случае регрессивного развития наблюдается явление онтогенетического замедления, которое заключается в том, что в ходе эволюции наиболее поздние стадии онтогенеза исчезали, а их место занимали такие черты организации, которые у предков встречались на более ранних стадиях онтогенеза. Очевидно, такого рода отступления, или попятные шаги, составляли небольшую долю в общем поступательном движении органического мира.

Явление онтогенетического ускорения (и замедления) особенно ярко показывает тесную взаимосвязь между индивидуальным и историческим развитием организмов. В результате суммирования новых стадий продолжительность индивидуального развития рано или поздно стала бы бесконечно большой. Однако наблюдения показывают, как уже было отмечено А. Н. Северцовым (1939, стр. 569), что какие бы усложнения в ходе эволюции организмы ни испытывали, это в общем не удлиняет онтогенеза, — противоречие разрешается онтогенетическим ускорением. Выше мы пришли к выводу, что онтогенетическая рекапитуляция является одним из основных законов движения органического мира, смены одних форм жизни другими, более совершенными. То же самое можно сказать об онтогенетическом ускорении: без тахигенеза прогрессивная эволюция была бы невозможна. Отсюда не следует, конечно, что в любой точке цепи каждый признак развивается ускоренно, — понятие фиксирует лишь суммарный результат, в чем и заключается его всеобщность.

Явление онтогенетического ускорения, или концентрации, установленное эмпирически, хорошо согласуется с общей теорией развития. Самодвижение органического мира происходило путем бесконечной смены онтоге-

незов. Простые формы организации в результате следующих друг за другом изменений становились все более сложными и совершенными, но при этом каждое новое филогенетическое состояние в значительной мере сберегало в себе особенности предков, составлявшие основу филогенетического ряда. Следовательно, в ходе эволюции связь с прошлым не терялась; все предшествующее содержание или основные его черты сгущались и концентрировались на ранних стадиях индивидуального развития.

Рассмотрение явления онтогенетического ускорения мы начали цитатой из Ф. Энгельса, в которой высказано важное положение, относящееся к закону филогенетического ускорения. Закончить нам хочется его же словами («Диалектика природы», 1941, стр. 142): «...подобно тому как история развития человеческого зародыша во чреве матери представляет собой только сокращенное повторение развертывавшейся на протяжении миллионов лет истории физического развития наших животных предков начиная с червя, точно так же и духовное развитие ребенка представляет собой только еще более сокращенное повторение умственного развития тех же предков,— по крайней мере более поздних». В другом месте той же работы Энгельс пишет (стр. 178): «Развитие какого-нибудь понятия или отношения понятий... в истории мышления так относится к развитию его в палеонтологии — к развитию его в эмбриологии (или, лучше сказать, в истории и в отдельном зародыше). Что это так, было открыто по отношению к понятиям впервые Гегелем. В историческом развитии случайность играет свою роль, которая в диалектическом мышлении, как и в развитии зародыша, резюмируется в необходимости».

Из этих цитат видно, что Ф. Энгельс не только понимал и учитывал явления филогенетического и онтогенетического ускорения, но и дал им глубокое философское истолкование. Новые особенности организации, возникавшие исторически в результате разрешения внешних и внутренних противоречий, становились необходимостью дальнейшего развития. Весьма показательны, что основоположник материалистической диалектики природы неоднократно писал о полной аналогии в развитии духовной и физической жизни. Это еще более оправдывает вывод о том, что онтогенетическая рекапитуляция и онтогенетическое ускорение действительно относятся к числу основных законов движения органического мира.

---



## НЕКОТОРЫЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Признавая филогенетическое направление в систематике единственно правильным, мы должны сразу же ответить на ряд вопросов, тесно связанных с этой проблемой. Их рассмотрение должно в известной мере определить теоретическую основу филогенетической систематики. Все эти вопросы — принципиально важные, старые в такой же степени, как и сама систематика, и до настоящего времени вызывающие много споров и разногласий.

### ВЗАИМООТНОШЕНИЕ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

Выше мы видели, что одна группа ученых рассматривает систематику как науку абстрактную, чисто умозрительную, имеющую дело с вневременными понятиями. Это — типологическое направление, которое не признает никакой связи между системой и филогенией и, более того, не считает филогению наукой, а лишь субъективным придатком к некоторой сумме эмпирических данных. Другая группа ученых рассматривает систематику как науку, теснейшим образом связанную с фактической историей органического мира, с филогенией. Это — филогенетическое направление, представители которого иногда пытаются доказывать, что в дальнейшем филогения заменит систематику. Некоторые ученые, как, например, Х. Лэм (Lam, 1938), занимают промежуточное положение между двумя указанными группами; признавая систематику и филогению в равной мере важными отраслями науки, они проводят между ними резкую границу. Лэм считает систематику наукой статической, а филогению — наукой динамической. В первом случае исследователь имеет дело с признаками и с их сходством и различием, во втором случае — с изменением признаков и с их родством. Проводя последовательно эту точку зрения, Лэм противопоставляет двухмерным, как он говорит, таксономическим единицам особые трехмерные единицы филогении. Таким образом, вопрос о взаимоотношении систематики и филогении решается различными группами биологов по-разному.

Этот вопрос поднимает и Дж. Симпсон (Simpson, 1945). Указав, что в настоящее время филогенетическая основа классификации наиболее желательна, он говорит далее о двух, по его мнению, огромных, почти непостижимо сложных проблемах, которые возникают при филогенетическом подходе к систематике. Во-первых, филогения сама должна быть установлена, прежде чем основывать на ней классификацию. Здесь автор, как мы видим, неправильно проводит какую-то грань между филогенией и системой, предпосылая первую второй. Во-вторых, филогению, как бы она ни была прослежена, нельзя отождествлять с классификацией; сложные отношения между ними, по мнению Симпсона, представляют обширное поле

для суждений и мнений. Здесь автор правильно ставит проблему, но утрирует возникающие в этой связи трудности.

Признавая единственно правильной и научной филогенетическую систематику, мы в то же время не отождествляем систематику и филогению и не думаем, что когда-либо филогения заменит систему. Отсюда возникает необходимость определения взаимоотношения между этими двумя направлениями исследования.

Для того чтобы разобраться в кажущемся хаосе некогда существовавших и ныне живущих организмов, мы устанавливаем таксономические категории, которые являются «ступеньками» на пути к познанию осуществленного многообразия. Одновременно возникает и другая задача — расположить выделенные таксономические категории в таком порядке, чтобы они по возможности правильно отражали развитие организмов во времени и пространстве. Отсюда следует, что систематика и филогения освещают один и тот же процесс движения органического мира, но с двух разных сторон: первая изучает элементы многообразия, вторая — их единство. Всякая попытка отделить систематику от филогении неизбежно ведет, сознательно или несознательно, к превращению науки исторической в «науку» абстрактную, к познанию так называемых типологических сходств. В интересах дела мы не должны познание конкретной истины заменять абстрактным мышлением геометра. Но в то же время лишен смысла и другой путь, ведущий к замене систематики филогенией, ибо единое вне связи с составляющими его элементами — бессмыслица. Филогения может быть понята и показана только посредством таксономических категорий — ступенек к познанию фактической истории органического мира. Поэтому система и филогения не тождество и никогда не станут тождеством; их взаимоотношение можно рассматривать как единство полярных противоположностей. Разрешение противоречий между системой и филогенией постепенно приближает нас к знанию фактической истории органического мира.

Таким образом, систематику и филогению следует рассматривать в неразрывной связи, как две стороны единого процесса познания фактической истории органического мира, как анализ и синтез исторической смены органических форм во времени и пространстве. Это обязывает палеонтологов, еще не перестроивших свою работу, перестроить ее в этом направлении, стать сознательно и убежденно на путь филогенетического (исторического) изучения органических остатков.

## О РЕАЛЬНОСТИ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ

Проблема реальности таксономических категорий имеет очень большое значение для систематики. Однако, прежде чем приступить к рассмотрению этого вопроса, мы должны условиться о том, какую реальность будем иметь в виду, потому что речь может идти или о с х о д с т в е н н о й или о ф и л о г е н е т и ч е с к о й реальности. Приверженцы так называемой «естественной» систематики, объединяющие группы организмов по принципу максимального совпадения равноценных признаков, иногда тоже высказываются за реальность таксономических категорий; так, например, механисты говорят о том, что таксономические группы реально существуют в природе, а затем добавляют, что ничего не знают о теоретическом смысле высших категорий. Однако для нас должно быть ясно, что реальность, о которой они говорят, есть сходственная «реальность», выводимая из типологического сходства, часто не имеющего никакого отношения к конкретному, исторически возникавшему генетическому сходству.

Представления подобных систематиков смыкаются здесь с представлениями сторонников идеалистической морфологии Нэфа, с тем лишь отличием, что последние откровенно считают таксономические категории полной абстракцией. Подобные взгляды настолько чужды воззрению советских палеонтологов, что на них можно подробнее не останавливаться.

Мы возражаем также Дж. Гилмуру (Gilmour, 1940), который, смазывая принципиально важный вопрос о реальности, писал, что с философской точки зрения естественная группа не более реальна, чем искусственная, так как обе представляют понятия, основанные на опытных данных. С нашей точки зрения, философски правильно понятая реальность таксономической категории означает прежде всего реальность единства, а единое познается не иначе, как в его исторической сущности.

Итак, отрицая какое-либо научное значение сходственной «реальности» механистов, мы в дальнейшем будем говорить только о филогенетической реальности таксономических категорий, вытекающей из генетических взаимоотношений различных групп органического мира.

Вопрос о реальности таксономических категорий интересовал ученых с давних пор и решался ими по-разному [см. сводку у Л. Плате (Plate, 1914)]. Еще в эпоху креационизма ученые расходились в своих взглядах по этому вопросу: одни считали реальными только особи, другие — также и виды. Линней защищал реальность не только видов, но и родов, поскольку и те и другие были созданы, по его мнению, в начале мира; если смешивать роды, писал он, то смешиваешь все.

Новое течение мысли замечается с возникновением эволюционного учения. Ламарк неоднократно указывал, что все таксономические категории, за исключением, может быть, классов, представляют «чисто искусственные деления». Отсюда можно сделать вывод, что этот ученый не признавал реальности видов, родов и т. д. Однако в своей работе (Ламарк, 1935, стр. 41) он писал: «... удачно образованные роды представляют подлинные маленькие *семейства*, т. е. настоящие участки естественного порядка» (курсив автора, разрядка моя.— В. Р.). Из этих слов можно заключить, что Ламарк, отрицая реальность таксономических категорий, в то же время понимал филогенетическую обособленность различных этапов в историческом развитии организмов.

Выше мы видели, что отношение Дарвина к вопросу о реальности вида и рода тоже было нечетким. Основывая развитие организмов на постепенной, медленной и неопределенной изменчивости, Дарвин доказывал постепенность переходов между единичными формами, разновидностями и видами. Признавая временное существование видов, он считал в то же время термин «вид» совершенно произвольным, придуманным ради удобства.

В ходе недавней дискуссии о проблеме вида и видообразования, протекавшей на страницах биологических журналов, горячему обсуждению подвергался и этот вопрос. Одни ученые представляли Дарвина сторонником плоского эволюционизма, другие — стихийным диалектиком. Философ Б. М. Кедров (1955, стр. 154, 157) писал, что Дарвин, отрицая на словах скачки и объективный характер вида, на деле открыл особую, типичную для развития живой природы форму скачков — постепенный переход от старого качества к новому качеству. Палеонтолог М. В. Куликов (1953, стр. 393), на которого нередко ссылались участники дискуссии, писал о том, что «со времени Ч. Дарвина палеонтологи в своей работе всегда признавали объективное существование видов».

В этой связи необычайно интересно обратиться к мнению старых дарвинистов, близких к Дарвину не только по духу, но и по времени, а также свободных от дискуссионной агитации. Мы приведем высказывания о виде и его реальности, сделанные тремя крупными палеонтологами — Л. Бюр-

генбергером, С. Н. Никитиным и М. Неймайром. Что это за ученые, видно из следующих характеристик, данных в известной работе Л. Ш. Давиташвили (1948): Вюртенбергер — один из первых палеонтологов-дарвинистов (стр. 127); Никитин — убежденный эволюционист и дарвинист (стр. 154); Неймайр — дарвинист, представитель естественноисторического материализма в палеонтологии эпохи торжества дарвинизма (стр. 137). К мнению таких ученых, правильно оно или неправильно — вопрос особый, должны прислушиваться как палеонтологи, так и неонтологи.

Л. Вюртенбергер (Würtenberger, 1880, стр. 89) писал: «...у ц е ф а л о п о д не только различные виды, но также и роды незаметно переходят один в другой», вследствие чего «...вид лишается всякой естественной основы». Далее этот автор сделал такой вывод (стр. 90): «То, что систематик представляет себе как виды, есть до некоторой степени только точки опоры, которые человеческий разум выработал при обозрении сообществ и которые в природе не имеют никакого дальнейшего обоснования». Точно такую же мысль развивал русский палеонтолог С. Н. Никитин в специальной статье «Дарвинизм и вопрос о виде в области современной палеонтологии» (1881, стр. 149): «Наше понятие о границе видов будет всегда субъективным и подвержено колебаниям. Потому лучше признаться в невозможности точного разграничения того, что действительно не имеет границ, прекратить спор о теоретическом различии терминов *вид* и *разновидность* и условиться считать видом то, что более удобно на практике...» Признавая себя эволюционистом и подчеркивая это, Никитин твердо стоял на том, что никакого строго научного критерия вида не существует и быть не может. М. Неймайр (Neumayr, 1889, стр. 67), взгляды которого удивительно похожи на изложенные выше, писал: «Если, конечно, выхватим любую мутацию из ряда форм и будем рассматривать ее вне связи с другими членами ряда, а только в связи с о д н о в р е м е н н о живущими организмами, то она играет по отношению к ним роль хорошего вида; но как только будем иметь в виду совокупность развития, нет ничего, что соответствовало бы понятию вид; этот последний, как только имеем дело со сколько-нибудь полным материалом, не существует и не применим в палеонтологии и должен исчезнуть из ее области».

Приведенные цитаты не нуждаются в комментариях; они достаточно определенно характеризуют отношение ортодоксального дарвинизма к проблеме реальности вида. Теория эволюции Дарвина признавала главным образом, если не исключительно, медленный и непрерывный ход эволюционных изменений. Но отсюда вовсе не следует, что эта теория признавала только количественные изменения, потому что каждому очевидно, что таким способом ничто новое в смысле исторического развития возникнуть не может. Если уж говорить о плоском эволюционизме, основанном только на количественных изменениях, т. е. только на росте, то это понятие можно связать с «теорией эволюции» Сваммердама, а никак не с учением Ламарка или Дарвина.

Рассмотренные выше представления в вопросе о реальности вида упорно существовали и дошли до нашего времени. Они высказывались не только палеонтологами, но также зоологами и ботаниками. Так, например, в одной из ранних работ Б. М. Козо-Полянского (1922, стр. 14) высказано мнение, что «...все категории иногда реальны, иногда абстрактны». Реальны они в том случае, когда разделены перерывом, вызванным вымиранием. «Но если перерывов нет, если вся цепь налицо, наша несовершенная мысль напрасно ищет остановок, мест отдыха от непрерывности, и, не подходя, начинает рассекать родословные ветви по произволу, создавая абстракции». Из этих слов видно, что реальность, о которой говорит цитированный автор, не есть реальность, присущая самому явлению, — она создана привходящими обстоятельствами и превращается в абстракцию при

восстановлении последовательности. В недавней дискуссионной статье Козо-Полянский (1953, стр. 837) писал, что «...огромный палеонтологический материал говорит о процессе формообразования как о весьма продолжительном и «постепенном» процессе». Нетрудно заметить, что взгляды цитированного автора смыкаются с ранее рассмотренными, хотя в последней статье автор и берет постепенность в кавычки.

Мы видим, таким образом, что многие авторы, полностью принимавшие теоретические установки ортодоксального дарвинизма, отрицали реальность вида и тем более высших категорий. По их мнению, вид как реальность постолюку, поскольку между отдельными этапами развития существуют перерывы, связанные с вымиранием промежуточных форм, и перестает быть реальностью, как только удастся восстановить всю последовательность филогенетического развития.

Другая группа ученых, включающая как дарвинистов, так и антидарвинистов, рассматривает только вид или даже расу как реальность, остальные же таксономические категории относит к числу абстракций. Такую точку зрения отстаивал в своих ранних работах В. Л. Комаров (1901). Это видно из того, что вид как «отвлеченное типовое понятие» он противопоставлял «реальной генетической группе» — расе. Для понимания взглядов Комарова на этой стадии его научной деятельности характерны следующие слова (стр. 85): «...для меня вид всегда останется построением теоретическим — отвлечением, и потому происхождение его не есть происхождение известного явления природы, а происхождение известного отвлеченного понятия». Аналогичное представление по данному вопросу высказал и Де Фриз (De Vries, 1906). Различая две категории видов, элементарные и систематические, этот ботаник истинными единицами считал только «элементарные виды». Что же касается «систематических видов», то они, по мнению этого автора, имеют так же мало права называться действительно существующими, как роды и семейства. Можно сослаться также на Плате (Plate, 1914, стр. 116), который указывал ряд авторов, признающих реальность только вида. Сам он также считал, что необходимо различать виды, как не зависящие от человеческого анализа комплексы индивидов, и более высокие группы, которые формируются не сами собой, а только при помощи человеческого разума. «В этом смысле, — резюмирует Плате, — вид есть нечто реальное, в то время как род, семейство, вообще высшие группы, имеют абстрактную природу».

В наше время указанные выше представления широко распространены за границей. В английском сборнике «Новая систематика» его редактор Дж. Хаксли (Huxley, 1940, стр. 3) указал на нежелание многих биологов признать тот факт, что «... виды имеют большую реальность в природе или, если мы не чувствуем расположения к философскому смыслу этого термина, большую степень объективности, чем высшие категории». Автор вынужден был указать также на существующее мнение, согласно которому все таксономические единицы в равной мере искусственны и представляют собой только «полезные вымыслы». Не соглашаясь с этим, Хаксли думает, что виды, как определенные, сами себя продолжающие единицы с объектившим существованием в природе, имеют иную теоретическую основу, чем роды, семейства и другие высшие категории. Одновременно он подчеркивает, что в палеонтологии проблема рода важнее проблемы вида. В том же сборнике помещена статья У. Торпа (Thorpe, 1940), который высказывается еще более определенно; он заявляет, что вид — естественная, а род — искусственная категория; «... род, чтобы стать удобной категорией в таксономии, должен в общем быть ни слишком большим, ни слишком малым» (стр. 357). Места для науки в подобных высказываниях не остается.

Такие же установки характерны и для американских ученых. Так, например, в заявлении 25 американских орнитологов говорится: «Что бы ни

утверждала теория, но на практике род не больше чем условная группировка, созданная для удобства. В действительности она не имеет никакого прочного базиса. Ее значение по отношению, с одной стороны, к семейству, с другой — к виду чисто условно, и создание родов является актом удобства, а не научным фактом» (Anderson et al., 1923, стр. 179). В большой специальной работе, посвященной вопросам систематики и происхождения видов, Э. Майр (1947, стр. 437) пришел в общем к такому же выводу: «Род систематика представляет собой его собственное искусственное творение, а не естественное единство. То же самое справедливо и для высших категорий, стоящих выше рода (семейство, отряд и т. д.); группы, на которых они основаны, могут быть естественными, но их терминология и относительное значение не естественны». На позициях такого же прагматизма стоят многие американские палеонтологи, например Веллер (Weller, 1949), установки которого уже были критически рассмотрены Т. Г. Сарычевой (1950), что позволяет нам не останавливаться на этом вопросе.

Советские ученые сумели найти правильное решение вопроса о реальности таксономических категорий. В этом отношении весьма показательны выводы В. Л. Комарова (1944, стр. 224), который в результате многолетней работы отказался от своих прежних взглядов и пришел к заключению, что все таксономические категории (виды, роды, семейства, отряды и классы) представляют собой не классификационный прием, а реальность, что каждая из категорий отражает определенный этап пройденного организмами исторического пути. Недавно С. Г. Крыжановский (1953, стр. 1090) писал: «Более крупные систематические категории — семейства, отряды, классы и т. д., подобно видам и родам, тоже суть специфические качественные реальности, а не абстракции, не продукты произвола человеческого сознания». Представление о реальности таксономических категорий всех рангов завоевывает все большие права в работах советских палеонтологов.

Взгляды тех систематиков, которые признают реальность вида и отрицают реальность высших категорий, находятся в резком несоответствии с тезисом о единстве противоположностей — отдельного и общего. Виды и более высокие группы представляют собой отдельное и общее; их единство не может быть основано на превращении конкретного отдельного (вида) в абстрактное общее (род). Отсюда естественно вытекает только один правильный вывод: реальные виды создают реальные роды, эти последние — реальные семейства и т. д. Задача систематика, который преследует действительно научные цели, в том и заключается, чтобы познать эту реальность и не допустить подмены ее абстракцией. Всякое другое решение вопроса неизбежно ведет к метафизике в области систематики.

Человеческие ощущения и вытекающие из них представления суть образы объективного мира, которые путем умственной обработки комбинируются в логические схемы. В зависимости от формы мышления последние могут либо правильно отражать истинные соотношения, либо отражать их в искаженном виде. Человеку больше свойственно воспринимать вещи в их данной статической определенности, т. е. рассматривать их метафизически, со стороны внешней формы, не замечая взаимосвязи и внутреннего содержания. Однако такая форма мышления приводит к ложным, искажающим действительность логическим схемам, в основе которых лежит не реальное, а абстрактное объединение вещей, основанное на кажущихся сходствах, в систематике ведущее к созданию искусственных таксономических категорий. Для того чтобы логические схемы правильно отражали объективный мир, форма мышления должна быть иной. Как говорят философы, диалектика понятий должна быть сознательным отражением диалектического развития объективного мира.

Отсюда становится еще более очевидным, что таксономические категории любого ранга должны отражать не иллюзорное, а реальное единство, основанное на действительном генетическом родстве. Для удовлетворения такого требования необходимо стремиться к выделению реальных видов, родов, семейств и других категорий как определенных этапов филогенетического развития.

Филогенетическая систематика, основанная на выяснении истинных взаимоотношений между группами организмов, с неизбежностью ведет за собой признание реальности всех таксономических категорий. Чтобы познать эту реальность, надо проследивать не только как одни группы сменяются другими в пространстве и времени, а как в недрах старой организации возникают новые особенности, как они развиваются и как затем исчезают в борьбе с более приспособленными формами жизни. При этом особенно важно уловить момент появления нового качества — перерыв в непрерывности движения органического мира. В зависимости от характера перехода количества в качество, от глубины перестройки старой организации в ходе онтогенетического развития этот перерыв выражает большее или меньшее различие предка и потомка, определяет ранг новой таксономической категории.

## О ПРИЗНАКАХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ

Признаками называются те особенности организации, которые позволяют устанавливать сходство и различие между особями и объединять их в соподчиненные группы — таксономические категории. Отношение систематиков разного толка к признакам может быть и действительно бывает весьма различным. Правильность таксономических построений, возникающих в результате изучения фактического материала, зависит прежде всего от способа изучения признаков вида, рода, семейства и т. д. Учитывая всю важность этого вопроса, его следует рассмотреть более подробно.

Расхождение взглядов по вопросу о значении признаков наблюдается с додарвиновского времени. Многие биологи — как идеалисты, так и механисты — с давних пор высказывались за равноценность всех признаков. Защищая «объективный» метод работы, они были против деления признаков на «хорошие» и «плохие», важные и неважные, организационные и приспособительные; по их мнению, при построении «естественной» системы все признаки должны учитываться в равной мере. Так, например, А. А. Любищев (1923), разбирая возможные формы системы, указывал, что в комбинативной системе все признаки совершенно независимы и равноценны. Он дает и обоснование такой точки зрения — «...морфология есть учение о форме, стоящее в ближайшем отношении к геометрии и независимое от физиологии» (1925, стр. 149). Отрывая систематику от истории органического мира, ученый и не может иметь иной точки зрения на признаки, потому что вполне очевидна беспредметность вопроса — что важнее, основание или вершина конуса. Такое отношение к признакам таксономических категорий, характерное для сторонников идеалистической морфологии, неприемлемо для прогрессивной науки.

Еще в додарвиновское время зародилось и даже преобладало существенно иное представление о признаках. Так, например, ботаник Жюлье говорил, что сходные признаки надо взвешивать, а не подсчитывать. Жюлье выдвинул принцип соподчинения признаков, различая среди них более важные, определяющие главные разделы системы, и второстепенные, подчиненные первым, пригодные для выделения низших категорий. Еще дальше пошел Ламарк, различавший признаки организационные и приспособительные. Такое деление вытекало из его

эволюционной теории, которая признавала два фактора изменчивости: во-первых, внутреннее стремление к совершенствованию, к так называемым градационным изменениям, и, во-вторых, непосредственное влияние среды через упражнение или неупражнение. По Ламарку, первый фактор создавал организационные признаки, а второй фактор — приспособительные признаки, между которыми, как следует из теории, существует разрыв. Идеи Ламарка получили очень большое распространение среди ученых более позднего периода, причем во многих позднейших работах особенно заметно стремление провести резкую грань между признаками разного происхождения. Приведем два наиболее ярких примера.

Американский палеонтолог-неоламаркист Э. Коуп (Cope, 1868, 1887) сделал вывод о различном происхождении видовых и родовых признаков. По мнению этого автора, в организации животных имеются две совершенно различные вещи: непрерывная линия видовых и такая же непрерывная линия родовых особенностей. Каждая из этих линий независима от другой, так как они развивались разными путями, причем изменение родового типа происходило гораздо скорее, чем видового. В качестве общего закона (!) Коуп допускает, что одна и та же видовая форма существовала в составе различных родов в различные геологические эпохи. Это крайнее выражение мистификации естественного процесса, основанное на недопустимом отрыве общего от отдельного, не является случайным высказыванием одного автора. Наоборот, эта мысль Коупа нашла сторонников, и среди них можно назвать Ю. А. Филипченко (1926), который также был склонен резко разграничивать родовые и видовые признаки, понимая под признаками первой категории все особенности рода и более крупных групп. Он предполагал даже, что носителями видовых и родовых особенностей были разные зачатки. В своем обосновании разобщенности отдельного и общего Филипченко дошел, таким образом, до утверждения дуализма наследственности.

Другим примером могут служить работы Д. Соболева (1914, 1924). Занимаясь исследованием девонских аммоидей, этот палеонтолог пришел к выводу о филогенетической неравноценности признаков и необходимости подразделения их на устойчивые и изменчивые. Такой вывод мог бы показаться правильным, если бы не та вечная грань, которая проводится автором между признаками двух категорий. Соболев защищает точку зрения, согласно которой только устойчивые признаки свидетельствуют о родственных отношениях, тогда как изменчивые указывают лишь стадии филогенетического развития, одинаковые в различных группах форм. В этом представлении нетрудно заметить отголоски коповской «теории». Лопастная линия аммоидей, по Соболеву, всегда относится к категории изменчивых, или градационных, признаков. Поэтому автор восклицает (1914, стр. 96): «...остается только удивляться, каким образом различные стадии и ступени расчлененности лопастной линии применяются систематиками для характеристики «родов» и «семейств», долигнующих изображать естественные, т. е. близко родственные группы форм!» Новейшие исследования аммоидей показали, что лопастную линию нельзя отделять от особенностей всей раковины, так как они функционально тесно связаны. Только непонимание единства формы и содержания могло привести к таким представлениям, которые были рассмотрены выше.

Но Соболев пошел еще дальше в своих заблуждениях. Уже в первой работе он говорил о признаках как самостоятельном объекте исследования. Десять лет спустя эта мысль была выражена у него еще более решительно (1924, стр. 42): «Признаки имеют свою родословную, в общем не совпадающую с родословной их носителей — комбинаций». Если у Коупа разрыв между общим и отдельным выразился в резком



противопоставлении рода и вида, то у Соболева речь идет уже о метафизическом противопоставлении особи и ее частей.

Из предыдущего изложения видно, что вопрос о признаках таксономических категорий имеет большую историю и огромное значение для систематика. От правильного его решения зависит самый стиль работы и качество научного исследования. Поэтому вернемся к проблеме взаимоотношения так называемых организационных и приспособительных признаков, причем рассмотрим ее на конкретном примере.

Многие авторы интересовались с этой точки зрения лопастной линией аммоноидей, причем одни, как, например, А. Пэрна (1915), не видели в ней приспособительного значения, другие же сделали противоположный вывод. К числу последних принадлежит Б. Л. Личков (1926), доказывающий, что лопастная линия имеет приспособительное значение и поэтому, как признак, годится только при выделении видов и родов и не годится при выделении семейств и более высоких категорий. Отсюда видно прежде всего, что Личков также стоит на ложном пути резкого разграничения организационных и приспособительных особенностей.

Как же обстоит дело в действительности? Наши исследования эволюции и функционального значения перегородок аммоноидей показали, что наблюдаются самые тесные структурные и функциональные взаимоотношения между лопастной линией, перегородкой и всей раковиной (Руженцев, 1946, 1949а). Авторы, предполагавшие, что лопастная линия не имеет приспособительного значения, допускали серьезную ошибку. Перегородки, а следовательно, и лопастные линии, показывающие очертание края перегородки, имеют большое функциональное значение: во-первых, они противодействуют всякого рода механическим напряжениям, угрожающим сохранности всей раковины, во-вторых, изолируя находящуюся позади газовую камеру, они обеспечивают плавучесть раковины. Таким образом, лопастные линии безусловно имеют приспособительное значение, однако отсюда не следует, что они годятся при выделении одних таксономических категорий и не годятся при выделении других.

У нижнекаменноугольного рода *Pronorites* впервые появляется важный отличительный признак — широкая двураздельная первая умбональная лопасть, служащая для укрепления выдающихся вентро-латеральных краев. В дальнейшем эта особенность стойко сохраняется у всех представителей семейства *Pronoritidae*, доживших до верхнепермского времени. Значит, признак, возникший вначале как приспособление, прочно вошел в организацию, не утратив в то же время своего приспособительного значения. У представителей семейства *Medlicottiidae*, которое филогенетически связано непосредственно с *Pronoritidae*, тот же признак сохраняется только на ранних стадиях онтогенеза. Можно подумать, что у этого семейства широкая двураздельная лопасть так глубоко вошла в организацию, что потеряла приспособительное значение. Однако это не так, потому что исследование онтогенеза лопастной линии и перегородки в целом показало, что на любой стадии индивидуального развития перегородка приспособлена для упрочения раковины соответствующей стадии. Значит то, что для взрослого состояния кажется глубоко организационным, для своего онтогенетического этапа является приспособительным.

Рассмотрим еще один пример. Многие палеозойские аммоноидеи имели латиселлатную эмбриональную перегородку, которая представляла собой стойкий организационный признак (рис. 14, b). Однако в мезозойское время изменился и этот самый глубокий признак организации — латиселлатная первая перегородка превратилась в ангустиселлатную. Это произошло вследствие того, что все возрастающая сложность лопастных линий поздних стадий и ускорение развития ранних стадий повлияли, наконец, и на самую консервативную первую перегородку. Первичная

умбональная лопасть U сдвинулась в вентральном направлении, а ее место заняла вторая умбональная лопасть U<sup>1</sup>; в результате вентральное седло вместо широкого стало узким (рис. 14, c). У других мезозойских аммонойд одновременно с таким преобразованием по бокам дорсального седла возникла внутренняя боковая лопасть I (рис. 14, d). Следовательно, приспособительное развитие поздних стадий перегородки и лопастной линии в конце концов отразилось на самом стойком организационном признаке — первой перегородке.

Отсюда видно, что между организационными и приспособительными признаками нет непроходимой грани, как думают некоторые ученые, а есть тесная взаимосвязь и переходы. Приспособительные особенности в ходе эволюции становятся глубоко организационными, а последние в свою очередь не свободны от влияния новых адаптаций.

Подводя итог, следует признать, что ошибочны и неприемлемы установки и тех систематиков, которые принимают равноценность всех признаков, и тех, которые по разным соображениям делят их на постоянно неравноценные системы, строго противопоставляя признаки организационные и приспособительные, устойчивые и неустойчивые, родовые и видовые и т. д. Огрица метафизическую оценку признаков, которая лежит в основе таких представлений, мы должны признать, что не может быть раз и навсегда установленных признаков таксономических категорий различных рангов; конкретное их значение познается только в результате исторического анализа фактов. Степень и характер изменений в различных филогенетических ветвях могут проявляться настолько самобытно, что видовые, родовые и семейственные особенности разных групп могут не только не совпадать, но и меняться местами.

Как известно, лопастная линия аммонойд является одним из наиболее важных таксономических признаков этой группы. Количество сутурных элементов, их форма, взаимное расположение, вторичное расчленение и т. д. служат для выделения различных таксономических категорий. Существует мнение, что определенные особенности лопастной линии характеризуют тот или иной ранг таксономических категорий. Так, например, Личков (1926, стр. 22) думал, что «...роды отличаются друг от друга числом элементов лопастной линии, виды же — формой и симметрией отдельных элементов». Тот же автор пришел к выводу, что на более высоких ступенях классификации лопастная линия не имеет применения. В действительности же, если мы принимаем филогенетическую систематику, дело обстоит совершенно не так, как думает Личков. Большие семейства Pronoritidae и Medlicottiidae в момент расхождения отличаются друг от друга главным образом типом вторичного расчленения генетической первой умбональной лопасти, которое определяет два различных направления развития. То же самое можно сказать и о многих других семействах. Значит, вторичное расчленение лопастей, которое часто не имеет даже видового значения, в отдельных случаях является показателем становления нового семейства. Количество лопастей у одних групп служит семейственным или родовым признаком (например, семейства Goniatitidae, Paragastrioceratidae, род *Metalegoceras*), у других же подвержено индивидуальным колебаниям (например, у многих представителей семейств Pronoritidae и Medlicottiidae). Форма лопастей также иногда служит стойким видовым признаком, иногда подвержена большим индивидуальным колебаниям.

Изложенные выше соображения позволяют сделать следующий вывод о значении признаков в систематике. Учитывать нужно все признаки, но принцип их равноценности должен быть отброшен как несостоятельный. В общей форме правильно, что «...организационные

признаки при классификации организмов имеют несравненно большее значение, чем приспособительные» (Личков, 1926, стр. 18), но нельзя проводить резкой грани между признаками разных категорий, потому что между ними существует тесное взаимодействие. Правильный метод всякой работы, в том числе и в области биологической систематики, заключается в том, что мы постоянно отделяем существенное от несущественного, закономерное от случайного. Следовательно, задача, поскольку речь идет о признаках, сводится к тому, чтобы умело, без ошибок распознать существенные на данном этапе развития признаки, а это достижимо только на основе исторического изучения фактов. При этом успех работы зависит от правильного понимания основного звена движения, т. е. от умения выделить среди многообразия особенностей именно ту, основную, которая больше всего отражает нарастающее приспособление организма к условиям жизни, которая, следовательно, на каком-то этапе филогении закономерно изменяется во времени. Поэтому в оценке признаков мы приходим к принципу основного звена (Руженцев, 1947г, 1953).

Историческое изучение организмов охватывает не только взрослые стадии, но и стадии индивидуального развития. В этой связи нужно указать, что значение признаков определяется временем их появления в онтогенезе. Признаки ранних стадий могут иметь разное происхождение: они или возникли здесь первично вследствие раннего возникновения нового качества (первичный филэмбриогенез) или смещены сюда в ходе эволюции вследствие ускорения онтогенетического развития (вторичный филэмбриогенез). В обоих случаях признаки ранних стадий онтогенеза имеют очень большое значение для систематики. Определяя наиболее общие основы организации, они позволяют выделять большие этапы эволюции — отряды, подотряды, надсемейства и семейства, как реально существовавшие или существующие в природе группы.

Последний вопрос, которого мы должны коснуться в связи с оценкой признаков, относится к взаимоотношению единства и сходства. Типологическая систематика решает этот вопрос просто, проводя знак равенства между двумя понятиями, — все, что сходно, заслуживает объединения в ту или иную таксономическую категорию. Такой метод обобщения нередко приводит к ложным выводам, потому что сходство по форме далеко не всегда равнозначно единству по происхождению. Лишь в отдельных случаях и вяло эволюционирующих группах возможно совпадение сходства и единства. Примером может служить семейство Pronotitidae, все представители которого сохраняют один и тот же признак — широкую двураздельную первую умбональную лопасть. Но и здесь мы сталкиваемся с такой неожиданностью, как открытие девонского рода *Devonopronotites* (Богословский, 1954), который гораздо раньше и независимо приобрел аналогичный признак.

Совершенно иные соотношения мы наблюдаем в семействе *Medlicottiidae*; его крайние представители резко несхожи, а древнейший род *Prouddenites* внешне значительно ближе стоит к пронотитидам, чем к поздним медликоттидам. Здесь и в подобных случаях правильное решение задачи дает только филогенетическая систематика, которая не отрывается от конкретной истории организмов и оперирует понятиями, гибкость которых доходит до тождества противоположностей. Для нее важно не только единство по сходству, но в равной мере и единство по несходству, ибо она опирается на подвижные гомологичные системы. Если структура, как в семействе *Medlicottiidae*, изменяется в быстрых темпах, критерием единства является общее направление развития, зависящее от особого типа онтогенеза.

## ПРОБЛЕМА ПЕРЕХОДА В СИСТЕМАТИКЕ

Движение органического мира, возникающее вследствие противоречий между организмом и средой, происходит при взаимодействии трех факторов: наследственности, изменчивости и отбора. В этом взаимодействии наследственность представляет консервативную силу, направленную на сохранение типа. Всякий организм может существовать, сохраняя свои особенности, только в определенных условиях жизни, колебание которых хотя и допустимо, но только в известных пределах. Что же происходит в том случае, когда допустимые пределы изменений условий жизни превзойдены? На этот вопрос ответил еще Дарвин, указавший, что изменение в жизненных условиях дает толчок усиленной изменчивости. Нужно сказать, что в представлениях Дарвина об изменчивости наблюдалась борьба двух начал. С одной стороны, он основывал теорию эволюции на постепенном накоплении бесчисленных, незначительных изменений, с другой — признавал (особенно в ранних очерках) значительную роль в эволюции более крупных скачкообразных изменений. Но первое начало безусловно перевешивало в учении Дарвина, что и понятно, если учесть, что острее своей теории он направлял, под влиянием конкретной исторической обстановки, против идеи постоянства видов и, главное, их возникновения в результате творческих актов. Отсюда вытекало стремление Дарвина изгнать из науки веру в какие-либо внезапные глубокие изменения в строении органических существ, несмотря на очевидность таких изменений.

По вопросу о переходе от одного состояния к другому в филогенезе и, следовательно, о переходе от одной таксономической категории к другой существуют различные суждения. Многие авторы считали и считают, что изменения происходят нечувствительными шагами в результате мелких вариаций. Отсюда логически следовало столь заметное у палеонтологов последарвиновского периода отрицание реальности вида и высших таксономических категорий, о чем говорилось раньше. Среди современных исследователей можно сослаться на Э. Майра (Mayr, 1944, 1947), который заключает свою книгу утверждением, что процесс происхождения высших категорий может быть сведен к внутривидовым вариациям.

Другие авторы защищали скачкообразное развитие органического мира. Можно указать, что уже Жоффруа Сент-Илер и Кёлликер учитывали возможность крупных внезапных изменений, например происхождение первой птицы от рептилий. В дальнейшем этот мотив повторялся в разных вариантах многими исследователями, особенно палеонтологами, которые, изучая ископаемые остатки, сталкивались с фактом отсутствия переходных форм. Э. Зюсс выделял в процессе видообразования особые периоды «перечеканки»; он писал (Suess, 1863, стр. 330): «...время, в течение которого новый вид образуется (по крайней мере, как правило), очень коротко по сравнению с временем, в течение которого он существует с постоянными признаками». Л. Долло (Dollo, 1893, стр. 165) выразил идею прерывности в своем известном законе: «*Эволюция — прерывиста, — необратима, — ограничена*». Э. Дакке (Dacqué, 1911) писал, что типы действительно новые, всегда специализованные, должны возникать внезапно. Г. Осборн (Osborn, 1927) различал два типа происхождения новых форм: путем нормального, постепенного, адаптивного процесса (speciation) и путем, как он говорил, ненормального процесса, с неясно выраженной адаптивностью, с нарушением правильного хода видообразования (mutation). Из этих замечаний видно, какие глубокие корни имеет и какое широкое распространение получила идея скачкообразного развития. «Отрицать возможность скачкообразного появления новых форм нельзя потому,

что нельзя отрицать факты. Бесспорно, что это интереснейшее и, по-видимому, очень важное явление, имеющее определенное видообразовательное значение, заслуживает серьезного отношения» (Некоторые итоги дискуссии по проблеме вида.— Бот. журн., 1954, № 2, стр. 208).

Учение о скачкообразном происхождении таксономических категорий приобрело большую популярность среди биологов разных специальностей. Однако эта идея, как правило, была связана со всякого рода мистическими или формалистическими представлениями, отрицавшими влияние условий жизни и естественного отбора на эволюционное развитие. Мы уже имели повод указать на своеобразные, но ошибочные представления Копа и Филипченко, которые думали, что признаки вида и признаки рода возникают независимо одни от других. Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1944) в результате многолетних работ пришел к аналогичному выводу. Он резко подразделяет эволюционный процесс на микроэволюцию, которая связана с генными мутациями, и макроэволюцию, которая происходит в результате так называемых «систематических» мутаций. Действие микроэволюции не выходит за пределы вида; поэтому подвиды не представляют собой начинающиеся виды, как думал Дарвин, а всего лишь тушки эволюции, посредством которых вид приспособливается к различным местным условиям той территории, на которой он обитает. Иное дело макроэволюция, которая связана с другой наследственной основой (ср. Филипченко, 1926). Посредством макроэволюции осуществляется переход от одного вида к другому, возникают новые органические системы.

Такая дуалистическая трактовка эволюционного процесса, основанная на проведении непроходимой грани между двумя типами эволюции, не согласуется с теми фактами, которые находятся в распоряжении палеонтологов. Действительно, многие подвиды, так же как и виды, представляют собой тупые ветви, которые вымирают полностью; именно поэтому так трудно изучать филогению низших категорий. Но, с другой стороны, палеонтологи описали немало примеров медленных изменений, которые в конце концов выводят организм за пределы старого вида. Факты говорят о том, что медленные изменения свойственны не только внутривидовым категориям, но встречаются и за пределами вида. Если бы дело обстояло так, как думает Гольдшмидт, то палеонтологи не знали бы трудностей, с которыми они встречаются при классификации материала вертикальных рядов. Этим мы отнюдь не снимаем вопроса о скачкообразном развитии, а лишь подчеркиваем недопустимость принципиального разграничения внутривидовой и вневидовой эволюции.

Палеонтологические факты не подтверждают известного положения ортодоксального дарвинизма о том, что «природа не делает скачков». Наоборот, они неизменно свидетельствуют в пользу неравномерности и прерывности эволюционного процесса. В подтверждение этого палеонтологи нередко приводили убедительные примеры скачкообразного развития организмов. А. А. Борисяк (1940, стр. 32) указал, что онтогенетические исследования палеонтологических остатков дают прекрасную иллюстрацию ряду закономерностей и выдвигают некоторые новые, например фактически доказывают скачкообразный, прерывистый характер эволюции. О том же он писал и в своей посмертной работе (1947, стр. 60): «Констатация (фактически) скачкообразного появления новой формы (группы) является достижением онтогенетических исследований палеонтологов» (разрядка моя.— В. Р.).

В самом деле, можно указать много случаев прерывистого возникновения новых видов и более высоких таксономических категорий. Учитывая трудность и неуверенность, которые неизбежны при пользовании чужим материалом, мы ограничимся преимущественно теми примерами,

которые вытекают из нашей непосредственной работы. Сложность прямого доказательства прерывистой эволюции заключается в том, что всегда может последовать возражение со ссылкой на неполноту палеонтологической летописи. В самом деле, для того чтобы доказать отсутствие переходных форм, надо знать все факты природы, что, конечно, невозможно ни при каких условиях. Поэтому доказательство может быть более или менее убедительным в зависимости от объема того материала, который обосновывает наличие морфологического перерыва в рассматриваемых филогенетических рядах.

Рассмотрим несколько типичных примеров<sup>1</sup>:

1. В нижнем девоне от рода *Gyroceratites* отделился более высоко организованный род *Mimagoniatites*, у которого к вентральной и омнилатеральной лопастям сразу добавилась дорсальная лопасть (по формуле: VO → VOD). Здесь скачкообразно возникла новая большая группа аммоноидей, надсемейство *Agoniatitaceae*, игравшее большую роль среди цефалопод нижнего и среднего девона.

2. На границе среднего и верхнего девона от одного из родов семейства *Anarcestidae*, представители которого имели простые вентральную, умбональную и дорсальную лопасти, скачкообразно отделилась новая группа, у которой вентральная лопасть испытала раннеонтогенетическое трехчленное деление. Развитие шло по формуле: VU : D → (V<sub>2</sub>V<sub>1</sub>V<sub>2</sub>)U : D. Так возникло новое семейство *Gephuroceratidae*, давшее начало многим ветвям своеобразных аммоноидей, процветавших в верхнем девоне. У всех представителей этой обширной группы, имевшей объем подотряда, несмотря на многообразие путей развития, сохраняется начальный признак — тройная вентральная лопасть.

3. Переходы между родами внутри семейства *Gephuroceratidae* всегда имели прерывистый характер. Начало каждой родовой стадии отмечено появлением новой лопасти, ведущей ко все большему усложнению перегородки (см. формулы на стр. 174). У рода *Ponticeras* развиты вентральная, умбональная и дорсальная лопасти, у рода *Gephuroceras* прибавляется внутренняя боковая, у рода *Koenenites* — вторая умбональная, у рода *Timanites* — третья умбональная лопасть.

4. Эволюция семейства *Medlicottiidae*, которое существовало от среднего карбона до конца верхней перми, позволяет сделать те же выводы. Возьмем, например, род *Artinskia*. Он появился неожиданно в оренбургском ярусе и существовал здесь совместно с родом *Uddenites*, своим непосредственным предком, отличаясь от последнего гораздо более высокой организацией. На Урале известно несколько видов *Artinskia*, но все они имели одну общую особенность — две вентральные адвентивные лопасти. В сакмарское время от *Artinskia* отделилась самая примитивная *Medlicottia*, которая имела уже три вентральные адвентивные лопасти. Здесь мы снова наблюдаем скачок от двух к трем, минуя переходы, которые, однако, хорошо видны в онтогенезе рода *Medlicottia*. На Урале известны четыре вида этого рода, образующие конкретный филогенетический ряд: *M. semota* Ruzh. → *M. vetusta* Ruzh. → *M. intermedia* Ruzh. → *M. orbignyana* (Vern.). Первые два вида различаются деталями очертания лопастной линии, но имеют в общем одинаковую скульптуру вентральной стороны, которая покрыта двумя рядами бугорков — мелких, продолговатых, расположенных косо и как бы чешуеобразно. *M. intermedia*, встречающаяся в более высоких слоях, отличается от двух первых видов характером скульптуры — вентральные бугорки стали слабее и полностью сместились с вершины килей на наружные их бока. *M. orbignyana*, занимающая еще более высокое стратиграфическое положение, отличается от всех видов

<sup>1</sup> Объяснение индексов лопастей дано на стр. 150.

исчезновением вентральных бугорков. Исследование большого материала показало отсутствие переходных форм между этими видами, образующими вместе с тем непрерывный филогенетический ряд.

5. В верхней перми от рода *Daraelites* с резким и внезапным изменением отделены семейство *Paraceltitidae*. Путем раннего онтогенетического изменения трехчленная вентральная лопасть превратилась в двучленную; развитие шло по формуле:  $(V_2V_1V_2)U \rightarrow (V_1V_1)U$ . Так возник новый отряд *Ceratitida*, процветавший на протяжении всего триасового периода.

6. На границе девона и карбона от рода *Imitoceras* с простой вентральной лопастью возникли новые аммоноидеи, у которых указанная лопасть стала двураздельной. Изменение перегородки шло по формуле:  $VLU : ID \rightarrow (V_1V_1)LU : ID$ . Возникшее новое семейство *Muensteroцератidae* было исходным для весьма обширной группы, процветавшей на протяжении каменноугольного и пермского периодов и испытавшей за это время сложную эволюцию. Несмотря на то, что у первых представителей этой группы (род *Muensteroцерас*) вентральная лопасть расчленена еще очень слабо, переходные формы от предковой структуры к новой не известны.

7. В карбоне и перми существовали четыре своеобразных семейства с очень сложной перегородкой: *Shumarditidae* (средний карбон — нижняя пермь), *Marathonitidae* (верхний карбон — верхняя пермь), *Vidrioceratidae* (верхний карбон — верхняя пермь) и *Popanoceratidae* (нижняя и верхняя пермь). Детальные онтогенетические исследования показали, что все они происходят от простых предков типа *Glaphyrites* и *Eoasianites*, имеющих восемь лопастей вокруг оборота, из которых все, кроме вентральной, цельнокрайние, нерасчлененные. Формы со структурой, характерной для предков и потомков каждого семейства, встречаются в одном и том же ярусе, т. е. стратиграфического разрыва между ними нет. Первые роды названных семейств (соответственно *Aktubites*, *Marathonites*, *Vidrioceras* и *Protopopanoceras*) резко отличаются от своих предков гораздо большей сложностью перегородки и лопастной линии, и для каждого из них характерна одна и та же особенность: простая первичная боковая лопасть превращается в онтогенезе в резко трехраздельную или в три самостоятельные лопасти по формуле:  $L \rightarrow (L_2L_1L_2)$  или  $L \rightarrow L_2L_1L_2$ . Сложное расчленение испытывают и другие лопасти.

В онтогенетическом развитии раковины всех первичных родов наблюдается постепенное изменение перегородки и лопастной линии от анцестрального состояния в сторону все большего усложнения. Многие из стадий онтогенеза, если бы они встречались и во взрослом состоянии, палеонтологи описали бы в качестве особых родов. Иначе говоря, учитывая биогенетический закон в его буквальном выражении, мы должны были бы допустить, что каждый из четырех первичных родов проходит в своем развитии стадии многих других родов с большим или меньшим расчленением первой боковой и других лопастей (см. стадии *b*, *c*, *d* на рис. 7). Но такие роды в действительности не существовали; во всяком случае, они никогда не были встречены в богатых и полных коллекциях различных стран. Для объяснения этого факта можно было бы привлечь неполноту палеонтологической летописи; однако при той полноте материала, которой мы располагаем, такое объяснение было бы натяжкой, тем более что все последующие стадии развития семейств,

а) *Aktubites*  $\rightarrow$  *Shumardites*  $\rightarrow$  *Properrinites*  $\rightarrow$  *Metaperrinites*  $\rightarrow$  *Perrinites*,

б) *Marathonites*  $\rightarrow$  *Marathonites* (*Almites*)  $\rightarrow$  *Demarezites*  $\rightarrow$  *Hyattoceras*,

в) *Vidrioceras*  $\rightarrow$  *Prostacheoceras*  $\rightarrow$  *Waagenina*  $\rightarrow$  *Stacheoceras*,

г) *Protopopanoceras*  $\rightarrow$  *Propopanoceras*  $\rightarrow$  *Popanoceras*  $\rightarrow$  *Tauroceras*,

нам хорошо известны, причем известны буквально шаг за шагом. Поэтому мы склонны думать, что в онтогенезе четырех названных выше исходных родов между последней стадией анцестрального рода и взрослой стадией нового рода наблюдается ряд возрастных переходов, которые не имеют аналогов в предшествовавшем филогенезе. Эти переходы, как результат раннего заложения признаков нового рода и семейства, являются только онтогенетическими, нерекапитулированными, но становятся рекапитулируемыми при дальнейшем историческом развитии, т. е. в онтогенезе, например, рода *Prostacheoceras* сжато повторяются особенности рода *Vidrioceras*, в онтогенезе *Waagenina* еще более сжато повторяются особенности *Vidrioceras* и *Prostacheoceras* и т. д. Рассмотренные нами семейства могут служить еще одним доказательством прерывистого появления новых родов, которые, вместе с тем, дают начало новым семействам.

8. В верхнем девоне от анарцестид путем очень ранних изменений отделились климени — необычайно своеобразная группа, которую следует квалифицировать как отряд. У представителей новой группы сифон в личиночной стадии на протяжении одного первого оборота перешел с вентральной стороны на дорсальную. Это неожиданное преобразование, рассчитанное на усиление функции сифона (сокращение его длины), привело к деградации перегородки, и отряд *Clumeniida*, после бурной вспышки формообразования, полностью вымер в начале карбона. Этот пример весьма убедительно говорит о существовании резких, скачкообразных переходов в эволюции органического мира.

Можно не сомневаться в том, что соответствующие исследования других ископаемых групп также приведут к подтверждению факта прерывистого возникновения новых более или менее резко отличных от предка форм. Если мы обратимся, например, к развитию простейших (фузулид), то заметим, что в среднем карбоне от *Profusulinella* с трехслойной стенкой сразу отделилась *Fusulinella* с четырехслойной стенкой, имеющей диафанотеку. В конце среднего карбона от *Fusulinella* произошел своеобразный род *Wedekindelina* с мощными аксиальными отложениями. В начале перми от *Triticites* отделился род *Schwagerina*, резко отличный от предка вздутой раковиной, высокими оборотами и тонкими стенками. Фузулиниды слишком часто встречаются и хорошо известны, чтобы прерывистость в появлении этих родов объяснять неполнотой палеонтологической летописи.

Итак, палеонтологический материал указывает на то, что переходы от одной филогенетической стадии к другой и, следовательно, от одной таксономической категории к другой могут быть различными по резкости. Непосредственно связанные виды могут отличаться друг от друга не только большими особенностями, но и мелкими признаками, которые легко улавливает только специалист. В последнем случае невольно возникает мысль о постепенном переходе между видами. Впечатление непрерывности производит также всякий хорошо восстановленный филогенетический ряд, отдельные представители которого тесно примыкают друг к другу. Подобного рода факты, помимо неправильной лейбницевской предпосылки («природа не делает скачков»), утверждали идею постепенной эволюции. В действительности же прерывистый переход между видами доказывается не только крупными перерывами постепенности, но и очень мелкими, когда все-таки между всеми особями двух видов наблюдается постоянное различие в какой-то, хотя бы и небольшой особенности. Наоборот, о постепенном развитии можно говорить только тогда, когда пределы индивидуальной изменчивости двух «видов» по каждому признаку заходят друг за друга. Но это будет постепенное развитие внутривидовых таксономических категорий, приспособление отдельных групп одного вида к



разным экологическим условиям в соответствии с принципом адаптивной радиации.

Слабое развитие эмбриологии во времена Дарвина позволяло ему говорить о том, что эмбриональные стадии развития не сохранили каких-нибудь следов резких превращений животного; это было одним из возражений Дарвина против скачкообразного развития. Однако сейчас многие исследования показали, что изменение ранних стадий онтогенеза открывает путь к резкому и внезапному изменению организации. Особенно интересны в этом отношении исследования А. Н. Северцова (1939), которыми обстоятельно доказывается, что путем ранних изменений происходит не только перестройка старых органов, но и образование новых, а путем поздних изменений осуществляются хотя и многосторонние, но медленные приспособления организма. Северцов подчеркивает, что в первом случае возможны относительно крупные скачкообразные изменения (сальтации). Г. Де Беер (De Beer, 1940) высказывает в общем такие же мысли. Признаки, возникающие на поздних стадиях (случай геронтоморфоза), не могут дать изменений больших, нежели подвиды, виды или роды. Наоборот, признаки, впервые появляющиеся на ранних стадиях онтогенеза (случай педоморфоза), дают начало группам потенциально высшего таксономического значения. Поэтому указанный автор пишет, что конечное таксономическое значение вновь образовавшейся группы связано со временем первого появления новых особенностей в онтогенезе. Можно указать, наконец, что в результате изучения многих групп амmonoидей мы также пришли к выводу о большом филогенетическом значении времени первого проявления признака в индивидуальном развитии (Руженцев, 1940а).

Изложенный выше материал позволяет сделать некоторые общие выводы. Мы видели, что изменчивость, на которой основана эволюция органического мира, может проявляться различно. В одних случаях она выражается в виде «нечувствительных переходов», в других — в виде довольно резких скачков, причем между двумя крайними проявлениями существуют все переходы. Сильное действие внешних факторов вызывало изменение эмбриональных или личиночных стадий развития. В силу законов индивидуального развития такое изменение должно было, как правило, разрастаться к концу морфогенеза и приводить к крупным перерывам постепенности. В этом случае наблюдаются скачкообразные переходы с одной филогенетической стадии на другую и резкие границы между таксономическими категориями. Слабое действие внешних факторов затрагивало более или менее второстепенные наследственные черты, вызывая новообразования в конце морфогенеза, ведущие к эволюции отдельных особенностей организации. В этом случае наблюдаются менее заметные, иногда трудно уловимые переходы с одной филогенетической стадии на другую и, следовательно, распылчатые границы таксономических категорий — как низших, так и высших. При таком способе перехода «узловые пункты», «точки выражения» могут быть уловлены лишь в результате очень внимательного прослеживания истории филогенетического ряда. Качество классификации особенно зависит здесь от умения уловить момент становления, заметить первое проявление нового направления развития.

Мы начали с утверждения, что движение органического мира происходило при взаимодействии наследственности, изменчивости и отбора. Рассмотрим теперь последний из факторов этого взаимодействия. Дарвин назвал естественным отбором сохранение в борьбе за существование полезных и уничтожение вредных изменений. Он писал при этом, что естественный отбор бессилен как вызвать новую разновидность, так и препятствовать ее возникновению; он может только сохранять и накапливать те

особенности, которые проявляются в результате изменчивости. Следовательно, естественный отбор имеет дело с теми изменениями, которые появились в результате разрешения противоречий между организмом и средой, т. е. со всей гаммой наследственных изменений. Поэтому неправы исследователи обоих направлений: и те, которые связывают действие отбора только с незначительными вариациями, и те, которые стремятся противопоставить мутации естественному отбору. Неправильная методология обязательно приводит к искажающим действительность и, как правило, идеалистическим выводам. Так обстоит дело и с теорией преадаптации Л. Кено (Cuénot, 1914, 1932). Этот автор, считая, что приспособления недостаточно объясняются действием естественного отбора, ставит вопрос о преадаптациях, т. е. приспособлениях, предшествующих вступлению организма в среду. В такой постановке вопроса уже содержится идеалистическое (телеологическое) его решение, потому что приспособление, которое предшествует вступлению в среду, неизбежно требует такой силы или такого начала, которые предусмотрели приспособление к будущим условиям. Теория преадаптации — один из наиболее ярких примеров того, как идея насылается посредством терминологии. С материалистической точки зрения решение того же вопроса будет совершенно иным. Всякое новообразование в момент своего появления неопределенно, и лишь в конкретной обстановке среды, пройдя испытание отбором, оно либо исчезает, либо становится полезным, ибо абстракцией истины нет, — она всегда конкретна. Изменчивость, отрицая наследственность, только при участии отбора сама становится наследственностью.

Авторы, связывающие действие естественного отбора только с незначительными изменениями, обычно отрицают существование скачкообразных преобразований, пренебрегая многочисленными палеонтологическими фактами. Боязнь распространить действие отбора на крупные изменения порождена в значительной мере теорией преадаптации, оценка которой уже дана выше. Против такой боязни можно сделать два возражения, не говоря уже о том, что скачковые изменения все же существуют и отмахнуться от них невозможно. Во-первых, при желании и соответствующем направлении мысли незначительные полезные изменения также можно рассматривать как преадаптации, ибо они, эти изменения, существуют до того, как отбор определит их положительное или отрицательное значение для организма. Ведь разница лишь в том, что адаптивное значение крупного изменения очевидно сразу, тогда как адаптивное значение слабых, постепенных изменений становится понятным для наблюдателя только в результате суммирования. Поэтому не лучше ли вовсе не становиться на такой путь научного анализа, который, в силу своей порочной основы, с неизбежностью ведет к ложным выводам. Во-вторых, когда заходит речь о крупных изменениях, нельзя ограничиваться рассмотрением только взрослого организма, искусственно отделяя его от ранних стадий существования. Изменения, ведущие к крупным преобразованиям, возникают рано в онтогенезе. Новый организм в ранних стадиях развития мало отличается от соответствующих стадий исходной формы, вследствие чего с любой точки зрения представляет подходящий материал для естественного отбора. Возникает законный вопрос, почему же признак, оказавшийся полезным в ранней стадии индивидуального развития и вследствие этого сохраненный отбором, становится вредным признаком, хотя он развивается в том же направлении? В таком предположении нет логики, не говоря уже о том, что оно противоречит палеонтологическим фактам.

Творческая роль естественного отбора проявляется в равной мере как при незначительных, так и при резких изменениях. Во всех случаях элиминируются неудачные комбинации и уродства и сохраняется все то, что

дает хотя бы незначительное и, тем более, крупное преимущество в борьбе за существование в той или иной подходящей среде. Трудно согласиться с теми авторами, которые считают, что сразу благоприятных изменений нет. Новообразование, вредное в одних условиях, может оказаться весьма полезным в других; кроме того, оно может вести к лучшему приспособлению организма и к прежним условиям жизни. Мы не можем считать вредным изменением скачкообразное превращение у амmonoидей одной лопасти в три, потому что оно, создавая более прочную структуру раковины, сразу меняет диапазон условий существования и ведет, следовательно, к быстрой изоляции форм с новой организацией. Такое изменение, если, конечно, оно доминирует при скрещивании, естественный отбор сохранил, что мы и наблюдаем в действительности. Дивергенция форм в одной популяции, а следовательно, и возникновение новых таксономических категорий, пойдет в этом случае значительно быстрее, нежели при эволюции путем незначительных изменений.

Современные дарвинисты, отставив значение и всемогущество естественного отбора, любят противопоставлять отбор, как творческий фактор, отбору, как «решету», или «ситу». Однако такое противопоставление не способствует разъяснению вопроса. Движущим фактором развития является противоречие, в органическом мире — противоречие между организмом и средой в самом широком смысле этого слова. Сложные противоречия, существующие между организмом и средой, вызывают изменение наследственности, далее — борьбу между старыми и новыми формами и в результате — естественный отбор, т. е. выживание одних форм и исчезновение других. Выживание новой группы любого таксономического ранга означает прежде всего сохранение наследственности в ее новом выражении и ограничении и, следовательно, возможность дальнейших изменений в том же направлении. Уничтожая одни и сохраняя другие формы, естественный отбор превращает случайность в необходимость и тем самым неизбежно становится направляющим фактором эволюции.

Вернемся еще раз к проблеме перехода в систематике, но уже с другой точки зрения. Н. Д. Иванов (1952) высказал мнение, что в процессе видообразования следует различать два типа разновидностей — внутривидовые и «межвидовые». В оценке этого вопроса мы можем полностью присоединиться к А. И. Толмачеву (1953, стр. 541), который указанное выше представление считает «неудачным и не отражающим действительной сущности явления природы».

В самом деле, если мы признаём реальность вида, а этого сейчас никто не отрицает, то как же можно допускать существование разновидностей (точнее, подвидов), которые не принадлежат ни к какому виду. Став на позиции Иванова, мы неизбежно придем к двум негодным выводам: во-первых, что вид не является реальностью (как и считали ортодоксальные дарвинисты) и, во-вторых, что линнеевская номенклатура не охватывает всего многообразия органических форм.

Многие биологи, говоря о взаимоотношениях между подвидами и видами в процессе эволюции, допускают весьма нечеткие формулировки. Так, например, П. В. Серебровский (1941, стр. 162) писал: «Подвиды, как думают дарвинисты, превращаются в виды, виды — в подроды, подроды — в роды и т. д.; это есть ступени эволюции». Первая часть этой фразы представляет, в сущности говоря, неверное освещение вопроса перехода, потому что она не учитывает единства отдельного и общего. Еще в большей степени это относится к формулировкам А. И. Толмачева (1953). Правильно критикуя Н. Д. Иванова за его «межвидовые» разновидности, указанный автор сам пишет (стр. 541): «...новые виды сперва возникают в форме разновидностей существующих видов». Значит, если Иванов допускает

существование межвидовых разновидностей (подвидов), не принадлежащих ни к одному виду, то, по Толмачеву, получается, что одна и та же разновидность (подвид) в процессе видообразования может входить в состав двух смежных видов, связывая их воедино. Дальше тот же автор пишет (стр. 542): «На основной из поставленных вопросов — о возможности «перерастания» разновидностей в обособленные виды — надо ответить положительно». В этой связи нужно сказать, что понятия подвида, вида, рода, семейства неотделимы друг от друга, поскольку не может быть подвида вне вида, вида вне рода, рода вне семейства и т. д. Низшая таксономическая категория не может превращаться или перерастать в высшую, потому что в момент становления она принадлежит либо к старой, либо к новой высшей категории. Возникновение нового подвида внутри вида создает только подвид. Наоборот, появление нового подвида с такими качествами, которые не укладываются в определение старого вида, означает вместе с тем одновременное возникновение нового вида. В равной мере зарождение нового вида внутри рода создает только вид, а выход нового вида за границы старого рода ведет к зарождению нового рода. Более того, каждый тип начинался когда-то единственным видом. Если мы откажемся от этого принципа, то система органического мира, призванная отражать реальные отношения между организмами прошлого и настоящего, перестанет служить этой высокой цели, превратится в формальную, типологическую систему.

Но, с другой стороны, в момент становления, когда род представлен одним видом или семейство — одним родом, высшая таксономическая категория является чем-то иным по сравнению с будущим состоянием, — в процессе филогенеза она приобретает новое содержание, наполняется конкретностью. Поэтому субъективная оценка высшей категории зависит от того, в какой степени возможность, как необходимая предпосылка эволюции, перешла в действительность и насколько полно наши наблюдения освещают реализацию этого перехода. Говоря о некоторой условности в оценке таксономических категорий, Э. Майр (1944, 1947) поясняет свою мысль следующими двумя примерами. Если бы итерозавры жили в настоящее время и были так же богаты видами, как птицы, то их, вероятно, оценили бы как особый класс, а не как один из отрядов рептилий. В равной мере если бы птицы вымерли в стадии *Archeopteryx*, то последний мог бы занять место среди рептилий в качестве уклоняющегося отряда. Высказанная этим автором мысль справедлива и в отношении более низких таксономических категорий. Если бы, например, из числа известных в настоящее время медликоптид были найдены только древнейшие роды *Prouddenites* и *Daixites*, то вряд ли они были бы выделены в качестве особого семейства; в лучшем случае их рассматривали бы как подсемейство проноритид. Наличие высших медликоптид по-иному определяет систематическое положение и двух названных родов. Значит, хотя всякая таксономическая категория как определенный этап эволюции есть реальность, наша оценка ее положения среди других категорий может зависеть от указанных выше обстоятельств.

Но отсюда вовсе не следует, что систематик должен мириться с отмеченной Майром условностью в оценке таксономических категорий; наоборот, он должен стремиться к преодолению этой условности. Объем какой-либо группы вовсе не определяет ранга соответствующей категории, — значение имеет только характер изменений и степень расхождения признаков анцестральной и вновь возникшей группы, какова бы ни была по объему эта последняя. Именно поэтому, несмотря на малочисленность его представителей, мы выделяем подотряд *Praeglyphioceratina*, который, по нашему представлению, не получил развития вследствие конкуренции более адаптивного подотряда *Goniatitina*.

Заключив рассмотрение проблемы перехода в систематику, мы можем сказать, что скачковые изменения существуют, встречаются довольно часто и играют весьма существенную роль в эволюции органического мира. Подтверждая наличие таких изменений, мы, вместе с тем, никоим образом не отрицаем существования так называемых «печувствительных переходов». Наоборот, палеонтологические факты свидетельствуют о том, что это не изменения двух типов, как склонны думать некоторые ученые, не макро- и микроэволюция Гольдшмидта, не мутации и специации Осборна, а лишь различное выражение одного и того же, единого процесса формообразования. Характер наследственного изменения зависит от силы воздействия внешних факторов, от темпа и глубины вызванного ими изменения наследственности.

Для правильного понимания хода эволюции надо брать не последовательность взрослых организмов, а последовательность онтогенезов, понимая под онтогенезом всю совокупность стадий от яйцеклетки до смерти. Наследственные изменения могут возникать на любой стадии индивидуального развития, причем конечный результат наследственного изменения (если оно распространяется до взрослого состояния) зависит от времени первого появления признака. Этот важный вывод находит полное подтверждение в палеонтологических фактах, которые убедительно доказывают существование различных типов перехода в потоке связанных между собой онтогенезов.

1. Изменения, возникающие на поздних стадиях онтогенеза, вызывают слабые преобразования взрослого организма. В этом случае более или менее тонкие переходы наблюдаются как в онтогенезе, так и в филогенезе.

2. Изменения, возникающие на промежуточных стадиях онтогенеза, вызывают более резкие преобразования взрослого организма, причем их проявление будет, как правило, тем больше, чем раньше возникло изменение. В этом случае при полной постепенности переходов в онтогенезе будут наблюдаться перерывы (скачки) в филогенезе. Исключение составляет своеобразный, но весьма редкий тип онтогенеза, при котором изменение, возникшее на одной из ранних стадий развития, не распространяется до взрослого состояния. При таком онтогенезе взрослые формы будут либо сходны, либо связаны тонкими переходами.

3. Изменения, возникающие в самом начале онтогенеза органа (случай архаллакенса), вызывают самые резкие преобразования взрослого организма. В этом случае могут возникать большие перерывы постепенности в филогенезе и даже, как исключение, в онтогенезе (например, появление климений).

Итак, эволюция органического мира есть процесс безусловно непрерывный, потому что он представляет поток связанных между собой онтогенезов; это процесс постепенный, потому что каждая новая стадия онтогенеза связана незаметными переходами с предыдущей; в то же время это процесс прерывистый, потому что в зависимости от способа осуществления новых качеств взрослые предки и потомки более или менее, иногда очень резко, расходятся в своих признаках. В этом и проявляется единство прерывности и непрерывности.

## ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКИ

Филогения и систематика — это два особых, но взаимно проникающих направления познания органического мира. Поэтому принципы филогенетических и систематических исследований одни и те же, хотя и направлены к решению разных задач: в первом случае мы пользуемся ими, чтобы познать реальную последовательность и взаимосвязь органических форм, во втором случае — чтобы выделить реальные этапы этой последовательности в качестве соподчиненных таксономических категорий.

Большой заслугой Э. Геккеля (Haeckel, 1894) было то, что он указал главные источники филогении: палеонтологические, онтогенетические и морфологические (или сравнительно-анатомические) свидетельства, которые порознь несовершенны и полны пробелов, но совместно дают достаточно материала для построения генеалогии изучаемых групп. Введенная Геккелем методика работы, известная в зоологии под названием «принципа тройного параллелизма», получила высокую оценку со стороны Дарвина и многих других биологов-эволюционистов; она сохраняет свое значение до настоящего времени, хотя не может считаться исчерпывающей и требует значительных дополнений и уточнений. Г. Карни (Karny, 1925) в большой сводке по этому вопросу выделяет следующие методы филогенетического исследования: 1) палеонтологический, 2) биогеографический, 3) онтогенетический, 4) морфологический, 5) этологический 6) тератологический, 7) экспериментальный и 8) химико-серологический. Несколько ниже мы специально уделим внимание принципам филогении и систематики применительно к палеонтологическому материалу.

Филогенезы, как фактическое развитие органических групп, всегда конкретны. Иное дело филогения, т. е., по определению Геккеля, наука, в задачу которой входит знание фактов исторического развития этих групп и философское познание их причин. Филогения может быть более или менее конкретной, она может более или менее правильно отражать историю органических групп. Конкретность филогении, а, следовательно, и правильность системы зависят от суммы известных фактов и от метода их обработки. Палеонтологические факты неполноценны по условиям сохранности материала и неполны, благодаря пробелам в палеонтологической летописи. По мере развертывания новых полевых исследований появляется дополнительный материал, иногда совершенно неожиданный, который заставляет в какой-то степени перестраивать и видоизменять прежние филогенетические схемы.

Но одни факты еще далеко не обеспечивают правильного решения вопроса, — необходим, кроме того, такой методический подход, который создавал бы оптимальные условия для интерпретации фактов. Ни один из принципов, которые мы разбираем ниже, не дает возможности точно восстановить исторический ход событий, хотя в отдельных случаях каждый позволяет сделать ценные выводы. Дальнейший успех работы во многом зависит от наиболее полного, комплексного применения

этих принципов. Только при соблюдении этого условия можно перейти от искусственных морфологических рядов к восстановлению истинных генетических взаимоотношений предков — потомков и от искусственных и типологических классификаций к построению филогенетической системы отдельных групп и органического мира в целом.

Применение правильной методики работы не снимает тех трудностей, с которыми палеонтолог постоянно встречается и которые во многом зависят от специфики самого материала. Однако требование всестороннего изучения ископаемых организмов на основе тех принципов, которые кратко будут рассмотрены дальше, создает предпосылки для преодоления этих трудностей.

### ХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ ПРИНЦИП

Окаменелые остатки организмов, встречающиеся в пластах земной коры, представляют собой подлинны е документы эволюции органического мира, расположенные в хронологической последовательности. Эти документы имеют несколько различное значение для палеонтолога и палеонтолога. В первом случае они служат подсобным материалом для выяснения истории развития современных животных, во втором — сами являются предметом детальных и разносторонних исследований. Палеонтологу нередко приходится восстанавливать филогению групп, некогда процветавших, но затем полностью вымерших и не имеющих представителей в современном органическом мире. Здесь принцип тройного параллелизма (палеонтология, эмбриология, сравнительная анатомия) нарушается, но зато важнейшее значение приобретает хронология — возможность установления действительной последовательности ископаемых форм во времени. Наблюдаемое взаимное расположение органических остатков в пластах земной коры (при отсутствии перетолжения) точно отражает их подлинную хронологическую последовательность. Но если мы переходим к филогенетическому развитию групп, то вопрос осложняется двумя обстоятельствами: во-первых, длительным существованием возможных исходных (предковых) форм и, во-вторых, недостаточной полнотой палеонтологической летописи. По мере накопления новых материалов наши представления о хронологии различных групп, точнее, о длительности существования отдельных представителей могут заметно изменяться. Однако при любых условиях на каждом этапе исследования правильность филогенетических и систематических построений в значительной мере зависит от точности и детальности стратиграфических наблюдений.

Хронологический принцип больше чем какой-либо другой говорит о тесной связи палеонтологии и геологии. Источник фактического материала этих наук один и тот же — земная кора. И палеонтология и геология, как науки исторические, в равной степени заинтересованы в решении вопроса времени, геохронологии. Данные филогении и стратиграфии приходят здесь в теснейшую взаимосвязь, потому что решение этого основного, координирующего вопроса возможно только на основе их синтеза и взаимопроверки.

Опираясь только на палеонтологические факты или на недоброкачественные стратиграфические обоснования, можно прийти (и действительно, даже крупные специалисты нередко приходили) к весьма ошибочным выводам. Классические примеры этого мы находим в истории изучения верхнепалеозойской фауны Урала и плиоценовой фауны Кавказа. На Урале Ф. Н. Чернышев детально изучил «верхнекаменноугольные» брахиоподы, посвятил им большую монографию, расчленил соответствующие отложения на ряд горизонтов, создал своего рода стратиграфический эталон. И все-таки последующие работы доказали, что «верхнекаменноугольная» фауна Чернышева в своей основной и преобладающей массе является

нижнепермской. На Кавказе Н. И. Андрусов, открывший в 1887 г. своеобразную акчагыльскую фауну, на основе внешнего сходства некоторых сарматских и вновь установленных им видов пришел к выводу и в течение многих лет доказывал, что акчагыльские слои синхроничны мэотическому ярусу. Только в 1912 г. он убедился в том, что акчагыльская фауна не древнее понтической, а моложе ее. Таким образом, одну и ту же фауну весьма авторитетный и талантливый ученый мог оценить сперва как верхнемиоценовую, а затем как верхнеплиоценовую, — для третичного времени расхождение огромное. В обоих случаях допущенные ошибки были исправлены на основе детальных стратиграфических наблюдений.

Как это ни странно, исследователи при построении филогенетических схем иногда не учитывают хронологическую последовательность изучаемых форм, основывая свои выводы только на их морфологии. В качестве иллюстрации можно привести следующий характерный пример. А. А. Чернов (1907) разделил артинский ярус на три зоны в соответствии с построенным им филогенетическим рядом *Pronorites praepermicus* → *Parapronorites permicus* → *Parapronorites tenuis*, в основу которого была положена степень вторичной зазубренности первой лопасти. Указанный исследователь предполагал, что во времени сложность лопастной линии, в частности количество вторичных зубчиков, нарастает. С морфологической точки зрения все было сделано как будто бы правильно; однако значительно позднее, в результате детальных стратиграфических наблюдений, было доказано, что зона *tenuis* расположена не выше, как предполагал Чернов, а ниже зоны *permicus*. В результате для всех стало ясно, что и филогения группы и стратиграфия соответствующих отложений были поняты неверно. Эта поучительная ошибка произошла потому, что филогенетические построения были оторваны от стратиграфии. Теоретически построенный ряд форм не отвечал истинному их отношению, так как в пермском море Уральской геосинклинали проноритиды развивались не от простого к сложному, а от сложного к простому.

Пользуясь только морфологическими данными, многие палеонтологи долгое время считали, что семейство *Medlicottiidae* берет начало от рода *Sicanites*, хотя это не увязывалось со стратиграфическими данными. А. П. Карпинский (1890) предполагал развитие этого семейства в направлении *Pronorites* → *Sicanites* → (*Promedlicottia*) → *Medlicottia*; Пламмер и Скотт (Plummer and Scott, 1937) строили филогенетический ряд *Sicanites* → *Prpcinacoceras* → *Artinskia* → *Episageceras*. Насколько представления о роли *Sicanites* не соответствовали хронологическому принципу, видно из того, что по современным данным этот род связан с верхнепермскими отложениями, тогда как высшие медликоттииды (*Artinskia*) появились в верхнекаменноугольное (оренбургское) время, а простейшие медликоттииды (*Prouddenites*) — даже в среднекаменноугольное время. Точно так же обстояло дело с другим пермским родом; несмотря на то, что *Sundaites* известен только в верхнепермских слоях, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1934б) упоминает о нем как об одном из возможных предков семейства *Medlicottiidae*.

Таких примеров можно было бы привести много. Исторический опыт убедительно показывает, что морфологические ряды, хотя бы и очень стройные, далеко не всегда правильно отражают действительный ход филогенеза. Пути развития органических групп гораздо сложнее, чем это кажется при существующих материалах. Поэтому, чтобы не ошибиться в выводах, чтобы от морфологических рядов перейти к генетическим рядам, нужно всегда стремиться к максимально точной увязке данных морфологии и геохронологии.

Но здесь для большей ясности вопроса нужно сделать оговорку, вытекающую из неполноты наших сведений относительно стратиграфического



распространения разных групп. Иногда, хотя и редко, под давлением морфологических фактов приходится идти на построения, не согласующиеся с данными хронологии, в надежде на то, что дальнейшие исследования позволят преодолеть такое несоответствие. Типичным примером такого вынужденного нарушения хронологического принципа может быть вопрос о происхождении аммоидей. Хотя древнейшие аммоидеи встречены несколько ниже *Lobobacrites*, все-таки именно его приходится считать предковым родом, потому что другие построения встречают еще больше возражений.

Не менее важен хронологический принцип и в случае выделения таксономических категорий. Формы сходные, но встречающиеся на разных стратиграфических уровнях, должны быть исследованы особенно внимательно и разносторонне. Представители рода *Marathonites* из верхнего карбона и нижней перми, внешне очень похожие, оказались совершенно различными по строению внутренней части перегородки. Дорсальная лопасть в первом случае очень широкая и резко трехраздельная, а во втором — узкая, иногда копьевидная. Поэтому нижнепермские формы были выделены в качестве особого подрода *Almites*. Недоучет всей важности хронологического принципа может приводить иногда к большим ошибкам. В качестве примера можно сослаться на пермский том «Атласа руководящих форм ископаемых фаун СССР» (1939). В этом издании, рассчитанном на широкое практическое использование, в качестве пермских описаны три каменноугольных рода — *Pronorites*, *Paralegoceras* и *Vidrioceras*, типичных соответственно для нижнего, среднего и верхнего карбона. Отсюда видно, что пренебрежение геохронологическими данными или недоучет их значения могут не только отрицательно влиять на теоретические выводы, относящиеся к самой палеонтологии, но и неправильно ориентировать геологов-стратиграфов в их практической работе.

Все рассмотренные выше примеры показывают, как важно и необходимо опираться на хронологию при любых палеонтологических исследованиях. В решении вопроса времени, как и многих других вопросов, палеонтология и геология находятся в тесной связи и не могут существовать и развиваться раздельно. Изучая филогенетическую последовательность организмов, палеонтология дает такую же основу для хронологии, какую дает геология, изучая последовательность напластований, в которых сохранились остатки живших когда-то организмов. Только в результате взаимосвязи и взаимопроверки тех и других данных можно сделать правильные выводы относительно исторического процесса — как геологического, так и биологического. В этом огромный смысл хронологического принципа.

## ПРИНЦИП ГОМОЛОГИЙ

Сравнительно-морфологические наблюдения являются самой главной частью обычной палеонтологической работы. Путем изучения сходств и различий решаются вопросы систематики. Реже на той же основе пытаются делать филогенетические выводы, часто не обращая внимания на внутреннюю сущность сходств. Уже Ламарк указывал, что одно сходство может происходить из общности происхождения, а другое — из аналогичной приспособляемости. Так возникло введенное впервые Оузом представление о гомологичных (по Ланкэстеру гомогенетичных) и аналогичных органах. Значение такого разграничения для филогении было указано Э. Геккелем (Haeckel, 1894, стр. 10), который писал: «Истинно гомологичные органы... одновременно и гомофилетичны, т. е. должны быть объяснены общностью происхождения; поэтому только они имеют непосредственное значение в филогенетическом отношении. С дру-

гой стороны, основываясь на аналоги и органов, нельзя сделать никаких выводов или только весьма ограниченные относительно происхождения соответствующих форм». Отсюда видно, как осторожно надо подходить к толкованию сходств и различий. Формы, внешне весьма сходные, могут сказаться генетически далекими, если одни и те же или близкие особенности организации возникли у них независимо (параллельно или конвергентно). Можно сказать, что после Оуэна идея гомологии и вытекающие из нее доказательства стали основными в филогении и систематике.

Надо, однако, помнить, что понятие гомологии не является простым, и пользоваться им надо умело, чтобы не прийти к ложным выводам. Наибольшее значение для палеонтолога имеет прямая гомология, т. е. гомология одного филогенетического ряда, которая вслед за Геккелем может быть названа также гомофилией. Классическим примером прямой гомологии может служить преемственное родство таких внешне весьма различных структур, как вентральная часть первой умбональной лопасти рода *Pronorites* или *Megapronorites* и постепенно усложняющийся комплекс адвентивных лопастей родов *Uddenites*, *Artinskia*, *Medlicottia* и *Eumedlicottia* (рис. 24). Прямая гомология нередко относится к структурам, которые сами по себе не говорят о филогенетическом единстве организмов. Так, например, сравнение лопастных линий *Megapronorites* (рис. 24, а) и *Medlicottia* (рис. 24, d) не дает убеждения в прямом родстве этих родов. Прямая гомология лопастей, выделенных черным цветом, не является очевидной с первого взгляда. Общность их происхождения может быть доказана только в результате изучения последовательности взрослых форм или путем онтогенетических исследований.

На рис. 22 уже было показано, как протекает развитие лопастной линии у *Artinskia nalivkini* Ruzh. Легко заметить, что линии *b* и *c* этого рисунка отвечают стадиям юных *Pronorites* или *Megapronorites*, а линии *d* и *e* — стадиям *Uddenites*. Таким образом, прямая филогенетическая связь родов *Megapronorites*, *Uddenites* и *Artinskia* становится доказанной; связь *Artinskia*, *Medlicottia* и *Eumedlicottia* и без того не вызывает сомнений. Вместе с тем становится очевидной прямая гомология лопастей, выделенных на рис. 24 черным цветом. Более того, в результате такого исследования можно сделать следующий вывод:

- 1) внутренняя ветвь первой умбональной лопасти *Megapronorites* гомологична первой основной лопасти ( $U_1$ ) *Artinskia* и *Medlicottia*;
- 2) внешняя ветвь первой умбональной лопасти *Megapronorites* гомологична всем адвентивным лопастям *Artinskia*, *Medlicottia* и *Eumedlicottia*.

Кроме прямой гомологии, следует различать еще косвенную, или параллельную, гомологию, которая имеет место в тех случаях, когда на основе прямо гомологичных органов возникают сходные структуры в параллельных филогенетических рядах. Хаббс (Hubbs, 1944) предлагает называть эти гомологии «независимыми». Однако этот термин не кажется нам удачным, потому что косвенная зависимость подобных структур от единого наследственного начала не вызывает сомнения; в случае полной независимости двух сходных структур мы имели бы не гомологию, а аналогию. Прекрасным примером параллельной гомологии может служить развитие первой боковой лопасти у представителей таких семейств аммоноидей, как *Shumarditidae*, *Marathonitidae*, *Vidrioceratidae* и *Poranoceratidae* (Руженцев, 1940а). Сравним для примера первое и третье семейства (рис. 25, 26). Ход онтогенетического развития лопастной линии у родов *Shumardites* и *Vidrioceras* уже был показан на рис. 5 и 7. Первичная боковая лопасть  $L$  путем трехчленного деления превращается у них в три вполне самостоятельные лопасти  $L_2L_1L_2$ . Возникшая таким образом третья боковая лопасть в ходе филогенетического развития испытывает

дальнейшие превращения. В семействе Shumarditidae (рис. 25) из нее образуются две многолепестные лопасти, в семействе Vidrioceratidae (рис. 26) — восемь более простых элементов. Лопасти, выделенные на рисунках черным цветом, в каждом семействе прямо гомологичны, т. е.

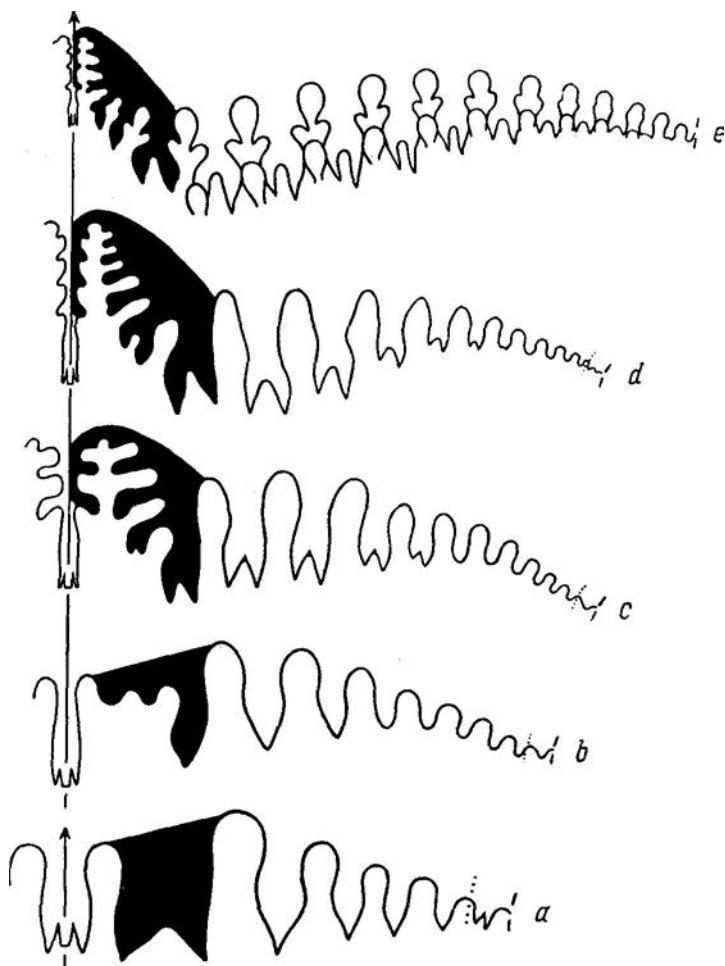


Рис. 24. Лопастные линии некоторых представителей семейств Pronoritidae (a) и Medlicottiidae (b — e); черным цветом выделена генетическая первая умбоанальная лопасть U и ее производные:

a — *Megapronorites sakmarensis* Ruzh.; намюрский ярус; b — *Uddenites convexus* Ruzh.; жигулевский ярус (a, b — по Руженцеву, 1949a); c — *Artinskia naliokini* Ruzh.; сакмарский ярус (по Руженцеву, 1952a); d — *Medlicottia intermedia* Ruzh.; артинский ярус (по Руженцеву, 1949a); e — *Eumedlicottia primas* (Waag.); татарский ярус, Джульфа (ориг.)

в семействе Shumarditidae третья боковая лопасть начальной стадии филогенеза (рис. 25, a) гомологична третьей и четвертой боковым лопастям конечной стадии филогенеза (рис. 25, f), а в семействе Vidrioceratidae та же лопасть (рис. 26, a) гомологична восьми лопастям конечной стадии филогенеза, от третьей до десятой (рис. 26, f). Если же мы будем сравнивать эти семейства между собой, то встретимся с косвенной гомологией; так, например, две лопасти на рис. 25, f косвенно гомологичны восьми лопастям на рис. 26, f.

Косвенная гомология нередко относится к структурам, внешне весьма сходным, вследствие чего может создавать большие трудности при решении филогенетических и систематических вопросов. Косвенная гомология

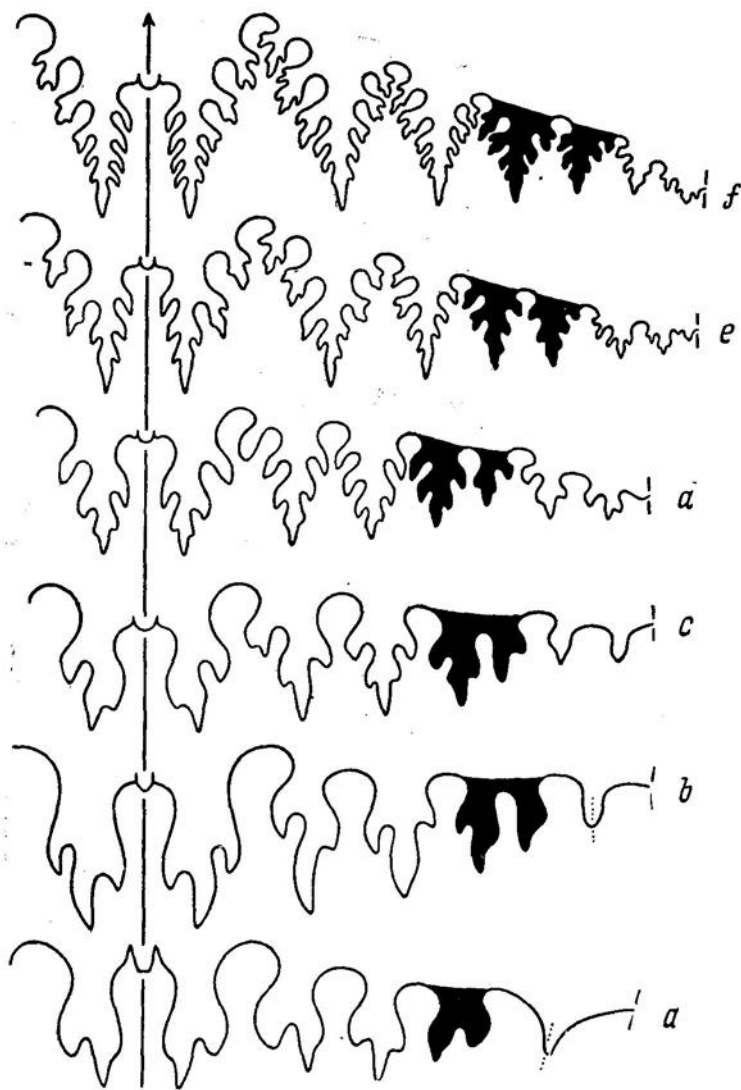


Рис. 25. Филогенетический ряд, составленный из некоторых представителей семейства Shumarditidae; черным цветом выделена лопасть  $L_2$  и ее производные:

*a* — *Shumardites confessus* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950); *b* — *Sh. bakeri* (P. et S.); асельский ярус (по Пламмеру и Скотту, 1937); *c* — *Properrinites boesei* (P. et S.); сакмарский ярус; *d* — *Melaperrinites cumminsii vicinus* (M. et F.); артинский ярус; *e* — *Perrinites hilli hilli* (Smith); артинский ярус; *f* — *P. hilli multisectus* M. et F.; артинский ярус (*c* — *f* — по Миллеру и Фэрнису, 1940а).

может вести систематику ложным путем полифилии к антинаучной горизонтальной классификации.

В отличие от гомологии аналогии ей называется внешнее, функциональное сходство структур, не связанных ни прямо, ни косвенно с одним исходным органом. В некоторых случаях аналогичные органы имеют

совершенно независимое происхождение, как, например, крыло птицы и насекомого. В других — они могут возникать от разных частей косвенно гомологичных органов, примером чему может быть развитие первой боковой лопасти у представителей семейств Agathiceratidae и Adrianitidae.

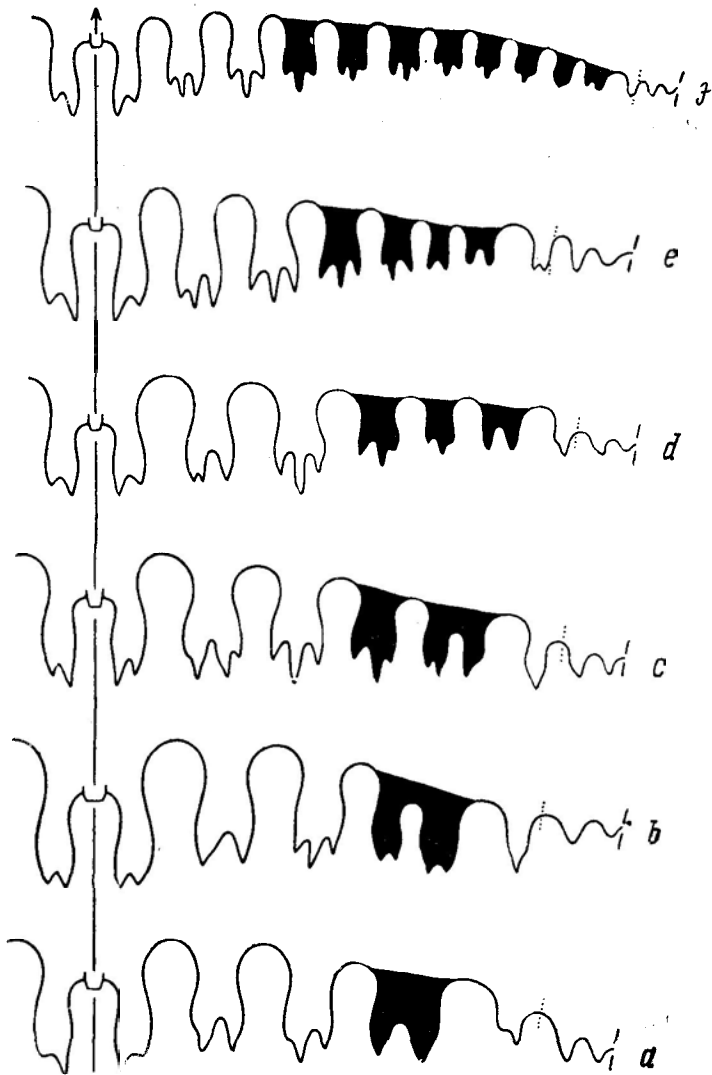


Рис. 26. Филогенетический ряд, составленный из некоторых представителей семейства Vidrioceratidae; черным цветом выделена лопасть  $L_2$  и ее производные:

*a* — *Vidrioceras borissiakii* Ruzh.; оренбургский ярус; *b* — *Prostacheoceras juresanense* (Max.); ассельский ярус; *c* — *Waagenina dieneri* (Smith); ассельский ярус; *d* — *W. subinterrupta* (Krot.); артинский ярус (*a* — *d* — по Руженцеву, 1950); *e* — *Stacheoceras hanieli* (Schind.); артинский ярус; *f* — *S. schindewolfi* (Gerth); казанский ярус (*e*, *f* — по Ганиэлю, 1915).

Онтогенетическое исследование родов *Agathiceras* и *Crimites* (рис. 27, 28), которые многими авторами объединялись в один род, вследствие большого сходства их лопастных линий, показало, что в действительности между

ними нет ничего общего. В самом деле, у *Agathiceras* (рис. 27) первичная боковая лопасть L превращается в три самостоятельные лопасти L<sub>2</sub> L<sub>1</sub> L<sub>2</sub>. У *Crimites* (рис. 28), так же как и у других представителей семейства *Adrianitidae*, первичная боковая лопасть на протяжении всей жизни остается единой и нерасчлененной; новые лопасти зарождаются в области умбо и затем смещаются на боковые стороны. Следовательно, первая боковая лопасть *Crimites* гомологична трем боковым лопастям *Agathiceras*, по

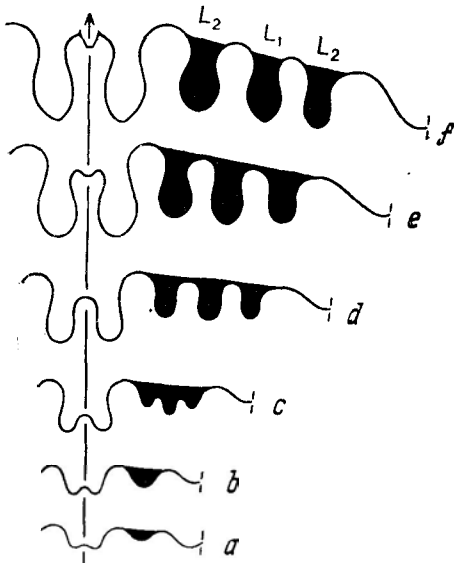


Рис. 27. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Agathiceras uralicum* (Карп.) (увеличение от 37,5 до 3,75); черным цветом показано развитие первичной наружной боковой лопасти; орсбургский ярус (по Руженцеву, 1953).

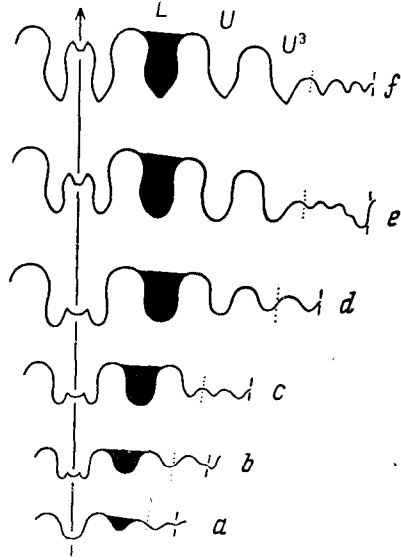


Рис. 28. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Crimites subkrotowi* Ruzh. (увеличение от 33,5 до 3,4); черным цветом показано развитие первичной наружной боковой лопасти; артинский ярус (по Руженцеву, 1953).

первая боковая лопасть *Agathiceras* только аналогична одноименной, почти не отличимой по форме лопасти *Crimites*. Типы онтогенеза лопастных линий этих внешне очень сходных родов настолько различны, что можно говорить об их принадлежности не только к разным семействам, но и к разным подсемействам.

Хорошим примером аналогии может служить развитие некоторых кораллов. В разные периоды палеозоя генетически независимо друг от друга возникли так называемые каниноидные кораллы с редуцированными септами и хорошо развитыми днищами во взрослом состоянии. Весьма сходные, почти неотличимые структуры возникали путем совершенно различных онтогенетических изменений: у верхнесилурийских и турпейских каниноидных кораллов — путем укорочения септ и появления пузырчатой ткани, у визейских каниноидных кораллов — путем исчезновения осевой колонны, затем столбика и появления простых днищ. К числу аналогичных изменений необходимо отнести и независимое в разных родах девонских кораллов появление крышечек — типичного, бросающегося в глаза признака. Подобные изменения создают, как известно, большие трудности для систематики и нередко ведут его по пути ложных, типологических построений.

Отсюда ясны те затруднения, которые должен предвидеть каждый палеонтолог, анализируя сходства и различия. Вульгарный подход, ставящий

знак равенства между сходством и родством, может вести к большим ошибкам. Реальное родство, к познанию которого должен стремиться исследователь, бывает выражено не только сходством, но и различием. Поэтому изучение гомологий и аналогий является необходимым условием филогенетических и систематических исследований, важнейшей предпосылкой достижения правильных результатов в работе. Прямые гомологии, или гомофилии, свидетельствуют о непосредственном родстве форм; только они могут быть положены в основу построения конкретных филогенетических рядов. Параллельные гомологии, создающие так называемые гомологичные ряды, могут указывать только на более или менее далекое родство форм. На них основаны многие морфологические ряды, которые ошибочно трактуются как филогенетические. При правильной оценке признаков параллельные гомологии ведут к построению филогенетических разветвлений и к разукрупнению гетерогенных таксономических категорий. Наконец, аналогии, создающие явление конвергенции, вовсе не говорят о родстве форм. Роль аналогичных признаков при сравнении разных таксономических групп исключительно отрицательная, — они вуалируют истинную картину филогенетических взаимоотношений.

## ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПРИНЦИП

С давних пор существовали большие разногласия по вопросу о значении онтогенетических наблюдений для восстановления филогении. Э. Геккель считал, что онтогенез имеет для филогении величайшее значение, потому что между ними существует прямая причинная зависимость. А. Н. Северцов, расчленив вопрос, пришел к выводу, что при анаболии онтогенетический принцип применим полностью, при девиации — частично и при архаллаксии — не применим вовсе. Это, конечно, правильно, хотя большого ограничения отсюда не проистекает, так как архаллаксии в чистом виде встречаются, вероятно, необычайно редко (если вообще встречаются), а девиации сохраняют все же достаточно признаков для сравнительного изучения. Что касается противников онтогенетического принципа, то их выводы основаны на незнании или непонимании вопроса.

Начало практического применения онтогенетического принципа при исследовании палеонтологических остатков было положено у нас А. П. Карпинским (1890); его работы в этой области заслуженно считаются классическими. В своей последней палеонтологической работе Карпинский (1928, стр. 13) еще раз высказался по этому вопросу: «Плодотворность Müller-Naeskel'евского биогенетического принципа, как это особенно выяснилось относительно пролеканитид, проявляется при этом, можно сказать, с полной ясностью. И тем нагляднее является связь онтогенеза и филогении, что исследование относится к стадиям очень ранним, постэмбриональным... И мне кажется, что онтогенетические и филогенетические отношения наиболее детально изученных мною пролеканитид могут сами служить хорошим примером подтверждения правильности биогенетического принципа. Они не противоречат законам Бэра и выводам акад. Северцова». Исследования различных групп верхнепалеозойских аммоноидей (Руженцев, 1939 в, 1940 а, 1949 а, 1950, 1951 а, 1952 а, 1956 а) и других ископаемых, проведенные в Палеонтологическом институте, доказали еще раз, что онтогенез может быть главнейшей основой при восстановлении филогении.

Таким образом, мы видим, что крупнейшее теоретическое обобщение, сложившееся в результате успехов палеонтологии и эмбриологии в первой

половине XIX в. и получившее от Геккеля название «биогенетического закона», нашло глубокое признание и практическое применение в нашей стране. Русские ученые (А. Н. Сиверцов и другие) внесли огромный вклад в дело всестороннего развития этой проблемы. Русские палеонтологи, учитывая ее истинность и взаимную обусловленность филогенеза и онтогенеза, решили много неясных вопросов в филогенетической систематике.

Вместе с тем надо указать, что о точечный принцип, без проверки по другим линиям, может повести к ложным заключениям. На рис. 29 показан замечательный морфологический ряд, составленный из некоторых представителей двух семейств — Pronoritidae и Medicottiidae (для простоты взяты только вентральная и первая умбональная лопасти). Этот ряд не отражает истинных филогенетических связей или, говоря иначе, отражает их частично, в некоторых местах ряда. В действительности названные семейства представляют сложно разветвленную филогенетическую систему (Руженцев, 1953 а). Подобные ряды, понимаемые, однако, как филогенетические, нередко строились и строятся палеонтологами; они способствовали возникновению ортогенетических представлений. Основываясь только на онтогенезе, было бы почти невозможно преодолеть искусственность указанного морфологического ряда. Поэтому необходимо пользоваться комплексом принципов, о чем уже было сказано выше. Учитывая только онтогенез, исследователь должен был бы прийти к заключению, что роды *Propinacoceras* и *Akmilleria* (рис. 29, *h* и 29, *i*) являются прямыми предками *Artinskia* (рис. 29, *k*). Между тем *Propinacoceras* встречается в артинских отложениях, *Akmilleria* — в сакмарских, а древнейшая *Artinskia* — в оренбургском ярусе верхнего карбона. Здесь хронологический принцип приобретает все свое значение.

Иное отношение к онтогенетическому принципу наблюдается у некоторых зарубежных авторов. Надо сказать, что и в прошлом столетии, когда

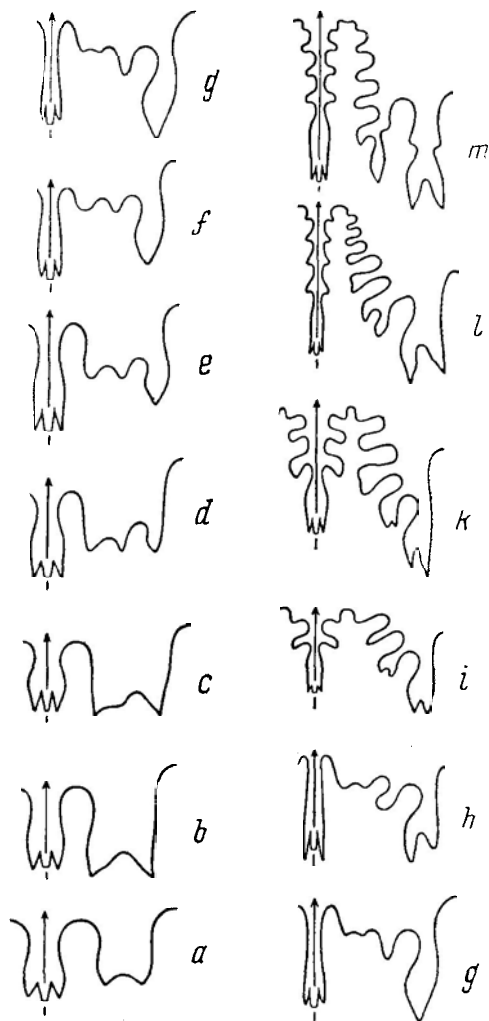


Рис. 29. Морфологический ряд, составленный из некоторых представителей семейств Pronoritidae (*a* — *c*) и Medicottiidae (*d* — *m*) (по Руженцеву, 1953):

*a* — *Pronorites cyclotobus* (Phil.); визейский ярус; *b* — *Megapronorites sakmarensis* Ruzh.; намюрский ярус; *c* — *Uralopronorites mirus* Libr.; намюрский ярус; *d* — *Prouddenites primus* Miller; жигулевский ярус; *e* — *Uddenites sakmarensis* Ruzh.; жигулевский ярус; *f* — *U. convexus* Ruzh.; жигулевский ярус; *g* — *Uddenoceras orenburgensis* (Ruzh.); оренбургский ярус; *h* — *Propinacoceras aktubense* Ruzh.; артинский ярус; *i* — *Akmilleria huacoensis* (M. et F.); сакмарский ярус; *k* — *Artinskia nalikini* Ruzh.; сакмарский ярус; *l* — *Medlicottia intermedia* Ruzh.; артинский ярус; *m* — *Eumedicottia burchardti* (Böse); казанский ярус.



внимание к биогенетическому закону было повсеместно большим, ученые не всегда находили верный путь для практического применения нового принципа работы. В качестве примера можно сослаться на известных американских палеонтологов А. Хайэтта и Дж. П. Смита — ревностных сторонников онто-филогенетического направления в палеонтологии, заявлявших (Смит), что палеонтология должна быть синонимом филогении. В практической работе к решению филогенетических вопросов они подходили слишком ортодоксально и упрощенно, предполагая, что каждая онтогенетическая стадия представляет собой какой-нибудь вымерший предковый род. Следуя по такому пути, Смит брал на себя смелость указывать ряд конкретных предковых родов на основании изучения онтогенеза одного вида. Так, например, в развитии мелового аммопита *Schloenbachia* он выделял (Smith, 1899) родовые стадии *Anarcestes*, *Parodoceras* и *Prionoceras* из девона, *Glyphioceras*, *Gastrioceras* и *Paralegoceras* из карбона, *Styrites* и *Parastyrites* из триаса. Такой метод работы должен был вести только к дискредитации онтогенетического принципа. В более поздней своей статье Смит (1929) опубликовал результаты исследования верхнекаменноугольного рода *Marathonites*, указав, что этот род проходит последовательно стадии *Gastrioceras*, *Adrianites* и *Shumardites*. Наши исследования показали, что ни один из названных родов не является родоначальником *Marathonites*; что же касается *Adrianites*, то он появился только в пермских слоях и уже по своему стратиграфическому положению не мог быть предком *Marathonites*. Отсюда мы видим, что выводы Смита, несмотря на всю приверженность автора к онтогенетическому методу исследования, во многом были неправильными.

Некоторые современные зарубежные исследователи пошли по пути полного отрицания онтогенетического принципа. Так, например, английский палеонтолог Л. Спэт (Spath, 1933), правильно критикуя Хайэтта и Смита за то, что они перешагнули границу разумной оценки фактов при распознавании определенных стадий в развитии аммоидей, сам пришел к полному отрицанию биогенетического закона и практического значения онтогенетических показателей. Такой вывод типичен и для некоторых других палеонтологов. Не умея найти правильную методику работы, отличить морфологическое сходство от генетического единства, не понимая того, что все явления природы нужно рассматривать во взаимосвязи, они приходят к отрицанию крупнейшего обобщения в биологии.

Отвергая упрощенный подход к данным онтогенетических наблюдений, мы утверждаем со всей категоричностью, что онтогенетический принцип был и всегда будет надежной основой правильного решения вопросов филогении и систематики. Только видовая характеристика может быть дана, с большей или меньшей законченностью, по строению взрослого организма; однако и в этом случае онтогенез позволяет избежать ошибок, связанных с отношением молодых особей определенного вида к какому-то другому виду или даже роду. Но как только мы переходим к разграничению родов и все более высоких таксономических категорий, онтогенетические показатели приобретают исключительно важное значение.

Тесное взаимодействие, всегда существовавшее между онтогенезом и филогенезом, приводило к тому, что в любой группе организмов, если порядок рекапитуляции был прямым, онтогенетическая последовательность признаков отвечала филогенетической последовательности. Поэтому, изучая все более ранние стадии индивидуального развития, мы получаем более или менее определенные указания на некоторые отличительные черты все более древних предков. Отсюда правило: чем более разошлись в филогенезе две органические формы, тем глубже в онтогенез нужно погрузиться, чтобы найти между ними сходство.

Опыт филогении и систематики палеозойских амmonoидей приводит нас к следующим выводам. Признаки разных онтогенетических стадий неравноценны при выделении таксономических категорий различных рангов и не могут заменять друг друга при построении системы. В ранней стадии (первые камеры и перегородки) большие группы амmonoидей настолько сходны между собой, что исследователь не только не в состоянии определить видовую принадлежность их представителей, но часто не может назвать даже семейство, к которому они должны быть отнесены. Однако сходство организации на этих самых ранних стадиях онтогенеза раковины указывает ему, конечно, с проверкой по более поздним стадиям развития, на генетические взаимоотношения высоких таксономических категорий — надсемейств, подотрядов и отрядов. Позднее формируются признаки семейства, но и теперь исследователь не в состоянии, как правило, определить видовую, а иногда и родовую принадлежность особи. Это не значит, конечно, что признаки вида или рода в это время еще не заложены в организации животного. Они заложены, но настолько неясны и в такой степени подчинены общим признакам всей филогенетической серии, что пока не могут быть поняты со всей определенностью.

Позднее возникают определенные признаки рода и вида, причем последние формируются в полной мере нередко очень поздно в развитии раковины. На этой стадии видовые, весьма специализированные особенности заглушают черты организации, общие для всего семейства или более крупной категории. Разве можно, например, по лопастным линиям взрослого *Vidrioceras* (рис. 7, g) и взрослого *Timorites* (рис. 12, d) решить, что эти формы принадлежат к единой филогенетической серии. Именно поэтому подразделение амmonoидей на роды и семейства, сделанное на основании сравнения взрослых форм, без учета их онтогенеза, привело к такому большому количеству в корне неправильных или неточных построений. Выделить генетически обоснованные крупные таксономические группы только по признакам взрослых животных далеко не всегда возможно, так же как невозможно дать характеристику вида только на основании эмбриональных или личиночных особенностей. Было бы неправильно делать отсюда вывод, что признаки разных таксономических категорий существуют в разрыве между собой или имеют разное наследственное происхождение, как думали некоторые исследователи. Наоборот, признаки рекапитулированные, т. е. воспринятые в сжатом виде от длинного ряда предков, сочетаются в онтогенезе с признаками новыми, возникающими в процессе приспособления конечных ветвей к изменяющимся условиям жизни. Но в то время как первые (древние) признаки слишком общи, чтобы характеризовать вид, вторые (новые) признаки слишком специальные, чтобы служить основой для выделения высших таксономических категорий. Поэтому нельзя создать филогенетическую систему организмов на одной эмбриологии, как это допускают некоторые авторы (Крыжановский, 1939), и только с некоторой вероятностью можно строить ее по одним взрослым формам. Всякий организм есть сложное сочетание стадий, многообразно связанных с прошлым, поэтому только исторический метод, использующий все стадии развития в их движении, учитывающий порядок рекапитуляции, онтогенетическое ускорение и так называемые гетерохронии и гетеротопии, дает верную основу для построения системы организмов.

Учитывая большой опыт предыдущих исследований, в палеонтологическую работу нужно внести элементы новой методики, свободные от недостатков старой, ортодоксальной школы и опровергающие скептицизм многих ученых нашего времени. Успех такой работы может быть обеспечен только в результате согласованного изучения онто- и филогенеза, т. е. в результате изучения эволюции онтогенезов.

Исследованию подлежат все стадии индивидуального развития, хотя не все они имеют одинаковое значение для решения различных вопросов филогении и систематики. Самые ранние стадии, испытавшие на протяжении десятков и сотен миллионов лет большое изменение по сравнению с тем состоянием, в котором они характеризовали взрослое животное, должны иметь наименьшее сходство с соответствующими им филогенетическими стадиями. Наоборот, стадии более или менее поздние, еще слабо захваченные эволюцией онтогенезов, должны иметь максимальное сходство с отвечающими им стадиями филогенеза. Иными словами, чем глубже мы изучаем индивидуальное развитие раковины аммонойд, тем более обобщенными становятся показатели рекапитуляции. Отсюда вытекают три вывода, имеющие практическое значение:

1. Весь ход онтогенеза показывает общее направление филогенетического развития данной группы.

2. Ранние (эмбриональные и личиночные) стадии онтогенеза могут показывать филогенетическое родство больших групп и служить основой выделения высших таксономических категорий, таких как отряд, подотряд, надсемейство и семейство.

3. Только сравнительно поздние стадии онтогенеза могут дать указания на конкретные предковые роды или виды.

Следовательно, чтобы выяснить конкретную филогению какой-то группы, следует концентрировать внимание на более или менее поздних онтогенетических стадиях с целью отыскания ближайших предков, затем переходить к онтогении этих последних и т. д. Только в результате такой кропотливой работы, при наличии достаточно полной последовательности ископаемых форм, постепенно сменявших одна другую во времени, можно сделать правильные выводы о филогении группы и обоснованно разбить ее на соподчиненные таксономические категории.

## ПРИНЦИП ОСНОВНОГО ЗВЕНА

Развитие органического мира протекало в порядке раскрытия противоречий, свойственных явлениям, в порядке «борьбы» противоположных тенденций, действующих на основе этих противоречий. Прямым и непосредственным фактором изменения наследственности была внешняя среда, ее изменение. Раскрытие противоречий между новыми условиями жизни и старой наследственностью вело к возникновению новых видов с новым развитием, с новым онтогенезом. Однако было бы неправильно сводить развитие органического мира только к этому противоречию. Отрывать внешние и внутренние факторы друг от друга совершенно невозможно.

Организм и окружающая его среда неотделимы, потому что организм зависит от среды, живет ею, находится под постоянным ее контролем, изменяется вместе с нею. Это положение хорошо было понято уже Дарвином, который писал, что изменения в жизненных условиях сообщают толчок усиленной изменчивости. Значение внешних факторов в появлении новых наследственных качеств не может вызывать никаких сомнений. Однако вместе с тем нельзя отрицать значения и внутренних факторов, потому что организм не представляет собой бесструктурную массу, из которой внешние условия могут формовать что угодно и как угодно. В этом вопросе, как и во многих других, правильную мысль высказал опять-таки Дарвин, отдавая большое значение в ходе эволюции природе самих организмов. Физико-химические свойства организма и основанная на них исторически сложившаяся его структура и физиология не могут не ограничивать возможности наследственных изменений, не создавать некоторой направ-

ленности процесса в определенных условиях среды. И чем дальше заходит процесс специализации, тем сильнее будет выражена эта направленность. В качестве примера можно сослаться на эволюцию двух уже рассмотренных нами семейств — *Shumarditidae* и *Vidrioceratidae* (рис. 25, 26). На первых этапах эволюции лопастные линии их были очень сходны, однако затем происходило все большее расхождение, вследствие различного способа усложнения перегородки. Таким образом, эти семейства, начальных представителей которых некоторые палеонтологи относили даже к одному роду, испытали в ходе эволюции резкую дивергенцию и пошли каждый своим путем. Исторически возникшие направления изменчивости закреплялись при этом в структуре все сильнее благодаря, во-первых, появлению новых все более сложных поздних стадий и, во-вторых, ускорению развития, т. е. сдвиганию в онтогенезе, старых стадий. Это закрепление происходило, так сказать, путем двустороннего движения, путем перестройки всего онтогенеза; специализация, ограничивающая возможные пути эволюционного процесса, захватывала постепенно не только взрослый организм, но и ранние стадии индивидуального развития. Отсюда следует, что закрепление определенного направления эволюции зависело не только от влияния внешних факторов, но и от особенностей развития данной группы организмов.

Палеонтологический материал убедительно показывает, что в эволюции органических групп существовали определенные направления, но что это направленность не ортогенетическая, не телеологическая, а исторически возникающая, временная, неотделимая от дивергенции, материально обусловленная внешними и внутренними факторами развития. На основе взаимодействия этих факторов определялось наиболее целесообразное в данных условиях направление развития, основное звено развития, т. е. преобладающая на данном этапе форма качественно новых физиологических и соответствующих им морфологических изменений. К сожалению, палеонтологический материал необычайно труден для понимания биологического значения наблюдаемых изменений. Исследований по приспособительному значению структур скелета или раковины различных групп животных у нас еще очень мало; это направление работы должно быть усилено. Тем более важен методологически правильный анализ морфологических изменений, которые неразрывно связаны с физиологией, поскольку форма и функция существуют нераздельно.

Филогенез — это последовательность изменяющихся онтогенезов; процессы индивидуального и исторического развития организмов, как мы видели выше, связаны и взаимно обусловлены. Поэтому при восстановлении истории развития какой-либо группы палеонтолог прежде всего устанавливает сходства и различия изучаемых организмов, на разных стадиях онтогенеза, когда это возможно. Выводы, получаемые в результате такого сравнения, зависят не только от фактического материала, но и от правильной оценки всех особенностей организации, или, как говорит систематик, признаков. Некоторые исследователи считают все признаки равноценными, другие, хотя и делят их на существенные и несущественные, проводят между этими двумя категориями постоянную и резкую границу. Такой подход недопустим. Все особенности организации надо рассматривать и сравнивать в движении, потому что конкретное их значение познается только в результате исторического анализа фактов. При этом успех работы зависит от правильного понимания основного звена движения, т. е. от умения выделить среди многообразия особенностей именно ту, основную, которая больше всего отражает нарастающее приспособление организма к условиям жизни, которая, следовательно, на каком-то этапе филогенеза закономерно изменяется во времени.

Развитие — всегда закономерный процесс, однако понимание закономерности бывает различным. Сторонники телеологического направления в биологии исходят из ошибочного представления, что закономерности развития органического мира даны и неизменны. Д. Соболев (1924, стр. 34) ставил такой, характерный для метафизика вопрос: «Что же лежит в основе биогенеза — случай или закон?» Обвиняя дарвинистов в догматизме, он защищал в то же время характерный для всех течений неоламаркизма принцип, согласно которому эволюция не зависит от случая, но происходит по определенным, независимым от отбора законам. Из таких представлений нередко вытекает своеобразное отношение к признакам, которые хотя и делят на существенные и несущественные, но с проведением между этими двумя категориями резкой границы. Такой принцип работы всегда ведет к ошибкам. Чтобы избежать их при выяснении морфолого-функциональных закономерностей развития, надо исходить из правильного понимания взаимосвязи необходимости и случайности, и тогда нетрудно понять, что закономерности, которые нас интересуют при изучении филогенезов, не есть что-то извечное и неизменное, — они возникают, развиваются и исчезают. Случайные изменения организации иногда могут оказаться полезными для развития группы, могут изменить ход развития и положить начало новой закономерности. Так из случайности возникает необходимость, которая затем на протяжении большего или меньшего времени прокладывает себе путь в борьбе с другими случайностями. В недрах старой системы возникает новая морфолого-функциональная закономерность, т. е. иной набор более существенных и менее существенных признаков, иное основное звено движения.

При решении вопросов филогении и систематики должны быть учтены все особенности организации животного, но всего важнее найти среди их разнообразия основное звено, которое позволит понять цепь признаков в их историческом движении, т. е. в их становлении, развитии и исчезновении. При этом момент становления должен привлекать к себе особое внимание исследователя. В момент возникновения новые особенности развивающейся системы могут не привлекать к себе внимания так как они подавляются в нашем представлении более яркими, привычными признаками старой системы. Однако сила нового в том и состоит, что оно, зарождаясь в недрах старого, постепенно обогащается новым содержанием, ведущим развивающуюся группу к прогрессу. В начале истории группы основное звено в цепи признаков может не совпадать с наиболее ярко выраженной особенностью, потому что еще слишком велико значение старых признаков. Тем более важно не ошибиться в определении узловой точки, где в недрах старой системы под влиянием изменяющихся условий существования впервые возникают зачатки той организации, которая выльется затем в новую временную закономерность.

После сделанных теоретических замечаний интересно, конечно, посмотреть, как и насколько они применимы на практике. С этой целью рассмотрим несколько примеров: один из развития млекопитающих, другие из развития амmonoидей.

1. Сущность принципа основного звена хорошо видна на примере развития семейства Equidae. Изменение условий жизни, в которых протекало развитие лошадей,шло от лесов с их сочной и мягкой растительностью к степям и даже пустыням с несравненно более жесткой растительностью. Основные противоречия между новыми условиями существования и старой структурой возникали при этом в органах передвижения и питания. Раскрытие этих противоречий приводило к резким преобразованиям. В результате приспособления к быстрому бегу по твердой поверхности конечности удлиннялись, количество пальцев уменьшалось, пока всю нагрузку не принял на себя один палец с большой и широкой последней фалангой.

В результате приспособления к жесткой пище возрастала гипсодонтность зубов, коронка становилась все более сложной и прочной, происходила моляризация предкоренных зубов. Можно сказать поэтому, что конечности и зубы, поскольку речь идет о скелете, представляют основное звено развития в истории лошадей.

2. Среди верхнепалеозойских амmonoидей хорошо прослежено развитие семейства *Medlicottiidae* (Руженцев, 1949 а). В разных его ветвях на протяжении длительного времени, от среднего карбона до конца перми, развитие шло по пути все большего приспособления к быстрому и активному плаванию. Последние наиболее сложные медликоттиды расселились буквально по всему земному шару. В момент становления этого семейства возникло сравнительно небольшое изменение первой умбональной лопасти U, выразившееся в том, что ее внешняя ветвь стала двураздельной (рис. 29, *d*). Указанное изменение, усилив внешнюю сторону раковины, создало возможность коренного преобразования всей структуры. Эта возможность была затем до предела реализована в ходе последующих филогенетических изменений, как это отчетливо показывает рис. 29. Широкая вентральная сторона раковины предков — проноритид превратилась в очень узкую, снабженную двумя киями сторону, лучшим образом приспособленную к рассеканию воды. В этой связи внешняя ветвь первой боковой лопасти предков (рис. 29, *a—c*) превратилась в сложную систему адвентивных лопастей (рис. 29, *k, l, m*), необходимых для упрочения вентральных килей, наиболее уязвимой части раковины во время быстрого перемещения. Поэтому закономерное, хотя и несколько различное в разных ветвях изменение периферической части, включая перегородку и лопастную линию, и есть основное звено развития раковины медликоттиид. На последнем этапе эволюции семейства из рассмотренного нами сочетания килей и адвентивных сутурных элементов перегородки возник своеобразный морфологический «тушик». У рода *Eumedlicottia* вентральная сторона стала настолько узкой, что дальнейшее сближение килей должно было повести к их исчезновению, в результате чего сложная система адвентивных лопастей стала бы громоздкой и ненужной особенностью организации. Таким образом, дальнейший ход эволюции по тому пути, который выдерживался на протяжении очень длительного времени, был уже невозможен.

3. Возникшее внутреннее противоречие было разрешено в семействе *Sageceratidae*, отделившемся от медликоттиид в начале триасового периода. У представителей нового семейства раковина развивалась в прежнем направлении, причем вентральная сторона стала такой узкой и кили столь сближенными и слабыми, что система адвентивных лопастей действительно утратила всякий смысл. Поэтому путем очень раннего онтогенетического изменения перегородка испытала коренное преобразование. Онтогенетические наблюдения показали (рис. 30), что у сагечератид первичная умбональная лопасть U на всем протяжении индивидуального развития остается единой и только во взрослом состоянии приобретает в основании зубцы. Образование адвентивных лопастей (основное звено развития у медликоттиид) здесь не происходит. Задача укрепления эволюционной части раковины, которая в новом семействе развита даже больше, чем в предковом, была решена совершенно своеобразно, — путем разделения вентральной лопасти и образования ряда лопастей из вершины вентрального седла. Вновь возникавшие лопасти постепенно смещались от внешней стороны в направлении умбо. Так возникло новое основное звено, объединяющее представителей семейства *Sageceratidae*. Разрешив противоречие, возникшее в структуре раковины медликоттиид, они заняли их жизненное пространство, а медликоттиды, менее адаптированные к той же среде обитания, в короткий срок вымерли, не выдержав конкуренции новых групп амmonoидей.

4. В верхнекаменноугольное время от рода *Eoasianites* отделился новый род *Vidrioceras*, давший начало семейству *Vidrioceratidae*, существовавшему до конца пермского времени. У древнейших его представителей раковина была субсферическая, без гипономического синуса, с нежными поперечными струйками, у более поздних — форма стала эллипсоидальной. В момент обособления нового семейства резкое изменение испытала перегородка: наружная боковая, умбональная и внутренняя боковая лопасти претерпели сложное преобразование, — каждая из них путем трехчленного деления превратилась в три самостоятельные лопасти. В результате

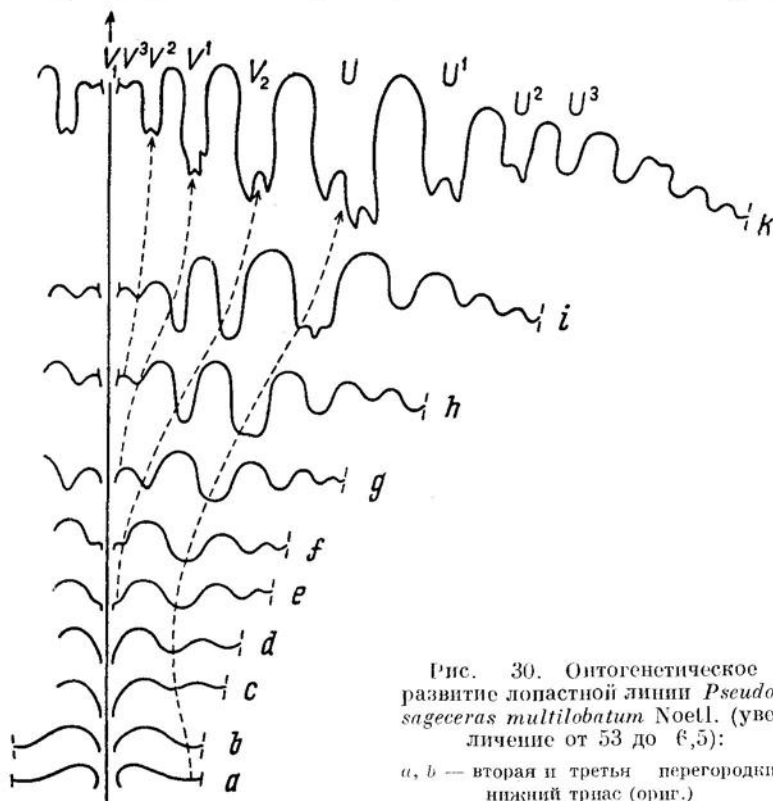


Рис. 30. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Pseudosageceras multilobatum* Noell. (увеличение от 53 до 6,5);

a, b — вторая и третья перегородки; нижний триас (ориг.)

вместо 8-лопастной сразу возникла 20-лопастная перегородка (рис. 7), обеспечившая раковине гораздо большую прочность. Учитывая субсферическую форму, отсутствие гипономического синуса и большую сложность перегородки, можно предполагать, что *Vidrioceras* принадлежал к числу мало подвижных аммоноидей, обитавших на значительных глубинах. Третья наружная боковая лопасть *Vidrioceras*, в отличие от всех других, имела широкое и резко двураздельное очертание. Именно в этой особенности и намечилось основное звено развития перегородки рассматриваемого семейства: у *Prostacheoceras* третья паружная боковая лопасть стала еще более широкой, у *Waagenina* она превратилась сначала в две, затем в три самостоятельные лопасти, из которых последняя (третья или четвертая) в свою очередь стала широкой и двураздельной и т. д. (рис. 26). В результате такого развития из первичной наружной боковой лопасти L в семействе *Vidrioceratidae* возникло от трех до десяти самостоятельных лопастей. Аналогичные преобразования испытала и внутренняя боковая лопасть. В процессе эволюции видриоцератид при слабом изменении внешней формы раковины и скульптуры сложность перегородки и лопастной линии нара-

стала весьма быстрыми темпами. Следовательно, можно сказать, что основное звено развития семейства Vidrioceratidae заключалось в трехчленном делении первичных наружной и внутренней боковых лопастей с многократным последующим двучленным делением каждой ближайшей к умбо лопасти.

5. В нижнепермское (ассельское) время от того же рода *Eoasianites* отделился новый род *Protopopanoceras*, давший начало семейству Papanocerotidae, закончившему свое существование в первой половине верхней

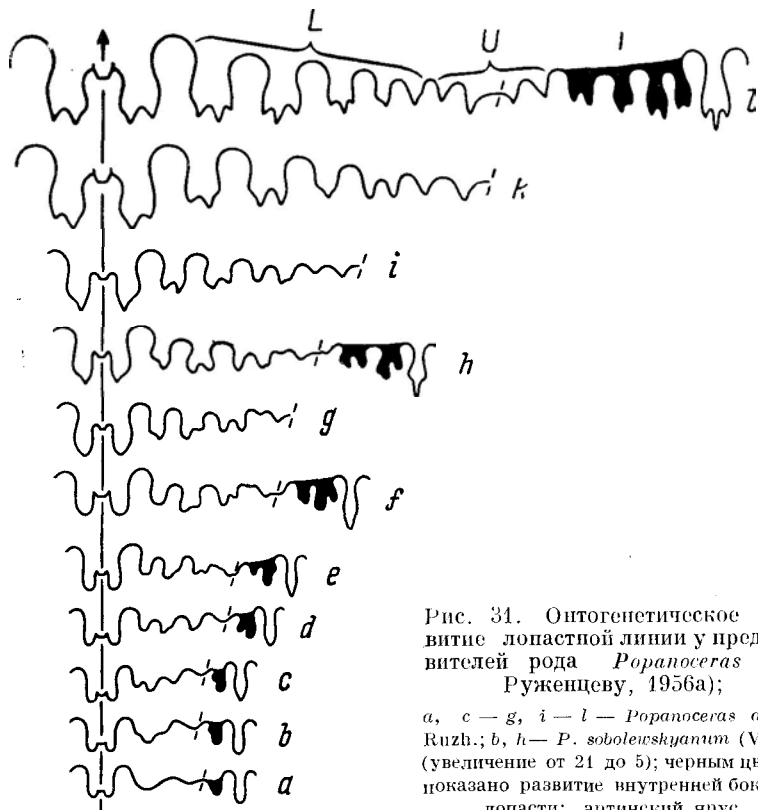


Рис. 31. Онтогенетическое развитие лопастной линии у представителей рода *Papanoceras* (по Руженцеву, 1956а);

*a, c — g, i — l — Papanoceras annae* Ruzb.; *b, h — P. sobolewskyanum* (Vern.) (увеличение от 21 до 5); черным цветом показано развитие внутренней боковой лопасти; артинский ярус.

перми. У древнейшего рода этого семейства раковина была дисковидная, обтекаемая, с хорошо развитым гипонотическим синусом, с резкими поперечными ребрышками. В ходе эволюции все эти особенности сохранялись, причем синус даже увеличивался. Появление нового семейства ознаменовалось резким изменением перегородки. Наружная боковая лопасть испытала такое же трехчленное деление, как у *Vidrioceras*. Умбональная лопасть распалась на две части, кроме которых из вершины седел самостоятельно возникли еще две лопасти. Совершенно по-особому развивалась внутренняя боковая лопасть; она подразделилась сначала на две части, каждая из которых затем превратилась в две лопасти. В результате вместо 8-лопастной сразу возникла 22-лопастная перегородка, причем третья наружная боковая и третья внутренняя боковая лопасти были особенно широкие и резко двураздельные. Общий ход развития лопастной линии одного из представителей семейства показан на рис. 31. Учитывая дисковидную форму раковины, сильное развитие гипонотического синуса, указывающее на большую подвижность воронки, и резкую, хотя и обтекаемую скульптуру, можно думать, что попаноцератиды принадлежали к числу весьма активных



аммоноидей, обитавших на разных глубинах. Плоская форма боковых сторон, принимавших на себя основное давление столба воды, требовала дополнительного крепления раковины, что достигалось особой скульптурой и выделением дополнительных лопастей на внутренней стороне и в зоне умбо. Решение этой задачи было достигнуто особым способом, резко отличным от того, который мы видели у видриоцератид. На внутренней поверхности раковины у *Vidrioceras* были, кроме дорсальной, три боковые лопасти с каждой стороны, а у *Protoropanoceras* — три боковые, из которых третья широкая, двураздельная, и две умбональные. Усложнение перегородки у последующих членов семейства Ropanoceratidae происходило таким же способом, как и у видриоцератид. Из всего сказанного видно, что основное звено развития попаноцератид заключалось в трехчленном делении первичной наружной боковой лопасти и двучленном делении первичных умбональной и внутренней боковой лопастей с последующими описанными раньше преобразованиями перегородки.

Можно было бы привести много других примеров, разъясняющих идею основного звена развития, но мы ограничимся этими. Они, как нам кажется, убедительно говорят о том, что принцип основного звена имеет исключительно важное значение при решении вопросов филогении и систематики, так как ведет к правильной оценке таксономических признаков на различных этапах филогенетического развития. Основное звено — это правильно понятый тип онтогенеза, закономерное развитие его на определенном участке движения и в то же время это признак некоторой таксономической категории. Разобранные примеры могут создать впечатление очевидности основного звена развития в каждом данном случае. Однако это впечатление зависит от того, что рассмотренные семейства хорошо изучены. Принцип основного звена безусловно будет иметь большое значение при исследовании тех групп фауны, филогения и систематика которых еще слабо разработаны, например при изучении мезозойских отрядов аммоноидей.

## ХОРОЛОГИЧЕСКИЙ ПРИНЦИП

Для правильного восстановления истории филогенетического развития, так же как для правильной классификации органических форм, важно знать распределение их не только во времени, но и в пространстве; необходимо выяснять не только связи между родственными организмами (филогения), но также между организмами и средой обитания (экология и биогеография). Весь комплекс явлений, связанных с экологической и географической изменчивостью, изоляцией и общностью, охватывает хорологический принцип, имеющий особое значение при изучении низших категорий.

Мы уже говорили о том, что новые свойства наследственности возникают в результате разрешения противоречий двух типов: внутренних и внешних. Если происходит изменение привычных условий жизни, превышающее границы сопротивляемости, то в новой обстановке организм либо погибает, либо изменяет свою наследственность; в последнем случае его потомки уже легко переносят новые условия жизни. Для понимания такого приспособления особое значение имеют факты, подтверждаемые палеонтологическими данными, указывающие на то, что наибольшему влиянию изменяющейся внешней среды подвержены юные организмы. Поэтому с ранними онтогенетическими изменениями связаны крупные преобразования в строении организма.

В экологическом смысле процесс видообразования представляет собой освоение организмами всех возможных условий жизни; в образном выражении, это процесс адаптивной радиации. На основании многих конкрет-

ных фактов С. Г. Крыжановский (1953, стр. 1089) приходит к выводу, что «...отношения между родственными видами (в пределах рода), в отличие от внутривидовых и прочих, характеризуются п р е д е л ь н ы м б е з р а з л и ч и е м друг другу и отсутствием внутренне необходимых антагонистических противоречий». Поэтому теоретически можно считать, что близкие виды могут жить совместно на одной и той же территории, если они занимают разные экологические ниши.

Посмотрим теперь, какие существуют мнения по данному вопросу, высказанные другими специалистами, работавшими в этой области. Петерсен (Petersen, 1915), изучавший донную фауну Скагеррака, пришел к выводу, что близкие виды, особенно принадлежащие к одному роду, почти никогда не встречаются на одной и той же площади; каждый вид имеет свой район распространения и свое особое сообщество. Несколько иные данные сообщил Форд (Ford, 1923), обобщивший материал по донной фауне района Плимута. Среди этой фауны были встречены 15 родов, представленных более чем одним видом, причем в семи случаях виды одного рода живут на разном дне, в четырех случаях — на одном и том же дне и в остальных случаях занимают промежуточное положение между двумя типами дна. Анализируя эти и некоторые другие материалы, Робсон (Robson, 1928) пришел к выводу, что у отдельных групп животных пространственная изоляция не является обязательной в такой степени, как думают некоторые ученые, и добавляет далее, что совместно обитающие формы могут иметь и н ы е п р и ч и н ы, препятствующие возникновению от них плодовых потомков. По данным В. П. Воробьева (1949), изучившего бентос Азовского моря, в некоторых биоценозах этого бассейна иногда встречаются два вида одного рода, но не более двух.

Заслуживает также внимания замечание Кено (Cuénot, 1936), касающееся палеонтологического материала. Этот автор выражает свое удивление по поводу того, что палеонтологи при наличии в одном местонахождении большого количества особей одного рода находят среди них много различных видов, тогда как в любой современной литоральной фации роды представлены только одним или двумя стерильными между собой видами. По мнению Кено, это непонятный факт. В этой связи интересно остановиться на тех наблюдениях, которые были сделаны при изучении аммоноидей. В артинском ярусе известны шесть легко различимых видов рода *Ropanoceras*: *P. tschernowi* Max., *P. annae* Ruzh., *P. sobolewskyanum* (Vern.) и другие, которые частично жили одновременно в одном и том же бассейне. Наблюдая различные местонахождения этих видов, изучая сотни и тысячи экземпляров, мы ни разу не заметили совместного нахождения двух видов; сборы из одного захоронения (одной линзы) всегда дают представителей только одного вида *Ropanoceras* при наличии, однако, многочисленных особей других родов. То же самое можно сказать в отношении некоторых других представителей аммоноидей. Подобные факты заслуживают самого пристального внимания систематика.

Палеонтологический материал представляет, конечно, значительно больше трудности по сравнению с ботаническим и зоологическим при изучении видовой изоляции. В одном пласте, по условиям захоронения, могут смешиваться остатки близких видов, при жизни занимавших разные биологические ниши. Это особенно касается планктонных и nektonных животных, непосредственно с субстратом дна не связанных; к числу последних принадлежат и аммоноидеи. Тем не менее, выделяя близкие виды в одном местонахождении, палеонтолог должен быть особенно осмотрительным, чтобы не допустить описания индивидуально уклоняющихся особей в качестве особых видов. При установлении в одном местонахождении более чем двух видов одного рода особенно нужны этологические исследования, основанные на морфо-функциональном анализе различных

особенностей организации, ведущие к познанию образа жизни выделяемых видов.

Хорологический принцип имеет большое значение для систематики. Известно, что от разных и далеких предков, вследствие приспособления к одним и тем же или очень близким условиям существования, могут возникать сходные потомки. Поэтому Л. Долло (Dollo, 1909) важнейшую задачу этологической палеонтологии видел в том, чтобы открывать конвергенции, ликвидируя таким образом ошибки при установлении родственных связей. Это достигается путем разносторонних исследований и в том числе путем изучения условий жизни и образа жизни организмов. Следовательно, учет экологического (в широком смысле слова) фактора помогает правильному решению вопросов систематики.

С другой стороны, от потомков одного и того же предка, в результате экологической и географической их изоляции, могут развиваться параллельные ряды, представители которых нередко бывают весьма сходными в некоторых особенностях организации, вследствие близких свойств наследственности и приспособления к сходным условиям жизни. Эволюция таких параллельных рядов нередко может вести к ложным филогенетическим и систематическим выводам. Остановимся только на одном примере. В самых древних нижнепермских отложениях Северной Америки развит род *Akmilleria*, для которого характерно наличие одной внешней адвентивной лопасти (рис. 29, *i*). На Урале в более высоких артинских слоях с давних пор был известен род *Artinskia*, весьма сходный с американским, но имеющий две внешние адвентивные лопасти (рис. 29, *k*). Отсюда, на основании чисто морфологических данных, прежде всего возникает мысль, что *Akmilleria* является прямым и непосредственным предком *Artinskia*. Однако при ближайшем изучении вопроса выясняется, что первый род развит только в Северной Америке и на острове Тимор, тогда как второй известен только на Урале. Такая географическая изоляция заставляет посмотреть на дело иначе и предположить независимое происхождение двух родов. Эта мысль нашла свое подтверждение в том, что на Урале простейшие представители *Artinskia* были найдены не только в сакмарском и асельском ярусах нижней перми, но и в оренбургском ярусе верхнего карбона, т. е. в слоях более древних по сравнению с теми, в которых встречается *Akmilleria*. Теперь и хронологический принцип противоречит предположению, что *Akmilleria* была предком рода *Artinskia*. Одновременно приобретает значение и тот факт, что уральский и американский роды проходили в своем филогенетическом развитии оригинальные параллельные, но не совпадающие во времени изменения. Таким образом, учет географического фактора помогает разобраться в сложных вопросах прямого и параллельного развития.

Интересные соображения по рассматриваемому вопросу были высказаны Дж. Симпсоном (Simpson, 1945), указавшим, что зоогеографические и филогенетические построения, если они правильны, должны согласовываться между собой. По его мнению, похожие животные, обитающие в смежных областях, более тесно связаны, чем животные, сходные в той же степени, но пространственно широко разделенные. Животные одинакового географического происхождения, по-видимому, должны быть скорее связаны между собой, чем те, ближайшие предки которых жили в различных районах. Действительно, животные, имеющие общего предка, должны иметь также и общность географического происхождения. Подобные соображения, несмотря на трудность интерпретации наблюдаемых фактов, должны заслуживать самого серьезного внимания.

---

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ, ИЛИ ТАКСОНЫ

Не будет ошибкой сказать, что в описательных работах палеонтологи всегда интересовались главным образом видами — их наименованием и описанием. Однако увлечение «виододеланием» не способствовало теоретической разработке проблемы вида на палеонтологическом материале. А. А. Борисяк вынужден был заявить в своей последней работе (1947, стр. 16): «Вопрос о виде в палеонтологии не разработан, и в определении содержания понятия вида существует полный произвол». Современная ревизия видового состава различных родов, в том числе и среди аммоноидей, приводит к уничтожению многочисленных выделенных раньше «видов». Можно указать, например, что на основе одного *Parapronorites permicus* Tcher. на Урале было описано много видов и разновидностей, которые все справедливо помещены теперь в синонимику (Максимова, 1938), а родовое положение этих «видов» было определено неверно. Можно не сомневаться, что многие видовые названия, публикуемые современными сторонниками «узкого понимания» видов, постигнет та же участь.

Еще слабее разработан вопрос о более высоких таксономических категориях. П. В. Серебровский (1941) указывал, что орнитологи раньше «списывали» систематику у Мензбира, а затем стали списывать ее у Гартера. То же самое наблюдается у многих палеонтологов, которым для этой цели служат либо сводные работы, подобные «Циттелю» или американскому «Treatise», либо различные монографии более старых авторов. Род и особенно семейство понимаются как угодно; сплошь и рядом исследователи даже не задумываются над этим вопросом. В качестве примера можно сослаться на такое ответственное издание, как «Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР» (1939). Среди артинских родов здесь описаны *Pronorites*, *Paralegoceras* и *Vidrioceras*, которые в действительности встречаются только в каменноугольных отложениях. Несколько генетически чуждых родов (*Agathiceras*, *Adrianites*, *Marathonites*, *Vidrioceras* и *Popanoceras*) отнесено в этом издании к одному триасовому семейству *Arcestidae*, тогда как на самом деле они принадлежат к пяти семействам, но только не к *Arcestidae*. Отсюда становится понятным, что вопрос о высших таксономических категориях должен привлекать самое пристальное внимание при изучении любой группы ископаемых организмов.

Проблема вида была и остается в настоящее время одной из наиболее обсуждаемых и нерешенных проблем биологии. Связанные с ней вопросы настолько разнообразны и трудны, они охватывают столь различные области биологического цикла наук, что палеонтологи, как правило, даже не решаются их затрагивать. Нам кажется, что естественная трудность проблемы вида, как таксономической категории, усугубляется еще искусственно, благодаря не совсем правильной постановке вопроса. Среди палеонтологов преобладает мнение, что вид представляет собой основную единицу в систематике. Это справедливо в том отношении, что эволюция идет

путем изменения видов, причем переход от одного вида к другому лишь иногда означает, вместе с тем, переход на высшую ступень иерархической лестницы. Однако, поскольку бинаминальная номенклатура в самом названии организма фиксирует два понятия (родовое и видовое), то по одному этому систематик обязан относиться к роду и виду принципиально одинаково. Вспомним, что уже Линней говорил — если смешаешь роды, то неизбежно смешаешь все. Нельзя забывать также В. О. Ковалевского, предостерегавшего против легкомысленного «видоделания» и призывавшего к тщательному исследованию родов; он писал (Kowalevsky, 1874, стр. 27): «...если бы с самого начала палеонтология млекопитающих не обращала внимания на видовые различия, а изучали подробно только родовые формы, то мы знали бы о вымерших организмах гораздо больше, чем знаем теперь». Из этих слов видно, что основатель эволюционной палеонтологии придавал исследованию родов даже большее значение, чем исследованию видов. Аналогичную мысль позднее высказывали многие ученые; так, например, по мнению Симпсона (Simpson, 1945), род представляет собой наиболее точную и наиболее устойчивую единицу современной классификации. «Палеонтологи почти единодушно считают род более определенной и объективной категорией, чем вид. Большинство ботаников соглашается с этой точкой зрения», — таково мнение зоологов, опубликовавших недавно специальную книгу по методам и принципам зоологической систематики (Майр, Линсли и Юзингер, 1956, стр. 76).

Таким образом, несмотря на особенности вида, рода и более высоких категорий, их всегда нужно рассматривать совместно. Противоположная точка зрения противоречит принципу единства отдельного и общего; она ведет к неправильному противопоставлению вида, как конкретности, и высших категорий, как абстракций; она приводит даже к дуализму в понимании наследственной основы (Коп, Филипченко). Такая точка зрения особенно неприемлема в палеонтологии, которая, изучая фактическую историю органических групп, должна выделять в качестве конкретных таксономических категорий различных рангов определенные этапы их развития. Поэтому вместо проблемы вида мы должны рассматривать проблему таксономических категорий, в которую первая входит как важный, большой, но частный вопрос.

Такое расширение проблемы в одном направлении должно сопровождаться, вместе с тем, ее ограничением и конкретизацией в другом направлении. К. А. Тимиразев (1942, стр. 95) очень верно указал, что «вида как категории строго определенной, всегда себе равной и неизменной в природе не существует». То же самое вполне справедливо и в отношении более высоких таксономических категорий. Эволюция органических групп может осуществляться быстро или медленно, путем изменения ранних стадий онтогенеза или поздних, с охватом то широких, то узких условий среды, с большим или меньшим проявлением принципа адаптивной радиации. Все эти факторы сказываются определенным образом на объеме таксономических категорий и на характере взаимоотношения между ними. «Исключительной особенностью классификации как науки является то, что ни одна из ступеней этой иерархии не может быть удовлетворительно определена в абсолютных выражениях» (Simpson, 1945, стр. 15).

Зоологам и ботаникам известно очень много монотипных родов и даже семейств, так же как и родов, содержащих сотни видов. Палеонтологический материал позволяет сделать такой же в общем вывод. Среди аммоноидей семейство *Agathiceratidae* эволюировало необычайно вяло; род *Agathiceras*, несмотря на длительность существования (верхний карбон — пермь), сохранил свою раковину и перегородку почти без изменений. Семейство *Medlicottiidae*, наоборот, образовало за то же время много

родов и еще больше видов. Девонские семейства *Beloceratidae* и *Pharisceratidae*, каменноугольно-пермские — *Shumarditidae* и *Vidrioceratidae* и другие эволюировали необычайно быстрыми темпами, особенно на последних этапах своего существования.

Переходы между таксономическими категориями также бывают различные: у некоторых групп довольно постепенные, у аммоноидей, во всяком случае у большинства изученных нами семейств, — более или менее резкие. Значит, разные группы организмов, даже в пределах одного класса или отряда, требуют индивидуального подхода — нет проблемы таксономических категорий вообще, а есть проблема таксономических категорий определенной группы. Неизменным и обязательным во всех случаях является лишь один высший принцип филогенетической систематики, которому подчиняются все другие принципы, — всякая таксономическая категория есть конкретный этап или совокупность связанных между собой конкретными этапами филогенеза.

### О ТОЖДЕСТВЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ КАТЕГОРИЙ В НЕОНТОЛОГИИ И ПАЛЕОНТОЛОГИИ

В систематической палеонтологии существует большой вопрос: должен ли палеонтолог, ставший на путь филогенетического исследования, пользоваться таксономическими категориями зоологии и ботаники или же в этом случае нужна особая номенклатура? Что это вопрос не праздный, видно из следующего.

В. Вааген (Waagen, 1869), изучавший ряды аммонитов, пришел к заключению, что обычные зоологические категории, род и вид, мало пригодны для обозначения прямой последовательности форм во времени. Поэтому он предложил называть последовательность связанных между собой организмов рядом (Formenreihe), каждую фазу, которую проходят представители одного ряда в последовательных геологических зонах, — м у т а ц и е й, каждое достаточно резкое изменение в пространстве — в а р и е т е т о м. Предложение Ваагена нашло сторонников и продолжателей. Так, например, А. П. Павлов (Pavlov, 1901) писал, что старые названия таксономических категорий неудобны в тех случаях, когда точно установлены генетические взаимоотношения групп. Поэтому для последних он считал целесообразным введение новых названий, таких, как генетическая серия, генетическая ветвь, филетическая ветвь.

Несколько позднее этот же вопрос был поднят Ш. Депере (Depéret, 1907; Делере, 1915), который заявил, что роды и виды в пространстве и во времени — совершенно различные вещи. Поэтому он считал, что палеонтологическая номенклатура должна быть иной, чем зоологическая, и рекомендовал категории род и вид заменить в палеонтологии соответственно двумя другими, уже употреблявшимися некоторыми авторами, а именно категориями филум и мутация. Р. Каррузерс (Carruthers, 1910), изучавший эволюцию кораллов, принял для установленного им филогенетического ряда представителей рода *Zaphrentis* термин генс (gens), предложенный несколько раньше Воганом. Некоторые палеонтологи последовательные члены генса называют мутациями Ваагена или транзиентами (transient) (Bather, 1927). Л. Кено (Cuénot, 1936) писал о том, что вероятно, есть глубокое различие между видом палеонтолога и зоолога. Об этом же говорил А. Вудвард (Woodward, 1938) на 150-й сессии Лондонского линнеевского общества; он указал, что вместо классов, отрядов, семейств и родов палеонтолог имеет дело с другими категориями (phylum, lineage, branch, grade). Однако в конце своего выступления Вудвард

заявил все же, что еще не наступило время для замены линеивеской номенклатуры какой-то иной.

Такую же в общем мысль высказал А. А. Борисьяк (1947) в своей помертвой работе. Состояние палеонтологической систематики он охарактеризовал словом «хаотическое». В отношении вида, по его мнению, существует две точки зрения: «первая рассматривает вид как систематическую единицу, это — область систематики; вторая имеет дело с «видом» как элементом эволюционного процесса, это — область филогенетической морфологии (палеонтологии)» (стр. 66). Дальше следует такой вывод: «...палеонтологический (филогенетический) «вид» не должен отождествляться с видом в зоологии» (стр. 68).

Рассмотренные выше представления, свойственные, как можно было видеть, весьма обширной группе ученых, следует считать совершенно ошибочными. Применение разной номенклатуры, одной для морфологических и другой для генетических групп, как это предлагал А. П. Павлов (Pavlov, 1901), способствовало бы только упрочению позиций типологической систематики. Задача же научной систематики должна сводиться к тому, чтобы решительно и быстро перевести работу на путь филогенетического исследования, что достигается не изменением номенклатуры, а изменением метода и принципов работы, о чем мы уже писали в ранее опубликованных статьях (Руженцев, 1947г, 1953).

Если вид и высшие категории — конкретные этапы филогенеза, то не может быть и речи о том, что таксономические категории в неонтологии и палеонтологии не одно и то же. Старые названия — вид, род, семейство — часто применялись, причем и в одной и в другой науке, для обозначения искусственных таксономических категорий. Но мы должны помнить, что даже Линней и Кювье стремились придать им естественное значение, основанное на единстве плана. Позднее, благодаря работам Ламарка и Дарвина, стало очевидным, что это «единство плана» зависит от единства происхождения. Следовательно, искания старых авторов, благодаря достижениям позднейшего естествознания, нашли простое и глубоко научное выражение в признании того факта, что вид, род, семейство и другие категории — это группы различного филогенетического объема, связанные внутри себя реальным, генетическим единством.

Многие палеонтологи, подчеркивая различие зоологической и палеонтологической систематики, указывали, что первая изучает организм только в плоскости, а вторая — во времени. Так ли это на самом деле и так ли должно быть при правильной организации работы? Чтобы ответить на этот вопрос, не следует сравнивать зоологию вообще и палеонтологию вообще, потому что каждая из этих наук меняет свой облик в зависимости от метода исследования. Что же касается фактического материала, то какого-либо принципиального различия между палеонтологическими и зоологическими объектами нет, если не считать степени полноты и сохранности. Говорят о том, что палеонтолог должен изучать не только группы, разделенные разрывами, но и связанные переходами во времени. Это, конечно, верно, но в равной мере верно и то, что зоологический материал содержит не только резко разобщенные группы, но и находящиеся в разных стадиях расхождения. Поэтому, как нам кажется, нет принципиального различия между современными и ископаемыми организмами, которое заставляло бы по-разному строить их системы. Всякому должно быть понятно, что филогенетическая система семейства Equidae не может быть разработана на основе только ископаемых или только современных представителей, — палеонтология и зоология приходят здесь в теснейшее соприкосновение. В равной степени не может быть настоящего знания моллюсков, например, Каспийского моря без детального со-

поставления современной фауны с таковой бакинського, ашшеронского и акчагыльського ярусов. Этот пример снова говорит о невозможности проведения резкой демаркационной линии между неонтологической и палеонтологической систематикой, а в равной степени о большой теоретической ошибке тех авторов, которые все еще думают, что палеонтологический вид не должен отождествляться с видом зоологическим.

Когда палеонтологи высказывают подобные ошибочные взгляды, они, очевидно, имеют в виду плохую зоологическую и хорошую палеонтологическую систематику. Однако это порочный способ сравнения, потому что качество той и другой науки зависит не столько от некоторой специфики объектов изучения, сколько от методов и принципов исследования. Ученые обеих специальностей должны стремиться к тому, чтобы система органического мира была не типологической, а филогенетической. Но в таком случае как палеонтолог не может обойтись без современного материала, так и неонтолог не придет к правильным выводам без серьезного знания палеонтологических фактов и обобщений. С этой точки зрения мы снова приходим к выводу, что должна быть единая номенклатура таксономических категорий.

Учитывая все сказанное, в палеонтологии необходимо применять следующую иерархию категорий:

Царство — Regnum

Тип — Phylum

Подтип — Subphylum

Надкласс — Superclassis

Класс — Classis

Подкласс — Subclassis

Надотряд — Superordo (-acea)

Отряд — Ordo (-ida)

Подотряд — Subordo (-ina)

Надсемейство — Superfamilia (-aceae)

Семейство — Familia (-idae)

Подсемейство — Subfamilia (-inae)

Род — Genus

Подрод — Subgenus

Вид — Species

Подвид — Subspecies

Перечисленных категорий, как правило, бывает вполне достаточно для обозначения всей последовательности таксономических групп. В скобках указаны принятые или рекомендуемые окончания соответствующих латинских названий, происходящих от типичного рода. Во многих случаях уже существуют другие названия, не связанные с типичным родом или связанные с ним, но имеющие другие окончания (например, Amphipodea для надотряда). Изменять их, конечно, не следует впредь до полного урегулирования этого вопроса в международных органах. В некоторых весьма обширных классах указанных категорий не хватает для обозначения всего многообразия возникших соподчиненных групп. Тогда применяют некоторые дополнительные таксономические категории, среди которых мы назовем две наиболее употребительные: когорта (между подклассом и надотрядом) и триба (между подсемейством и родом).



## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ ОТРЯДНОЙ ГРУППЫ

Большинство ученых считает высшие категории не реальностью, а абстракцией, субъективным представлением того или иного исследователя. Вероятно, поэтому почти нет работ, которые хотя бы бегло касались определения их сущности. Говоря о субъективности высших категорий, ученые подходят к этому вопросу с двух разных точек зрения. Одни обосновывают свои представления с позиций типологической систематики; эту точку зрения мы уже рассматривали, отвергли и больше не будем на ней останавливаться. Другие подчеркивают субъективность высших категорий, имея в виду субъективный характер определения их границ, объема и ранга. Эта точка зрения, неоднократно высказываемая, между прочим, в работе Майра, Линсли и Юзингера (1956), тоже совершенно неправильна. С таких позиций нетрудно «доказать», что и виды представляют собой абстракции, потому что в определении видов было не меньше неузачины, чем в понимании объема высших категорий. Значит, речь идет не о том, как понимают различные исследователи границы и содержание различных таксономических групп, а о том, существуют ли эти группы в природе в их совершенно конкретных объемах, независимых от нашего суждения. Филогенетическая систематика отвечает на этот вопрос утвердительно. Исследователи могут ошибаться в поисках правильного решения возникающих вопросов о границах, объемах и т. д.; новые факты часто заставляют пересматривать как будто бы решенные проблемы. Однако это ни в какой мере не затрагивает объективности возникших в ходе исторического развития групп. По мере углубления наших знаний и совершенствования методов исследования, ошибки и расхождения в оценке разных таксономических категорий все более уменьшаются.

В сущности то же самое можно сказать об определении ранга различных групп. С течением времени оценка ранга аммоноидей изменилась от рода (*Ammonites*) до отряда, надотряда или даже подкласса (*Ammonoidea*). Следует ли отсюда, что аммоноидеи представляют собой не объективную группу, резко отделенную от других цефалопод, а всего лишь субъективное понятие? Хорошо известно, что в разные исторические периоды было много несовпадающих мнений в оценке таксономического положения отдельных больших и малых групп; разногласия существуют и в настоящее время, хотя их становится все меньше. Однако отсюда никак не следует, что придание той или иной группе организмов определенного таксономического ранга зависит исключительно от субъективного подхода систематика. Решающее значение имеют здесь правильный методологический подход и широта охвата материала. Гораздо легче ошибиться в оценке отдельно взятых категорий, чем при построении общей системы большой и хорошо обособленной группы, такой, например, как аммоноидеи. Следовательно, наиболее правильных в научном отношении результатов можно добиться лишь в тех случаях, когда рассматривается вся иерархия таксономических категорий внутри определенной группы, уже не вызывающей сомнения в ее реальном существовании. Проследим это на примере аммоноидей.

Класс *Cephalopoda* делится на два подкласса: *Ectocochlia* с наружной раковиной и *Endocochlia* с внутренней раковиной, которая иногда совсем исчезает. Подкласс наружнораковинных в свою очередь делится на три надотряда: *Nautiloidea*, *Bactritoidea* и *Ammonoidea*.

Интересующий нас надотряд аммоноидей резко отличается от многих наутилоидей типом эмбрионального развития. У наутилоидей из яичевой капсулы выходило животное, по развитию мало отличное от взрослого организма, с довольно крупной раковиной, имевшей несколько газовых

камер. У аммоноидей в яйце развивалась ничтожной величины личинка, резко отличная от взрослого организма, с очень маленькой раковиной (1,5—0,6 мм), обладавшей лишь одной газовой камерой (протококсом).

По типу эмбрионального развития аммоноидей гораздо ближе к бактритоидеям, вследствие чего эти группы часто объединялись вместе. Выделение бактритоидей в качестве особого отряда (Шиманский, 1954), а затем надотряда следует признать совершенно правильным решением вопроса. По каким же объективным показателям мы различаем эти группы? Все бактритоидеи имели прямую раковину, что, естественно, сильно ограничивало возможности ее роста в длину. В конце филогенетического развития этой группы раковина становилась иногда сильно конической, т. е. короткой, а затем перешла внутрь организма; так от бактритоидей отделился подкласс внутреннераковинных цефалопод. Аммоноидеи стали на путь развития свернутой раковины, что способствовало ее удлинению, продолжительности роста животного, а также создавало лучшие условия для плавания. Отсюда видно, что общее направление эволюции этих двух надотрядов было принципиально различным.

Следовательно, появление свернутой раковины (род *Anetoceras*) можно считать совершенно конкретным и объективным показателем нижней границы надотряда *Ammonoidea*. Совокупность таких особенностей, как своеобразное эмбриональное развитие, свернутость раковины, большое количество газовых камер и перегородок, более или менее сложная лопастная линия, определяет реальное единство этой таксономической группы, несмотря на все великое многообразие изменений внутри нее. Не может быть никакой речи о том, что этот надотряд по своим границам, объему и рангу представляет субъективное понятие.

Уже в девонском периоде аммоноидеи распались на три отряда: *Agoniatitida*, *Goniatitida* и *Clumeniida*, резко различные между собой по ряду морфологических особенностей. Для этих отрядов характерны следующие признаки: для первого — вентральное положение сифона и развитие лопастной линии по типу  $VO \rightarrow VU$ , для второго — такое же положение сифона и развитие лопастной линии по типу  $VLU$ , для третьего — дорсальное положение сифона и неустойчивое развитие лопастной линии с преобладающей тенденцией к деградации<sup>1</sup>. Все указанные особенности, возникающие на очень ранних онтогенетических стадиях, дают четкое и совершенно объективное определение каждому отряду и не оставляют никакой возможности для произвольного толкования их объема.

Отряд агониатитов состоит из пяти подотрядов: *Agoniatitina*, *Anarcestina*, *Gephuroceratina*, *Timanoceratina* и *Prolecanitina*. Исследования показали, что каждый из них имеет свою, только ему свойственную особенность. Для большей конкретности можно указать, что каждому из названных подотрядов была присуща определенная основа, или исходный тип, развития лопастной линии: для *Agoniatitina* —  $VO$ , для *Anarcestina* —  $VU : D$ , для *Gephuroceratina* —  $(V_2V_1V_2)U : D$ , для *Timanoceratina* —  $(V_1V_1)U : ID$ , для *Prolecanitina* —  $VUU^1 : ID$  с последующим превращением простой вентральной лопасти в трехзубчатую. Указанные особенности развития, точно определяющие объем каждой группы, также не оставляют места для субъективных представлений. Может возникнуть вопрос о положении в системе той или иной низшей таксономической категории, по решение его будет однозначным, как только будут проведены соответствующие онтогенетические исследования.

На этом можно закончить рассмотрение таксономических категорий отрядной группы. Мы не давали никаких общих определений, потому что вряд ли возможно их дать вообще. Опираясь на конкретные примеры, мы

<sup>1</sup> Объяснение индексов лопастей дано на стр. 150

стремились лишь показать, что эти категории реальны, что их единство познается на основе глубокого эволюционного изучения материала и что правильное определение их объема и ранга зависит от комплексного рассмотрения всех таксономических подразделений отрядной группы. В приведенных примерах мы основывались на раннем онтогенезе лопастной линии; однако отсюда не следует, что признаки взрослых организмов не участвуют в определении группы. В систематической части будет показано, что правильно очерченная группа отличается рядом особенностей, в том числе и такими, которые хорошо проявляются во взрослом состоянии.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ СЕМЕЙСТВЕННОЙ ГРУППЫ

В специальных работах трудно найти общее определение семейства. Ламарк [1809 (1935)] называл эту категорию участком естественного порядка, но при этом отметил: «...как бы ни были естественны семейства, как бы удачно ни были сближены по своим подлинным отношениям составляющие их роды, границы семейств останутся всегда искусственными» (1935, стр. 39). В. Л. Комаров (1944) называл семейство, так же как и другие категории, этапом пройденного исторического пути, что вполне согласуется с филогенетическим принципом Ламарка и Дарвина. Дальше Комаров определял семейство, в соответствии с дарвиновским принципом монофилетической дивергентной эволюции, как «совокупность родов, происходящих от общего предка» (стр. 242). Наконец, в отличие от большинства авторов он сделал еще один очень важный вывод, к которому палеонтологи должны полностью присоединиться: «...деление на семейства не фикция, а реальность» (стр. 230). Майр, Линсли и Юзингер (1956, стр. 69), отмечая чисто субъективный характер оценки ранга любой высшей категории, дальше пишут: «Семейство можно определить как систематическую категорию, включающую один род или группу родов, имеющих общее филогенетическое происхождение и отделенных от других семейств ясно выраженным разрывом». Эти определения дают общую характеристику семейства, пригодную и для других таксономических групп, но не решают вопроса, особенно важного для палеонтолога, — как однозначно определить признаки реального семейства? Предварительные соображения по этому вопросу были высказаны нами в статье, опубликованной более десяти лет назад, после изучения филогении и систематики семейства *Medlicottiidae* (Руженцев, 1947г). В настоящей работе мы попытаемся подтвердить и развить высказанные раньше соображения. С этой целью рассмотрим ряд примеров.

1. Семейство *Pronoritidae* Frech, 1901. Представители этого семейства существовали от средневизейского до верхнепермского времени. Несмотря на довольно слабые изменения и вытекающую отсюда определенность признаков, полной ясности в отношении его объема долго не было. Пламмер и Скотт (Plummer and Scott, 1937) отнесли к семейству *Pronoritidae* род *Prouddenites*, оторвав его от семейства *Medlicottiidae* и рода *Uddenites*. Обоснование своей точки зрения они видели в том, что раковины и лопастные линии юных представителей рода *Uddenites* не обладают признаками, которые типичны для взрослых *Prouddenites primus* Mill. (стр. 60). Это показывает, что авторы исходили из ложного геккелевского понимания рекапитуляции как повторения в онтогенезе потомка признаков взрослого предка. Однако еще А. П. Карпинский писал (1928, стр. 16), что «...в онтогенезе признаки предков никогда не проявляются в их конечной стадии». Новейшие исследования аммонойд полностью подтвердили этот вывод. Миллер и Ферниш:

(Miller and Furnish, 1940a) отнесли к семейству Pronoritidae роды *Prouddenites* и *Uddenites*, хотя и выделили их в особое подсемейство Uddenitinae. В результате первые родовые стадии развития медликоттиид оказались в другом семействе.

Чтобы не делать указанных выше ошибок, необходимо понять, что основными признаками семейства Pronoritidae являются узкая трехзубчатая вентральная лопасть и широкая двураздельная первая умбопальная лопасть, имеющая формулу  $(U_1U_1)$ . Именно эти особенности строения, сохраняющиеся на всем протяжении эволюции семейства, определяют реальное единство всех его членов. Что же касается родов *Prouddenites* и *Uddenites*, то у них лопасть  $(U_1U_1)$  превращается в лопасть  $(U_{1.1}U_{1.1}U_1)$ , и именно здесь зарождается новая особенность развития, типичная только для медликоттиид.

2. Семейство Medlicottiidae Karpinsky, 1889, существовало от среднего карбона до конца верхней перми и за это время испытало в отличие от проноритид резкие и разнообразные изменения. Насколько произвольны были представления о его систематическом положении, видно из того, что его представители в разное время относились частично или полностью к следующим семействам: Prolecanitidae, Pinacoceratidae, Ibergiceratidae, Medlicottiidae, Pronoritidae и Propinacoceratidae. Уже одно это говорит о тех противоречиях, которые существовали в понимании этой таксономической категории.

Первый род семейства, *Prouddenites*, внешне весьма похож на проноритид, но у него произошло асимметрично-двучленное деление первой умбопальной лопасти и повторное двучленное деление ее более широкой внешней части. Именно эта, на первый взгляд незначительная особенность, знаменует становление нового типа онтогенетического развития, нового семейства. В разорванной цепи старых признаков возникло новое звено, оказавшееся необычайно полезным для организма и потому ставшее основным звеном развития. Из двух зубцов первой умбопальной лопасти *Prouddenites* путем их укорочения, а затем многократного деления развились многочисленные адвентивные лопасти, столь характерные для всех медликоттиид. Лопасть  $(U_{1.1}U_{1.1}U_1)$  превратилась в конце концов в сложную систему  $v_n s l_n U_1$ , что сочеталось с коренным преобразованием наружной формы всей раковины. Поэтому род *Prouddenites*, у которого впервые наметилось новое направление развития, так же как и следующий за ним род *Uddenites*, должны быть отнесены к семейству Medlicottiidae. Мы определяем таким образом естественную, а не условную, нижнюю границу семейства; верхняя его граница отмечена вымиранием последнего, наиболее высоко организованного рода *Eumedlicottia*. Следовательно, семейство Medlicottiidae есть реальное единство родов, происходящих от общего предка — *Prouddenites* и связанных своеобразным типом развития вентральной части раковины.

3. Семейство Schistoceratidae Schmidt, 1929, развивалось в течение средне- и верхнекаменноугольной эпох. Объем этой группы был определен только в недавнее время, а раньше отдельные ее представители по чисто внешним морфологическим особенностям относились даже к таким далеким родам, как, например, *Agathiceras*. Ведекинд (Wedekind, 1918) присоединил к роду *Schistoceras* формы, которые позднее были выделены в качестве семейства Metalegoceratidae. Пламмер и Скотт (Plummer and Scott, 1937) отнесли род *Paraschistoceras* к семейству Gastrioceratidae, а род *Schistoceras* к семейству Schistoceratidae. Снова возникает вопрос — как определить признаки реальности рассматриваемой таксономической группы?

Основными особенностями в эволюции схистоцератид были: треугольное завивание личиночных оборотов, исчезающее у поздних представи-

телей, возрастание инволютивности с постепенным исчезновением бугорков и, наконец, своеобразное усложнение лопастной линии путем преобразования первичной умбональной лопасти. У рода *Diabloceras* на внутренней стороне этой лопасти возник дополнительный зубец, который у *Paralegoceras* превратился в самостоятельную лопасть, сместившуюся на внутреннюю поверхность раковины. У рода *Eoschistoceras* эта новая лопасть стала трехраздельной, а затем в ходе дальнейшего филогенеза превратилась в три самостоятельные лопасти. Переходя на буквенные обозначения, эти преобразования можно представить следующим рядом формул:

$$U \rightarrow (U_1U_2) \rightarrow U_1 : U_2 \rightarrow U_1 (U_{2.2} U_{2.1} : U_{2.2}) \rightarrow U_1 U_{2.2} U_{2.1} : U_{2.2}$$

Этот ряд отражает развитие основного звена у представителей семейства *Schistoceratidae*. Появление у рода *Diabloceras* двураздельной лопасти ( $U_1U_2$ ) вместо нерасчлененной лопасти  $U$  предкового семейства *Gastrioceratidae* необходимо считать показателем становления нового семейства. Дальнейшая его эволюция шла путем все большего преобразования элементов, которые связаны генетически с первичной умбональной лопастью.

4. Семейство *Metalegoceratidae* Plummer et Scott, 1937, существовало сравнительно недолго, на протяжении нижнепермского времени. Авторы, установившие это семейство, отнесли к нему роды *Cravenoceras*, *Glaphyrites*, *Pseudogastrioceras*, *Metalegoceras* и *Eothinities*. Такое объединение было совершенно искусственным. Представители типичного рода *Metalegoceras* до его выделения описывались под названием *Gastrioceras*, *Paralegoceras* или *Schistoceras*. Все это указывает на отсутствие ясных и объективных установок в отношении определения рассматриваемого семейства и составляющих его родов.

В действительности металегоцератиды произошли от рода *Eoasianites* в самом начале пермского времени; поэтому более чем странно относить к нему среднекаменноугольный род *Cravenoceras*. Они не имеют никакого отношения к ранее рассмотренному семейству *Schistoceratidae*, потому что эти две группы аммоноидей возникли в разное время, от разных предков и на основе существенно различного развития лопастной линии. У представителей семейства *Metalegoceratidae* усложнение тоже шло за счет преобразования первичной умбональной лопасти, но совершенно другим путем, чем у *Schistoceratidae*. У рода *Juresanites* умбональная лопасть испытала неполное трехчленное деление. У следующего рода *Metalegoceras* три части превратились в самостоятельные лопасти, из которых одна перешла на боковую, а другая — на внутреннюю сторону раковины. У рода *Pseudoschistoceras* лопасть  $U_1$  испытала повторное деление на три самостоятельные части. Эти изменения можно представить следующим рядом формул:

$$U \rightarrow (U_2U_1U_3) \rightarrow U_2U_1 : U_3 \rightarrow U_2U_{1.2}U_{1.1} : U_{1.2}U_2$$

Петрудно заметить, что этот ряд изменений не имеет ничего общего с рядом схистоцератид. Появление у рода *Juresanites* трехраздельной лопасти ( $U_2U_1U_3$ ) вместо нерасчлененной лопасти  $U$  предкового рода *Eoasianites* надо понимать как возникновение нового основного звена развития и вместе с тем нового семейства. Этим достигается четкое и обоснованное определение данной таксономической группы.

5. Семейство *Vidrioceratidae* Plummer et Scott, 1937. Эволюция этого семейства протекала на протяжении второй половины верхнего карбона и всего пермского периода. Его систематика может служить хорошим примером той путаницы, которая возникает в результате типологической

оценки признаков. Пламмер и Скотт (1937) в момент выделения семейства включили в него пять родов: *Vidrioceras*, *Marathonites*, *Peritrochia*, *Stacheoceras* и *Waagenoceras*, из которых второй и третий явно не имеют никакого отношения к остальным. Древнейший представитель семейства, верхнекаменноугольный род *Vidrioceras* Böse, 1917, был «развенчан» сперва Смитом (Smith, 1927), а позднее еще раз Миллером и Фёрнишем (Miller a. Furnish, 1940 a), которые соединили его с родом *Shumardites* из семейства Shumarditidae. Два последних автора в той же работе род *Marathonites* объединили с *Peritrochia*, этот последний, так же как и *Stacheoceras*, отнесли к семейству Popanoceratidae, а род *Waagenoceras* — к семейству Cyclobolidae. В результате от семейства Vidrioceratidae осталось одно название.

В действительности же, как показали наши исследования, род *Vidrioceras* был выделен вполне обоснованно, так как легко отличается от *Shumardites* существенно иным типом развития лопастной линии. Совершенно новое направление развития впервые определилось у рода *Vidrioceras*; наружная и внутренние боковые лопасти превратились у него каждая в три самостоятельные лопасти. В ходе последующего филогенеза (*Vidrioceras* → *Prostacheoceras* → *Waagenina* → *Stacheoceras*) возникшие таким способом третья, а затем четвертая, пятая и т. д. лопасти путем двучленного деления превращались в две самостоятельные лопасти. Этот процесс усложнения перегородки у последних представителей семейства привел к образованию десяти наружных боковых лопастей. Следовательно, развитие рассматриваемых элементов лопастной линии видриоцератид протекало в соответствии со следующими формулами:

$$L \rightarrow L_2 L_1 (L_{2.1} L_{2.1}) \rightarrow L_2 L_1 L_{2.1} (L_{2.1.1} L_{2.1.1}) \text{ и т. д.}$$

$$I \rightarrow I_2 I_1 (I_{2.1} I_{2.1}) \rightarrow I_2 I_1 I_{2.1} (I_{2.1.1} I_{2.1.1}) \text{ и т. д.}$$

Для всех представителей семейства Vidrioceratidae характерна вздутая эллипсоидальная раковина с тонкими поперечными струйками. Основное звено развития лопастной линии проявляется в трехчленном делении первичной наружной и внутренней боковых лопастей и в многократном в последующих стадиях двучленном делении возникших таким способом третьей наружной и третьей внутренней боковых лопастей. При этом двучленное деление всегда претерпевает последняя, ближайшая к умбо лопасть, связанная своим происхождением с первичными боковыми лопастями. Эти особенности определяют семейство Vidrioceratidae и точно отделяют его от морфологически сходных, но генетически далеких групп.

6. Семейство Popanoceratidae Hyatt, 1900. Эта своеобразная группа амmonoидей существовала на протяжении нижне- и частично верхнепермской эпох. До недавнего времени она представляла собой один из наиболее ярких примеров искусственной и беспринципной группировки родов в семейство. В русском издании Циттеля (1934) Popanoceratidae включают *Agathiceras*, *Adrianites*, *Popanoceras*, *Stacheoceras*, *Parapopanoceras* и *Megaphyllites*. В действительности эти роды принадлежат к разным, иногда совершенно чуждым друг другу семействам и даже отрядам. В «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР» (1939) род *Popanoceras* совместно с родами *Agathiceras*, *Adrianites*, *Stacheoceras*, *Marathonites* и *Vidrioceras* отнесен к семейству Arcestidae, что является столь же грубым искажением действительности. Миллер и Фёрниш (1940a) включили в семейство Popanoceratidae только три рода: *Peritrochia*, *Stacheoceras* и *Popanoceras*, причем невероятно исказили представление об отдельных родах. В таком объеме это семейство продолжало оставаться типичным примером абстрактной категории.

Развитие наружной боковой лопасти протекало у попаноцератид в общем так же, как и у видриоцератид. Совершенно по-особому шло усложнение умбональной и внутренней боковой лопастей; для упрощения вопроса остановимся только на последней. У древнейшего рода *Protopopanosceras* первичная внутренняя боковая лопасть распалась в онтогенезе на две части, из которых затем одна превратилась в две самостоятельные лопасти, а другая стала двураздельной. В ходе дальнейшего филогенеза (*Protopopanosceras* → *Propopanosceras* → *Popanosceras* → *Tauroceras*) ближайшая к умбо лопасть испытывала повторное двучленное деление. В генетических формулах это может быть представлено в следующем виде:

$$I \rightarrow I_{1.2} I_{1.1} (I_{2.1} I_{2.1}) \rightarrow I_{1.2} I_{1.1} I_{2.1} (I_{2.1.1} I_{2.1.1}) \text{ и т. д.}$$

Для всех представителей семейства Popanosceratidae характерна дисковидная раковина с резкими поперечными ребрами, образующими на вентральной стороне глубокий синус. Основное звено развития лопастной линии выражается в двучленном делении первичной внутренней боковой лопасти с последующими указанными выше изменениями. Сравнение соответствующих формул показывает, насколько резко различаются типы онтогенетического развития попаноцератид и видриоцератид. Все эти особенности определяют реальное, филогенетическое единство семейства Popanosceratidae и не оставляют никакой возможности для произвольного толкования его объема.

Приведенные примеры, которые при желании можно было бы значительно расширить, убедительно говорят о том, что семейства аммоноидей, как они выделялись в большинстве монографий и сводок, представляли собой, за редким исключением, искусственные объединения гетерогенных групп, более или менее сходных по внешним субъективно понятым признакам. Такое положение дела, свойственное, вероятно, и другим классам организмов, объясняет преобладающее мнение систематиков, согласно которому высшие категории суть абстракции, полностью зависящие от чутья, такта, опыта или, говоря более будничным языком, от произвола исследователя или компилятора. Но так не должно быть в истинной науке. Принципы филогенетической систематики заставляют полностью отказаться от такого «метода» работы. Теоретическое рассмотрение вопроса убеждает нас в том, что семейство не абстракция и не второстепенная категория, которая может зависеть от точки зрения автора или может быть «списана» в какой-либо внушительной сводке.

Семейство — не только реальная, но и очень важная таксономическая категория, которая, если она правильно понята и выделена, определяет в основном дальнейший успех построения системы. Познать семейство можно только на основе исторического исследования фактов. Чтобы правильно понять и выделить семейство, необходимо прежде всего уловить момент становления, который означает некоторое нарушение анцестральной системы, появление нового основного звена движения, принципиально нового направления развития. В то же время момент становления — это узловой пункт, перерыв в непрерывности движения органического мира. В одних случаях основное звено может быть более или менее стабильным (семейство Pronotitidae), в других — необычайно изменчивым, но изменчивым в определенных рамках и направлении (семейства Medlicottiidae, Vidrioceratidae и др.). Поэтому признаки семейства могут выражаться не только морфологическим сходством, но и морфологическим несходством, в основе которого должен лежать, однако, один и тот же принципиально особый тип онтогенетического развития. В ходе эволюции новое направление развития реализуется, как правило, многими путями, в соответствии с принципом адаптивной

радиации. Поэтому следующая задача сводится к тому, чтобы проследить отдельные ветви этого эволюционного потока, создающего многообразие внутри семейства, на всем протяжении его развития до полного исчезновения. Следовательно, чтобы понять и правильно определить семейство, надо с возможной полнотой проследить его становление, развитие и исчезновение, уделяя особое внимание основному звену, типичному только для данного семейства, определяющему реальное единство составляющих его родов. Значит, семейство есть монофилетическая система родов, сохранивших на всех путях адаптивной радиации особый тип позднего онтогенеза и принципиально то же основное звено движения. Конечно, семейства могут быть и монотипными, т. е. могут быть представлены одним родом, хотя это довольно редкое явление.

Необходимо сказать несколько слов о других категориях семейственной группы — надсемействе и подсемействе. Трудно дать общее определение этих таксономических категорий, хотя их значение и принципы выделения легко показать на конкретных примерах.

Обратимся сначала к высшей категории семейственной группы. В подотряде Prolecanitina мы выделяем три надсемейства: 1) Prolecanitaceae (Prolecanitidae, Daraelitidae), 2) Medlicottiaceae (Pronoritidae, Medlicottiidae, Episageceratidae, Shikhanitidae, Sundaitidae) и 3) Sagecerataceae (Sageceratidae). Посмотрим теперь, правильно ли именно такое объединение семейств или допустимо какое-либо другое. У всех представителей первой группы, несмотря на сложные преобразования во времени, первичная умбональная лопасть  $U$  всегда остается единой и нераздельной. Вторая группа, происходящая от первой, морфологически весьма разнородна, но всех входящих в нее аммоноидей объединяет характерная особенность — двучленное деление первичной умбональной лопасти. Иногда этот признак сохраняется только в онтогенезе, но он обязательно присутствует. Третья группа, отделившаяся от второй, перешла на совершенно иной путь онтогенетических преобразований; у ее представителей первичная умбональная лопасть осталась единой, но большое усложнение испытывала вентральная лопасть. Никаких перестановок внутри этой системы сделать нельзя, потому что любая перестановка нарушала бы единство группы и противоречила бы действительному ходу исторического развития. Значит, можно сказать, что надсемейство представляет собой монофилетическое объединение семейств, связанных генетическим родством, отразившимся в общности каких-либо важных морфологических особенностей.

В каменноугольное и пермское время среди гошатигов временами появлялись семейства, представители которых отличались от предковых форм весьма сложными лопастными линиями. Это — Agathiceratidae, Shumarditidae, Marathonitidae и Popanoceratidae. Так как высота организации этих групп выходила за рамки обычных признаков семейства, то их следует одновременно рассматривать и в ранге надсемейства. Объединять эти группы совершенно невозможно, так как они возникали в разное время и от разных предков. Такие же семейства Vidrioceratidae и Cyclolobidae филогенетически связаны, вследствие чего они образуют надсемейство Cyclolobaceae.

Перейдем теперь к характеристике нижней категории семейственной группы. Можно согласиться с теми авторами, которые определяют подсемейство как вертикальный ряд (или ветвь), представляющий определенную последовательность родовых стадий внутри семейства. Вопрос о подсемействах в системе аммоноидей разработан еще очень слабо, причем это ни в коем случае нельзя понимать так, что будто бы ранг семейств у этих моллюсков завышен. Дело объясняется скорее тем, что многие



группы семейственного ранга развивались прямолинейно, без боковых ветвей, или давали боковые ответвления в виде одного-двух видов. В этих условиях многие подсемейства были бы однозначны или семейству или роду. Так, например, среди *Poranoceratidae* мы не знаем боковых ответвлений родового ранга; поэтому названное семейство во всем своем объеме представляет и две другие категории семейственной группы. С другой стороны, сильно разветвленные *Medlicottiidae* могут быть разделены на три подсемейства: 1) *Uddenitinae* (*Prouddenites*, *Daixites*, *Uddenites*, *Uddenoceras*), 2) *Sicanitinae* (*Artioceras*, *Propinacoceras*, *Synartinskia*, *Sicanites*, *Akmilleria*) и 3) *Medlicottiinae* (*Artinskia*, *Aktubinskia*, *Medlicottia*, *Eumedlicottia*, *Neogeoceras*), из которых каждое отличается своими особенностями развития и высотой организации. Можно предполагать, что по мере накопления фактического материала многие другие семейства, развитие которых сейчас представляется прямолинейным, окажутся разветвленными и, таким образом, естественно распадутся на подсемейства.

## РОД

В отличие от семейства род привлекал к себе значительно большее внимание исследователей, вероятно потому, что название рода входит в бинаминальную номенклатуру. Надо сразу сказать, что большинство систематиков-неонтологов рассматривает род как условную группировку видов. Выше уже была приведена цитата из заявления американских орнитологов, которые выделение родов считали всего лишь актом удобства, а не научным фактом. Л. Кено (Cuénot, 1936) также писал о том, что род представляет собой чисто морфологическую условность, вследствие чего объем этой категории будет постоянно изменяться. Г. Дэвис (Davis, 1941) утверждал, что количество видов, которые должны быть включены в тот или иной род, — это личное дело автора. Однако, чтобы род был ни слишком узким, ни слишком громоздким, в нем разумно иметь в среднем 5—10 видов. Столь же примитивны представления Э. Майра, который пишет (1947, стр. 427): «Наилучшее определение рода основано, видимо, на честном допущении субъективной природы этой категории».

В работах палеонтологов тоже трудно найти научное определение рассматриваемой нами таксономической категории. Однако некоторые суждения по этому вопросу, высказанные отдельными палеонтологами, существенно отличаются от изложенных выше представлений, и это вытекает из особенностей палеонтологической систематики, охватывающей группы организмов, сменявших друг друга во времени. Вот несколько примеров.

Неймайр и Пауль (Neumaier und Paul, 1875), указывая на искусственность родовых границ, тем не менее понимали род как объединение генетически близких рядов форм, происходящих из одного корня. К. О. Милашевич (1877, стр. 38) проводил различие между морфологическими и «генетивными» родами, из которых «...первые всегда разнятся между собой своими предикатами, а вторые — по способу происхождения, но могут совпадать в своих предикатах». Н. И. Андрусов (1897) также высказался в пользу генетических родов, хотя в своей практической работе не всегда отказывался от полифилетического понимания таксономических категорий. Г. Осборн (Osborn, 1923, стр. 48) определял роды как «...последовательные стадии адаптации и эволюции одного или многих признаков, наблюдаемые в восходящих геологических горизонтах». Характерно его указание на то, что линнеевские роды являются сборными, охватывающими несколько настоящих родов. По мнению Осборна, весьма распространенные явления параллелизма, конвергенции и гомоплазии, затемняющие

истинные генетические взаимоотношения, ведут к созданию гетерогенных таксономических категорий.

Изложение выводов, возникших в результате изучения аммоидей, мы, как и прежде, начнем с рассмотрения наиболее типичных примеров.

1. Семейство *Medlicottiidae*. Принципы выделения родов особенно наглядно могут быть иллюстрированы на примере большого и хорошо изученного семейства *Medlicottiidae*. У представителей этой группы резким филогенетическим преобразованием была подвержена вентральная часть раковины и перегородки, причем, как доказано предыдущими исследованиями (Руженцев, 1946, 1949а), изменения их находились в теснейшей функциональной взаимосвязи. Внешняя ветвь первой умбональной лопасти сначала испытала двучленное деление, затем поднялась вверх, после чего превратилась в сложную систему адвентивных лопастей по формуле:

$$(U_1 U_1) \rightarrow (U_{1.1} U_{1.1} U_1) \rightarrow v_n s l_n U_1.$$

Соответственно вначале широкая и плоская вентральная сторона раковины становилась все более узкой и вогнутой, пока не превратилась в два сближенных щеля, разделенных бороздой. Именно это преобразование первой умбональной лопасти, направленное к укреплению изменяющейся вентральной части раковины, составляло основное звено развития семейства на всех этапах и путях его эволюции.

Из первичной умбональной лопасти у представителей семейства *Medlicottiidae* возникали самые разнообразные структуры, имевшие важнейшее таксономическое значение. Количество адвентивных лопастей, расположенных на вентральной и латеральной сторонах внешнего седла, было весьма различным на разных этапах эволюции и постоянным у представителей одного рода. Форма и расположение адвентивных лопастей также были подвержены изменениям. Особенно обращает на себя внимание первая латеральная адвентивная лопасть, которая у одних родов была небольшая, у других же достигала очень крупных размеров. Первая умбональная лопасть  $U_1$  и ряд следующих за ней лопастей у древних представителей семейства были простыми (цельнокрайными), а у большинства поздних представителей стали двузубчатыми. Основание первой лопасти иногда было расположено ниже основания следующей за ней лопасти, иногда, наоборот, выше. Все эти признаки, иногда мелкие и не привлекающие к себе внимания при беглом наблюдении, служат хорошей основой для выделения реальных родов. Для полной ясности нужно добавить, что есть много других особенностей строения раковины, которые не только не идут в разрез, но подтверждают деление семейства, основанное на признаках основного звена.

В качестве родов мы можем и должны выделять последовательные этапы эволюции признаков основного звена на протяжении каждого филогенетического ряда. Тогда семейство *Medlicottiidae* естественно разобьется на следующие строго обоснованные и вполне реальные роды:

а) род *Prouddenites* Miller, 1930. Вентральная сторона широкая, плоская. Первая умбональная лопасть асимметрично-двураздельная; ее более широкая внешняя часть в свою очередь двураздельная; формула:  $(U_{1.1} U_{1.1} U_1)$ . Московский, жигулевский и оренбургский ярусы;

б) род *Daixites* Ruzhencev, 1941. Вентральная сторона значительно более узкая, округленная. Первая умбональная лопасть в общем такая же, но ее внешняя часть несколько укороченная; формула та же. Оренбургский, ассельский и сакмарский ярусы;

в) род *Uddenites* Böse, 1917. Вентральная сторона с глубокой бороздой. Внешняя часть первой умбональной лопасти путем дальнейшего укорочения превратилась в две вершинные адвентивные лопасти; внутренняя

ее часть стала самостоятельной нерасчлененной лопастью; формула:  $a_1 a_1 U_1$ . Жигулевский и оренбургский ярусы;

г) род *Uddenoceras* Miller et Furnish, 1954. То же, но внешняя часть умбональной лопасти превратилась в три вершинные адвентивные лопасти по формуле:  $a_1 \cdot 1 a_1 \cdot 1 a_1 U_1$ . Жигулевский и оренбургский ярусы;

д) род *Artioceras* Ruzhencev, 1947б. Вентральная сторона с бороздой и бугорками. Боковые стороны выпуклые, сходящиеся в сторону сифона и умбо. Адвентивных лопастей: две вершинные и одна латеральная; лопасть  $U_1$  двузубчатая<sup>1</sup>, длиннее следующей за ней; формула:  $a_1 \cdot 1 a_1 \cdot 1 a_1 U_1$  (или  $s_1 s_1 l_1 U_1$ )<sup>2</sup>. Артинский ярус;

е) род *Propinacoceras* Gemmellaro, 1887. Вентральная сторона с бороздой и бугорками. Боковые стороны параллельные. Вершинных адвентивных лопастей три, из которых одна может превращаться в латеральную; лопасть  $U_1$  короче следующей за ней; формула:  $s_2 s_2 s_1 U_1$  или  $s_1 s_1 l_1 U_1$ . Артинский ярус и более высокие отложения;

ж) род *Synartinskia* Ruzhencev, 1939б. Вентральная сторона с бороздой и бугорками. Адвентивных лопастей: одна вентральная, одна-две вершинные и две латеральные; нижняя латеральная лопасть очень большая; лопасть  $U_1$  длиннее следующей за ней; формула:  $v_1 s_1 l_2 l_1 U_1$ . Сакмарский ярус;

з) род *Sicanites* Gemmellaro, 1887. Вентральная сторона гораздо более узкая, состоящая из двух бугорчатых килей и разделяющей их борозды. Лопастей в общем такие же, как у *Synartinskia*; формула та же. Нижне- и верхнепермские отложения;

и) род *Akmilleria* Ruzhencev, 1940д. Вентральная сторона с бороздой и бугорками. Адвентивных лопастей: одна вентральная, две вершинные и две латеральные; нижняя латеральная лопасть маленькая; лопасть  $U_1$  короче следующей за ней; формула:  $v_1 s_1 s_1 l_2 l_1 U_1$ . Нижнепермские отложения;

к) род *Artinskia* Karpinsky, 1926. Вентральная сторона с бороздой и продолговатыми бугорками. Адвентивных лопастей: две вентральные, две вершинные и три латеральные; нижняя латеральная лопасть небольшая; формула:  $v_1 v_2 s_1 s_1 l_3 l_2 l_1 U_1$ . Оренбургский, ассельский, сакмарский и артинский ярусы;

л) род *Aktubinskia* Ruzhencev, 1947б. Вентральная сторона значительно более узкая, с бороздой и резкими округлыми бугорками. Адвентивных лопастей столько же, сколько у *Artinskia*, но нижняя латеральная лопасть крупнее; лопасть  $U_1$  длиннее следующей за ней; формула та же. Артинский ярус;

м) род *Medlicottia* Waagen, 1880. Вентральная сторона узкая, состоящая из двух бугорчатых или гладких килей и разделяющей их борозды. Адвентивных лопастей: от трех до шести вентральных, одна-две вершинных и от четырех до семи латеральных; нижняя латеральная лопасть очень большая; формула:  $v_1 v_2 v_3 \dots s_1 \dots l_4 \dots l_3 l_2 l_1 U_1$ . Сакмарские, артинские и верхнепермские отложения;

н) род *Eumedlicottia* Spath, 1934. Вентральная сторона очень узкая, состоящая из двух гладких килей и разделяющей их борозды. Боковые седла осложнены зубцами. Адвентивных лопастей: три-четыре вентральных, две вершинных и четыре-пять латеральных; нижняя латеральная лопасть очень большая; формула:  $v_1 v_2 v_3 \dots 4 s_1 s_1 l_4 \dots 5 l_3 l_2 l_1 U_1$ . Нижне- и верхнепермские отложения;

<sup>1</sup> У всех последующих родов этого семейства лопасть  $U_1$  имеет в основании два зубца.

<sup>2</sup> Вследствие большого усложнения адвентивных лопастей, в дальнейшем мы переходим на морфологическое их обозначение.

о) род *Neogeoceras* Ruzhencev, 1947б. Вентральная сторона узкая, плоская, лишенная бугорков. Адвентивных лопастей: четыре вентральных, одна вершинная и пять латеральных; нижняя латеральная лопасть маленькая; лопасть  $U_1$  очень широкая, с длинным внешним зубцом; формула:  $v_1v_2v_3v_4sl_5l_4l_3l_2l_1U_1$ . Верхнепермские отложения.

2. Семейство *Schistoceratidae*. В разное время, опосываясь на поверхностном сходстве отдельных элементов лопастной линии, авторы смешивали представителей родов *Schistoceras*, *Metalegoceras* и *Agathiceras*, которые в действительности принадлежат к трем далеким друг от друга семействам. Изучение онто-филогенетического развития позволяет не только правильно выделить роды внутри данного семейства, но и обоснованно отделить от них чуждые элементы. Достаточно сравнить полные генетические формулы лопастных линий названных родов:

*Schistoceras* —  $(V_1V_1)LU_1U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2}ID$ ,

*Metalegoceras* —  $(V_1V_1)LU_2U_1 : U_3ID$ ,

*Agathiceras* —  $(V_1V_1)L_2L_1L_2U : ID$ ,

чтобы убедиться в том, что следующие за вентральной три наружные лопасти, которые и служили основным поводом для путаницы, во всех случаях имеют совершенно разное происхождение. Сходство, которое искали в очертании этих лопастей, отнюдь не говорит о единстве рассматриваемых родов. Это еще раз показывает, что одна морфология, не подкрепленная историей развития, не может быть основой классификации.

У представителей семейства схистоцератид основным признаком, который связывает все родовые стадии, является своеобразное превращение первичной умбональной лопасти. На основании выделения естественных этапов эволюции указанного выше признака, с которым связан ряд других особенностей в строении раковины и перегородки, можно обосновать следующие роды:

а) род *Diaboloceras* Miller et Furnish, 1940в. Раковина эволютная, с треугольным завиванием на ранних стадиях и умбональными бугорками. Первичная умбональная лопасть, сместившаяся на боковую сторону, имеет резкий умбональный выступ; формула:  $(U_1U_2)$ . Среднекаменноугольные отложения;

б) род *Paralegoceras* Hyatt, 1884. Раковина в общем такая же. Умбональный выступ превратился в самостоятельную лопасть, которая перешла на внутреннюю поверхность раковины; формула:  $U_1 : U_2$ . Среднекаменноугольные отложения;

в) род *Eoschistoceras* Ruzhencev, 1952б. Раковина более инволютная, с треугольным завиванием на очень ранних стадиях и рано исчезающими умбональными бугорками. Лопасть  $U_2$  испытала неполное трехчленное деление; формула:  $U_1(U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2})$ . Верхи среднего карбона;

г) род *Paraschistoceras* Plummer et Scott, 1937. Раковина без треугольного завивания, с умбональными бугорками на ранних и средних стадиях. Лопасть  $U_2$  распалась на три самостоятельные лопасти, из которых одна полностью перешла на внутреннюю сторону; формула:  $U_1U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2}$ . Жигулевский и оренбургский ярусы;

д) род *Schistoceras* Hyatt, 1884. Раковина инволютная, без треугольного завивания и умбональных бугорков; формула та же. Жигулевский и оренбургский ярусы.

3) Семейство *Roranoceratidae*. Вокруг этого семейства накопилось столько таксономической путаницы, что оно может служить ярким примером того, как не надо выделять родовые категории. Не касаясь более старых работ, укажем, что в большой монографии Миллера и Ферриша

(Miller and Furnish, 1940 a) к этому семейству отнесены три рода в таком объеме: *Peritrochia* (включая *Marathonites*, *Pseudovidrioceras* и *Prostacheoceras*), *Stacheoceras* (включая *Waagenina*, *Neostacheoceras* и *Pamirites*) и *Popanoceras* (включая *Protopopanoceras*, *Tauroceras* и *Neopopanoceras*). Каждый из этих трех «родов», как показали наши исследования, представляет искусственную, гетерогенную таксономическую категорию. Среди этой сборной группы гониатитов выделяются три реальных семейства: 1) *Marathonitidae* (*Kargalites*, *Tabantalites*, *Marathonites*, *Pseudovidrioceras*, *Demarezites*, *Pyattoceras* и *Peritrochia*), 2) *Vidrioceratidae* (*Vidrioceras*, *Prostacheoceras*, *Waagenina* и *Stacheoceras*) и 3) *Popanoceratidae* (*Protopopanoceras*, *Propopanoceras*, *Popanoceras* и *Tauroceras*).

В таком объеме семейство *Popanoceratidae* приобретает полную реальность, так как отражает действительный ход филогенетического развития группы. У его представителей внешняя форма раковины и скульптура почти не изменялись, зато резкие преобразования испытали перегородка и лопастная линия. В ходе эволюции ветви вентральной лопасти становились все более широкими и зазубренными, количество боковых лопастей возрастало, их форма становилась все более сложной, количество внутренних лопастей возрастало. На основании этих изменений в филогении семейства выделяются естественные этапы, которые и следует рассматривать как особые роды:

а) род *Protopopanoceras* Ruzhencev, 1938. Ветви сифонной лопасти узкие, двузубчатые. Из первичной наружной боковой лопасти образовались три, из которых первая и вторая двузубчатые, а третья широкая, резко двураздельная. Ассельский ярус;

б) род *Propopanoceras* Toumansky, 1938a. Ветви сифонной лопасти такие же. Из первичной наружной боковой лопасти образовались четыре или пять лопастей; из них четвертая (или пятая) широкая, резко двураздельная. Сакмарский ярус;

в) род *Popanoceras* Huatt, 1884. Ветви сифонной лопасти довольно широкие, трех- или четырехзубчатые. Из первичной наружной боковой лопасти образовались четыре или пять лопастей, сильнее расчлененных, чем у предыдущего рода; четвертая (или пятая) лопасть широкая, резко двураздельная. Артинский ярус;

г) род *Tauroceras* Toumansky, 1938б. Ветви сифонной лопасти очень широкие, многозубчатые. Из первичной наружной боковой лопасти образовались шесть или семь лопастей, которые сильно и высоко расчленены; шестая (или седьмая) лопасть широкая, резко двураздельная. Верхняя пермь.

Рассмотренные примеры говорят о том, что установленные в разное время роды амmonoидей часто представляют искусственные объединения гетерогенных форм. Одни авторы, стоявшие на ложных позициях так называемой горизонтальной систематики, шли сознательно к созданию таких «родов», у других они возникали в результате типологического рассмотрения сходств, что влекло за собой статическую (вневременную) оценку признаков. Трудности возникают от того, что в различных рядах одного семейства или двух смежных семейств могут параллельно возникать одинаковые или весьма сходные особенности. Так, например, у родов *Synartinskia* → *Sicanites* и *Akmilleria* независимо образовалось внешнее седло только с одной вентральной адвентивной лопастью. У родов *Sicanites* и *Medlicottia* раковины по внешней форме почти не отличимы. У начальных родов семейства *Vidrioceratidae* и *Popanoceratidae* способы развития первичной наружной боковой лопасти почти идентичны. Такие признаки, возникающие в результате параллельного развития или конвергенции, затемняют истинные филогенетические взаимоотношения и способствуют созданию искусственных родов. Поэтому последовательное применение

принципов филогении и систематики, изложенных в данной работе, неизбежно ведет к разукрупнению искусственно созданных родов и перегруппировке входящих в них видов.

Соображения, высказанные нами при определении семейства, в значительной мере сохраняют свою силу и в этом случае. Если семейство было определено как реальное единство родов, то и род в свою очередь не условность, не абстракция, как думают многие, а реальное единство составляющих его видов. Выше было показано, что семейство характеризуется принципиально одним и тем же, несмотря на все изменения, основным звеном развития. Продолжая эту мысль, мы можем сказать, что роды одного семейства представляют собой определенные стадии эволюции основного звена; это определенные, морфологически обособленные этапы в развитии основного, определяющего признака или системы таких признаков. Для семейства особенно характерно появление в недрах старой системы принципиально нового приспособления, для составляющих его родов — закономерное во времени и по всем путям адаптивной радиации развитие нового приспособления. Иначе говоря, каждый род данного семейства отражает степень приспособления по тому направлению, которое в целом типично для всей группы. Значит, род есть монофилетическая система видов, объединенных одним или несколькими признаками, характеризующими на каждом направлении адаптивной радиации обособленную стадию в эволюции основного звена движения. Если роды выделены правильно, они образуют геологическую последовательность закономерно изменяющихся форм — филогенетический ряд. Семейства часто состоят не из одного, а из нескольких филогенетических рядов, возникших в результате большего или меньшего изменения основных особенностей под действием адаптивной радиации. Такие ряды, как уже было сказано, могут быть выделены в качестве подсемейств.

Сделанный вывод не дает вполне точного указания относительно объема рода в каждом конкретном случае. В своей практической работе палеонтолог неизбежно сталкивается с вопросом, на который трудно дать общий, пригодный во всех случаях ответ, — какой этап филогенетического развития системы основных признаков заслуживает выделения в качестве рода? Этот вопрос возникает всякий раз, когда таксономические единицы должны быть выделены на протяжении прямого филогенетического ряда. При решении этой задачи следует учитывать два критерия: морфологическую обособленность и историческую обособленность выделяемой группы. Здесь, конечно, неизбежны некоторые варианты толкования. Однако всякому должно быть понятно, что возможные иногда разногласия при выделении родов в пределах одного конкретного филогенетического ряда не могут создать таких ошибок, которые возникают и накапливаются при установлении абстрактных «родов» вольными или невольными сторонниками так называемой «естественной», или типологической, систематики.

В этой связи нужно заметить, что таксономическое значение признаков резко изменяется с увеличением количества слагающих его элементов: чем меньше таких элементов, тем больше таксономическое значение признака. Этот вывод можно пояснить следующими примерами. В каменноугольных и пермских отложениях известно много аммонидей, имеющих только восемь лопастей вокруг оборота: вентральную, две наружные боковые, две умбональные, две внутренние боковые и дорсальную. Такое количество лопастей относится к категории неизменных, обязательных признаков не только многих родов, но и семейств, различия между которыми проводятся по форме и расположению отдельных элементов. Очевидно, даже небольшое усложнение одной из таких лопастей имеет крупное таксономическое значение. Такой ничтожный признак, как появление

дополнительного выступа на внутренней стороне умбональной лопасти, привел к выделению нового рода *Diaboloceras* (Miller and Furnish, 1940в). Неполное трехчленное деление умбональной лопасти послужило основанием для установления нового рода *Juresanites* (Максимова, 1940 а). С другой стороны, у представителей семейства *Medlicottiidae*, имеющих только паружных умбональных лопастей до десяти и более, количество основных элементов лопастной линии не только не может служить признаком рода, но изменяется даже у особей одного вида.

В семействе *Vidrioceratidae* количество лопастей, возникших из первичной паружной боковой, увеличивается в ходе филогенеза от трех до десяти. Сначала разворачивание этого признака идет очень медленно (*Vidriocereras* → *Prostacheoceras*), затем все более нарастающими темпами. Поэтому прибавление одной новой лопасти имеет не одинаковое таксономическое значение в начале и в конце филогенеза этой группы. То же самое хорошо видно в развитии семейства *Medlicottiidae*. Как уже было показано выше, в этом случае большое таксономическое значение имеют адвентивные лопасти, возникавшие из внешней части первичной умбональной лопасти. Количество вентральных адвентивных лопастей изменяется в различных филогенетических ветвях от нуля до шести. Их отсутствие или наличие в количестве одной или двух является строго выдержанным признаком рода. При дальнейшем усложнении внешнего седла количество адвентивных лопастей перестает быть признаком рода; так, например, у рода *Medlicottia* может быть от трех до шести вентральных адвентивных лопастей.

Следовательно, признак, стойкий при одной степени развития группы, может стать индивидуально изменчивым при другой степени развития. Это нужно учитывать при разделении конкретных филогенетических рядов на родовые стадии, чтобы не допустить ошибок или необоснованной дробности таксономических категорий.

## ВИД

В зоологии и ботанике вопросу вида посвящено большое количество специальных исследований. Даже среди сравнительно недавних работ можно назвать крупные монографии Робсона (Robson, 1928), Л. Кено (Cubénot, 1932, 1936)<sup>1</sup>, В. Л. Комарова (1944), Э. Майра (1947), А. Кэйна (1958), не говоря о многочисленных журнальных статьях. В последние годы этому вопросу большое внимание уделял Т. Д. Лысенко (1951, 1952). Проблема вида была подвергнута самому широкому обсуждению на страницах различных журналов (список дискуссионных статей напечатан в Ученых записках Томского государственного университета, № 27, 1956). Однако среди этого обилия исследований палеонтологические работы занимают сравнительно скромное место, хотя и здесь интерес к данному вопросу в последние годы значительно возрос (Куликов, 1953; Степанов, 1952, 1953; Dunbar, 1950; Elias, 1950; George, 1954; McKerrow, 1952; Simpson, 1951; Sylvester-Bradley, 1956). Слабое участие палеонтологов в обсуждении столь актуальной проблемы в значительной степени объясняется особенностью ископаемого материала, который очень редко обладает такой полнотой и сохранностью, чтобы, опираясь на него, можно было сделать достаточно обоснованные выводы.

В зоологической и ботанической литературе очень много определений вида, однако, начиная с работы Д. Рея (Rajus, 1686—1704) «*Historia Plantarum*» и до наших дней, не было дано такого определения, которое

<sup>1</sup> Во второй работе Кено, кроме подробного списка литературы, имеется ценный словарь терминов, употребляющихся в систематике или имеющих к ней отношение.

было бы признано, наконец, удовлетворительным и было бы одобрено большинством исследователей. В. Л. Комаров (1944) свою книгу «Учение о виде у растений» начинает словами (стр. 15): «Если просто расположить определения вида, данные ему различными учеными в различное время, в хронологическом порядке, то из этого ничего полезного не выйдет. Получится нагромождение мало понятных фраз, из которых читатель ничего не вынесет». Тем не менее, в самом конце той же книги Комаров дал свое собственное определение вида (стр. 244): «Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции». Очевидно, начало и конец этой формулы приложимы не только к виду, но и к более крупным таксономическим категориям. Следовательно, для характеристики собственно вида здесь остается единственный критерий — обособленность в результате отбора. Это критерий, безусловно, очень важный, однако в определении не хватает указания на то, что вид представляет собой наименьший обособленный этап эволюции. Недавно А. Л. Тахтаджян (1955, стр. 794) предложил другое определение: «вид есть биологически обособленная в процессе эволюции система клонов или популяций, связанных между собой переходами и отделенных от близких видов условиями существования или барьерами изоляции». Здесь упор правильно сделан на клоны и популяции, а также на свособразие внутривидовых и межвидовых отношений, но упущено важное условие — монофилетическое происхождение вида. Необходимо отметить указание самого автора на то, что это определение является только теоретическим и не содержит практических указаний для систематика.

Если до сих пор нет единого определения вида, то долголетнее изучение этой проблемы привело, по-видимому, к полному согласию относительно того, на чем должно быть основано такое определение. Большинство ученых признает следующие критерии вида:

1) монофилетический критерий, т. е. происхождение от одного предкового вида;

2) морфологический критерий, выражающийся в определенном сходстве строения всех особей внутри вида (с учетом полового диморфизма, а также возрастных и сезонных изменений), при отсутствии переходных форм между видами (т. е. наличие гнатуса);

3) физиологический критерий, выражающийся в свободном скрещивании внутри вида и отсутствии или затрудненном скрещивании особей близких видов с образованием, как правило, бесплодных гибридов;

4) экологический критерий, выражающийся в том, что каждому виду свойственна своя биологическая ниша, определяющая условия жизни особей;

5) географический критерий, выражающийся в том, что каждый вид, несмотря на большую или меньшую разобщенность отдельных популяций<sup>1</sup>, в целом занимает определенный ареал; при этом очень близкие виды могут существовать совместно, но географического замещения (викарианта) у них быть не может;

6) исторический критерий, т. е. определенная длительность существования во времени при сохранении качественной определенности.

Когда мы переходим к палеонтологическому материалу, то по вполне понятным причинам количество критериев, которые могут быть положены в основу определения вида, значительно сокращается. В частности, пол-

<sup>1</sup> Популяция, или локальная популяция, — это элементарная структурная единица вида, представляющая территориально обособленную, потенциально скрещивающуюся совокупность его особей.



ностью отпадают такие важнейшие показатели, как внутривидовая плодовитость и межвидовая стерильность, и почти полностью — другие физиологические особенности. Экологический и географический критерии хотя и сохраняются, но в сильно ограниченной степени, так как для их применения необходимы большие специальные исследования. Зато исключительно важное значение приобретает исторический критерий, основанный на выяснении происхождения вида и его развития в геологическом прошлом. Следовательно, при определении вида на палеонтологическом материале могут быть в большей или меньшей степени использованы монофилетический, морфологический, экологический, географический и исторический критерии. Перефразируя известный «камчатский афоризм» Комарова, палеонтолог мог бы сказать: вид — это морфологическая определенность, помноженная на пространственно-временную определенность.

Со времен Линнея среди систематиков наметились два течения: одни понимали вид широко, стремились к объединению мелких таксономических категорий, другие понимали вид узко, стремились к наибольшему расчленению таксономических категорий, основывая характеристику вида на незначительных различиях. Сторонников первого течения принято называть «укрупнителями», сторонников второго течения — «дробителями». В соответствии с указанными течениями Г. Де Фриз (De Vries, 1906) выделил большие, или линнеевские, виды и элементарные, или жордановские, виды (по имени ботаника Jordan). Лотси (Lotsy, 1916) предложил для них более короткие названия — линнеоны и жорданоны. Как отмечают многие биологи (Толмачев, 1953; Иоганзен, 1956 и др.), первое направление, или линнеизм, свойственно больше зоологам, второе направление, или жорданизм, — преимущественно ботаникам. В интересной статье Б. Г. Иоганзена (1956) показано, что зоологи в основном стоят за линнеоны, стремятся к укрупнению видов путем ликвидации значительного количества неправильно выделенных мелких видов. В теории видообразования они отстаивают если не скачкообразное, то быстрое качественное обособление. Наоборот, ботаники, как правило, стремятся к разукрупнению линнеонов, возводят в ранг вида более мелкие категории, преимущественно географические расы. В теории видообразования они стоят на позициях дарвинизма, т. е. признают медленную эволюцию с переходными формами и даже «межвидовыми» разновидностями (Н. Д. Иванов, 1952).

Необходимо подчеркнуть, что в последнее время многие неонтологи решительно выступают против «пульверизации» видов (Бочанцев и Липшиц, 1955; Грубов, 1955; Иоганзен, 1956 и др.), поскольку такое направление работы вносит хаос в науку, сводит вид не только до объема подвида, но и до индивидуальных изменений. В. И. Грубов (1955, стр. 813), указав интересный пример, когда на территории СССР из одного линнеевского вида *Valeriana officinalis* L. уже выделено 50 «видов», справедливо пишет: «Упражнения в видотворчестве, прикрываемые громкими апелляциями к «высокой науке» и «тонкой систематике», кроме вреда ничего не приносят ни науке, ни практике».

В палеонтологии тоже издавна существуют и «укрупнители» и «дробители». В последние годы среди советских палеонтологов определенно усилилось течение за узкое понимание вида (Раузер-Черноусова, 1949; Степанов, 1950; Апаньев, 1956). Так, например, Д. М. Раузер-Черноусова с одобрением сообщает о том, что в результате «узкого понимания вида» число форм фузулинид возросло в Башкирском Приуралье с 65 до 256. Обращаясь к зарубежным работам, можно указать монографию Ф. Рида (Reed, 1944), в которой среди хорошо известного комплекса пермских брахипод Соляного кряжа описано 129 новых видов и еще более новых разновидностей. Н. Ньюэлл (Newell, 1948) правильно указывает, что в этом и подобных случаях «новые» формы основаны не на популяциях,

а на особях. Надо сказать, что многие палеонтологи понимают бессмысленность такой «систематики». В то время как палеоботаник А. Р. Анашев (1956) призывает к максимально узкому пониманию «палеонтологического» вида, другой палеоботаник — А. Л. Тахтаджян (1955) говорит о «таксономической инфляции» и предупреждает против опасности подмены систематики видов классификацией образцов.

Недавняя дискуссия показала, что все биологи, несмотря на различия во взглядах, признают реальность вида (по крайней мере, на словах). Отсюда следует, что во времени (в палеонтологии) виды так же реальны, как и в пространстве. Именно эта реальность видов не оставляет никаких предпосылок для произвольного (субъективного) толкования их объема, для «широкого» или «узкого» понимания этой таксономической категории. Вид должен быть таким, какой он есть или каким он был в природе. Однако опыт показывает, что в палеонтологии подвиды часто определяются как виды и, вероятно, еще чаще индивидуально или возрастные изменения принимаются за видовые отличия.

В систематике современных организмов понимание вида связано с исследованием популяций. Палеонтологам вместо популяций приходится изучать коллекции особей определенного вида; очевидно, чем больше будут такие коллекции, тем вернее можно будет оценить изменчивость особей, которая в какой-то мере отражает изменчивость ископаемой популяции. При этом ни в коем случае нельзя сознательно допустить, чтобы частям популяции были присвоены особые видовые или подвидовые названия. Дело осложняется тем, что представители близких видов могут сосуществовать в одном и том же ареале, не мешая друг другу. Многочисленные примеры и объяснение этого факта приведены в статье С. Г. Крыжановского (1953). Возникает вопрос, как в таком случае избежать ошибок, как отличить настоящие виды от мнимых, основанных на изменениях внутри популяции. Ответ на этот важный вопрос дает само определение рассматриваемой таксономической категории: виды должны быть разделены гатусами, и никаких переходных форм между ними быть не может.

Но здесь многие палеонтологи сразу возразят, что в момент возникновения нового вида и его обособления от старого переходные формы должны быть. Допустим, что это так. Многие биологи считают, что для выделения нового вида достаточно нескольких поколений (Дубинин, 1953; Никольский, 1953; Владимиров, 1954; Иогансен, 1956). И. И. Пузанов (1954) сообщает, что обыкновенные кролики, выпущенные португальцами на острове Порто-Санто, за 500 лет превратились в новый вид *Lepus huxlegi* Hassk., обособленный от родичей даже физиологическим барьером. Ботаник А. И. Толмачев (1953) думает, что для образования вида нужны тысяча или несколько тысяч лет, т. е. весьма небольшой срок по сравнению с миллионами лет более или менее неизменного состояния.

Посмотрим теперь, как это будет выглядеть в свете геологических данных. В качестве примера возьмем прекрасно изученные каменноугольные отложения Подмосковного бассейна, суммарная мощность которых достигает 400 м. Продолжительность каменноугольного периода исчисляется в 50 миллионов лет. Это значит, что накопление 1 м осадков занимало в среднем 125 000 лет. За 500 лет, которых, как мы видели выше, вполне достаточно для образования нового вида, отлагалось в среднем 4 мм осадков. Допустим, что палеонтолог, изучая геологический разрез, установил распространение определенного вида в слоях *a*, *b*, *c*, *d* и что у него есть неопровержимые факты, доказывающие возникновение этого вида в слое *a*. В таком случае, даже предполагая очень медленное формообразование, он может допустить наличие переходных форм между предковым и вновь возникшим видом буквально в нескольких миллиметрах (пусть даже

сантиметрах) мощности слоя *a*. В вышележащих слоях *b*, *c*, *d* переходных форм быть не может, а если они встречаются, то это означает, что «вид» установлен на основе внутрипопуляционных изменений, т. е. является фикцией. Ко всему этому нужно добавить, что вероятность точного установления на геологическом материале момента становления нового вида приближается к нулю. Следовательно, практически виды в палеонтологии, так же как и в неонтологии, всегда должны быть разделены морфологическим перерывом.

Рассмотрим теперь несколько примеров, взятых из систематики аммоноидей, которые иллюстрировали бы практическое применение рассмотренных выше видовых критериев.

1. Род *Daixites*. Детальными исследованиями последних лет доказано, что род *Daixites*, известный только на Урале, существовал на протяжении оренбургского, ассельского и сакмарского веков. Его предком был род *Prouddenites*. Все представители *Daixites* имеют своеобразную первую умбональную лопасть — весьма широкую, глубоко разделенную на две ветви, из которых внешняя тоже двураздельна; формула —  $(U_{1.1}U_{1.1}U_1)$ . По другим признакам *Daixites* делится на три вида, разобщенных морфологически и хронологически, но образующих единый филогенетический ряд. По некоторым особенностям древнейший вид *Daixites* не только выше *Prouddenites*, но даже в известной степени опережает простейших представителей еще более высоко организованного рода *Uddenites*. Среди таких особенностей могут быть названы небольшая ширина раковины, ее инволютность, общее количество лопастей, высота второго бокового седла. Однако у *Daixites* не развилась вентральная борозда, столь типичная для *Uddenites*. Отсутствие ее определило в значительной мере дальнейший ход эволюции. Намечавшееся укорочение внешней ветви первой умбональной лопасти оказалось ненужным, потому что такой способ изменения перегородки связан с укреплением вентральных килей, которые в данном случае не возникли. В результате наметилось несоответствие между структурой перегородки и формой вентральной стороны раковины, что отразилось на дальнейшем развитии филогенетического ряда. *Daixites* не выдержал конкуренции необычайно быстро развивавшихся представителей адаптивной ветви семейства *Medlicottiidae* (*Prouddenites* → *Uddenites* → *Artinskia* → *Medlicottia*), вынужден был искать более узкую среду обитания и перешел, по-видимому, к бентосному образу жизни. При этом его раковина мельчала и понижала свою организацию по сравнению с указанной выше адаптивной ветвью. Поэтому можно сказать, что среди медликоттиид рассматриваемый нами род представляет, по терминологии В. О. Ковалевского, инадаптивную ветвь. Учитывая указанные выше особенности, род *Daixites* естественно делится на следующие три вида:

а) *Daixites meglitzkyi* Ruzhencev. Вентральная сторона округленная. Внутренняя боковая лопасть связана с четвертой наружной умбональной. Внешняя ветвь первой умбональной лопасти слегка короче внутренней ветви. Вторая умбональная лопасть расположена значительно выше первой. Первое и второе боковые седла развиты сильно, причем второе даже перегоняет в росте первое. Всех наружных умбональных лопастей десять. Встречается в оренбургском ярусе;

б) *Daixites antipovi* Ruzhencev. Отличается от *D. meglitzkyi* рядом мелких, но постоянных особенностей. Ширина оборота немного больше. Внешняя ветвь первой умбональной лопасти значительно короче внутренней. Всех наружных умбональных лопастей девять. Встречается в ассельском ярусе;

в) *Daixites attenuatus* Ruzhencev. Резко отличается от двух других видов рядом постоянных особенностей. Вентральная сторона плоская.

Первая внутренняя боковая лопасть связана с третьей наружной умбональной. Внешняя и внутренняя ветви первой умбональной лопасти имеют одинаковую длину. Вторая умбональная лопасть расположена чуть выше первой. Первое и особенно второе боковое седла развиты слабо. Всех наружных умбональных лопастей девять — восемь. Встречается в верхней части ассельского яруса и нижней части сакмарского яруса.

2. Род *Medlicottia*. Новейшие данные показывают, что эта группа амmonoидей, обладавшая весьма высоко организованной раковиной, существовала на Урале на протяжении сакмарского и артинского веков. Предком этого рода была *Artinskia*. Характер перехода от *Artinskia* к *Medlicottia* определяется формулами:

$$v_1 v_2 s_1 s_1 l_3 l_2 l_1 U_1 \rightarrow v_1 v_2 v_3 s_1 s_1 l_4 l_3 l_2 l_1 U_1$$

Филогения рода *Medlicottia* особенно хорошо прослежена на Урале. Здесь установлены четыре вида, которые образуют единый филогенетический ряд. Эволюция этого ряда шла в направлении резкого повышения организации раковины, что достигалось исключительным соответствием между структурой перегородки и формой вентральной стороны. Раковина была сравнительно крупной. Вентральная сторона, состоящая из двух килей и разделяющей их борозды, становилась все более узкой, причем постепенно теряла бугорки. Внешнее седло с его адвентивными лопастями очень сложное с самого начала, во времени еще более усложнялось. В результате вдоль каждого вентрального киля возникли особенно длинные и сложно гофрированные отростки перегородки, укреплявшие наиболее уязвимую часть раковины, приспособленной к быстрому горизонтальному и вертикальному перемещению в воде. Формула вентральной части перегородки, приспособленной для наилучшего укрепления вентральных килей раковины, в конце филогенетического ряда может быть представлена в следующем виде:

$$\begin{array}{c|c} s_1 & s_1 \\ v_4 & l_5 \\ v_3 & l_4 \\ v_2 & l_3 \\ v_1 & l_2 \\ & l_1 U_1 \end{array}$$

Учитывая различные особенности в строении раковины, среди уральских представителей рода *Medlicottia* могут быть выделены следующие четыре вида:

а) *Medlicottia semota* Ruzhencev. Вентральная сторона сравнительно широкая, с мелкими чешуеобразными бугорками. Адвентивных лопастей: три вентральные и четыре латеральные. Первая (нижняя) латеральная адвентивная лопасть большая, двузубчатая. Первая умбональная лопасть чуть длиннее второй. Двузубчатых умбональных лопастей пять. Встречается в сакмарском ярусе;

б) *Medlicottia vetusta* Ruzhencev. Вентральная сторона такая же, но в очертании лопастной линии есть ряд существенных отличий. Количество латеральных адвентивных лопастей возрастает до пяти. Умбональные лопасти становятся шире. Первая умбональная лопасть значительно короче второй. Количество двузубчатых умбональных лопастей возрастает до шести-семи. Встречается тоже в сакмарском ярусе;

в) *Medlicottia intermedia* Ruzhencev. Вентральная сторона становится уже, кили острее, бугорки значительно слабее. Количество вентральных

адвентивных лопастей возрастает до четырех. Вторая латеральная адвентивная лопасть становится двузубчатой. Двузубчатых умбоальных лопастей семь. Встречается в актастинском подъярусе артинского яруса и очень редко в низах байгенджинского подъяруса;

г) *Medlicottia orbignyana* (Verneuil). Вентральная сторона еще уже; бугорки во взрослом состоянии совершенно исчезают. Намечается двузубчатость третьей латеральной адвентивной лопасти. Количество двузубчатых умбоальных лопастей возрастает до семи-деяти. Встречается в байгенджинском подъярусе артинского яруса.

Эволюция рода *Medlicottia*, прослеженная на уральском материале, далеко не отражает его эволюции и, следовательно, видового состава в мировом масштабе. Значение рода в фауне нижнепермских морей во времени возрастало. Если из сакмарских отложений медликоттии известны только на Урале, то в артинских и более высоких отложениях они появляются также в Сицилии, в различных пунктах Северной Америки и в Индонезии. При таком широком расселении, в изменявшихся условиях обитания, развитие могло принимать и действительно принимало иные направления. Так, например, своеобразные американские виды, *Medlicottia costellifera* M. et F. и *M. kingorum* M. et F. из верхнепермской формации Ворд, конечно, представляют особые ветви в развитии рода. Достаточно сказать, что у *M. kingorum* количество адвентивных лопастей возрастает на вентральной стороне седла до шести и на латеральной стороне — до семи. Однако здесь на этом вопросе подробнее можно не задерживаться.

3. Род *Popanoceras*. Эта своеобразная группа аммоноидей, также пользующаяся широким географическим распространением, существовала на протяжении артинского века. Предком *Popanoceras* был сакмарский род *Proopanoceras*. На Урале (мы ограничимся рассмотрением только этого бассейна) *Popanoceras* содержит виды с четырьмя и пятью боковыми лопастями, генетически связанными с первичной наружной боковой лопастью, т. е. охватывает две морфологически обособленные стадии в эволюции основного звена. Каждая из этих стадий может быть выделена в качестве самостоятельного вида. Изучение других признаков, связанных с более узкими экологическими приспособлениями, показывает, что особи с четырьмя лопастями могут быть в свою очередь разделены по форме раковины, скульптуре и некоторым особенностям вторичного расчленения лопастей. У одной группы особей наблюдается раковина с плоскими боками и широким умбо, у другой группы — с более выпуклыми боками и узким умбо, не говоря о некоторых других различиях. Особи с пятью лопастями тоже могут быть разделены по другим признакам. Например, у одной группы раковина имеет девять и более характерных пережимов на оборот, у другой — только пять слабее выраженных пережимов при гораздо сильнее расчлененной лопастной линии. Так намечаются шесть видов, которые морфологически вполне обособлены и, что особенно интересно и важно, не встречаются совместно, в одном и том же скоплении раковин, хотя хронологической изоляции между ними часто нет. Каждый из них отвечает наименьшей стадии эволюции, не допускающей при сочленении критерия морфологической определенности дальнейшего расчленения. Это следующие виды:

а) *Popanoceras tschernowi* Maximova. Раковина с плоскими боками, без пережимов, со сравнительно широким умбо. Из первичной наружной боковой лопасти развились четыре самостоятельные лопасти по формуле:

$$L_2L_1L_{2.1}(L_{2.1.1}L_{2.1.1});$$

расчленены они не очень сильно. Встречается в актастинском подъярусе артинского яруса;

б) *Poranoceras annae* Ruzhencev. Раковина с выпуклыми боками, часто с пережимами (обычно четыре), со сравнительно узким умбо. Количество лопастей такое же; степень их расчлененности в общем такая же, хотя есть мелкие отличия. Встречается по всему артинскому ярусу;

в) *Poranoceras congregale* Ruzhencev. Раковина в общем такая же, хотя обороты несколько уже. Количество лопастей такое же, но расчленены они сильнее, особенно вторая и четвертая. Встречается в актастинском подъярусе артинского яруса;

г) *Poranoceras sintasense* Ruzhencev. Раковина с выпуклыми боками, пятью пережимами и очень узким умбо. Из первичной наружной боковой лопасти развились пять самостоятельных лопастей по формуле:

$$L_2L_1L_{2-1}L_{2-1-1}(L_{2-1-1-1}L_{2-1-1-1});$$

расчленены они не очень сильно. Встречен в нижней части актастинского подъяруса;

д) *Poranoceras sobolewskyanum* (Verneuil). Раковина со слабо выпуклыми боками, девятью и даже более пережимами и сравнительно узким умбо. Количество лопастей такое же, но расчленены они гораздо сильнее, за исключением пятой, которая может быть очень узкой. Встречается в байгенджинском подъярусе артинского яруса;

е) *Poranoceres polypetale* Ruzhencev. Раковина в общем такая же, однако пережимов только пять. Количество лопастей такое же, но расчленены они еще сильнее. Встречается в байгенджинском подъярусе.

Этими примерами можно и ограничиться. Они говорят о том, что виды реально существуют, что вопреки мнению многих старых палеонтологов-дарвинистов виды во времени так же реальны, как и в пространстве. Деление на виды — это не субъективный прием систематики, а объективный процесс в природе, происходящий в результате действия трех факторов: наследственности, изменчивости и отбора. Задача систематики заключается в том, чтобы познать и в своих построениях с наибольшей точностью отразить эту объективность.

Итак, если семейство мы определили как реальное единство родов, а род — как реальное единство видов, то, распространяя это положение дальше, мы должны признать, что вид есть реальное единство популяций, обусловленное происхождением от одного предкового вида, утратой связи с ним в самом начале и сохранением ее внутри себя на всем протяжении пространственно-временного ареала. В практической работе палеонтолога это наименьший морфологически обособленный во времени и пространстве этап эволюции. Реальное единство вида выражается в морфологической определенности, в постоянном качественном отличии всех его подвидов и популяций от параллельно существующих видов.

Как было показано раньше, род представляет собой морфологически обособленный этап в эволюции признаков основного звена. Развивая эту мысль дальше, видом следует считать наименьшую качественно определенную, морфологически обособленную стадию эволюции не только признаков основного звена, указывающих на общее, стойкое во времени приспособление, но и всех других признаков, возникающих в связи с частными приспособлениями в условиях экологического разнообразия определенного геологического времени. Иногда вид полностью соответствует родовому этапу в эволюции основного звена (монотипный род). В других случаях, если родовой этап распадается на меньшие стадии (мутации Вагена), эти последние должны быть выделены в качестве вида. Но чаще всего виды устанавливаются на основе признаков, которые развиваются

ние основного звена в связи с частными экологическими приспособлениями (вариететы Ваагена). Необходимо, однако, помнить, чтобы не допустить делаемой некоторыми учеными ошибки, что нельзя строго разграничивать изменения вертикального и горизонтального направления, так как между ними существует тесная взаимосвязь. Вертикальные изменения признаков основного звена неизбежно сопровождаются появлением таких особенностей, которые в некотором отношении уводят новый вид в сторону от основного ряда. И, наоборот, появление нового признака в связи с частным экологическим приспособлением иногда приводит в дальнейшем к ряду видов или даже родов, определенно изменяющихся во времени на основе нового основного звена движения.

## ВНУТРИВИДОВЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ

Многие ученые стремились к разработке более или менее дробной шкалы внутривидовых таксономических единиц. Так, например, в хорошо известной работе А. Семенова-Тян-Шанского (1910) были выделены пять низших категорий: вид (*species*), раса (*subspecies*), племя (*natio*), морфа (*morpha*) и абберация (*aberratio*). В. Бианки (1916) пошел дальше и установил девять низших таксономических единиц, из которых первые шесть считал наследственными, остальные же три ненаследственными: вид, подвид, племя, подплемя (*subnatio*), морфа, раса (*proles*), фаза (*phasis*), подфаза (*subphasis*) и отклонение (*aberratio*). А. Н. Бартенев (1926) выделил уже 36 (!) низших единиц, которые мы не осмеливаемся даже перечислить. Другие ученые были склонны считать вид последней и единственной низшей таксономической категорией, причем С. Д. Чулок (1926) думал, что только такое решение вопроса может уничтожить существующие бесконечные споры о виде. Некоторые авторы (например, Belli, 1901), указывали при этом, что вид неделим потому, что формы, не испытанные в борьбе за существование, не обособившиеся достаточно четко в этой борьбе, вообще не заслуживают выделения в качестве таксономических единиц. По их мнению, не может быть внутривидовой систематики, а только внутривидовая изменчивость. Среди советских авторов этого направления придерживался С. В. Юзепчук (1939). Однако практическая работа систематиков, в том числе и палеонтологов (Newell, 1948; Раузер-Черноусова, 1956), убеждает в необходимости выделения таксономических категорий внутри вида.

В палеонтологии наиболее часто выделяемой внутривидовой категорией всегда была разновидность (*varietas*). Это понятие возникло очень давно, вместе с зарождением научной систематики, когда вид рассматривался вне времени и пространства, как группа сотворенная, неизменная, однородная (Рей, Линней). Все, что уклонялось от типа, систематики считали разновидностью. С возникновением эволюционного учения это понятие оказалось очень удобным для обозначения зачинающегося вида, в соответствии с представлением о равномерном и медленно текущем процессе эволюции (Дарвин). Однако новейшие исследования показали, что разновидность — понятие сложное, отражающее изменения не только целых популяций, но и отдельных особей. Вследствие этого в неонтологии для обозначения внутривидовых популяционных изменений была установлена новая категория — подвид (*subspecies*); вместе с тем разновидность утратила первоначальный смысл и понимается только в качестве термина свободного пользования. Палеонтологи определенно запоздали с такой перестройкой и все еще находятся во власти старых представлений.

Категория «разновидность» применялась в палеонтологии для обозначения самых различных морфологических типов без четкого определения их значения в процессе видообразования и в систематике. Это могли быть как наследственные, так и ненаследственные изменения, целые популяции, их части (варианты) и даже отдельные особи. Пуганица в этом вопросе усугублялась тем, что многие из таких вариантов, как правильно отмечают Майр, Линсли и Юзингер (1956, стр. 50), настолько различны между собой, что их можно принять даже за особые виды. Типичным палеонтологическим примером может служить *Kargalites typicus* (Ruzh.) из артинских отложений Южного Урала (Руженцев, 1956а, стр. 238, рис. 88). Учитывая сказанное, нельзя согласиться с Д. М. Раузер-Чернусовой (1956), которая рекомендует сохранить в палеонтологической систематике условную категорию варietet (varietas) для разновидностей неопределенного характера. Совершенно очевидно, что давать научные названия подобным группам, которые в большинстве случаев будут внутривидовыми вариантами, более чем нецелесообразно, так как это поведет только к бессмысленному усложнению терминологии. При этом нужно учитывать еще одно серьезное обстоятельство: поскольку на такие названия правила зоологической номенклатуры не распространяются, их опубликование может создавать в дальнейшем, при выяснении взаимоотношения между видами, подвидами и «варietetами», большие недоразумения. Отсюда вовсе не следует, что внутривидовые группы неопределенного значения не заслуживают внимания. Наоборот, их нужно изучать, но результаты фиксировать графически или описательно, в разделе внутривидовой изменчивости.

Единственной популяционной категорией в пределах вида, которая признается в систематике современных организмов и на которую распространяются правила номенклатуры, является подвид. Очевидно, в палеонтологии должна быть принята тоже только эта категория, хотя здесь вопрос осложняется координатой времени, не имеющей существенного значения в неонтологии. Подвидом обычно считали внутривидовые группы, ограниченные определенным пространственным ареалом, т. е. географические расы. В настоящее время начинает преобладать мнение, что нет принципиального различия между экологическими и географическими изменениями и что к подвиду следует относить также экологические расы, или морфы. Это мнение вполне обоснованно, потому что изоляция, предотвращающая гибридизацию и создающая относительную обособленность подвида, связана не только с географическими, но и с экологическими факторами (различия пищевые, термические, солевые, батиметрические и т. п.). Между экологическими нишами, так же как и по краям пространственных ареалов, должны встречаться переходные формы.

Палеонтологические остатки отражают временную последовательность органических групп, в том числе и подвидов. Поскольку географические и экологические факторы изменяются не только в пространстве, но и во времени, они сохраняют все свое значение и в этом случае, хотя их изучение в палеонтологии связано с большими трудностями. Но вместе с тем, фактор времени имеет и свое особое значение, выражающееся в длительности действия естественного отбора, под влиянием которого популяции могут лучше приспосабливаться к тем же условиям жизни. Нельзя забывать также об огромном изолирующем значении этого фактора, благодаря постоянной смене поколений. Отсюда видно, что не может быть никаких принципиальных возражений против подвида в палеонтологии, а если это так, то нет оснований и для замены этой вполне определенной категории на какие-то специально палеонтологические категории вроде варietetа или ваагенона, как предлагают некоторые систематики. Мы уже говорили раньше о необходимости полного тождества



в определении и понимании таксономических категорий в неонтологии и палеонтологии.

Признавая подвид единственной внутривидовой категорией, мы должны подчеркнуть различные его оттенки, зависящие от формы изоляции — экологической, географической и хронологической. Нужны специальные тонкие исследования, чтобы указанные оттенки стали ясными. Но даже в тех случаях, когда формы изоляции будут изучены и установлены, не будет оснований для разделения рассматриваемой таксономической категории на какие-то другие; лучше пользоваться соответствующими приставками (*oecosubspecies*, *chorosubspecies*, *chronosubspecies*), подчеркивающими особенности происхождения подвида. Учитывая все сказанное, можно дать следующее определение: подвид есть экологически, географически или хронологически обособленная группа популяций, отличающаяся от других подобных групп внутри вида, но связанная с ними переходными формами в местах контакта.

Вместе с тем подвид — это форма существования вида. Отсюда с полной очевидностью следует, что не может быть «промежуточных» подвидов, выходящих за пределы вида. Как известно, виды могут быть монотипическими, т. е. не распадающимися на подвиды, и политипическими, т. е. состоящими из нескольких подвидов. В последнем случае тот подвид, название которого совпадает с видовым названием, является номинальным подвидом, а никак не типичным. Поэтому следует признать совершенно неправильной процедуру, когда палеонтологи описывают сначала какой-то «типичный» вид, а затем уклоняющиеся от него внутривидовые категории. Если мы имеем вид *Aa*, состоящий из трех подвидов, то последние должны иметь названия *Aaa*, *Aab* и *Aac*, причем первый, номинальный подвид должен быть описан с такой же подробностью, как и два других.

---

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ  
ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

## ОБ ОСНОВАХ ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ АММОНОИДЕЙ

В предыдущих главах было показано, что научная система органического мира должна быть филогенетической. Для построения такой системы необходимо учитывать все особенности организации, выделяя среди них, согласно принципу основного звена, наиболее существенные на каждом этапе эволюции. Поэтому теперь нам необходимо осветить более узкий, но практически важный вопрос — значение разных морфологических особенностей раковины аммоноидей для выделения таксономических категорий различных рангов.

### ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗНЫХ ПРИЗНАКОВ

**Внешняя форма.** Раковина аммоноидей представляет собой длинную, медленно расширяющуюся коническую трубку, различным образом свернутую, согнутую или, изредка, почти прямую. Изменения характера завивания, угла конуса, его поперечного сечения, степени эволютивности и инволютивности оборотов и других особенностей порождают почти бесконечное разнообразие форм. Различные раковины часто группируются в морфологические типы, получившие специальные названия (офиоконны, платиконны, дискоконны, оксиконны, кадиконны, сфероконны и многие другие). Однако выделяемые типы далеко не исчерпывают все разнообразие форм, так как между ними существуют всевозможные переходы. Кроме того, в онтогенетическом развитии форма раковины иногда резко изменяется, например из плоской, эволютивной может превратиться в сферическую, инволютивную и т. д.

Форма раковины в значительной степени определяла образ жизни моллюска. Аммоноидеи, имевшие широкую раковину (кадиконны), а также раковину с плоской вентральной стороной, очевидно, были плохими пловцами и вряд ли поднимались высоко над субстратом дна. Наоборот, аммоноидеи с обтекаемой раковиной (дискоконны, оксиконны) были хорошими пловцами и, следовательно, вели более активный образ жизни; вместе с тем форма их раковины была приспособлена для противодействия водным течениям. Опыты по определению относительной обтекаемости раковин различной формы подтверждают такие выводы (Kummel a. Lloyd, 1955). Отсюда нетрудно сделать заключение, что общая форма раковины отражает прежде всего и больше всего условия жизни вида.

Вполне естественно, что на заре изучения аммоноидей форму раковины считали важнейшим таксономическим признаком. В то время авторы, изучавшие внешне сходные формы, стремились объединить их вместе или приписать им не существовавшие в действительности генетические связи. Так, например, Э. Мойсисович (Mojsisovics, 1882), выделявший среди девонских и каменноугольных аммоноидей роды *Anarcestes*, *Pinacites*, *Prolecanites*, *Pronorites* и *Pericyclus*, филогенетически связывал их с триасовыми цератитами, что отразилось в самих названиях. Г. Джеммелляро

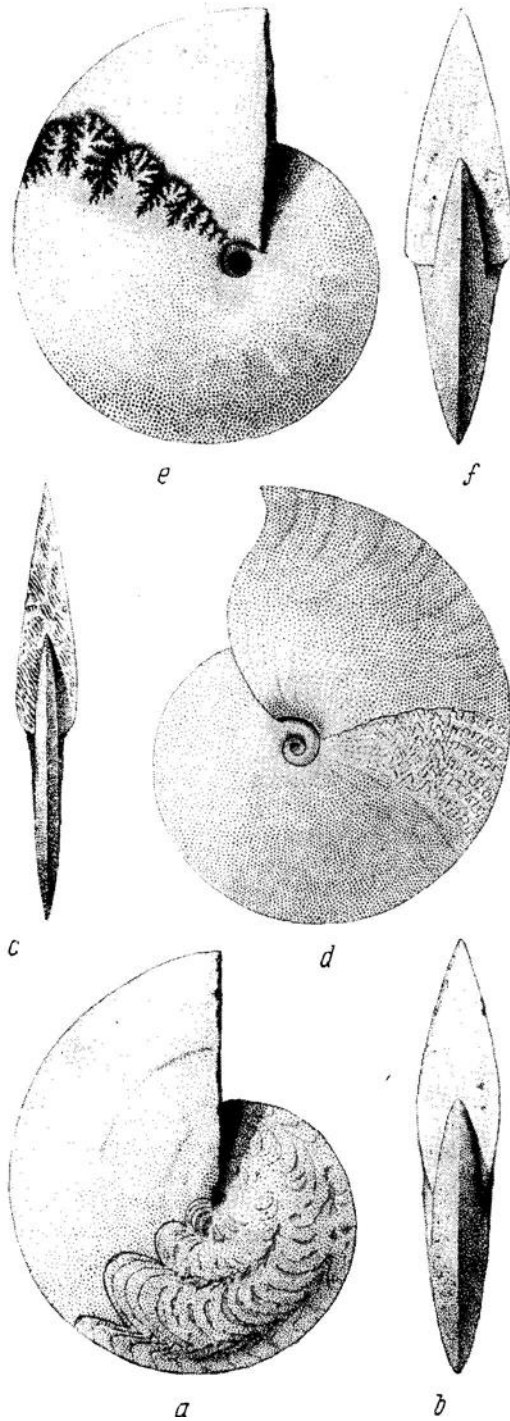


Рис. 32. Линозвидная (оксиконовая) раковина, возникшая независимо в трех отрядах аммоноидей (ориг.):

*a — b* — агоннатит; *Timanites keyserlingi* Mill.; франкий ярус девона; *c — d* — ператит; *Pinacoceras metternichii* Nauer; норийский ярус триаса; *e — f* — аммонит; *Oppelia a-pidooides* (Oppel); батский ярус юры.

(1887), выделивший пермский род *Propinacoceras*, сделал фантастическое допущение, что он занимает промежуточное положение между девонским *Pinacites* и триасовым *Pinacoceras*. Все медликоттииды были отнесены этим автором к семейству *Pinacoceratidae*; сейчас мы знаем, что эти группы в действительности принадлежат к разным отрядам. Подобные представления не являются особенностью только прошлого столетия, потому что встречаются в сравнительно недавних работах (Rollier, 1922; Steinmann, 1927).

Оценивая таксономическое значение рассматриваемого признака, следует иметь в виду, что различные морфологические типы раковины ни в какой степени не отражают исторического развития аммоноидей. Представители совершенно чуждых и разновозрастных групп, принадлежащих к различным отрядам и семействам, очень часто конвергентно или параллельно приобретали почти неотличимые по форме раковины. Некоторые роды девонского семейства *Gephyroceratidae* имеют такую же линзовидную (оксиконовую) раковину, как *Pinacoceras* из верхнего триаса или *Oppelia* из средней юры (рис. 32). Девонский подрод *Tornoceras* (*Aulatornoceras*) внешне удивительно похож на нижнекаменноугольный *Eumorphoceras plummeri* M. et. Y. и верхнекаменноугольный *Aristoceras chkalovi* Ruzh. (рис. 33). Представители верхнепалеозойских семейств *Marathonitidae* и *Vidrioceratidae*, имеющие эллипсоидальную раковину, по внешней форме совершенно неразличимы. Некоторые представители нижнепермских родов *Juresanites* и *Metalegoceras*, имеющие бочковидную (кадиконовую) раковину, сближаются в этом отношении с верхнеюрским родом *Cadoceras*. Таких примеров, указывающих на конвергентное развитие и гомеоморфию раковины у членов разных отрядов или подотрядов, можно было бы привести сколько угодно.

Для некоторых семейств форма раковины служит важным таксономическим показателем (например, *Roranoceratidae*). Но чаще встречаются такие семейства, у которых колебания этого признака могут быть весьма значительными; так, например, в семействе *Medlicottiidae* начальный род *Prouddenites* (типичный платикон) по внешней форме гораздо ближе к проноритидам, чем к роду *Medlicottia* (оксикон с вентральной бороздой). Даже у представителей одного рода раковина может испытывать далеко идущие изменения (например, у *Metalegoceras* и *Paragastrioceras*).

Практический опыт показывает, что внешняя форма раковины аммоноидей имеет важное значение при выделении видов и подвидов, но с переходом к более высоким таксономическим категориям значение этого признака все более убывает. Во всяком случае внешняя форма не может быть основой общей системы аммоноидей, хотя должна учитываться при всех построениях.

**С к у л ь т у р а.** По своим скульптурным особенностям раковины аммоноидей могут быть необычайно различными; наряду с почти гладкими формами встречаются раковины разнообразно, иногда очень сложно и затейливо украшенные. Скульптура бывает только поперечная, или только продольная (спиральная), или комбинированная (сетчатая). Она может быть представлена разнообразными по форме и расположению ребрами и ребрышками, бугорками, бороздками, килиями и т. д. Даже у гладких форм на поверхности раковины при хорошей сохранности видны струйки роста, имеющие разное направление, образующие то выступы вперед, то изгибы назад, или синусы. Одним словом, скульптура дает большое количество признаков, которые могут быть использованы в таксономических целях.

Вряд ли можно сомневаться в том, что основное назначение скульптуры сводилось к приданию раковине большей прочности, т. е. большей сопротивляемости давлению столба воды и различным внешним толчкам. Такое функциональное ее назначение подтверждается, между прочим, тем,

что аммоноидеи с тонкой и гладкой раковиной обычно имеют более сложный и прочный внутренний каркас, образованный перегородками (Shumarditidae, Cyclolobidae). И, наоборот, аммоноидеи с относительно простыми перегородками чаще имеют сложно скульптурированную раковину (Gastrioceratidae, Paragastrioceratidae). Отсюда опять-таки можно заключить, что скульптура отражает приспособление главным образом вида, затем рода и в меньшей степени более высоких категорий.

Поэтому скульптура имеет большое значение при выделении видов, родов, иногда семейств, особенно среди мезозойских аммоноидей, однако руководствоваться этим показателем следует с большой осторожностью. Известно много чуждых одна другой групп, обладающих одинаковыми или близкими скульптурными особенностями. Верхнепермский род *Altudoceras*, украшенный красивыми спиральными ребрышками, по скульптуре (так же как и по форме) почти не отличим от нижнетриасового рода *Euflemingites*, принадлежащего к другому отряду (рис. 34). Представители семейств *Marathonitidae* и *Vidrioceratidae*, украшенные тонкими поперечными струйками, по скульптуре тоже совершенно сходны. Известны семейства, для которых рассматриваемый признак является хорошим диагностическим показателем; так, например, резкие поперечные ребра с вентральным синусом весьма типичны для семейства *Ropanoceratidae*. Однако у многих других семейств (*Medlicottiidae*, *Adrianitidae*) скульптура раковины изменяется в широких пределах.

Таким образом, несмотря на все значение скульптуры, особенно на низших ступенях таксономической иерархии, она тоже не может быть основой построения общей системы аммоноидей.

**Устье раковины.** Подобно другим внешним особенностям раковины, форма устья изменяется в широких пределах. Уже с приближением к устью часто наблюдаются резкие изменения жилой камеры: происходит ее расширение или сужение, появляются дополнительные желобки или кили, возникают или, наоборот, исчезают бугорки и т. д. Около

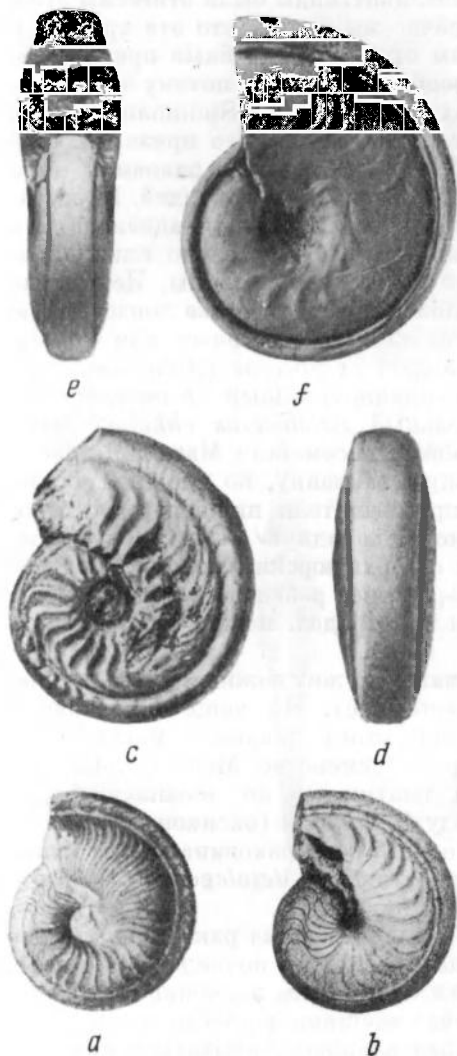


Рис. 33. Дисковидная раковина с характерными бороздами по периферии, возникшая независимо в трех семействах гониатитов:

a — семейство *Tornoceratidae*; *Tornoceras* (*Aulatornoceras*) *auris* Quenst.; французский ярус девона (по Ведыкину, 1918); b — *T. (A.) undulatum* (Sandb. et Sandb.); французский ярус (по Зандбергеру, 1850—1856); c — d — семейство *Girtyoceratidae*; *Eumorphoceras plummeri* M. et Y.; намюрский ярус карбона (по Миллеру и Янгквисту, 1948); e — f — семейство *Thalassoceratidae*; *Aristoceras chkalovi* Ruzh.; оренбургский ярус карбона (ориг.)

исходит ее расширение или сужение, появляются дополнительные желобки или кили, возникают или, наоборот, исчезают бугорки и т. д. Около

устья нередко возникают особые скульптурные элементы, которые в процессе индивидуального развития входят как дополнительные образования (пережимы, параболические бугорки, воротники) в основную скульптуру. Самое устье может изменяться от широкого, открытого до более узкого или даже полузакрытого. Его форма бывает самой разнообразной: прямой или сильно изрезанной, с гипономическим синусом или, наоборот, с длинным вентральным апофизом, с различными боковыми выступами — ушками. Все эти особенности, конечно, нужно учитывать при классификации аммоноидей, хотя исследователя ожидает на этом пути одно непреодолимое затруднение — раковины с устьевым краем встречаются в ископаемом состоянии крайне редко.

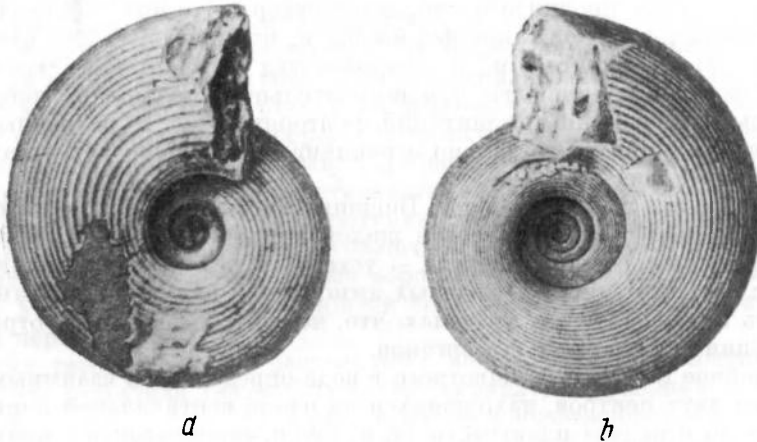


Рис. 34. Дисконидная раковина с широким умбо и продольными ребрами, возникшая независимо в двух отрядах аммоноидей:  
 а — гониатит; *Altudoceras roadense* (Bose); казанский ярус (по Миллеру и Фёрнишу, 1940а); б — цератит; *Euflemingites guyerdetiformis* (Welt.); нижний триас (по Вельтеру, 1922).

При выделении низших категорий и родов важное значение имеют струйки роста, отражающие в какой-то мере очертание устья раковины. Однако для установления более высоких категорий этот признак тоже непригоден. Р. Ведыкин (Wedekind, 1918) пытался обосновать три установленные им крупные группы палеоаммоноидей, Tornoceratacea, Scheiloceratacea и Prolobitacea, главным образом очертанием струек роста, но успеха не имел; сейчас ясно, что эти группы, в том виде, как понимал их указанный исследователь, объединяли не только родственные, но и чуждые семейства. По Ведыкину для Tornoceratacea типичны струйки роста с боковыми и вентральными синусами и разделяющими их резкими промежуточными выступами. Однако такой характер устья наблюдается не только у многих девонских групп (*Agoniatites*, *Tornoceras* и др.), но и у ряда каменноугольных и пермских родов (*Eumorphoceras*, *Reticuloceras*, *Thalassoceras*, *Schistoceras* и др.). Объединять их по этому признаку в единую категорию какого-то ранга, конечно, невозможно. В равной мере при построении крупных таксономических единиц нельзя опираться на такое различие, как присутствие вентрального синуса или вентрального выступа. У представителей каменноугольного семейства *Gastrioceratidae* развит синус, у представителей родственного ему семейства *Paragastrioceratidae* в нижней перми наблюдается выступ, но в верхней перми он замещается синусом. Следовательно, направление струек роста может изменяться даже в ходе развития одного семейства.

С биологической точки зрения это вполне понятно. Устье раковины больше всех других ее частей отражало строение самого животного, причем тех его органов, которые непосредственно были связаны с внешней средой. Виды с широким и открытым устьем, позволявшим животному сильно выдвигаться из раковины, очевидно, относились к числу более активных и жадных хищников. Наоборот, виды, имевшие суженное или полузакрытое устье, запиравшее животное в его раковине, хотя и были плотоядными, вели более мирный образ жизни. У некоторых аммоноидей при спокойном положении устье было опущено и приспособлено для ползания животного по дну, у других — оно было приподнято, вследствие чего только при сильном вылезании из раковины животное могло достать дно. Все такие формы были, скорее всего, бентофагами. Иногда, наоборот, устье было настолько приподнято и направлено вверх, что никакой связи с субстратом быть не могло. Такие формы были, по-видимому, планктонофагами. Все это говорит о том, что форма устья и очертание струек роста относятся к числу наиболее приспособительных признаков, зависевших от частных и временных адаптаций, повторявшихся в различных филогенетических ветвях. Это сильно ограничивает значение устья как таксономического признака.

**Длина жилой камеры.** Внешняя часть раковины, в которой помещалось живое тело, называется жилой камерой. Сзади она ограничена последней перегородкой, впереди — устьем, через которое моллюск был связан с внешним миром. У разных аммоноидей длина жилой камеры изменялась в значительных пределах, что, конечно, не могло не отражаться на строении животного и его органов.

Спокойное положение животного в воде определялось взаимным расположением двух центров, находящихся на одной вертикальной линии: центра тяжести и центра плавучести (т. е. точки, совпадающей с центром тяжести воды, вытесняемой моллюском и его раковиной) (Trueman, 1941). Чем короче была жилая камера, тем больше было расстояние между двумя центрами и тем больше была остойчивость животного. Когда жилая камера занимала весь оборот или более, два центра почти совпадали, остойчивость сильно уменьшалась, и животное приобретало большую подвижность вокруг горизонтальной оси. Вместе с тем рассматриваемая особенность определяла положение и направление устья раковины в условиях равновесия. Следовательно, длина жилой камеры влияла не только на строение моллюска, но также на его естественное положение в воде и на поведение животного при добычании пищи и в момент опасности.

Некоторые исследователи пытались группировать аммоноидей по длине жилой камеры. Так, например, Э. Ог (Haug, 1898) среди девонских аммоноидей различал две группы: *Brevidoma* с длиной жилой камеры от 0,5 до 1 оборота (*Agoniatitidae*) и *Longidoma* — от 1 до 1,75 оборота (*Anarcestidae*). Позднее Г. Артгабер (Arthaber, 1911) предложил аналогичное деление только с другими названиями — *Microdoma* и *Macrodoma*. К. Динер (Diener, 1916в) различал, кроме того, группу *Metridoma*, у представителей которой длина камеры более или менее постоянна (от 0,75 до 1 оборота).

Эти группировки не получили признания среди систематиков и даже не вызвали особого интереса к специальным исследованиям в данной области. До некоторой степени это можно объяснить тем, что во многих, вероятно, в большинстве случаев сохранность раковин аммоноидей не позволяет точно определить длину жилой камеры; раковины с сохранившимся устьевым краем попадаются крайне редко. Существующие сведения по данному вопросу неполны и разноречивы. Некоторые исследователи указывали на изменчивость длины жилой камеры в пределах небольших таксономических категорий. Наши наблюдения показывают, что у верхне-



палеозойских аммоноидей тело животного занимало полость раковины на протяжении более одного оборота, т. е. облекало все воздушные камеры, защищая их от губительного повреждения. И в том и в другом случае рассматриваемый признак не очень пригоден для построения филогенетической системы аммоноидей. Однако для окончательного решения этого вопроса необходимы более полные наблюдения, основанные на тщательном и массовом накоплении фактического материала.

**Сифон.** Живое тело аммоноидей имело позади себя длинный сифон, который представлял собой простой цилиндрический шнур, окруженный специальной оболочкой. Отделяясь от задней части мантии, он понижал все газовые камеры раковины. Таксономическое значение имеет, конечно, не самый сифон, который в ископаемом состоянии не сохраняется, а те отвороты перегородок, так называемые сифонные трубки, которые возникали в местах пересечения и служили для усиления слабой сетчатой оболочки сифона. Структура и направление сифонных трубок изменялись в ходе филогенетического развития. У девонских и каменноугольных аммоноидей были развиты септальные трубки, представляющие отвороты самих перегородок, обращенные назад. У пермских аммоноидей на ранних стадиях онтогенетического развития наблюдаются тоже только септальные трубки, но затем они становятся все более короткими, а вместе с тем появляются септальные воротники, представляющие специальные надстройки, обращенные вперед. Аналогичное строение характерно и для триасовых форм, только септальные воротники появляются раньше в онтогенезе. У более поздних аммоноидей септальные воротники возникают с первых перегородок.

Система газовых камер, разделенных перегородками и соединенных сифоном, представляла гидростатический аппарат, служивший для поддержания животного на необходимой глубине и облегчавший перемещение его в воде. По аналогии с современным наутилусом допускают, что удельный вес аммоноидей (живое тело + раковина) был приблизительно равен удельному весу морской воды. Поэтому достаточно было небольшого изменения внутрикамерного газового давления в ту или иную сторону, чтобы животное всплывало или погружалось. Предполагается, что повышение или понижение давления газа осуществлялось при помощи сифона. Нет никаких оснований приписывать этому органу другие функции.

Сифон расположен в медиальной плоскости, если не считать случайных и незначительных отклонений вбок, создающих некоторую асимметрию. У всех палеозойских аммоноидей, кроме климений, он имеет от начала до конца вентральное положение. Редкое и весьма интересное исключение составляют некоторые представители надсемейств *Cheilocerataceae* и *Agathicerataceae*. У родов *Maximites*, *Neoaganides* и *Pseudohalorites* сифон не был краевым; он занимал внутреннее положение, перемещаясь в процессе филогенетического развития от вентральной стороны к дорсальной, но никогда не достигая последней. У рода *Agathiceras* на ранних оборотах сифон был центральным, но затем становился вентральным. У древнейшего рода климений (*Acanthoclymenia*) в самом начале развития раковины сифон занимает вентральное положение, но на протяжении первого оборота переходит на дорсальную сторону. Все прочие климении имеют сифон от начала до конца дорсальный. У мезозойских аммоноидей положение сифона изменяется в ходе онтогенетического развития. На ранних оборотах он, как правило, центральный, хотя отмечаются и такие случаи, когда в самом начале раковины он вентральный или дорсальный (Spath, 1933). По мере роста раковины, рано или поздно, иногда после образования 60 газовых камер и даже более, сифон перемещается вплотную к вентральной стороне.

Возникает вопрос, какое функциональное значение могло иметь смещение сифона с вентральной стороны на дорсальную. Простое измерение на продольной шлифовке показывает, что при диаметре раковины около 30 мм внутренний сифон будет приблизительно на 30% короче наружного. Отсюда можно сделать предположение, что дорсальное положение сифона соответственно усиливало регуляцию давления в газовых камерах климений. В таком же свете можно рассматривать и центральное положение сифона у юных особей мезозойских аммоноидей.

Известны неоднократные попытки использовать сифон и связанные с ним образования для классификации аммоноидей. По направлению сифонных трубок П. Фишер (Fischer, 1887) предложил разделить их на две большие группы: *Retrosiphonata* (трубки обращены назад) и *Prosiphonata* (трубки обращены вперед). Все палеозойские аммоноидеи относятся к первой группе. По положению сифона во взрослом состоянии К. Циттель (Zittel, 1895) разделил аммоноидей на две неравноценные группы: *Extrasiphonata* с вентральным сифоном и *Intrasiphonata* с дорсальным сифоном. Безусловно, заслуживает выделения вторая группа (отряд), обнимающая климений, объем которой по сравнению со всеми прочими палеозойскими аммоноидеями весьма невелик.

Были и другие попытки классификации аммоноидей по местоположению сифона: их делили на *Immosiphonata* с постоянным положением сифона во время роста и *Motosiphonata* с изменяющимся положением сифона (Schindewolf, 1923б). Позднее тот же автор (1931) предложил деление на *Extrasiphonata* и *Variosiphonata*. Успеха эти попытки не имели, так как предложенные схемы были формальными и вопроса не решали.

Таким образом, сифон имеет значение при построении системы аммоноидей, но вследствие сравнительно большой стабильности во времени может быть использован для этой цели лишь ограниченно, в комплексе с другими особенностями организации. На основе только сифона построить систему всех палеозойских аммоноидей невозможно.

**П е р е г о р о д к и.** Раковина аммоноидей разделена многочисленными перегородками на отдельные отсеки (газовые камеры). Каждая перегородка представляет тонкую, сложно изогнутую пластинку, имеющую благодаря гофрировке значительную протяженность вдоль трубки раковины и, следовательно, в общем коническую форму. Изгибы внешнего края перегородки образуют сложный контур, который называется лопастной линией. В таксономическом отношении интерес представляет как общий рельеф перегородки, так и ее внешний контур, или лопастная линия.

Изучение строения перегородки, возможное при наличии соответствующих разломов или после специальной препаровки, показывает, что ее поверхность имеет сложный рельеф, обусловленный чередованием вогнутых и выпуклых частей. Если смотреть со стороны устья, то первые называются лопастями, а вторые — седлами. Максимальные периферические изгибы перегородки показывает лопастная линия. К центру рельеф в значительной степени сглаживается. Лопастей и седла, расположенные вокруг всей перегородки, находятся в определенной взаимосвязи между собой, изменяющейся в онтогенезе (рис. 2), но сохраняющейся у представителей определенной таксономической категории. Если смотреть со стороны устья, то можно видеть, что взаимосвязанные лопасти соединены бороздой, а взаимосвязанные седла — валиком.

Перегородки были очень важным внутренним образованием раковины. В специальной статье (Руженцев, 1946) нами было показано, что основное функциональное их значение сводилось к противодействию всякого рода механическим напряжениям — как внешним, так и внутренним, угрожавшим сохранности раковины. В самом деле, гофрировка перегородки

всегда расположена так, чтобы внешняя очень тонкая стенка раковины встречала прочную внутреннюю опору и могла противостоять изменяющемуся давлению столба воды. Вместе с тем сложный рельеф перегородки, плотное ее срастание с внутренней стенкой трубки и многократное удлинение линии контакта (по лопастной линии) создавали необычайно прочную систему сочленения, противодействующую давлению со стороны устья. Надо указать, наконец, что каждая новая перегородка, изолируя соответствующую газовую камеру, тем самым ликвидировала вызванное ростом животного утяжеление и, таким образом, восстанавливала плавучесть раковины.

Проведенные наблюдения говорят о большом разнообразии перегородок аммоидей, которое выражается в различном соотношении лопастей и седел. Рельеф перегородки может и должен быть использован при решении различных таксономических вопросов, хотя сам по себе этот признак не имеет решающего значения.

Дальше будет показано, что несравненно большее значение имеет периферический контур перегородки, т. е. лопастная линия. Однако часто бывает так, что по условиям сохранности материала или из-за его ограниченности не удастся исследовать всю лопастную линию. В таких случаях наблюдение перегородки может дать ценный дополнительный материал, например, может способствовать определению количества и расположения (по не формы) лопастей.

**Первая эмбриональная перегородка.** Большой интерес вызвали в свое время работы В. Бранко (Branko, 1879—1881), изучившего эмбриональные и личиночные стадии развития палеозойских и особенно мезозойских аммоидей. В результате кропотливого исследования этот автор установил три группы с различным строением первой перегородки: *Asellati* (бесседельные), *Latisellati* (широкоседельные) и *Angustisellati* (узкоседельные). Такое деление, фактически совершенно правильное, не могло все же служить основой для дальнейшей разработки системы аммоидей, потому что, как было многократно установлено, однотипное строение первой перегородки встречается у групп разного происхождения.

В девоне развиты аммоидеи преимущественно аселлатного типа (рис. 14, *a*), у которых первая лопастная линия была почти прямая, хотя и имела снаружи слабо развитую лопасть. Часть девонских (климений), все каменноугольные и пермские, а также часть триасовых аммоидей относятся к латиселлатному типу (рис. 14, *b*); у них первая лопастная линия состояла из широкого наружного седла, умбональной лопасти *U* и широкого внутреннего седла. Этот тип эмбриональной перегородки возник независимо в нескольких таксономических группах. Часть триасовых, все юрские и, по-видимому, большинство меловых аммоидей принадлежат к ангустиселлатному типу (рис. 14, *c*); у них эмбриональная лопастная линия имела узкое вентральное седло, умбональную лопасть *U*, смещившуюся на боковую сторону, боковое седло, вторую умбональную лопасть *U*<sup>1</sup> и широкое дорсальное седло. Среди ангустиселлатных аммоидей есть и такие, у которых в эмбриональной стадии вместо двух лопастей развиты три (рис. 14, *d*). В меловое время повторно возникли немногие аммоидеи с эмбриональной перегородкой, имеющей только одну (умбональную) лопасть.

Необходимо подчеркнуть, что первая перегородка является образованием эмбриональным; она формировалась в яйцевой капсуле в отличие от второй и последующих перегородок, которые возникали в постэмбриональный период. Развитие первой перегородки подчиняется своей морфологической закономерности, которая в целом была правильно отмечена Бранко. Однако это эмбриональное образование, хотя и испытывало влияние общего филогенетического развития, выражавшееся в оттогенети-

ческом ускорении, сохраняло большую консервативность по сравнению с постэмбриональными перегородками. Поэтому для построения филогенетической системы амmonoидей первая перегородка оказалась тоже мало пригодной.

**Л о п а с т н а я л и н и я.** Многолетние исследования палеонтологов, проведенные в разных странах, с большой убедительностью показали, что лопастные линии амmonoидей, изображающие все изгибы периферической части перегородок, имеют особенно большое значение для систематики, причем при выделении любых таксономических категорий. В диагноз вида и рода обязательно входит характер лопастной линии. Лучшим признаком семейства является тип онтогенетического развития лопастной линии. Дальше будет показано, что на этой же (и только на этой) основе могут быть выделены и более высокие таксономические категории — надсемейства, подотряды и отряды.

Лопастная линия состоит из отдельных простых или сложных изгибов, обращенных назад (лопасти) или вперед (седла). В ходе исторического развития амmonoидей лопастная линия испытывала все большее усложнение и достигала в некоторых филогенетических стволах необычайно сложного очертания. Однако на фоне общего поступательного развития были и обратные движения, приводившие к упрощению организации.

При оценке таксономического значения лопастной линии нужно прежде всего понять, что это не один признак, а сочетание большого количества тесно связанных между собой признаков. В морфологическом отношении необходимо различать следующие особенности: 1) общее количество элементов, 2) количество элементов на наружной и внутренней частях перегородки (или ядра), 3) очертание и размеры каждого элемента в отдельности, 4) взаимное расположение элементов и связь их с различными зонами раковины, 5) взаимосвязь наружных и внутренних элементов и т. д. Все эти особенности нужно рассматривать обязательно в генетическом отношении, выясняя происхождение каждого элемента, изменение его формы и местоположения в онтогенетическом развитии. Необходимо твердо помнить, что лопасти, совершенно сходные по форме и местоположению, по происхождению могут быть абсолютно различными. Систематика амmonoидей больше чем какой-либо другой группы может и должна быть основана на эволюционной морфологии.

Нетрудно показать, почему лопастная линия имеет такое большое значение для понимания филогении и разработки системы амmonoидей. Перегородка — это образование внутреннее, наименее подверженное прямому воздействию внешней среды; ее выделяет задняя часть мантии, отстоящая от устья иногда на целый оборот и больше. Во всех экологических условиях и на любой стадии развития организма перегородки со всеми своими изгибами, создающими лопастную линию, имели важное приспособительное значение, так как противодействовали всякого рода механическим напряжениям, угрожающим сохранности раковины. Возможности эволюционных преобразований лопастной линии почти беспредельны, вследствие чего конвергентная повторяемость рисунка у палеозойских амmonoидей встречается исключительно редко. Однако при такой общей пластичности тип онтогенеза лопастной линии, несмотря на ускорение развития, стойко держится у филогенетически связанных между собой групп. Однажды возникший способ усложнения перегородки развивается затем разными темпами, но длительно и закономерно, — становится глубоким организационным признаком. Все это объясняет, почему именно лопастная линия имеет важнейшее, преобладающее значение для выделения и характеристики таксономических категорий любых рангов.

С сожалением приходится констатировать необычайно слабую изученность лопастных линий мезозойских амmonoидей. Такое положение объясняется, с одной стороны, нерадивостью исследователей, а с другой — сознательной недооценкой значения этого важнейшего признака. Преуменьшал таксономическое значение лопастных линий Л. Спэт (1931); совсем недавно в таком же духе выступил В. Аркелл (1957). Понятно после этого, почему для мезозойских родов так трудно найти полную и качественную зарисовку лопастной линии хотя бы для взрослого состояния, не говоря уже об онтогенетических стадиях.

Выводы Аркелла основаны либо на ложных, либо на наивных представлениях. Он считает, что общее очертание лопастной линии первично зависит от формы оборота. Это неверно, потому что при совершенно одинаковом сечении оборота лопастные линии бывают принципиально различными и, наоборот, при разном сечении оборота они могут быть очень сходными. Поэтому можно говорить лишь о функциональной взаимосвязи между перегородками и оборотами.

Аркелл опровергает тезис, что лопастная линия амmonoидей — исключительно устойчивый признак у вида, рода и семейства, хотя этот тезис им же самим в целях полемики и придуман. Каждый опытный исследователь знает, что лопастная линия, как и все другие особенности организации, у одних видов или групп представляет очень устойчивый признак, у других, наоборот, очень изменчивый признак. Дело совсем не в этом. Таксономическая ценность рассматриваемого признака определяется не отсутствием индивидуальной изменчивости, а устойчивостью типа онтогенетического развития лопастной линии при огромном разнообразии ее очертания во взрослом состоянии.

Аркелл отвергает требование придавать особое таксономическое значение отдельным частям лопастной линии или деталям их ранних онтогенетических стадий. Здесь опять-таки вопросы поставлены совершенно неправильно. Дело совсем не в том, чтобы придавать особое значение внутреннему или наружному отрезку лопастной линии, одной или другой лопасти, потому что их значение изменялось в ходе исторического развития, а в том, чтобы со всей тщательностью изучать всю лопастную линию от вентральной до дорсальной лопасти. Вот этой важнейшей частью работы многие исследователи мезозойских амmonoидей, к сожалению, пренебрегают. Что касается онтогенетических исследований, значение которых Спэт, Аркелл и некоторые другие палеонтологи совершенно не понимали, то они важны для установления истинных гомологий различных элементов лопастной линии во взрослом состоянии, а вовсе не для изучения ортохронии и гетерохронии по Шиндевольфу или «пластичности молодой особи». Суждение Аркелла по этому вопросу было бы для нас более убедительным, если бы он изучил онтогенетическое развитие лопастных линий (от протоконха до взрослого состояния) хотя бы у полусотни видов, принадлежащих к различным родам мезозойских амmonoидей.

Итак, из всех выводов, сделанных Аркеллом, можно присоединиться лишь к одному — механическими и кустарными методами работы нельзя достигнуть хороших результатов при классификации амmonoидей.

В отличие от палеозойских отрядов филогенетической системы мезозойских амmonoидей еще не создано. Ведущие зарубежные авторы считают подотряд *Ammonitina* полифилетической, гетерогенной группой. Те из них, которые хотели бы строить классификацию на филогенетической основе (Arkell, 1957), считают, что пока все еще не найдено ключа для того, чтобы распутать сложные взаимоотношения юрских и меловых аммонитов. Нам кажется, что такое положение полностью зависит от неправильной оценки таксономического значения лопастной линии и непонимания всей важности двух принципов — онтогенетического и основного звена.

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ ЭЛЕМЕНТОВ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ

Первые попытки создания такой терминологии мы находим в работах Ф. Нётлинга (Noetling, 1905а, б, 1906), а затем Р. Ведыкинда (Wedekind, 1913а, б, 1914а, 1916а, б, 1918) и К. Динера (Diener, 1915, 1916а, б). Начатые ими исследования были продолжены трудами Г. Шмидта (Schmidt, 1921, 1925, 1934, 1952) и особенно О. Шиндевольфа (Schindewolf, 1928в, 1929б, 1933, 1951б, 1953, 1954а, б), которые сделали интересные выводы о филогении палеозойских амmonoидей и накопили ценный фактический материал по онтогенетическому развитию лопастной линии. Надо заметить, однако, что между собой Шиндевольф и Шмидт были во многом не согласны, и формулы лопастных линий сравнительно примитивных родов часто изображались ими совершенно различно. Это зависело от многих причин: от степени охвата материала, от субъективного понимания процесса, от употребления разных индексов. Отсюда видно, что вопрос, правильно поставленный Нётлингом, несмотря на усилия опытных палеонтологов, разработанный в немецкой палеонтологии еще совершенно недостаточно. В других зарубежных странах этим вопросом вообще не занимались, хотя он заслуживает самого серьезного внимания.

Предложенные нами терминология и метод составления генетических формул (Руженцев, 1949а, б, 1957) существенно отличаются от немецких. В основе наших построений лежат следующие два требования: 1) индексы должны точно отражать, несмотря на все позднейшие онто-филогенетические преобразования, первичное положение любой лопасти, т. е. ее положение в момент становления; 2) формулы должны точно фиксировать весь ход онтогенетического развития лопастной линии любой сложности. Для удовлетворения указанных требований достаточно ввести следующие условные обозначения:

**V** — вентральная, или брюшная, лопасть, расположенная на вентральной стороне, по обе стороны от срединной линии. Она является первичной в буквальном смысле, так как развита уже у бактритоидей — предков амmonoидей. Это самый древний, первый по происхождению элемент лопастной линии. Таким же индексом мы обозначаем лопасти, возникающие в результате расчленения первичной вентральной, а также образующиеся из вторичных вентральных седел. Немецкие палеонтологи рассматривают эту лопасть под индексом E, который должен указывать на ее внешнее положение; однако, поскольку внешних лопастей бывает много, принятое нами обозначение более точно определяет сущность этого элемента.

**O** — омнилатеральная, или всебоковая, лопасть. Это название дано для весьма широкой лопасти, первично занимающей все пространство между узким наружным седлом и дорсальным или, в других случаях, внутренним седлом. Это второй по времени возникновения элемент лопастной линии, известный еще у бактритоидей (*Lobobactrites*), характеризующий определенный этап эволюции древнейших амmonoидей, но затем уступивший место другим элементам.

**D** — дорсальная, или спинная, лопасть, зарождающаяся на месте первичного дорсального седла. Это третий по времени возникновения элемент лопастной линии. Такой же индекс мы принимаем для лопастей, возникающих в результате расчленения первичной дорсальной, а также образующихся из вторичного дорсального седла. Немецкие палеонтологи обозначают эту лопасть индексом I, который должен указывать на ее внутреннее положение; однако, поскольку внутренних лопастей бывает много, принятое нами обозначение более точно отражает сущность этого элемента.

U — умбопальная, или пупковая, лопасть, зарождающаяся на внешней стороне раковины, вблизи умбопального шва, и разделяющая первичные наружное и внутреннее седла. Умбопальная лопасть замещает омнилатеральную. В ходе индивидуального развития она или остается на месте или смещается на боковую сторону и становится морфологической боковой лопастью, что не должно, однако, изменять ее названия и индекса, так как принятая нами терминология основана на первичном положении элементов. Это четвертый по времени возникновения элемент лопастной линии. Таким же индексом мы обозначаем лопасти, возникающие в результате расчленения первичной умбопальной, а также образующиеся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами U и I в одних группах аммоидей или между элементами L и I — в других группах (см. дальше). Нётлинг, а вслед за ним Ведекинд и Шиндевольф, называли эту лопасть боковой и обозначили буквой L, несмотря на ее первичное приумбопальное положение, что указанным исследователям было хорошо известно. Шмидт употреблял для нее буквы L, U и другие (см. Schindewolf, 1954б, стр. 139). Введение индекса L для первичной умбопальной лопасти внесло большую путаницу, которая может быть ликвидирована только путем внедрения принятого нами обозначения.

I — внутренняя боковая лопасть, зарождающаяся из вершины первичного внутреннего седла между лопастями D и U. Вначале она пересекает умбопальный шов, т. е. расположена частично на наружной, частично на внутренней поверхности раковины, но затем полностью переходит на внутреннюю поверхность, где и остается постоянно у подавляющего большинства аммоидей. Иногда она переходит на наружную поверхность. Это пятый по времени возникновения элемент лопастной линии. Такой же индекс мы принимаем для лопастей, возникающих в результате расчленения первичной внутренней боковой, а также образующихся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами I и D. Немецкие палеонтологи обозначают внутреннюю боковую лопасть буквой U<sub>1</sub> (умбопальная) или K (Kehlobus, или выемочная). Эти индексы мало пригодны, так как первый уже использован для первичной умбопальной лопасти, появившейся раньше в филогенезе, а второй вообще мало говорит о сущности элемента. Определять ее название должен основной мотив — происхождение из вершины первичного внутреннего седла.

L — наружная боковая лопасть, первично зарождающаяся в виде боковых выступов вентральной лопасти, но затем в ходе индивидуального развития переходящая в вершину наружного седла. Позднее в филогенезе благодаря ускорению оптогенетического развития она зарождается сразу в вершине наружного седла. Лопасть L морфологически всегда является наружной боковой. Это шестой по времени возникновения и последний (из первичных) элемент лопастной линии. Таким же индексом мы обозначаем лопасти, возникающие в результате расчленения первичной наружной боковой, а также образующиеся повторно и независимо от нее из вершины седел между элементами V и L. Ведекинд, а вслед за ним и Шиндевольф называли эту лопасть адвентивной и обозначили ее буквой A<sub>1</sub>. Такой индекс совершенно не пригоден, потому что по старой чисто морфологической терминологии адвентивными называли все вторичные лопасти, независимо от их происхождения, которые возникали в результате деления первого бокового седла. Некоторые авторы распространяли это название и на другие добавочные элементы, возникавшие во втором, третьем и последующих седлах. В нашей генетической терминологии название лопасти L определяет основной мотив — происхождение ее в зоне первичного наружного седла.

Рассмотренные выше шесть лопастей являются первичными, основными. Для составления генетических формул более сложных лопастных линий необходимы дополнительные цифровые индексы. Так как новые элементы могут развиваться путем или расщепления основных лопастей или возникновения новых из вершины седел, то цифровые индексы должны правильно отражать оба эти процесса.

$L_1, U_{2.1}, I_{2.1.1}$  — нижние цифровые индексы говорят о том, что данная лопасть возникла путем расчленения первичной и последующих, связанных с нею лопастей. Количество знаков в нижнем индексе указывает на повторность деления; лопасть, возникшая при первом делении  $L$ , имеет один знак ( $L_1$  или  $L_2$ ), лопасть, возникшая в результате деления  $L_2$ , имеет два знака ( $L_{2.1}$ ) и т. д. Значение нижнего индекса каждой стадии деления говорит о порядке зарождения вторичных лопастей.

Примеры: 1) Симметричное деление вентральной лопасти —  $V_1V_1$ ; 2) тройное деление наружной боковой лопасти с запаздыванием боковых зубцов —  $L_2L_1L_2$ ; 3) последующее двойное деление внутренней лопасти той же серии —  $L_2L_1L_{2.1}L_{2.1}$ .

( ) — в скобки берущся индексы тех лопастей, которые при делении не вполне обособились одна от другой, т. е. разделяющие их седла ниже соседних.

$L^1, U^1, U^2$  — верхние цифровые индексы показывают порядок независимого (из седла) возникновения новых лопастей; первичные лопасти  $V, O, L, U, I, D$  цифрового индекса не имеют.

: — двоеточие обозначает местонахождение умбонального шва, т. е. линии схождения наружной и внутренней стенок раковины.

Пример:

$$(V_1V_1) L_2L_1 (L_{2.1} L_{2.1}) U^1U_1 : U^2U_2 (I_{2.1} I_{2.1}) I_{1.1} I_{1.2} (D_2D_1D_2).$$

Вентральная лопасть испытала неполное двучленное деление. Первичная наружная боковая лопасть дала начало трем самостоятельным лопастям, из которых третья затем стала двураздельной. Первичная умбональная лопасть испытала полное двучленное деление; затем самостоятельно возникли еще две умбональные лопасти: сначала снаружи, затем на внутренней стороне. Первичная внутренняя боковая лопасть расщепилась на две части, из которых каждая затем в свою очередь испытала двучленное деление:  $I_1$  — полное,  $I_2$  — неполное. Первичная дорсальная лопасть из простой превратилась в трехраздельную. Все эти сложные преобразования с абсолютной точностью зафиксированы в приведенной выше формуле.

Как видно из примера, формулы лопастных линий основаны только на лопастях. Поэтому седла особых индексов не имеют. В тех случаях, когда нужно сослаться на какое-нибудь определенное седло, его можно обозначить дробью, составленной из индексов смежных лопастей. Следовательно, первое наружное седло, расположенное между вентральной и первичной умбональной лопастями, получит обозначение  $V/U$ .

У представителей семейства *Medlicottiidae* происходит особое превращение внешней части лопасти  $U$  в систему адвентивных лопастей. Поэтому здесь необходимо введение дополнительных обозначений:

$a$  — первичная адвентивная лопасть, возникшая из внешней части первичной лопасти  $U$  ( $a = U_1$ );

$a_1, a_{1.1}$  — лопасти, возникшие в результате расчленения первичной адвентивной лопасти.

Для упрощения формулы адвентивных лопастей можно употреблять морфологические индексы:



v — адвентивные лопасти вентральной стороны внешнего седла;

s — вершинные адвентивные лопасти внешнего седла;

l — адвентивные лопасти внутренней, или латеральной, стороны внешнего седла.

Вводить новую терминологию вместо существующей — всегда дело трудное и ответственное. Мы все же решились на это, учитывая, что единой общепризнанной терминологии лопастей выработано не было: среди немецких палеонтологов по этому вопросу идут споры, а палеонтологи других стран еще не осознали всей важности генетических формул лопастных линий. Так, например, Миллер и Фёрниш в последней сводке (1957а) пишут, что формулы лопастных линий трудно понимаемы, а потому не служат полезной цели. По поводу столь странного суждения можно сказать, что запомнить шесть индексов лишь относительно трудно (химикам с их многочисленными обозначениями элементов гораздо труднее). Действительная трудность заключается в необходимости проведения тщательных онтогенетических исследований. Эту трудность приходится преодолевать, потому что без упорного труда никакого прогресса в науке не достигнешь.

Из предыдущих пояснений уже было видно, что в работах немецких палеонтологов встречаются разные обозначения и разное понимание происхождения одних и тех же элементов лопастной линии аммоноидей. Существующие представления можно свести в следующую корреляционную табличку:

По Руженцеву: V L U l D

По Шиндевольфу: E A<sub>1</sub> L U<sub>1</sub> I

По Шмидту: E L U K I

Основная путаница в номенклатуре, повлекшая за собой затемнение существа дела и серьезные разногласия между разными авторами, произошла от того, что немецкие палеонтологи (Нётлинг, Ведекинд, Шиндевольф) первично умбональную лопасть назвали боковой, первично наружную боковую — адвентивной и первично внутреннюю боковую — умбональной. Эти ошибки были исправлены в наших работах (Руженцев, 1949а, б) путем введения символов, отвечающих первичному положению лопастей; часть символов была заимствована у Г. Шмидта. Однако О. Шиндевольф (1951б) решил, что введенные нами индексы будто бы не учитывают онто-филогенетического развития лопастной линии и основываются на формальном положении лопастей у каменноугольных и пермских аммоноидей. В ответ на это можно сказать, что указанный автор проявил здесь необъективность, так как дело обстоит совершенно наоборот, что и было показано при объяснении генетического смысла индексов. В дальнейшем, при изложении действительного хода развития лопастной линии на разных этапах эволюции аммоноидей, это станет еще более очевидным.

Несостоятельность принятых Шиндевольфом индексов отчетливо, хотя и невольно, показывает В. Аркелл, когда он излагает точку зрения первого автора в отношении начального онтогенеза лопастной линии. Аркелл пишет (1957, стр. 102): «У *Prolecanitina* боковая лопасть возникает вблизи умбонального шва и в ходе развития сдвигается в вентрально-направлении, пока не займет нормального положения между умбональным швом и серединой вентральной стороны; в то же самое время рядом с умбональным швом возникает новая умбональная лопасть. Это нормальный ход развития для всех мезозойских аммоноидей, указывающий на то, что предками их были *Prolecanitina*. С другой стороны, у *Goniatitina* боковая лопасть остается маленькой и находится вблизи умбонального шва в течение всего развития, в то время как в середине бокового седла постепенно образуется

ложная боковая лопасть» (разрядка наша.— В. Р.). Сам того не замечая, Аркелл показывает, что боковая лопасть (L) Шиндевольфа в действительности является умбоальной лопастью (U), так как зарождается вблизи умбоального шва. Если она смещается в вентральном направлении, то на ее месте возникает новая умбоальная лопасть; этим словом автор произвольно подчеркивает, что старая лопасть тоже была умбоальной. Что касается настоящей боковой лопасти, которая зарождается в вершине наружного бокового седла, то Аркелл называет ее «ложной» боковой лопастью. Каждый, кто внимательно прочтет приведенную нами цитату,

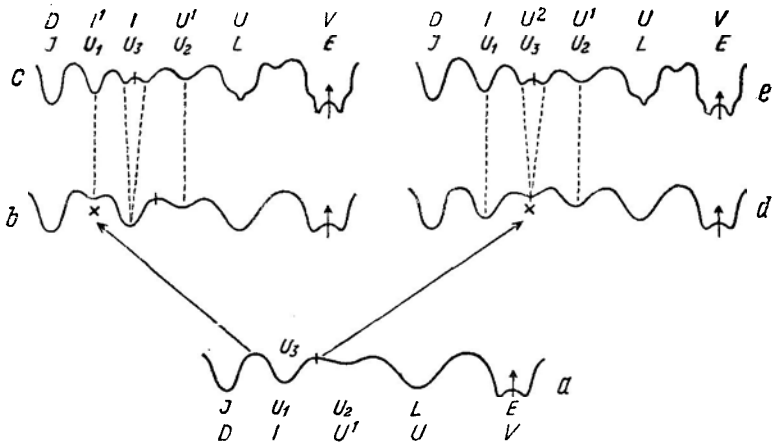


Рис. 35. Начальное онтогенетическое развитие лопастной линии у представителей надсемейств Stephanocerataceae (слева) и Perisphinctaceae (справа) (по Шиндевольфу, 1953, с добавлением наших индексов).

должен понять, какую путаницу в представление о генезисе различных элементов лопастной линии вносят терминология и индексы Шиндевольфа.

К такому же выводу мы придем, если проанализируем результаты практического применения индексов Шиндевольфа в его собственном исследовании юрских аммонидей. На рис. 35, заимствованном из работы указанного палеонтолога (Schindewolf, 1953), изображено развитие лопастной линии у представителей надсемейств Stephanocerataceae и Perisphinctaceae. Ничего не изменив здесь, мы добавили только наши индексы лопастей. У каждой из названных групп развитие лопастной линии начинается со стадии  $(V_1V_1)UU^1:ID$ , наблюдающейся уже на второй перегородке (рис. 35, a). Характерно, что на этой исходной стадии одна и та же внутренняя боковая лопасть у Шиндевольфа имеет два индекса  $U_1$  и  $U_3$ . Затем у Stephanocerataceae (рис. 35, b, c) между лопастями I и D возникает вторая внутренняя боковая лопасть  $I^1$ , а у Perisphinctaceae (рис. 35, d, e) между лопастями  $U^1$  и I зарождается третья умбоальная лопасть  $U^2$ . В результате развиваются две принципиально отличные лопастные линии:

1) Stephanocerataceae —  $(V_1V_1)UU^1ID$ ,

2) Perisphinctaceae —  $(V_1V_1)UU^1U^2ID$ ,

которые Шиндевольф сводит к одной формуле —  $ELU_2U_3U_1I$ . Здесь дело уже не только в различных индексах, но и в неправильной интерпретации развития, вытекающей из неудачных индексов. Одни и те же, по Шиндевольфу, лопасти  $U_3U_1$  в действительности оказываются, на основании его же собственного рисунка, совершенно разными, не гомологичными, а толь-

ко аналогичными лопастями  $U^1$  и  $U^2$ . Не ясно ли отсюда, что номенклатура Шиндевольфа ведет не к разъяснению, а к затемнению существа дела? Подчеркивать это приходится потому, что генетические формулы лопастных линий имеют исключительно важное значение для разработки филогенетической системы аммоидей, преимуществ которой указанный исследователь, к сожалению, не признает.

О. Шиндевольф (1951б) задает такой несколько главный вопрос: у ряда родов первично умбоанальная лопасть перемещается на середину боковой стороны, — становится ли она боковой лопастью или таковая у этих аммоидей отсутствует? На этот вопрос может быть только один ответ — да, отсутствует; у многих родов аммоидей нет генетической боковой лопасти, и это имеет огромное значение для систематики.

Лопастей V, U, D (по немецкому обозначению K, L, I) Шиндевольф называет протолопастями в отличие от последующих — металопастей. Такое деление неправильно и ненужно, потому что, как уже было показано, все они произошли в разное время и в этом отношении неравноценны. Если учитывать происхождение филогенетически более поздних лопастей из седел, то ведь и дорсальная лопасть образовалась таким же способом. Кроме того, и в практическом отношении такая классификация лопастей не приносит никакой пользы. Поэтому можно согласиться с Г. Шмидтом (Schmidt, 1952), который критически отнесся к выделению прото- и металопастей. Нецелесообразно для «металопастей» брать буквенные индексы с единицей внизу ( $U_1$  и  $L_1$  по Шиндевольфу), потому что это невероятно осложнило бы составление формул у высокоорганизованных аммоидей. Цифровые индексы, поставленные вверху или внизу буквы, необходимы для обозначения способа и порядка возникновения новых лопастей. Поэтому все шесть первичных лопастей мы обозначаем буквами без цифровых индексов.

## **ЭВОЛЮЦИЯ НАЧАЛЬНЫХ СТАДИЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ КАК ОСНОВА ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМЫ АММОИДЕЙ**

Выше было показано, что первая перегородка и лопастная линия, возникавшие в яйцевой капсуле, непригодны для построения системы аммоидей; поэтому при разработке данного вопроса опираться следует на вторую и более поздние линии. С этой точки зрения необычайно интересно проследить эволюцию начальных стадий онтогенетического развития лопастных линий, поскольку эти стадии имеют особенно важное значение при выделении высших таксономических категорий.

По принятой нами системе (Руженцев, 1957) все аммоидеи подразделяются на пять отрядов: Agoniatitida (агониатиты), Goniatitida (гониаититы), Clymeniida (климении), Ceratitida (цератиты) и Ammonitida (аммониты). Этих названий мы и будем придерживаться при дальнейшем изложении вопроса.

Первым и вторым по времени возникновения элементом лопастной линии были соответственно вентральная лопасть V и омнилатеральная лопасть O, унаследованные аммоидеями от предковой группы — бактриоидей. У самых древних и примитивных представителей отряда агониатитов лопастная линия взрослых особей состояла только из этих элементов и разделяющих их седел (рис. 36, а), т. е. имела формулу VO. В ходе дальнейшего развития того же отряда в качестве третьего элемента появилась дорсальная лопасть D, вследствие чего формула стала более сложной — VO : D. Образование широкой омнилатеральной лопасти, занимавшей все пространство от вентральной стороны до умбо, было неудачным

решением конструктивной задачи перегородки как определенным образом функционирующей детали раковины. Поэтому среди агониатитов параллельно возник другой тип лопастной линии (рис. 36, б), для которого характерна та особенность, что вместо омнилатеральной лопасти появился четвертый по времени возникновения элемент — умбональная лопасть U. Формула такой лопастной линии, исходной для всех прочих аммоноидей, может быть изображена символами  $VU : D$ .

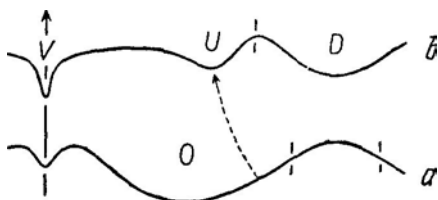


Рис. 36. Простейшие лопастные линии агониатитов:

a — *Gyroceratiles gracilis* Bronn; b — *Anarcestes lateseptatus* (Beug.); эйфельский ярус (по Шиндewolfу, 1933; индексы наши).

В процессе последующей бурной эволюции аммоноидей возник пятый элемент лопастной линии — внутренняя боковая лопасть I, появились новые умбональные лопасти, испытала деление вентральная лопасть и т. д. Все эти преобразования, связанные с обособлением новых отрядов — климений, цератитов и аммонитов, возникали на разных стадиях индивидуального развития. Затем в результате онтогенетического ускорения более или менее сложные лопастные линии смещались на все более ранние стадии до второй перегородки включительно. Так возникли разные типы второй лопастной линии. У палеозойских аммоноидей, кроме самых древних, она имела три лопасти — вентральную, умбональную и дорсальную. У триасовых цератитов появилась еще одна лопасть — внутренняя боковая. У юрских аммонитов происходило дальнейшее усложнение, причем в разных филогенетических ветвях разными путями. В одних случаях сначала возникла еще вторая умбональная лопасть, а затем вентральная лопасть стала двураздельной, в других — деление вентральной лопасти произошло сразу при наличии только одной умбональной лопасти. Следовательно, эволюция второй лопастной линии шла по таким направлениям:

$$VU : D \rightarrow VU : ID \begin{cases} \nearrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1) UU^1 : ID \\ \searrow (V_1V_1) U : ID \end{cases}$$

У многих меловых аммонитов вторая перегородка была построена по типу  $(V_1V_1)U : ID$  или даже  $VU : ID$ . Кроме того, в группах, развивавшихся по пути значительного упрощения, известны формы, у которых вторая перегородка имела формулу  $VU$  (например, *Indoceras*), что представляет возврат к далекому прошлому.

Совершенно иначе, как мы сейчас увидим, проходило развитие лопастной линии у гониатитов. Однако вторая линия у представителей этой группы аммоноидей имела только три лопасти по формуле  $VU : D$ .

Для построения системы аммоноидей большое значение имеют не только вторая, но и последующие лопастные линии. Если исключить самых древних и примитивных агониатитов, развивавшихся по типу  $VO$ , то все

остальные палеозойские амmonoидеи естественно распадутся на две группы с принципиально различным начальным онтогенезом. Связывает эти группы исходная вторая лопастная линия  $VU : D$ . В первой группе (агониатиты) путем образования сначала внутренней боковой лопасти  $I$ , а затем второй умбональной лопасти  $U^1$  произошла перегородка с формулой  $VUU^1 : ID$ ; при этом первичная умбональная лопасть  $U$  сместилась из зоны умбо на боковую сторону (рис. 37). Во второй группе (гониатиты) путем образования сначала наружной боковой лопасти  $L$ , а затем внутренней

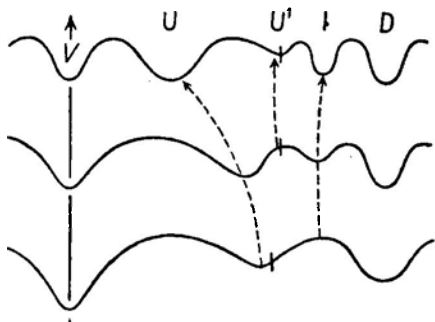


Рис. 37. Схема начального онтогенетического развития лопастной линии у агониатитов (тип  $VU$ ) (ориг.)

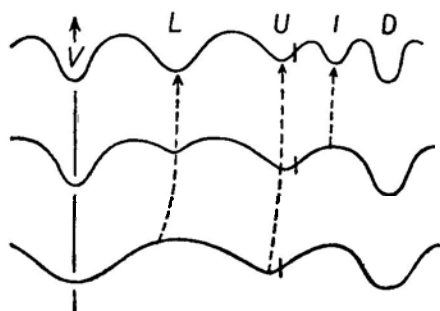


Рис. 38. Схема начального онтогенетического развития лопастной линии у гониатитов (тип  $VLU$ ) (ориг.)

боковой лопасти  $I$  возникла перегородка с формулой  $VLU : ID$ ; при этом первичная умбональная лопасть  $U$  осталась на старом месте (рис. 38). В обоих случаях количество, форма и расположение элементов оказались совершенно одинаковыми, но происхождение всей лопастной линии было в корне различным. Агониатиты развивались по типу  $VU$ , гониатиты — по типу  $VLU$ . Все это можно было установить только на основе длительных исследований эволюции онтогенеза амmonoидей. Климении принадлежат в основном к первому типу, хотя некоторые представители этой своеобразной группы пытались усложнить свою перегородку по второму типу. Исходным для развития всех мезозойских амmonoидей (цератитов и аммонитов) был тоже первый тип.

К сожалению, гораздо хуже обстоит дело с разработкой системы мезозойских амmonoидей. Недооценка всей важности онтогенетических исследований, наблюдающаяся у подавляющего большинства специалистов по триасовым, юрским и меловым амmonoидеям, является главной причиной того, что эти группы пока не имеют научно обоснованной филогенетической системы. Если бы исследователи цератитов и аммонитов вместо описания и переописания бесконечных видов с таким же усердием изучали онтогенез, особенно раннее онтогенетическое развитие лопастных линий, то классификация этих групп находилась бы сейчас на совершенно ином научном уровне. Даже небольшой накопленный материал показывает, что способы усложнения перегородки у мезозойских групп так же разнообразны, как и у палеозойских.

В основу таксономического деления цератитов и аммонитов могут быть положены прежде всего различные типы второй лопастной линии —  $VU : ID$ ;  $VUU^1 : ID$ ;  $(V_1V_1)U : ID$ ;  $(V_1V_1)UU^1 : ID$ . В частности, необходимо подчеркнуть, что у всех исследованных цератитов вторая перегородка построена по типу  $VU : ID$ . Далее, большое таксономическое значение имеет тот факт, что у одних мезозойских групп рядом с дорсальной лопастью расположена первичная внутренняя боковая лопасть  $I$  (например, в надсемействе *Perisphinctaceae*), а у других — между элементами  $D$  и  $I$

рано в онтогенезе возникает вторая внутренняя боковая лопасть I<sup>1</sup> (например, в надсемействе Stephanocerataceae). Последующее усложнение лопастной линии происходило тоже самым различным образом: в одних семействах только путем образования умбональных лопастей U, в других — и умбональных лопастей и внутренних боковых лопастей I, в третьих — только внутренних боковых лопастей. Новые элементы, усложняющие лопастную линию, могли зарождаться из седел (индексы с верхней цифрой) или возникать путем деления самих лопастей (индексы с нижней цифрой). Легко представить себе, что все это создавало огромное разнообразие генетических типов лопастной линии, характерных для тех или иных таксономических категорий отряда аммонитов. Чтобы показать это с большей наглядностью, приведем некоторые примеры:

1. Усложнение путем образования простых умбональных лопастей U:

а) *Strenoceras* Hyatt, 1900 (верхний байос) —  $(V_1V_1)UU^1U^2 : U^3ID$ ,

б) *Hypacanthoplites* Spath, 1923 (нижний альб) —

$$(V_1V_1)UU^1U^2U^3 : U^4ID.$$

2. То же, но некоторые умбональные лопасти испытывают полное двучленное деление:

а) *Perisphinctes* Waagen, 1869 (верхний оксфорд) —

$$(V_1V_1)UU^1U_1^2 : U_1^2ID,$$

б) *Craspedites* Pavlow, 1892 (верхневожжский ярус) —

$$(V_1V_1)UU^1U_1^2U_1^3U_1^4U_1^5 : U_1^5U_1^4U_1^3U_1^2ID.$$

3. Усложнение путем образования второй внутренней боковой лопасти I<sup>1</sup> и ряда умбональных лопастей U:

*Cadoceras* Fischer, 1882 (нижний и средний келловей) —

$$(V_1V_1)UU^1U^2U_1^3U^4 : U_1^3I^1D.$$

4. Усложнение путем образования простых внутренних боковых лопастей I:

*Deshayesites* Kazansky, 1914 (апт) —  $(V_1V_1)UII^2 : I^3I^1D$ .

5. То же, но некоторые внутренние боковые лопасти испытывают полное двучленное деление:

а) *Kosmoceras* Waagen, 1869 (верхний келловей) —

$$(V_1V_1)UU^1I_1I_1^2I_1^3 : I_1^4I_1I^1D,$$

б) *Normannites* Munier-Chalmas, 1892 (средний байос) —

$$(V_1V_1)UU^1I_2I_1^2I_1^3 : I_1^3I_1^2I_1I^1D.$$

6. Усложнение путем асимметричного двучленного деления первичных умбональной и внутренней боковой лопастей:

*Chelonicerias* Hyatt, 1903 (верхний апт) —  $(V_1V_1)U_1U_2U^1I_2 : I_1D$ .

7. Усложнение путем образования многочисленных умбональных лопастей и двух паружных боковых L; первичная умбональная лопасть делится на три самостоятельные лопасти:

*Metaplacenticeras* Spath, 1926 (кампа) —

$$(V_1V_1)L^1LU_2U_1U_2U^1U^2U^4U^6 : U^5U^3ID.$$

8. Усложнение путем образования многочисленных внутренних боковых лопастей I и одной наружной боковой лопасти L:

*Indoceras* Noetling, 1897 (маастрихт) —

$$(V_1V_1)LUII^2I^4I^6I^9I^11I^13I^15 : I^14I^12I^10I^8I^5I^3I^1I^7D.$$

Даже из этих немногочисленных примеров видно, какие широкие перспективы открываются в деле построения филогенетической системы аммонитов, если пользоваться онтогенетическим методом исследования. Вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшая разработка этого вопроса приведет к созданию новой системы цератитов и аммонитов, свободной от полифилиетических представлений. Ключ для понимания сложных взаимоотношений различных групп мезозойских аммоноидей всегда нахо-

дился в руках исследователей, но они почему-то долгое время не хотели им пользоваться.

Мы уже говорили о том, что важнейшим методом филогенетической систематики является рассмотрение таксономических категорий в их историческом развитии. В этой связи очень важно подчеркнуть, что сравнение любых особенностей организации, используемых нами в таксономических целях, нельзя проводить на чисто морфологической основе. Типологический подход недопустим при рассмотрении не только взрослых состояний, но и любых ранних стадий. При анализе онтогенетических показателей необходимо учитывать ускорение и замедление развития, вынадение промежуточных стадий, гетерохронии и гетеротопии; одним словом, анализ нужно вести не с позиций зародышевого или личиночного сходства, а на основе изучения эволюции онтогенезов.

Насколько это важно, показывают следующие примеры. У поздних представителей отряда агониатитов в результате онтогенетического ускорения лопастная линия  $VU^1 : ID$  сместилась с поздних стадий на третью перегородку, а умбоная лопасть  $U$  передвинулась при этом на боковую сторону. В результате такого преобразования лопасти  $UU^1$  заняли по отношению ко второй перегородке точно такое же положение, какое у поздних гониатитов занимают лопасти  $LU$ . Это может повести к действительно приводило к неправильному определению индекса лопастей у отдельных взятых поздних агониатитов, а, следовательно, к неправильному определению их таксономического положения. То же самое надо сказать относительно представителей отряда аммонитов. У многих из них вторая лопастная линия вследствие сильного смещения стадий назад (вторичный филэмбриогенез) имеет формулу  $(V_1V_1)UU^1 : ID$ . Но эту линию можно интерпретировать, что неоднократно и делалось, как  $(V_1V_1)LU : ID$ , потому что стадии, доказывающие развитие по первому типу, из онтогенеза полностью вытеснены вследствие ускорения развития. Вопрос этот решает общая история развития аммоноидей, показывающая прямую связь отрядов *Agoniatitida* → *Ceratitida* → *Ammonitida* и полное вымирание отряда *Goniatitida* на грани палеозоя и мезозоя. Следовательно, при решении вопросов таксономического положения отдельных групп и их взаимосвязи, опираясь на онтогенетические показатели, нельзя отрывать от истории развития всех аммоноидей.

## МАТЕРИАЛЫ ПО КЛАССИФИКАЦИИ АММОНОИДЕЙ

Начало классификации аммоноидей было положено в первой половине XIX в., когда Л. Бух (Buch, 1832, 1849) обособил от собственно аммонитов, как самостоятельные группы, последовательно роды *Goniatites* Наан и *Ceratites* Наан, а Г. Мюнстер (Münster, 1834) выделил из группы гониатитов новый род *Clymenia*. Несколько позднее Э. Зюсс (Suess, 1865) установил среди аммонитов два новых рода: *Phylloceras* и *Lytoceras*. Это первое деление аммоноидей, если учесть общий уровень знаний того времени, было гениальным предвидением будущей филогенетической классификации аммоноидей, которая создается буквально в последние годы. Все перечисленные выше роды оказались прототипами отрядов или подотрядов.

Первые попытки классификации. Известно много попыток разделения аммоноидей на таксономические группы на основе различных особенностей организации раковины:

Э. Бейрих (Beurich, 1837) подразделил известных в то время представителей сборного рода *Goniatites* на шесть групп: *Nautilini*, *Simplices*, *Aequales*, *Irregulares*, *Primordiales*, *Carbonarii*.

Г. и Ф. Зандбергеры (G. u. F. Sandberger, 1850—1856) предложили другую классификацию, установив уже восемь подразделений: *Linguati*,

Lanceolati (частично Aequales), Genufracti (= Carbonarii), Serrati (= Irregulares), Crenati (= Primordiales), Acutolaterales, Magnosellares (= Simplicos), Nautilini (= Nautilini).

В. Бранко (Branco, 1879—1880), изучавший начальный онтогенез раковины различных аммоноидей, установил несколько типов строения первой перегородки и по этому признаку выделил три группы: Asellati, Latisellati и Angustisellati.

Э. Мойсисович (Mojsisovics, 1882) различал среди триасовых аммоноидей две группы: Leiostraca — гладкие или слабо скульптурованные формы с многочисленными лопастями и Trachyostraca — сильно скульптурованные формы с нормальным количеством лопастей.

П. Фишер (Fischer, 1887) разделил аммоноидей по характеру сифонных трубок на Retrosiphonata, у которых трубки направлены назад, и Prosiphonata, у которых они обращены вперед.

К. Циттель (Zittel, 1895), учитывая различное положение сифона по отношению к вентральной и дорсальной сторонам, выделил на этой основе две совершенно несовместимые по объему группы: Intrasisphonata (с дорсальным сифоном) и Extrasiphonata (с вентральным сифоном). Неудачно развивая эту идею, О. Шиндевольф (Schindewolf, 1923б, 1931) предлагал другие названия: сначала Immosiphonata и Motosiphonata, а позднее Extrasiphonata и Variosisphonata. Отряд климений, врезрез с четким определением Циттеля, попал по этой схеме в сборные и неопределенные группы Immosiphonata и Variosisphonata.

Э. Ор (Haug, 1898) клал в основу классификации длину жилой камеры и различал две группы: Longidoma с длинной камерой и Brevidoma с короткой камерой. Вторая аналогичная попытка деления аммоноидей была предпринята Г. Артабером (Arthaber, 1911), который предложил другие термины — соответственно Macrodoma и Microdoma.

А. Хайэтт (Hyatt, 1900) подразделил всех внешнесифонных аммоноидей на девять групп, названия которых происходят от определения характера образования седел и окончания campylus (кривой). Эти группы получили следующие наименования: Gastro-, Micro-, Meso-, Eury-, Glosso-, Disco-, Phyllo-, Lepto-, Pachycampyli.

Р. Ведекинд (Wedekind, 1918) по сложности лопастной линии сгруппировал всех аммоноидей в три отряда: Palaeoammonoidea, Mesoammonoidea и Neoammonoidea.

Все указанные попытки классификации, за исключением деления Циттеля, оказались бесплодными и не получили признания. Признаки, лежащие в основе деления, в большинстве случаев были непригодны для этой цели; кроме того, они рассматривались с точки зрения чисто морфологической (типологической) систематики, без серьезного учета истории развития аммоноидей, для чего в то время недоставало и материала. Поэтому выделенные разными исследователями таксономические группы, часто неопределенного ранга, оказались полифилетическими (гетерогенными).

Новейшие предложенные схемы. В наше время ученые стали на путь иного построения системы аммоноидей, учитывая, по мере возможности, действительные отношения групп и производя их названия от типичных родов. Следует подчеркнуть, что разработка современной классификации стала возможной только благодаря накоплению огромного количества новых фактов. По палеозойским аммоноидеям в текущем столетии особенно интересные данные были опубликованы в трудах Байсета, Бёзе, Ганиэля, Делепина, Либровича, Миллера и Фёрниша, Пламмера и Скотта, Смита, Шиндевольфа, Шмидта и некоторых других авторов. Исследование новых материалов, естественно, приводило к важным обобщениям по систематике и филогении отдельных групп.



Перейдем теперь к краткой характеристике тех представлений на систему аммоноидей, которые были изложены разными авторами в самые последние годы.

Б. Каммел (Kummel, 1952) рассматривает аммоноидей как отряд, среди которого различает шесть подотрядов: Clymenina, Goniatitina, Ceratitina, Phylloceratina, Ammonitina и Lytoceratina. Распределение их во времени и взаимоотношение между собой автор иллюстрирует схемой, имеющей ряд серьезных недостатков; основные из них — неопределенность происхождения цератитов и допущение полифилетических связей между тремя последними отрядами.

Э. Басс (Basse, 1952) возводит аммоноидей в ранг подкласса с двумя отрядами: Ammonitida (=Extrasiphonata) и Clymenida (=Intrasiphonata). Внутри первого отряда она различает пять подотрядов: Goniatitina, Ceratitina, Phylloceratina, Lytoceratina и Ammonitina. Как видим, эта классификация почти полностью тождественна предыдущей, с тем лишь отличием, что в ней климениям придано значение самостоятельного отряда. Основную часть палеозойских аммоноидей Басс относит к подотряду Goniatitina, но многие каменноугольные и пермские семейства («Perrinitidae», Popanoceratidae, Cyclobolidae, Thalassoceratidae, Pronoritidae, Medlicottidae) безосновательно и ошибочно помещает в подотряд Ceratitina.

О. Шиндевольф (Schindewolf, 1954а, б) предложил эскиз совершенно иной и принципиально очень интересной классификации аммоноидей. К сожалению, свои представления он изложил в такой сжатой форме, что о многом приходится лишь догадываться. Как было показано, этот автор является сторонником типологической систематики, но одновременно пристально интересуется и много сделал в области изучения онтогенеза различных групп. Последнее обстоятельство оказывало основное влияние на автора при разработке новой схемы. По Шиндевольфу, древнейшие девонские аммоноидеи образуют филогенетическую группу, которую он в немецкой транскрипции называет Agoniatitinen и которую, по-видимому, нужно понимать как подотряд. От него отделились два других ствола, существовавшие на протяжении верхнего девона, карбона и перми: Prolescanitina (или U-тип) и Goniatitina (или A-тип). У представителей первого типа лопастная линия имеет формулу  $ELU_2U_1I$ , у представителей второго типа —  $EA_1LU_1I$  (индексы Шиндевольфа). На границе перми и триаса от пролеканитов произошла группа Ceratitina, на границе триаса и юры от цератитов — группа Ammonitina. Следовательно, подобно предыдущим авторам, Шиндевольф выделяет среди аммоноидей пять подотрядов, не считая климений, но придает им совершенно иной смысл. Новым и важным является выделение подотрядов Agoniatitina и Prolescanitina, состав которых, к сожалению, не расшифрован, а названия даны в немецкой транскрипции.

А. Миллер и В. Фёрниш (Miller a. Furnish, 1954), опубликовавшие свою статью на несколько месяцев позднее, предложили иную классификацию. Они рассматривают аммоноидей как отряд и подразделяют палеозойских его представителей на шесть подотрядов: Vactritina, Anarcestina, Clymeniina, Goniatitina, Prolescanitina и Ceratitina. Первый подотряд помещен в эту систему со знаком вопроса, так как может принадлежать и к наутилоидеям. Последний подотряд основной своей массой переходит в мезозой. В отличие от схемы Шиндевольфа, имеющей эскизный характер, в данном случае состав каждого подотряда охарактеризован списками надсемейств и семейств, филогенетические взаимоотношения которых показаны на специальной таблице. Родового состава семейств авторы в этой статье не дали.

В. Е. Руженцев (1957) на основе многолетних личных исследований и синтеза всех опубликованных материалов других авторов разработал совершенно иную систему палеозойских аммоноидей, опирающуюся на

теоретические представления, рассмотренные в предшествующих главах. Классификация аммоноидей и их положение среди других групп головоногих моллюсков показаны на нижеследующей схеме:

Класс Cephalopoda. Цефалоподы.

Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные.

Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи.

Надотряд Bactritoidea. Бактритоидеи.

Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи.

Отряд Agoniatitida. Агониатиты.

Подотряд Agoniatitina.

Подотряд Anarcestina.

Подотряд Cephuoceratina.

Подотряд Prolecanitina.

Отряд Goniatitida. Гониатиты.

Подотряд Tornoceratina.

Подотряд Praeglyphioceratina.

Подотряд Goniatitina.

Отряд Clymeniida. Климении.

Подотряд Goniclymeniina.

Подотряд Clymeniina.

Отряд Ceratitida. Цератиты.

Отряд Ammonitida. Аммониты.

Подотряд Phylloceratina.

Подотряд Lytoceratina.

Подотряд Ammonitina.

Подкласс Endocochlia. Внутреннераковинные.

Останавливаться на этом вопросе подробнее мы здесь не будем, поскольку ему посвящена вся следующая глава.

В том же году из печати вышла сводка по аммоноидеям, опубликованная в «Treatise on Invertebrate Paleontology» (часть L). Раздел по палеозойским аммоноидеям, кроме климений, составлен А. Миллером и В. Фёрнишем (1957a); материалы по климениям обобщил О. Шиндевольф (1957). В этой работе принята система, опубликованная двумя первыми авторами в 1954 г.; внесенные изменения совершенно незначительны, если не считать изъятия бактритоидей. Если предыдущая статья не давала представления о родовом составе принятых авторами семейств, то в этой сводке все стало ясным. Сравнивая нашу классификацию палеозойских аммоноидей с классификацией, принятой в «Treatise», можно убедиться в том, что они к о р е н н ы м о б р а з о м различны. Поскольку это так, необходимо вскрыть причины существующих разногласий.

Миллер и Фёрниш многие родовые названия, предложенные прежде разными авторами, поместили в синонимику, объясняя это тем, что роды палеозойских аммоноидей они склонны понимать широко. В этой связи хочется еще раз заметить, что таксономические категории нельзя понимать ни широко, ни узко, а только так, как они сформировались в природе. Но поскольку авторы причислили себя к разряду «укрупнителей», посмотрим, так ли уж они последовательны в проведении этой линии. В качестве первого примера возьмем род *Owenoceras* Miller et Furnish, 1940b, о котором авторы говорят, что он подобен *Eoasianites*, но имеет продольные ребрышки.

Роды *Preshumardites* Plummer et Scott, 1937 и *Somoholites* Ruzhencev, 1938 авторы поместили в синонимику *Eoasianites*, хотя им хорошо известно, что эти роды тоже отличаются от последнего наличием продольных ребрышек. Значит, будучи принципиальными в проведении своей линии, авторы должны были либо *Owenoceras* тоже считать синонимом, либо принять вместо своего одно из ранее предложенных названий. Вторым очень типичным примером может быть род *Uddenoceras* Miller et Furnish, 1954 из семейства *Medlicottiidae*, который отличается от *Uddenites* только более приподнятым положением внешней ветви первичной умбональной лопасти. Выделив *Uddenoceras*, авторы одновременно поместили в синонимику многие другие роды этого семейства, обладающие гораздо более четкими родовыми признаками, как, например, *Eumedlicottia* Spath, 1934 или *Synartinskia* Ruzhencev, 1939б. Не надо быть особо искусственным морфологом, чтобы понять, что *Eumedlicottia* и *Synartinskia* гораздо сильнее отличаются соответственно от *Medlicottia* и *Artinskia*, чем *Uddenoceras* от *Uddenites*. Значит, и в этом случае авторы не проявили последовательности в своей склонности к укрупнению родов.

Если мы обратимся к семействам, которые Миллер и Фёрниш тоже склонны укрупнять, то и здесь заметим такую же непоследовательность. Так, например, они отстаивают самостоятельность семейства *Perrinitidae* Miller et Furnish, 1940а, хотя в литературе неоднократно указывалось, что эта группа не может быть отделена от семейства *Shumarditidae*.

Отсюда становится понятной невозможность объяснить возникшие разногласия в построении системы палеозойских аммоноидей стремлением к более широкому или более узкому пониманию таксономических категорий. Слов нет, Миллер и Фёрниш более склонны к укрупнению родов. Несколько стадий в развитии основного звена они часто объединяют в один род, время существования которого растягивается в таком случае на ряд геологических веков. Так, например, род *Protopopanoceras* они сливают с *Propopanoceras*, род *Tauroceras* — с *Popanoceras*, род *Waagenina* — со *Stacheoceras* и т. д. С нашей точки зрения, все это неправильно. Но если бы дело сводилось только к этому, речь шла бы о поверхностных разногласиях, главным образом о рангах тех или иных таксономических категорий, о том — род это или подрод, семейство или подсемейство и т. д. В действительности же приходится говорить о глубоких, коренных разногласиях, причина которых кроется в различном понимании принципов и методов систематики.

По мнению Миллера и Фёрниша, лопастная линия является лучшим руководящим признаком при определении филогенетических взаимосвязей. Авторы признают важность онтогенетических наблюдений. Они пишут о том, что нельзя придавать филогенетического значения сходству форм, стратиграфически сильно разделенных, или сходству одновременных видов, для которых путем онтогенетических исследований могут быть установлены разные предки. Наконец, они иллюстрируют классификацию палеозойских аммоноидей филогенетической схемой. Отсюда можно сделать заключение, что Миллер и Фёрниш являются сторонниками филогенетической систематики. Однако в действительности классификация, предложенная этими авторами, не является филогенетической. Виды, совершенно чуждые по происхождению, принадлежащие к разным семействам и даже надсемействам, они объединяют в один род, теряющий реальное единство составляющих его видов. Роды, тесно связанные между собой, представляющие звенья одного филогенетического ряда, они разделяют, создавая искусственные семейства или надсемейства. Поэтому классификация, предложенная Миллером и Фёрнишем, в значительной своей части является типологической, основанной на субъективном, поверхностном, внестороннем понимании сходств и различий. Чтобы наша оценка не осталась голословной, рассмотрим некоторые примеры.

Авторы отнесли род *Shikhanites* к числу синонимов *Necpronorites*, хотя по всем своим особенностям эти формы различны в такой степени, что не могут принадлежать даже к одному семейству. Авторы считают род *Glyphyrites* синонимом *Eoasianites*, хотя первый произошел от *Cravenoceras* в нижнеамюрское время, а второй — от *Gastrioceras* в башкирское время. Эти морфологические сходные роды по происхождению принадлежат даже к различным надсемействам. Недавно установленный род *Aktubites* авторы считают синонимом *Neoshumardites*, не учитывая того, что первый известен только в московском ярусе и представляет начальную стадию развития семейства *Shumarditidae*, а второй ограничен в своем распространении только нижнеартинским подъярусом и представляет конечную стадию развития семейства *Somoholitidae*. Таких и подобных примеров можно было бы привести очень много. Они показывают, что Миллер и Фёрниш, вопреки собственным декларациям, не считаются с историей филогенетического развития различных ветвей. Даже с позиций чистой морфологии они допускают иногда такие комбинации, которые могут вызвать только удивление.

Обратимся теперь к примерам, которые должны показать, как авторы компонуют более высокие таксономические категории. Возьмем хорошо и всесторонне изученное семейство *Shumarditidae*. Начальную стадию в эволюции этого семейства, среднекаменноугольный род *Aktubites*, авторы зачислили в синонимы рода *Neoshumardites*, который, по их мнению, относится к семейству *Neoicoceratidae*. Следующую стадию, верхнекаменноугольный род *Shumardites*, они оставили в семействе *Shumarditidae*, добавив сюда совершенно чуждый род *Vidrioceras*. Более высокие родовые стадии, сохраняющие все тот же тип онтогенеза, они выделили в виде особого семейства *Perrinitidae*. В результате от большого семейства *Shumarditidae* сохранились жалкие остатки да еще с чужеродным добавлением. Затем авторы объединили семейства *Shumarditidae* и *Perrinitidae* вместе с *Agathiceratidae* в надсемейство *Agathicerataceae*, не обращая внимания на то, что представители последнего семейства по всем своим особенностям, как внешним, так и внутренним, не имеют никакого отношения к шумардитидам. Достаточно сказать, что род *Agathiceras* отличается совершенно иным онтогенетическим развитием и что, в частности, сифон на ранних стадиях занимает у него центральное положение. Как же можно именно этот весьма специализированный род класть в основу развития семейства *Shumarditidae*? В целом классификация рассмотренной группы настолько искусственна, в такой степени не соответствует действительности, что поражаешься больше всего тому, как Миллер и Фёрниш сами не заметили этого.

Не лучше обстоит дело с надсемейством *Cyclolobaceae*, в состав которого авторы включили два семейства: *Popanoceratidae* и *Cyclolobidae*. Первое из этих семейств они разделили на три подсемейства: *Popanoceratinae*, *Marathonitinae* и *Hyattoceratinae*. В таком объеме эта группа стала совершенно искусственной, гетерогенной, полифилетической. В действительности она распадается на три реальных семейства: *Marathonitidae*, *Vidrioceratidae* и *Popanoceratidae*; подсемейство *Hyattoceratinae* выделено напрасно и необоснованно. По типу онтогенетического развития и по морфологическим особенностям взрослых раковин три названных семейства резко различны между собой. Кроме того, они возникли в разные века и от разных предков: маратонитиды — в жигулевское время от какого-то голиатита с инволютной раковиной типа *Pennoceras*, видриоцератиды — в оренбургское время от эволютного *Eoasianites*, попаноцератиды — в ассельское время тоже от *Eoasianites*. Как же можно после этого объединять их всех в одну таксономическую группу? Представителей семейства *Vidrioceratidae* Миллер и Фёрниш растащили по другим семействам, тогда как

в действительности это очень определенная группа. Именно это семейство совместно с *Cyclolobidae* составляет надсемейство *Cyclolobaceae*, тогда как другие включены авторами в эту группу без всякого к тому основания.

Заканчивая критические замечания, нам хочется подчеркнуть еще одну особенность работы Миллера и Фёрниша, которая, может быть, прольет свет на сущность их таксономических построений. Посмотрим, как авторы характеризуют отдельные роды. Вот, например, *Synuraloceras*: подобен *Eoasianites*, но раковина дискоидальная, с угловатой вентральной стороной. Эта характеристика выглядит так же, как следующее возможное определение куба: подобен шару, но с шестью квадратными гранями. Зачем понадобилась именно такая характеристика рода, понять трудно. Произошел *Synuraloceras* от *Paragastrioceras*, потомком его был *Strigogoniatites*; в классификации Миллера и Фёрниша они именно такое положение и занимают. Спрашивается, почему нельзя было определить *Synuraloceras* следующим образом: подобен *Paragastrioceras*, но с угловатой вентральной стороной; почему нельзя было сказать по поводу *Strigogoniatites*: подобен *Synuraloceras*, но с вентральным синусом (сказано — подобен *Pseudogastrioceras*, но с угловатой вентральной стороной). Или возьмем другой род — *Peritrochia*, представление о котором авторы исказили до неузнаваемости; о нем сказано: постепенно связанный (*gradational*) с *Shumardites* и *Stacheoceras*. Возникает законное недоумение, зачем в диагноз *Peritrochia* попал род *Shumardites*, если по классификации самих же авторов он принадлежит к другому надсемейству! Кроме того, даже беглое сравнение показывает, что между тремя названными родами нет ничего общего. Таких примеров можно было бы привести любое количество. Они свидетельствуют о свободном обращении авторов с морфологическими показателями.

Переходим к выводу. Правильная классификация должна по возможности точно (для современного уровня знаний) отражать действительные филогенетические взаимоотношения группы, сложившиеся в процессе исторического развития. Классификация Миллера и Фёрниша не отвечает этому требованию, или, говоря более точно и объективно, отвечает ему только в некоторых местах системы. Несмотря на то, что авторы на словах стоят за филогенетическую систематику, имеют большой опыт практической работы, опубликовали много исследований с хорошим текстом и прекрасными иллюстрациями, они разработали и предложили систему палеозойских аммоноидей, которая в целом не может быть одобрена. В следующей главе будет обоснована иная система, коренным образом отличная, начиная с самых высоких категорий и кончая родами. Возникает вопрос, в чем же кроются причины наших разногласий, причины совершенно разного толкования одних и тех же, причем хорошо известных фактов. Нам кажется, что они заключаются в принципиально разном методологическом подходе к материалу на всех стадиях его изучения. Отсюда снова и с особой силой проявляется необходимость исследований в области теоретической систематики, чему мы посвятили настоящую монографию.

---

## ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

---

Теоретические основы систематики и филогении, изложенные в предыдущих главах, нашли свое применение при разработке системы палеозойских аммоноидей. Чтобы установить сходство и различие основных таксономических групп, которые мы выделяем в качестве отрядов и подотрядов, необходимо было проникнуть в самую глубь онтогенеза раковины и перегородки, учитывая при этом затемняющее влияние онтогенетического ускорения. Только таким путем удалось осветить самые темные и скрытые особенности морфологии, важные в таксономическом отношении.

Вся сумма накопленных знаний по онто-филогенетическому развитию палеозойских аммоноидей убедительно показывает, что они состоят из четырех отрядов, каждый из которых обладает четкими, глубоко организационными морфологическими показателями, определяющими филогенетическое единство всех групп подчиненного таксономического значения. Каждый отряд имеет особый, только ему свойственный тип раннего онтогенеза, свое основное звено развития, не нарушаемое многообразием последующих изменений. Самое типичное, самое общее в организации мы принимаем, таким образом, в качестве признака, или определяющей особенности, отряда. Вместе с основной особенностью, типичной для отряда, обычно несколько позднее в онтогенезе возникают другие черты организации, характерные для подотряда, надсемейства, семейства. Каждая из этих таксономических категорий обладает своим основным звеном развития, придающим ей своеобразие, внутреннее единство и полную обособленность от соседних групп.

Система палеозойских аммоноидей, к обоснованию которой мы переходим, не является научным достижением одного или нескольких исследователей, а представляет собой результат большого труда и творческих усилий многих палеонтологов. Она не лишена, конечно, недостатков, зависящих от неравномерного изучения материала и неполноты наших сведений по некоторым группам. Можно сказать, что онто-филогенетическое исследование нижнекаменноугольных аммоноидей отстало от других групп, что порождает некоторую неуверенность в трактовке отдельных вопросов. Поэтому, чтобы классификация палеозойских аммоноидей достигла большего совершенства, необходимо еще шире развешивать онто-филогенетические исследования, уделяя особое внимание слабо изученным группам.

По нашей системе аммоноидеи в целом возводятся в ранг надотряда. Положение его в системе всех головоногих моллюсков, а также отличия от смежных надотрядов были рассмотрены в двух предшествующих главах, вследствие чего к этому вопросу можно больше не возвращаться. Ниже будут даны характеристики всех таксономических категорий от отряда до подсемейства включительно. Что касается родов, то мы ограничимся их перечислением с указанием типа, синонимов и формулы лопастной линии, если она известна.

Поскольку дальнейший текст сопровождается рисунками только лопастных линий, у читателя может создаться впечатление, что предлагаемая система палеозойских аммоидей основана только на признаках, вытекающих из этой особенности организации. Такое заключение было бы ошибочным, хотя, повторяем, строение перегородки имеет ведущее значение при построении системы аммоидей. Мы учитывали все особенности строения раковины, как это легко заметить по диагнозам, но изображали только лопастные линии. Дело в том, что форму раковины, характер скульптуры и некоторые другие черты морфологии легко описать текстуально. Этого нельзя сделать в отношении лопастных линий; все своеобразное, все тонкие, но важные в таксономическом отношении особенности очертания лопастных линий могут быть отражены только на точных рисунках.

## ОТ Р Я Д AGONIATITIDA RUZHENCEV, 1957

Раковина разнообразной, но преимущественно обтекаемой, дисковидной, часто линзовидной формы. Сифон на всех стадиях роста краевой, вентральный. Перегородка развивалась по типу  $VO \rightarrow VU$ , т. е. рядом с вентральной располагалась сначала омнилатеральная, затем умбоальная лопасть. Вентральная лопасть или простая, или трехраздельная, хотя бы в онтогенезе, развивавшаяся по формуле  $V \rightarrow (V_2V_1V_2)$ , или, как исключительная редкость, двураздельная. Дорсальная лопасть простая или двузубчатая (двураздельная). Вторая лопастная линия лишь в ходе эволюции достигла состояния  $VU : D$ . Усложнение перегородки происходило путем выделения лопасти I, но главным образом, при помощи лопастей U, которые возникали в зоне умбоального шва, откуда последовательно и попеременно смещались сначала наружу, в сторону вентральной лопасти, затем внутрь, в сторону дорсальной лопасти. Иногда новые лопасти развивались из вторичных вентральных седел и затем передвигались в сторону умбо, навстречу умбоальным лопастям. Еще реже происходило неполное деление первичной умбоальной лопасти. Количество умбоальных лопастей могло быть очень большим. Нижний девон — верхний триас.

## ПОДОТ Р Я Д AGONIATITINA RUZHENCEV, 1957

Основа лопастной линии —  $VO$ ; рядом с простой вентральной лопастью расположена широкая омнилатеральная лопасть; дорсальная лопасть или отсутствует, или простая. Всех лопастей от трех до шести (рис. 39). Нижний и средний девон.

## НА Д С Е М Е Й С Т В О MIMOCERATACEAE STEINMANN IN STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1890

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Mimoceratinae Steinmann, 1890)]

Простейшие агониатиты с яйцевидным протоконхом, свободными или соприкасающимися, но не объемлющими оборотами, сравнительно широким умбоальным отверстием, если обороты соприкасаются. Всех лопастей три. Формула лопастной линии постоянная —  $VO$ . Нижний девон — низы среднего девона.

## СЕМЕЙСТВО ANETOCERATIDAE RUZHENCEV, 1957

Раковина в виде спиральной трубки с несоприкасающимися оборотами. Скульптура выражена поперечными ребрами, которые пересекают

вентральную сторону не прерываясь. Нижний девон (кобленцкий ярус); Западная Европа.

*Anetoceras* Schindewolf, 1934в (*Cyrtoceratites arduennensis* Steininger, 1853).

СЕМЕЙСТВО MIMOCERATIDAE STEINMANN  
IN STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1890

[nom. transl. Gürich, 1909 (ex Mimoceratinae Steinmann, 1890)]  
(=Aphyllitidae Frech, 1902; Gyroceratitidae Schindewolf, 1932)

Раковина змеевидная, с соприкасающимися оборотами и сравнительно широким умбональным отверстием. Поверхность раковины покрыта поперечными ребрами или почти гладкая. Нижний и средний девон (кобленцкий и эйфельский ярусы).

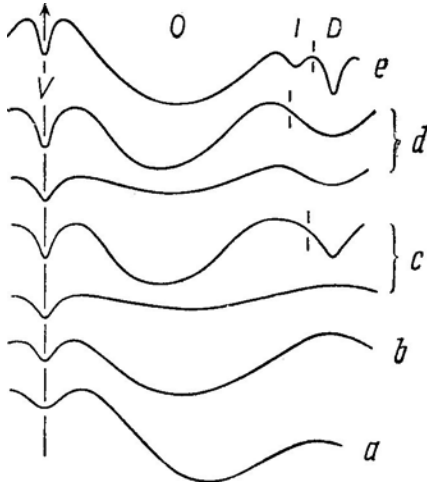


Рис. 39. Лопастные линии некоторых представителей подотряда Agoniatitina:

*a* — *Anetoceras arduennense* (Steininger); кобленцкий ярус; *b* — *Gyroceratites gracilis* Bronn; эйфельский ярус; *c* — ранняя и поздняя стадии *Mimagoniatites zorgensis* (Roemer); кобленцкий ярус; *d* — ранняя и поздняя стадии *Agoniatites costulatus* (d'Arch. et Vern.); средний девон; *e* — *Paraphyllites tabuloides* (Barrande); средний девон (по Шиндевольфу, 1933, 1934в; индексы наши).

Отличается от семейства Anetoceratidae строением раковины, имеющей соприкасающиеся обороты. На первых стадиях эволюции агониатитов, когда спиральная структура раковины только что начинала формироваться, указанная особенность была большим шагом вперед.

ПОДСЕМЕЙСТВО MIMOSPHINCTINAE ERBEN, 1953

Скульптура представлена поперечными ребрами, которые пересекают вентральную сторону не прерываясь. Нижний девон (кобленцкий ярус); Западная Европа.

1. *Mimosphinctes* Eichenberg, 1931 (*M. tripartitus* Eichenberg, 1931).

2. *Palaeogoniatites* Hyatt, 1900 (*Goniatites lituus* Barrande, 1865). Этот род изучен еще очень слабо.



ПОДСЕМЕЙСТВО MIMOCERATINAE STEINMANN  
IN STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1890

Поверхность раковины почти гладкая или покрыта слабыми поперечными ребрышками, которые появляются только во взрослом состоянии и не распространяются на вентральную сторону. На поздних оборотах вентральная сторона окаймлена бороздками или слабыми продольными ребрышками. Нижний и средний девон (кобленцкий и эйфельский ярусы); Евразия, Африка.

Отличается от подсемейства *Mimosphinctinae* отсутствием или очень слабым развитием скульптуры.

*Gyroceratites* Meyer, 1831 (*G. gracilis* Bronn, 1835) (= *Aphyllites* Mojsisovics, 1882; *Mimoceras* Hyatt, 1884).

НАДСЕМЕЙСТВО AGONIATITACEAE HOLZAPFEL, 1899

[nom. transl. Buzhencev, 1957 (ex Agoniatitidae Holzapfel, 1899)]

Раковина от змеевидной до дисковидной, от эволютной до среднеинволютной, с узким умбональным отверстием или без него. Скульптура представлена поперечными струйками, образующими вентральный и боковой синусы, разделенные значительным вентро-латеральным выступом. Всех лопастей от четырех до шести; исходная формула — VO : D, т. е. впервые возникла дорсальная лопасть. Иногда, кроме того, образуется маленькая лопасть из вершины внутреннего седла. Нижний и средний девон.

Отличается от надсемейства *Mimocerataceae* более сложной перегородкой. Появление дорсальной лопасти вело к значительному повышению организации раковины.

СЕМЕЙСТВО MIMAGONIATITIDAE MILLER, 1938

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Mimagoniatitinae Miller, 1938)]

Раковина змеевидная, эволютная, с широким умбо, с умбональным отверстием. На ранних онтогенетических стадиях лопастная линия без дорсальной лопасти. Во взрослом состоянии формула лопастной линии — VO : D. Нижний и средний девон (кобленцкий и эйфельский ярусы); Евразия, Африка.

*Mimagoniatites* Eichenberg, 1930 (*Goniatites zorgensis* Roemer, 1866).

СЕМЕЙСТВО AGONIATITIDAE HOLZAPFEL, 1899

Раковина дисковидная, среднеинволютная, с умбо средних размеров, без умбонального отверстия. Лопастная линия, начиная с ранних стадий развития, с дорсальной лопастью. Средний девон; Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

Отличается от семейства *Mimagoniatitidae* дальнейшим повышением организации раковины — исчезновением умбонального отверстия, резким возрастанием инволютности оборотов.

1. *Agoniatites* Meek, 1877 (*Goniatites vanuxemi* Hall, 1879). VO : D.

2. *Paraphyllites* Hyatt, 1900 (*Goniatites tabuloides* Barrande, 1865). VOI : D.

ПОДОТРЯД ANARCESTINA MILLER ET FURNISH, 1954

Основа лопастной линии — VU : D; рядом с простой вентральной лопастью расположена генетическая умбональная лопасть; даже у самых простых представителей развита дорсальная лопасть — обычно простая,

по иногда двойная. Всех лопастей от четырех до восьми. Нижний, средний и верхний девон.

Отличается от подотряда *Agoniatitina* раннеонтогенетическим преобразованием перегородки, в результате которого вместо омнилатеральной появилась генетическая умбональная лопасть.

### НАДСЕМЕЙСТВО ANARCESTACEAE STEINMANN IN STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1890

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Anarcestinae Steinmann, 1890)]

Раковина различной формы — от субсферической до линзовидной, от эволютной до инволютной. У древнейших родов есть умбональное отверстие, затем исчезающее. Струйки роста с вентральным и боковым синусами, разделенными вентро-латеральным выступом. Нижний, средний и верхний девон.

### СЕМЕЙСТВО ANARCESTIDAE STEINMANN IN STEINMANN ET DÖDERLEIN, 1890

(ex Anarcestinae Steinmann, 1890)

Раковина от субсферической до толстодисковидной, с низкими оборотами, более или менее инволютная, с широким или средних размеров умбо. Всех лопастей четыре по формуле  $VU : D$ . Умбональная лопасть,

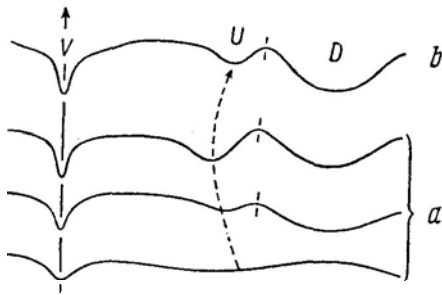


Рис. 40. Лопастные линии двух представителей семейства Anarcestidae:

a — три стадии онтогенетического развития лопастной линии *Anarcestes latiseptatus* (Beurich); b — поздняя стадия лопастной линии *Subanarcestes macrocephalus* Schind.; эйфельский ярус

(по Шиндewolfу, 1933; индексы наши).

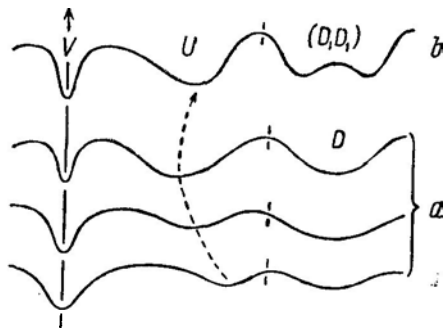


Рис. 41. Лопастные линии двух представителей семейства Anarcestidae:

a — три стадии онтогенетического развития лопастной линии *Werneroceras ruppachense* (Kayser); b — поздняя стадия лопастной линии *Sellanarcestes wenkenbachi* (Kayser); эйфельский ярус

(по Шиндewolfу, 1933; индексы наши).

возникая в зоне умбо, или остается на месте (рис. 40), или в ходе онтогенетического развития смещается на боковую сторону (рис. 41, a). В последнем случае она расширяется, имитируя омнилатеральную лопасть. Дорсальная лопасть обычно простая, но иногда широкая, двураздельная (рис. 41, b). Нижний, средний и верхний девон (кобленцкий — фаменский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

1. *Anarcestes* Mojsisovics, 1882 (*Goniatites plebeius* Barrande, 1865) (= *Clarkeoceras* Wedekind, 1918).

2. *Subanarcestes* Schindewolf, 1933 (*S. macrocephalus* Schindewolf, 1933).

3. *Cabrieroceras* Bogoslovsky, 1958 (*Goniatites rouvillei* Koenen, 1866).
4. *Latanarcestes* Schindewolf, 1933 (*Ammonites noeggerati* Buch, 18326).
5. *Werneroceras* Wedekind, 1918 (*Goniatites ruppachensis* Kayser, 1879).
6. *Archoceras* Schindewolf, 1938 (*A. paeckelmanni* Schindewolf, 1938).
7. *Sellanarcestes* Schindewolf, 1933 (*Goniatites wenkenbachi* Kayser, 1884). VU : (D<sub>1</sub>D<sub>1</sub>).

### СЕМЕЙСТВО PINACITIDAE SCHINDEWOLF, 1933

(=Pinnacitidae Hyatt, 1900, nom. neg.)

Раковина от дисковидной до линзовидной, с более или менее высокими инволютными оборотами, с узким умбо. Всех лопастей шесть по формуле VUID. Умбональная лопасть, возникая в зоне умбо, в ходе онтогенетического развития смещается на боковую сторону (рис. 42). В вершине внутреннего седла зарождается внутренняя боковая лопасть I,

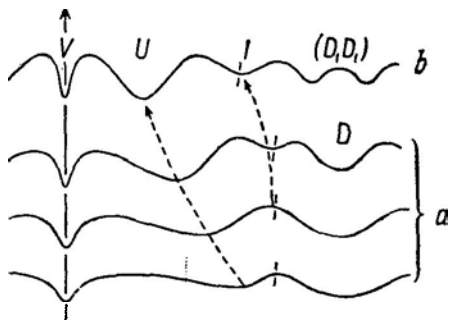


Рис. 42. Лопастные линии двух представителей семейства Pinacitidae:

a — три стадии онтогенетического развития лопастной линии *Parodicerellum circumflexiferum* (Sandb. et Sandb.); эйфельский ярус;  
 b — поздняя стадия лопастной линии *Wedekindella brilonensis* (Kayser); живецкий ярус (по Шиндевольфу, 1933; индексы наши).

остающаяся на умбональном шве. Дорсальная лопасть обычно простая, но иногда широкая, двураздельная (рис. 42, b). Средний девон; Евразия, Африка.

Отличается от семейства Anarcestidae более плоской и инволютной раковинной, по главным образом более сложной лопастной линией. У представителей этой группы появилась внутренняя боковая лопасть, возникшая на умбональном шве из вершины внутреннего седла.

1. *Parodicerellum* Strand, 1929 (*Tornoceras convolutum* Holzapfel, 1895) (= *Parodiceras* Wedekind, 1913a, non Hyatt, 1884; *Holzapfeloceras* Miller, 19326).

2. *Foordites* Wedekind, 1918 (*Aphyllites occultus* var. *platypleura* Frech, 1889).

3. *Pinacites* Mojsisovics, 1882 (*Goniatites jugleri* Roemer, 1843) (= *Pinacites* Hyatt, 1884).

4. *Wedekindella* Schindewolf, 1928a (*Goniatites retrorsus* var. *brilonensis* Kayser, 1872). VUI (D<sub>1</sub>D<sub>1</sub>).

НАДСЕМЕЙСТВО PROLOBITACEAE WEDEKIND, 1913a  
 [nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Prolobitidae Wedekind, 1913a)]

Раковина различной формы — от субсферической, инволютной до дисковидной, эволютной. Струйки роста прямые, иногда с очень слабым вентральным синусом. Верхи среднего девона — верхний девон.

Отличается от надсемейства Anarcestaceae гораздо более прямыми струйками роста, а следовательно, постоянно иным очертанием устья раковины. Кроме того, у представителей этой группы, как будет показано дальше, наблюдается принципиально иное развитие дорсальной лопасти.

СЕМЕЙСТВО PROLOBITIDAE WEDEKIND, 1913a

Раковина от толстодисковидной до субсферической, сильно инволютная, с закрытым или очень узким умбо. Всех лопастей от четырех до восьми (рис. 43). Усложнение лопастной линии шло путем развития дорсальной лопасти по формуле  $VU : D \rightarrow VU : (D_1 D_1) \rightarrow VU : (D_1 D^1 D_1)$ .

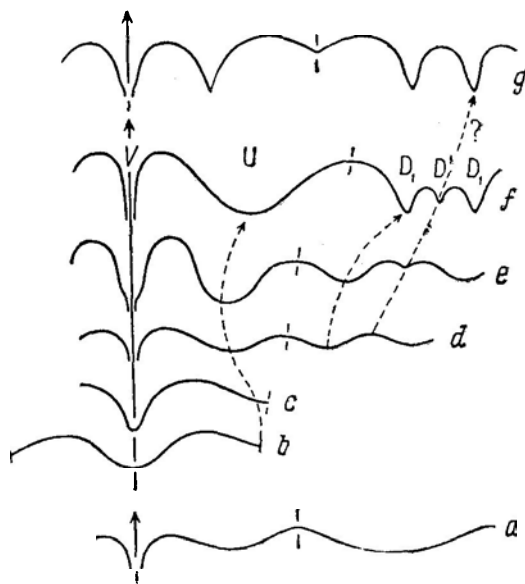


Рис. 43. Лопастные линии некоторых представителей семейства Prolobitidae:

a — *Sobolewia nuciformis* (Whidb.); живетский ярус (по Ведкинду, 1918); b — f — онтогенетическое развитие лопастной линии *Prolobites delphynus* (Sandb. et Sandb.); фаменский ярус (по Пэрна, 1914); g — *Prionoceras divisum* (Münst.); фаменский ярус (по Шиндевольфу, 1923а).

Верхи среднего девона — верхний девон (живетский — фаменский ярусы); Евразия, Африка.

1. *Sobolewia* Wedekind, 1913a (*Goniatites cancellatus* d'Archiac et Verneuil, 1842).  $VU : D$ .

2. *Prolobites* Karpinsky, 1885 (*Goniatites bifur* var. *delphynus* Sandberger et Sandberger, 1851).  $VU : (D_1 D^1 D_1)$ .

3. *Prionoceras* Hyatt, 1884, non Buckman, 1920 (*Goniatites divisus* Münster, 1843) (= *Postprolobites* Wedekind, 1913a).  $VUID_1 D^1 D_1$  (?)

СЕМЕЙСТВО PHENACOCERATIDAE WEDEKIND, 1918

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Phenacoceratinae Wedekind, 1918)]

(=Clymenoceratidae Ruzhencev, 1957)

Раковина змеевидная, эволютная, на всех стадиях роста с широким умбо. Всех лопастей от семи до восьми. Усложнение лопастной линии шло в общем тем же путем, как и у предшествующего семейства (рис. 44). Верхний девон (фаменский ярус); Западная Европа (Германия).

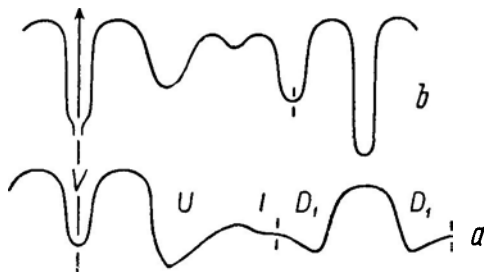


Рис. 44. Лопастные линии двух представителей семейства Phenacoceratidae:

a — *Clymenoceras insolitum* Schind. (по Шиндевольфу, 1938; индексы наши); b — *Cycloclymenia planorbiformis* (Münst.); оба вида из фаменского яруса (по Шиндевольфу, 1923а).

Отличается от семейства Prolobitidae эволютной раковиной. Груша пока еще слабо изучена, но заслуживает обособления от настоящих пролобитид.

1. *Clymenoceras* Schindewolf, 1938 (*C. insolitum* Schindewolf, 1938). VUI : D<sub>1</sub>D<sub>1</sub>.

2. *Cycloclymenia* Hyatt, 1884 (*Clymenia planorbiformis* Münster, 1843) (= *Phenacoceras* Frech, 1902; *Balvites* Wedekind, 1914 б). VUID<sub>1</sub>D<sub>1</sub>D<sub>1</sub> (?).

3. *Paralytoceras* Frech, 1902 (*Clymenia crista* Tietze, 1870). Таксономическое положение этого рода нуждается в уточнении.

Миллер и Фёрниш (1957а) отнесли род *Cycloclymenia* к семейству Prolescanitidae. Согласиться с таким решением вопроса никак нельзя, потому что и по форме раковины и по очертанию лопастной линии этот род резко отличается от древнейшего представителя пролеканитид — рода *Protocanites*. Даже если рассматривать лопастные линии этих родов чисто морфологически, то легко заметить, что у *Cycloclymenia* вентральная лопасть развита гораздо сильнее, вторая от нее в сторону умбо — несравненно слабее, третья в том же направлении — несравненно сильнее. В общем по ряду особенностей верхнедевонский род *Cycloclymenia* никак нельзя класть в основу каменноугольного семейства Prolescanitidae. Можно не сомневаться, что онтогенетические исследования рассматриваемого рода подтвердят нашу точку зрения.

ПОДОТРЯД GERHUROCERATINA RUZHENCEV, 1957

Основа лопастной линии — (V<sub>2</sub>V<sub>1</sub>V<sub>2</sub>)U : D; рядом с широкой трехраздельной вентральной лопастью расположена генетическая умбональная лопасть; дорсальная лопасть узкая, простая. Всех лопастей от 4 до 54, если не больше. Верхний девон — нижний карбон (турнейский ярус).

Отличается от подотряда Anarcestina раннеонтогенетическим изменением перегородки, в результате которого простая прежде вентральная лопасть сначала приобретает боковые зубцы, а затем становится трехраздельной.

## НА Д С Е М Е Й С Т В О PHARCICERATACEAE HYATT, 1900

[nom. transl. Miller et Furnish, 1957a (ex Pharciceratidae Hyatt, 1900)]

Раковина разнообразной формы — дисковидная, линзовидная, реже субсферическая и т. д.; умбо различных размеров до закрытого. Струйки роста в большинстве случаев с вентральным и боковым синусами. Лопастная линия изменялась в ходе филогенетического развития от простой до необычайно сложной, но вентральная лопасть делится только на три части по формуле  $V \rightarrow (V_2V_1V_2) \rightarrow V_2V_1V_2$ . Верхний девон.

## СЕМЕЙСТВО GEPHYROCERATIDAE FRECH, 1901

[nom. correct. Miller et Furnish, 1954 (pro Gephyroceratidae Frech, 1901)]

(=Manticoceratinae Wedekind, 19136; Crickitinae Wedekind, 1918)

Раковина от дисковидной, слабо инволютной до линзовидной, совершенно инволютной. Поверхность раковины почти гладкая. Струйки роста обычно с вентральным и боковым синусами. Всех лопастей от четырех до

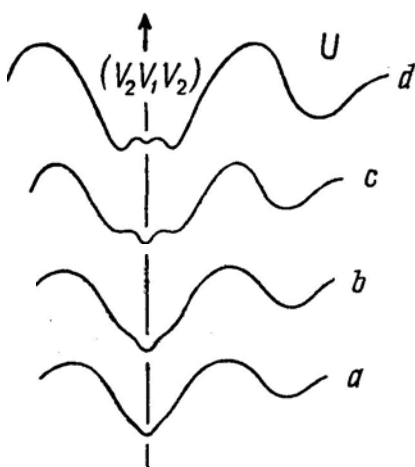


Рис. 45. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Ponticeras wildungense* (Waldschm.); франский ярус (по Огу, 1898; индексы наши).

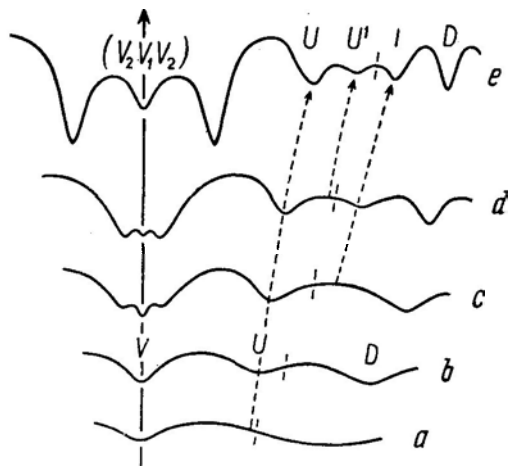


Рис. 46. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Koenenites cooperi* Miller; франский ярус (по Миллеру, 1938; индексы наши).

десяти и более. В ходе онтогенетического развития боковые зубцы вентральной лопасти сначала бывают слабо развиты, но затем становятся длинными, а средний, наоборот, — очень коротким, что создает впечатление двураздельности вентральной лопасти (рис. 45—47). По форме боковые зубцы скорее клиновидные. Верхний девон (франский ярус); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

1. *Ponticeras* Matern, 1929 (*Ammonites aequabilis* Beyrich, 1837).  $(V_2V_1V_2) U : D$ .

2. *Uchites* Bogoslovsky, 1958 (*Gephyroceras syrianicum* Holzapfel, 1899).  $(V_2V_1V_2) U : ID$ .

3. *Gephyroceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites sinuosus* Hall, 1843) (= *Manticoceratidae* Hyatt, 1884; *Gephyroceras* auctt.)  $(V_2V_1V_2) U : ID$ .

4. *Koenenites* Wedekind, 19136 (*Goniatites lamellosus* Sandberger et Sandberger, 1851).  $(V_2V_1V_2) UU^1 : ID$ .

5. *Hoeninghausia* Gürich, 1896 (*H. archiaci* Gürich, 1896 = *Goniatites hoeninghausi* d'Archiac et Verneuil, 1842) (= *Protimanites* Ljaschenko, 1956). ( $V_2V_1V_2$ )UU<sup>1</sup>:ID.

6. *Timanites* Mojsisovics, 1882 (*T. keyserlingi* Miller, 1938 = *Goniatites acutus* Keyserling, 1844). ( $V_2V_1V_2$ )UU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>:ID.

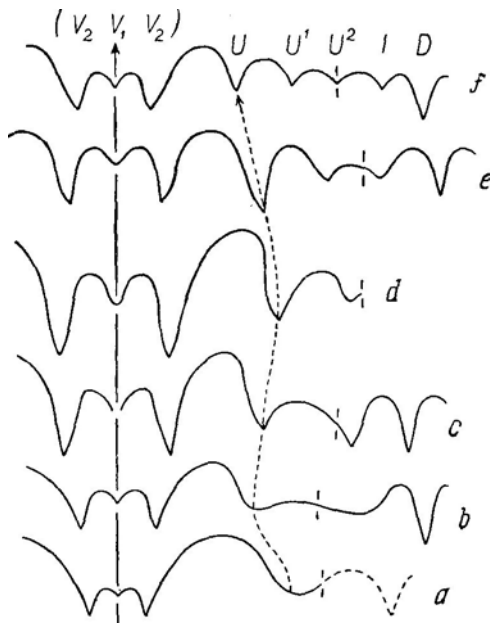


Рис. 47. Лопастные линии некоторых представителей семейства Gephuroceratidae: a — *Ponticeras tschernyschewi* (Holz.); b — *Uchites syrianicus* (Holz.) (a, b — по Гольцапфелю, 1899); c — *Gephuroceras sinuosum* (Hall) (ориг. Богословского); d — *Koenenites lamellosus* (Sandb. et Sandb.) (по Зандбергерам, 1850—1856); e — *Hoeninghausia uchensis* Ljasch. (коллекция Богословского); f — *Timanites keyserlingi* Miller (по Гольцапфелю, 1899); все виды из франского яруса.

7. *Probeloceras* Clarke, 1899 (*Goniatites lutheri* Clarke, 1885). ( $V_2V_1V_2$ )U : D.

8. *Crickites* Wedekind, 19136 (*C. holzapfeli* Wedekind, 1913). ( $V_2V_1V_2$ )U:ID.

9. *Komioceras* Bogoslovsky, 1958 (*Timanites stuckenbergi* Holzapfel, 1899).

#### СЕМЕЙСТВО TRIAINOCERATIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Ruzhencev, hic (pro Triainocerae Hyatt, 1884)]

(=Sandbergeroceratinae Miller, 1938)

Раковина от змеевидной до линзовидной, более или менее эволютная, с широким умбо. Скульптура представлена поперечными ребрами или продолговатыми бугорками по бокам и двумя продольными бороздами на вентральной стороне. Всех лопастей от десяти и больше (рис. 48). В ходе онтогенетического развития средний зубец вентральной лопасти не

испытывал редукции, но вся лопасть редуцировала в филогенезе. Умбо-нальных лопастей от трех до шести, если не больше. Верхний девон; Евразия, Северная Америка.

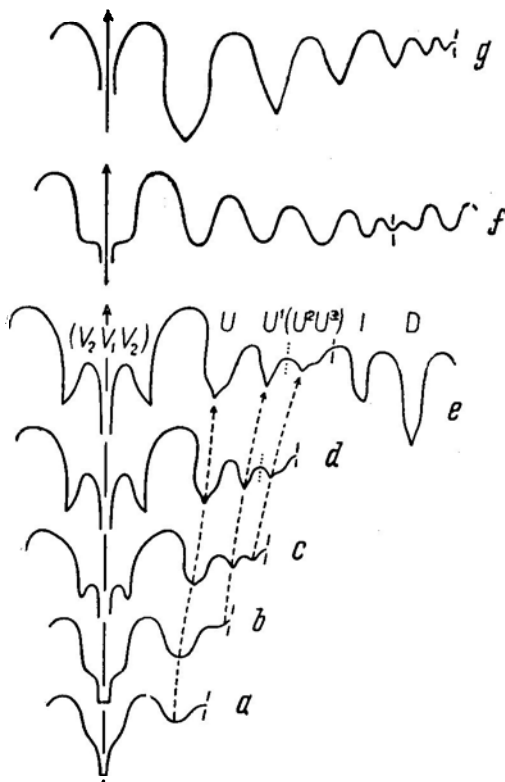


Рис. 48. Лопастные линии некоторых представителей семейства Triainoceratidae:

*a — e* — онтогенетическое развитие лопастной линии *Triainoceras gerassimovi* Bogosl. (увеличение от 3,8 до 2) (по Богословскому, 1958); *f* — *Sandbergeroceras sandbergerorum* Miller; *g* — *Schindewolfoceras chemungense* (Vanux.) (*f — g* — по Миллеру, 1938); все виды из франского яруса.

lobitidae. Против такой классификации можно сделать следующие возражения. Во-первых, триайноцератид нельзя рассматривать в ранге подсемейства, поскольку по своей организации они несравненно выше пролобитид. Во-вторых, развитие вентральной и дорсальной лопастей у этих групп совершенно различно: у Triainoceratidae делится вентральная лопасть, у Prolobitidae — дорсальная. Трехраздельное деление вентральной лопасти говорит о том, что эта своеобразная группа принадлежит к подотряду Gerphuroceratina и к надсемейству Pharcicerataseae. Те же авторы считают род *Triainoceras* синонимом *Sandbergeroceras*. Против этого говорят следующие особенности лопастной линии *Triainoceras*: во-первых, гораздо более сильное деление вентральной лопасти и, во-вторых, меньшее количество умбональных лопастей.

#### СЕМЕЙСТВО PHARCICERATIDAE HYATT, 1900

Раковина от сферической до линзовидной, от более или менее эволюционной до совершенно инволюционной; умбо от широкого до закрытого. Поверхность раковины гладкая. Всех лопастей от 12 (?) до 54 (рис. 49). Развитие вентральной лопасти такое же, как у Gerphuroceratidae, но боковые ветви сильно обособляются, а средний зубец редуцирует в меньшей степе-

Отличается от семейства Gerphuroceratidae совершенно иной формой раковины, сильно развитой скульптурой, а также несколько иным развитием вентральной лопасти.

1. *Triainoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites costatus* d'Archiac et Verneuil, 1842) (= *Triainoceras* auctt.).

( $V_2V_1V_2$ )  $UU^1(U^2U^3)$  : ID.

2. *Sandbergeroceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites tuberculosocostatus* Sandberger et Sandberger, 1850). ( $V_2V_1V_2$ )  $UU^1U^2U^3U^4$  : ID.

3. *Schindewolfoceras* Miller, 1938 (*Goniatites chemungensis* Vanuxem, 1842).

4. *Pseudarietites* Frech, 1902 (*P. silesiacus* Frech, 1902) (= *Pseudoarietites* auctt.). Этот род слабо изучен, и таксономическое его положение неясно.

По форме раковины и скульптуре он близок к представителям данного семейства, по лопастной линии гораздо примитивнее, что не согласуется со стратиграфическим положением. Тогда как все другие представители семейства происходят из франского яруса, *Pseudarietites* описан из фаменского.

Миллер и Фёрниш (1957a) рассматривают описанную группу в качестве подсемейства семейства Pro-



ни. По форме боковые ветви скорее сосцевидные. Верхний девон (франский ярус); Евразия, Африка.

Отличается от *Gerphugoceratidae* более сложной лопастной линией, так же как существенно иным очертанием лопастей, от *Triainoceratidae* — совершенно другой формой раковины, отсутствием скульптуры, иным развитием и очертанием вентральной лопасти.

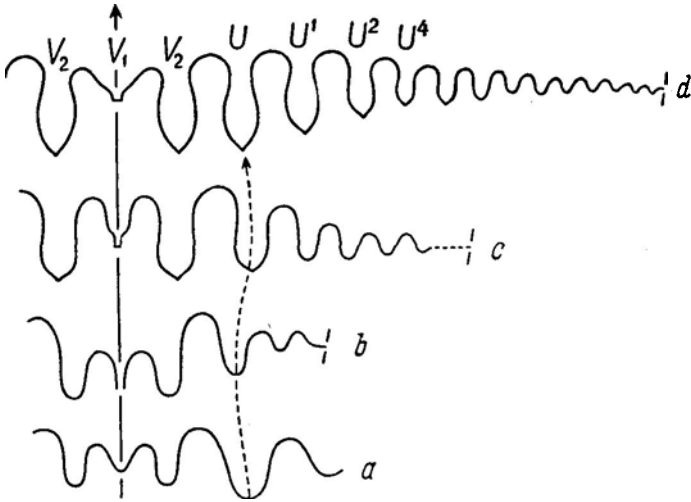


Рис. 49. Лопастные линии некоторых представителей семейства Pharciceratidae:

*a* — *Sphaeropharciceras sandbergerorum* Bogosl.; *b* — *Pharciceras tridens* (Sandb. et Sandb.); *c* — *Synpharciceras clavilobum* (Sandb. et Sandb.) (*a* — *c* — по Зандбергеру, 1850—1856); *d* — *Neopharciceras kurbatovi* Bogosl. (по Богословскому, 1955а); все виды из франского яруса.

1. *Sphaeropharciceras* Bogoslovsky, 1955a (*S. sandbergerorum* Bogoslovsky, 1955).
2. *Pharciceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites tridens* Sandberger et Sandberger, 1850). ( $V_2V_1V_2$ )UU<sup>1</sup>U<sup>3</sup>: U<sup>2</sup>ID.
3. *Synpharciceras* Schindewolf, 1940 (*Goniatites clavilobus* Sandberger et Sandberger, 1850).  $V_2V_1V_2UU^1U^3U^5U^7U^9$ : U<sup>8</sup>U<sup>6</sup>U<sup>4</sup>U<sup>2</sup>ID.
4. *Neopharciceras* Bogoslovsky, 1955a (*N. kurbatovi* Bogoslovsky, 1955a).  $V_2V_1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14}U^{16}U^{18}U^{20}U^{22}$ : U<sup>23</sup>U<sup>21</sup>U<sup>19</sup>U<sup>17</sup>U<sup>15</sup>U<sup>13</sup>U<sup>11</sup>U<sup>9</sup>U<sup>7</sup>U<sup>5</sup>U<sup>3</sup>ID.
5. *Nordiceras* Bogoslovsky, 1955a (*Prolecanites timanicus* Holzapfel, 1899).

Миллер и Фёрниш (1957а) поместили род *Neopharciceras* в синонимичку *Synpharciceras*. Нам кажется, что с любой точки зрения наличие 54 лопастей вместо 26 является достаточным основанием для выделения рода. Указанные авторы в других случаях сами выделяли новые роды на основании изменений лопастной линии несравненно меньшего масштаба (например, *Uddenoceras* или *Diaboloceras*).

#### СЕМЕЙСТВО DEVONOPRONORITIDAE BOGOSLOVSKY, 1958

Раковина дисковидная, с узкоокругленной вентральной стороной, ип-воллютная, с небольшим умбо. Поверхность раковины гладкая. Всех лопастей 24. Вентральная лопасть широкая, с округленными боковыми ветвями.

Первая умбональная лопасть тоже довольно широкая, двураздельная по формуле  $U \rightarrow (U_1U_1)$ , с округленными ветвями (рис. 50). Верхний девон (франский ярус); Азия (Рудный Алтай).

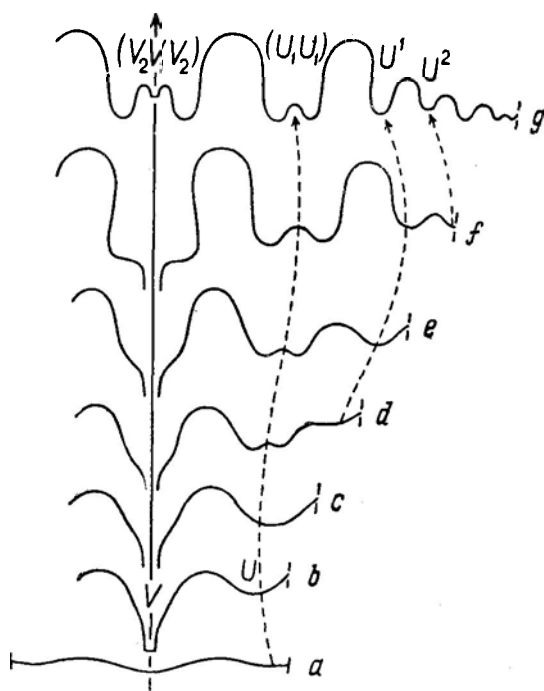


Рис. 50. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Devonopronorites ruzhencevi* Bogosl.; франский ярус (по Богословскому, 1954):  
 a — первая, вторая и пятая линии; g — взрослое состояние (увеличение от 37 до 2).

$V \rightarrow V_2V_1V_2 \rightarrow V_2V^{1-n}V_1V^{n-1}V_2$ , или делится только на три самостоятельные лопасти; в последнем случае перегородка усиливается цератитовой зазубренностью ряда лопастей. Верхний девон — нижний карбон (турнейский ярус).

Отличается от надсемейства Pharcicerataceae совершенно иными способами усложнения лопастной линии.

#### СЕМЕЙСТВО BELOCERATIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Smith, 1903 (pro Belocerae, Hyatt, 1884)]

Вентральная лопасть в ходе филогенетического развития все более усложнялась путем возникновения в вершине дополнительных вентральных седел, примыкающих к срединной лопасти, все новых дополнительных вентральных лопастей, сдвигавшихся одна за другой в сторону умбо. Одновременно навстречу им перемещались умбональные лопасти. Всех лопастей от 10 до 52, а, может быть, и более; все они простые, как правило, приостренные (рис. 51, 52). Верхний девон (франский ярус); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

1. *Neomanticoceras* Schindewolf, 1936a (*Manticoceras paradoxum* Marten, 1931) (= *Anabeloceras* Clarke, 1897, nom. nud.). Подроды: *Virginoceras* subgen. nov. (*Neomanticoceras erraticum* Glenister, 1958) и *Neomanticoceras* Schindewolf, 1936a. Новый подрод отличается от *Neomanticoceras*

Отличается от других семейств надсемейства Pharcicerataceae бы р з и первой умбональной лопасти.

*Devonopronorites* Bogoslovsky, 1954 (*D. ruzhencevi* Bogoslovsky, 1954).  $(V_2V_1V_2)$   $(U_1U_1)$   $U^1U^2U^4U^6U^8U^9$ ;  $: U^7U^5U^3ID$ .

#### НАДСЕМЕЙСТВО BELOCERATACEAE HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Belocerae Hyatt, 1884)]

Раковина от дисковидной до линзовидной, с очень узкой или килеватой вентральной стороной, от средне- до совершенно инволютной; умбо от среднего до закрытого. Поверхность раковины почти гладкая. Лопастная линия изменялась в ходе филогенетического развития от сравнительно простой до весьма сложной. Вентральная лопасть или испытывает сложное превращение по формуле

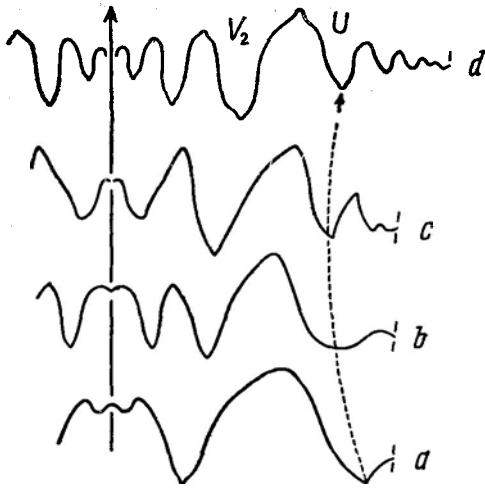


Рис. 51. Лопастные линии некоторых представителей семейства *Beloceratidae*:

*a* — *Neomanticoceras* (*Virginoceras*) *erraticum* Glen. (по Гленистеру, 1958); *b* — *N.* (*Neomanticoceras*) *narpesense* (Clarke); *c* — *Eobeloceras* *lynx* (Clarke) (*b*, *c* — по Кларку, 1939); *d* — *Mesobeloceras* *thomasi* Glen. (по Гленистеру, 1958); все виды из франского яруса.

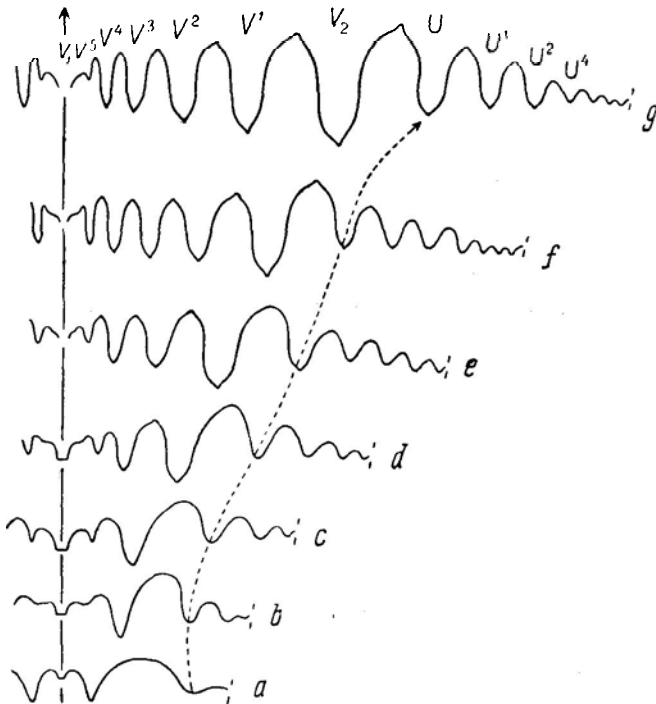


Рис. 52. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Beloceras sagittarium* (Sandb. et Sandb.) (увеличение от 23,3 до 2,5); франский ярус (по Богословскому, 1958).

гораздо более слабым развитием дополнительных ventральных лопастей. Он найден в формации Вёрджин Хиллз в Западной Австралии.

$V_2V^1V_1V^1V_2U$  : ID.

2. *Eobeloceras* Schindewolf, 1936a (*Ammonites multiseptatus* Buch, 1832).

$V_2V^1V_1V^1V_2UU^1U^2$  : ID.

3. *Mesobeloceras* Glenister, 1958 (*M. thomasi* Glenister, 1958).

$V_2V^1V^2V_1V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6$  :  $U^7U^5U^3$ ID.

4. *Beloceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites sagittarius* Sandberger et Sandberger, 1851).  $V_2V^1V^2V^3V^4V^5V_1V^5V^4V^3V^2V^1V_2UU^1U^2U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14}U^{16}$  :  $U^{17}U^{15}U^{13}U^{11}U^9U^7U^5U^3$ ID.

#### СЕМЕЙСТВО PRODROMITIDAE ARTHABER, 1911

Вентральная лопасть превратилась в три самостоятельные лопасти. Всех лопастей очень много (порядка 50). Боковые ветви вентральной лопасти и две-три примыкающие умбональные лопасти имеют в основании

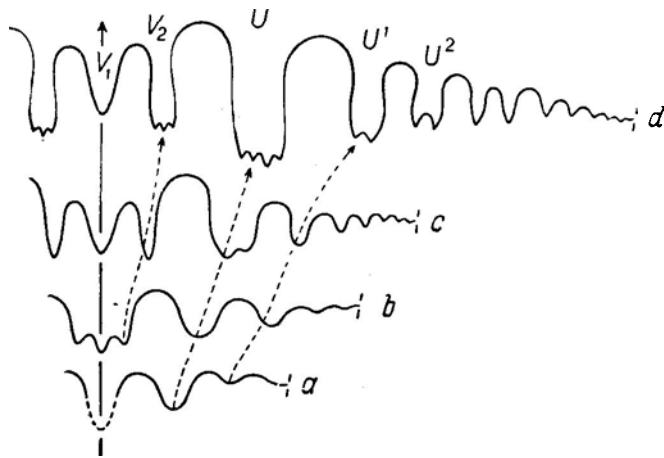


Рис. 53. Некоторые стадии онтогенетического развития лопастной линии *Prodrromites gorbyi* (Miller) (увеличение от 9 до 2,5); турнейский ярус (по Миллеру и Коллинсону, 1951)

цератитовую зазубренность (рис. 53). Нижний карбон (турнейский ярус); Северная Америка.

Отличается от семейства Beloceratidae только трехчленным делением вентральной лопасти, а также цератитовой зазубренностью лопастей.

*Prodrromites* Smith et Weller, 1901 (*Goniatites gorbyi* Miller, 1891).  $V_2V_1V_2UU^1U^2...$

Таксономическое положение семейства Prodrromitidae нельзя считать окончательно установленным. Мы относим его к надсемейству Belocerataseae, но при этом сталкиваемся с хронологическим противоречием: белocerатиды известны только во франском ярусе, *Prodrromites* — только в турнейском ярусе. Миллер и Фёрниш (1957а) отнесли семейство Prodrromitidae к надсемейству Prolescanitaseae, отведя ему место между пролеканитидами и дарэлитидами. Однако при такой классификации возникают морфологические противоречия. Своеобразный род *Prodrromites* по форме раковины и типу развития вентральной лопасти явно тяготеет к представителям подотряда Gerphuroceratina. Пролеканитиды соответствующего стратиграфического уровня (турнейский ярус) отличались гораздо большей примитивностью, в частности имели простую вентральную лопасть. Правда, среди пролеканитид известен резко выделяющийся род *Acrocanites* с приостренной вентральной стороной и сравнительно сложной лопастной линией, но его возраст — более поздний.

ПОДОТРЯД TIMANOCERATINA BOGOSLOVSKY,  
1957a

Лопастная линия —  $(V_1V_1)U : ID$ ; рядом с не очень широкой двураздельной вентральной лопастью расположена генетическая умбональная лопасть; дорсальная лопасть узкая, простая, клиновидная. Всех лопастей шесть. Верхний девон.

Отличается от подотрядов Anarcestina и Gephuroceratina двураздельной вентральной лопастью. Несмотря на то, что эта новая группа представлена всего лишь двумя видами, Б. И. Богословский (1957a) поступил совершенно правильно, придав ей ранг подотряда. Нахождение рядом с

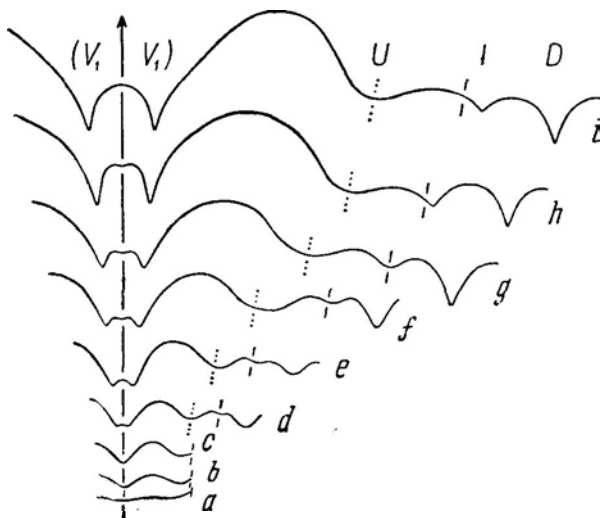


Рис. 54. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Timanoceras ellipsoidale* Bogosl.; франкий ярус (по Богословскому, 1957a);

a, b — первая и вторая линии; c — i — более поздние стадии развития (увеличение от 20 до 3).

вентральной лопастью первичной умбональной лопасти (рис. 54) не оставляет никакого сомнения в том, что эти виды принадлежат к агониатитам. Однако вентральная лопасть развивается в этом случае совершенно иначе, чем у ранее описанного подотряда. У *Gephuroceratina* на ранних стадиях выделяется большой средний зубец, по сторонам которого постепенно нарастают боковые зубцы; лопасть становится трехраздельной. У *Timanocerotina* основание простой вентральной лопасти рано в онтогенезе начинает вытягиваться; лопасть становится двураздельной. На более поздних стадиях в вершине вентрального седла иногда возникает как вторичное образование маленькая выемка, которая морфологически может затемнить характер расчленения вентральной лопасти. Представители рассматриваемого подотряда отличались невысокой организацией. По количеству лопастей их можно приравнять к роду *Gephuroceras* подотряда *Gephuroceratina* (в обоих случаях шесть лопастей). Однако у *Timanocerotina* умбональная лопасть слабо развита, имеет совершенно округлую форму, расположена ближе к умбо. Еще слабее развита внутренняя боковая лопасть.

НАДСЕМЕЙСТВО TIMANOCERATACEAE BOGOSLOVSKY, 1957a

[nom. transl Ruzhencev, hic (ex Timanoceratidae Bogoslovsky, 1957a)]

СЕМЕЙСТВО TIMANOCERATIDAE BOGOSLOVSKY, 1957a

Раковина от толстодисковидной до эллипсоидальной, с широкими оборотами, более или менее инволютная. Поверхность раковины лишена заметных следов скульптуры; на ядре наблюдаются поперечные умбональные бугорки. Лопастная линия состоит из следующих лопастей: двураздельной вентральной с клиновидными зубцами, округленной умбональной, маленькой угловатой внутренней боковой и клиновидной дорсальной. Первое наружное седло очень широкое. Верхний девон (франкий ярус); Восточная Европа (Тиман).

*Timanoceras* Bogoslovsky, 1957a (*T. ellipsoidale* Bogoslovsky, 1957a).

ПОДОТРЯД PROLECANITINA MILLER ET FURNISH, 1954

Основа лопастной линии —  $VUU^1 : ID$ ; вентральная лопасть у самых ранних представителей узкая, простая, затем становится трехзубчатой (хотя бы в онтогенезе), обычно узкой, но иногда широкой; дорсальная

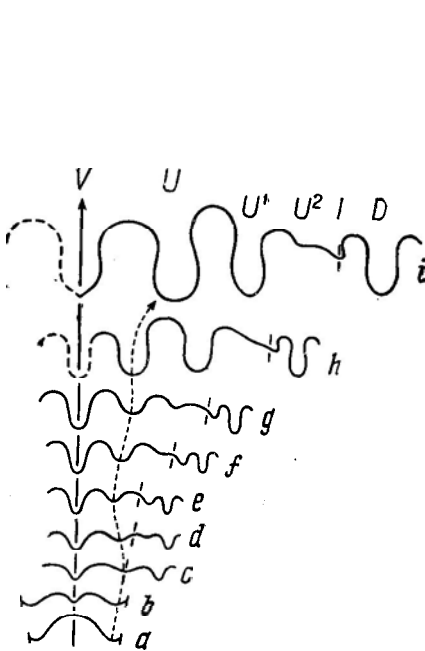


Рис. 55. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Merocanites asiaticus* (Карп.) (увеличение от 20 до 9); визейский ярус (по Карпинскому, 1896):

*a, b* — первая и вторая линии;  
*c — i* — более поздние стадии развития.

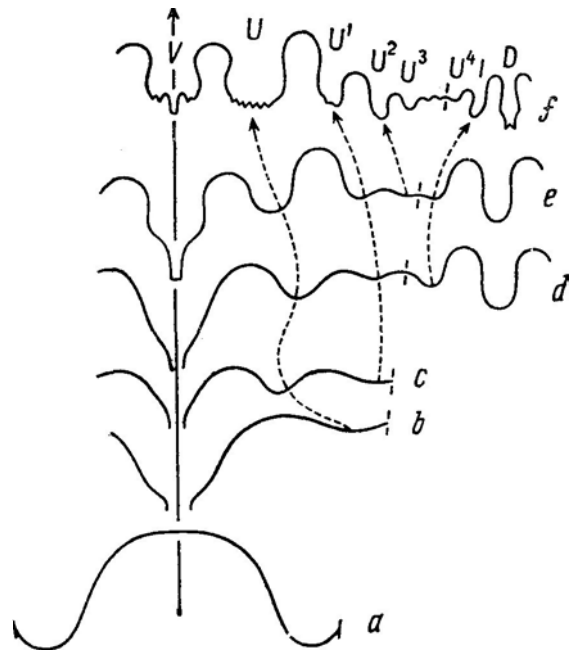


Рис. 56. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Boesites primoris* Ruzh.; оренбургский ярус (ориг.):

*a — c* — первая, вторая и третья линии; *d — f* — более поздние стадии развития (увеличение от 50 до 5).

лопасть узкая, простая или двузубчатая. Всех лопастей от 8 до 40—50. Нижний карбон — верхний триас.

Отличается от подотряда *Gephuroceratina* совершенно иным исходным состоянием, а также историей филогенетического развития. Первые еще очень примитивные *Prolescanitina* появились тогда, когда *Gephuroceratina*, достигнув очень высокой организации, в основном уже вымерли. В развитии этих подотрядов есть общие черты, но еще больше различий. У *Prolescanitina* вентральная лопасть, как правило, гораздо более узкая, многие лопасти в ходе филогенетического развития стали зазубренными.

Принадлежность древнейших представителей подотряда *Prolescanitina* к аммоноидеям типа VU доказана онтогенетическими исследованиями А. П. Карпинского (рис. 55), проверенными позднее О. Шиндевольфом (1929б). Вопрос осложняется, когда мы переходим к более поздним группам, происходящим от пролеканитид. Исследование начального онтогенетического развития лопастной линии у дарэлитид (рис. 56), проноритид (рис. 57) и медликоттиид (рис. 58) позволяло думать, что у всех этих

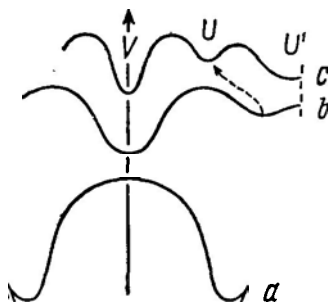


Рис. 57. Первая, вторая и третья лопастные линии *Neopronorites permicus* (Tcher.) ( $\times 45$ ); артинский ярус (по Руженцеву, 1949а).

групп рядом с вентральной лопастью из вершины наружного седла возникает наружная боковая лопасть L. Именно к такому выводу и пришли авторы, рассматривавшие этот вопрос (Руженцев, 1949 а, б; Шиндевольф, 1951б, рис. 14). Теперь, в свете критического пересмотра всего материала, старые наблюдения получают новое освещение. В процессе онто-филогенетического развития различные группы подотряда испытывали на себе влияние онтогенетического ускорения и выпадения некоторых промежуточных стадий. В результате наружные лопасти VUU<sup>1</sup> сместились с более поздних стадий на третью перегородку, где у пролеканитид было только две лопасти VU. Вследствие такого смещения лопасти VUU<sup>1</sup> заняли по отношению ко второй перегородке точно такое же положение, какое у гониатитов занимают лопасти VLU. Правильность новой трактовки вопроса доказывается также онтогенетическим исследованием конечной группы подотряда — одного из представителей семейства *Sagaceratidae* (рис. 30). В этом случае нахождение рядом с вентральной лопастью генетической умбональной лопасти не вызывает сомнения. Следовательно, совершенно очевидное развитие по типу VU исходной и конечной групп подотряда *Prolescanitina* определяет тип развития и всех промежуточных групп. Принадлежность рассматриваемого подотряда к отряду *Agoniatitida* доказывается, кроме того, характером усложнения лопастной линии, в частности очертанием вентральной и дорсальной лопастей (соответственно трехзубчатая и двузубчатая). Изложенные выше соображения объясняют, почему в формулах лопастных линий различных родов подотряда *Prolescanitina* употреблявшийся ранее индекс L заменен индексом U.

НА Д С Е М Е Й С Т В О P R O L E C A N I T A C E A E H Y A T T , 1 8 8 4

[nom. correct. Miller et Furnish, 1954 (pro Prolecanitida Hyatt, 1900, nom. transl. ex Prolecanitidae Hyatt, 1884)]

Раковина тонкодисковидная, от эволютной до среднеинволютной, с широким или средних размеров умбо. Поверхность раковины, как правило,

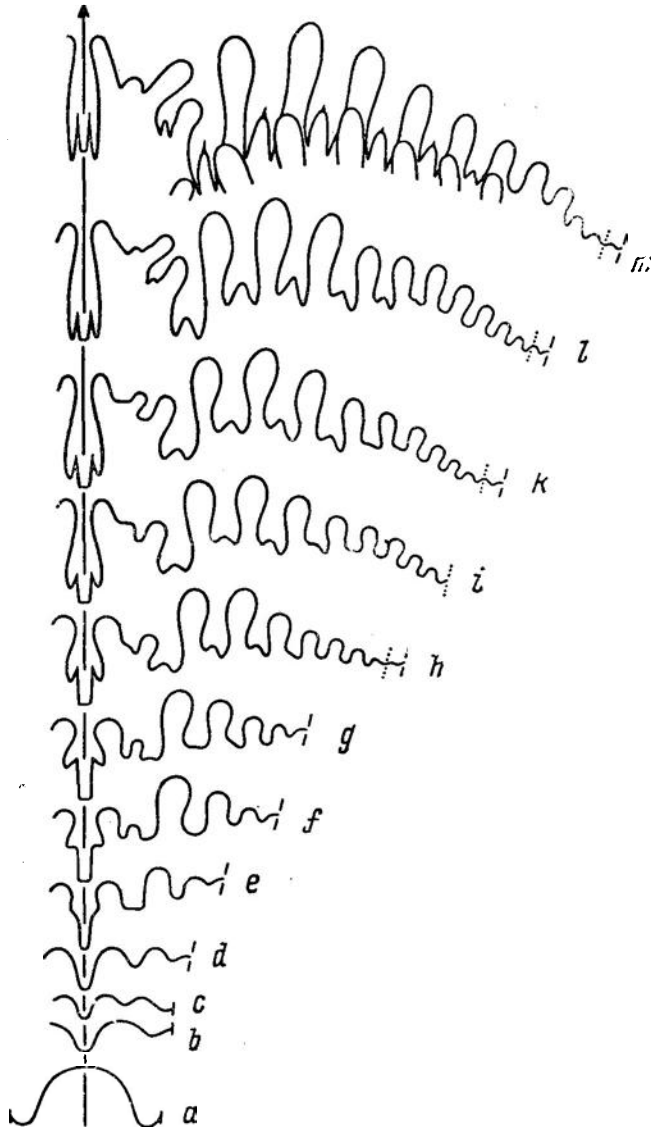


Рис. 58. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Artioceras rhipaeum* (Ruzb.); артинский ярус (по Руженцеву, 1949а);

a — c — первая, вторая и третья линии; d — m — более поздние стадии развития (увеличение от 35 до 1,8).

гладкая. В ходе филогенетического развития вентральная лопасть превратилась из узкой, престои в широкую, трехраздельную, с цератитовой зазубренностью, дорсальная лопасть — из простой в двузубчатую. Умбо-нальные лопасти либо простые, либо частично в основании зазубренные. Нижний карбон — верхняя пермь.



СЕМЕЙСТВО PROLECANITIDAE HYATT, 1884

(=Ibergiceratidae Haug, 1898)

Раковина эволютная, с широким умбо, преимущественно с продольно-эллиптическим сечением оборотов. Всех лопастей от 8 до 14 и более. Все лоп. с. и, л. к. и ч. и вентральную, простые, в основании, как правило, приостренные (рис. 59). Нижний и средний карбон (турнейский — намюрский ярусы); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

1. *Protocanites* Schmidt in Paeckelmann, 1922 (*Goniatites lyoni* Meek et Worthen, 1860). VUU<sup>1</sup>: ID.

2. *Eocanites* Librovitch, 1957 (*Protocanites supradevonicus* Schindewolf, 1927). VUU<sup>1</sup>: ID

3. *Merocanites* Schindewolf, 1922a (*Ellipsolites compressus* Sowerby, 1813). VUU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>: ID.

4. *Prolecanites* Mojsisovics, 1882 (*P. mojsisovicsi* Miller, 1938) (= *Paraprolecanites* Karpinsky, 1889). VUU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>U<sup>3</sup>: ID.

5. *Metacanites* Schindewolf, 1922a (*M. dollei* Librovitch, in litt. = *Prolecanites serpentinus* Dollé, 1912, non Phillips, 1836). Возможно, этот род не заслуживает выделения, и название *Metacanites* является синонимом *Prolecanites*.

6. *Dobarocanites* Ruzhencev, 1949 (*D. chancharensis* Ruzhencev, 1949в). VUU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>U<sup>3</sup>U<sup>4</sup>: ID.

7. *Acrocanites* Schindewolf, 1922a (*A. multilobatus* Schindewolf, 1922a).

8. *Rhipaeocanites* Ruzhencev, 1949в (*Rh. librovitchi* Ruzhencev, 1949в). VUU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>U<sup>3</sup>: ID. Некоторые авторы считают *Rhipaeocanites* синонимом *Prolecanites*; возможно, в дальнейшем это подтвердится.

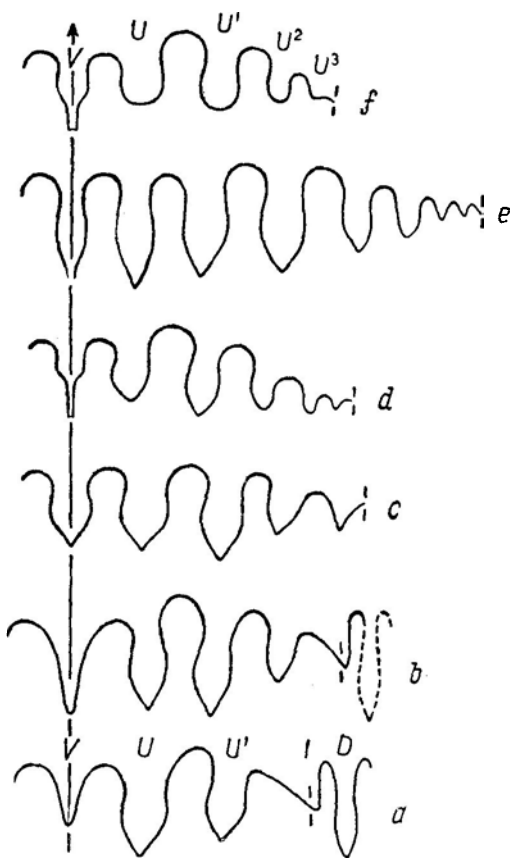


Рис. 59. Лопастные линии некоторых представителей семейства Prolecanitidae:

a — *Protocanites lyoni* (Meek et Worth.); турнейский ярус (по Смит, 1903); b — *Merocanites djaprahensis* Libr.; визейский ярус (по Либровичу, 1927); c — *Prolecanites serpentinus* (Phill.); визейский ярус (по Фурду и Крику, 1897, с изменением по Байсегу, 1934); d — *Dobarocanites chancharensis* Ruzh.; намюрский ярус (по Руженцеву, 1949в); e — *Acrocanites multilobatus* Schind.; визейский ярус (по Шиндewolfу, 1926); f — *Rhipaeocanites librovitchi* Ruzh.; намюрский ярус (по Руженцеву, 1949в).

СЕМЕЙСТВО DARAELITIDAE TCHERNOW, 1907

[nom. transl. Plummer et Scott, 1937 (ex Daraelitinae Tchernow, 1907)]

Раковина среднеинволютная, с не очень широким умбо, с поперечным сечением оборотов от округленного до продольно-эллиптического. Всех лопастей от 12 до 22. Вентральная лопасть трехзубчатая, во времени все более широкая. Боковые зубцы вентральной лопасти и некоторые из прилегающих умбональных лопастей в ходе филогенетического развития приобретали цератитовую зазубренность (рис. 60). Нижний карбон (верхи визе) — верхняя пермь; Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от семейства Prolescanitidae трехзубчатой вентральной лопастью и округленными, часто зазубренными другими лопастями.

1. *Epicanites* Schindewolf, 1926a (*Paraprolescanites sandbergeri* Schmidt, 1925).  $(V_2V_1V_2)UU^1U^2U^3$ : ID.

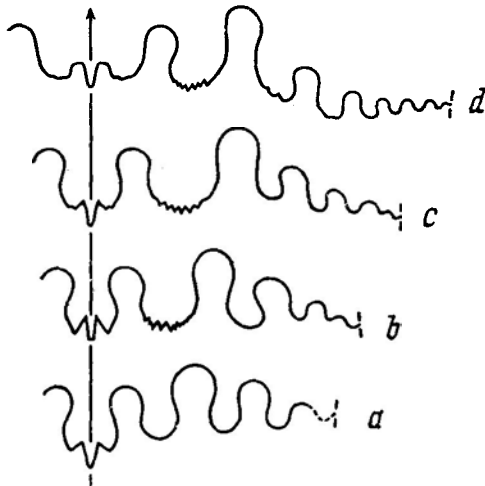


Рис. 60. Лопастные линии некоторых представителей семейства Deraelitidae:

a — *Epicanites sandbergeri* (Schmidt); визейский ярус (по Миллеру и Фернишу, 1940б); b — *Praedaraelites aktubensis* Ruzh.; намюрский ярус (по Руженцеву, 1949в); c — *Voosites primoris* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950); d — *Daraelites elegans* Tcher.; артинский ярус (по Руженцеву, 1950).

2. *Praedaraelites* Schindewolf, 1934 б (*Daraelites culmiensis* Kobold, 1932).  $(V_2V_1V_2)UU^1U^2U^3U^4$ : ID.

3. *Boosites* Mille et Furnish, 1940б (*Daraelites texanus* Böse, 1917) (= *Metadaraelites* Ruzhencev in Maximova et Ruzhencev, 1940).  $(V_2V_1V_2)UU^1U^2U^3U^4U^6$ :  $U^5I(D_1D_1)$ .

4. *Daraelites* Gemmellaro, 1887 (*D. meeki* Gemmellaro, 1887) (= *Prodaraelites* Tchernow, 1907, nom. nud.)  $(V_2V_1V_2)UU^1U^2U^3U^4U^6U^8$ :  $U^7U^5I(D_1D_1)$ .

#### НАДСЕМЕЙСТВО MEDLICOTTIA- CEAE KARPINSKY, 1889

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954  
(ex Medlicottinae Karpinsky, 1889)]

Раковина от плоско-дисковидной до линзовидной, более или менее инволютная, с узким до закрытого умбо. Поверхность раковины или гладкая, или слабо скульптурированная, иногда с вентральными бугорками. Вентральная лопасть

более или менее узкая, трехзубчатая. Первая умбональная лопасть широкая, двураздельная (во взрослом состоянии или онтогенезе) по формуле  $U \rightarrow (U_1U_1)$ ; внешняя ее ветвь в ходе филогенетического развития превращалась в сложную систему адвентивных лопастей. Нижний карбон — нижний триас.

Отличается от надсемейства Prolescanitaceae особым способом развития первой умбональной лопасти.

#### СЕМЕЙСТВО PRONORITIDAE FRECH, 1901

[nom. transl. Smith, 1903 (ex Pronoritinae Frech, 1901)]

Раковина плоско-дисковидная, более или менее инволютная, с плоской, выпуклой или вогнутой вентральной стороной. Поверхность раковины гладкая. Всех лопастей от 14 до 28, если не более. Вентральная лопасть не очень узкая. Первая умбональная лопасть широкая, двураздельная. Дорсальная лопасть или заостренная, или двузубчатая. Некоторые из умбональных лопастей в ходе филогенетического развития стали в основании зазубренными (рис. 61, 62). Нижний карбон (визейский ярус) — верхняя пермь; Евразия, Африка, Северная и Южная Америка.

1. *Pronorites* Mojsisovics, 1882 (*Goniatites cyclolobus* Phillips, 1836) (= *Ibergiceras* Karpinsky, 1889; *Subpronorites* Tchernow, 1907, nom. nud.).  $(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3U^4$ : ID.

2. *Stenopronorites* Schindewolf, 1934б (*Pronorites cyclolobus* var. *uralensis* Karpinsky, 1889).  $(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3U^5 \dots U^4$  ID.

3. *Metapronorites* Librovitch, 1938a (*Pronorites timorensis* Haniel, 1915).  $(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3U^5U^7U^9U^{11}$ :  $U^{10}U^8U^6U^4$  ID.

4. *Parapronorites* Gemmellaro, 1887 (*P. konincki* Gemmellaro, 1887).  
 $(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3...$
5. *Tridentites* Schindewolf, 19346 (*Pronorites tridens* Schmidt, 1925).
6. *Megapronorites* Ruzhencev, 1949a (*M. sakmarensis* Ruzhencev, 1949).  
 $(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3U^4U^6 : U^5ID.$
7. *Uralopronorites* Librovitch in Ruzhencev, 1949a (*U. mirus* Librovitch in Ruzhencev, 1949a).  $(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3U^5U^7U^8 : U^6U^4ID.$

8. *Neopronorites* Ruzhencev, 19366 (*Parapronorites permicus* Tchernow, 1907) (= *Epipronorites* Maximova, 1938).

$(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^3...U^4I(D_1D_1).$

9. *Sakmarites* Ruzhencev, 19366 (*Pronorites postcarbonarius* var. *vulgaris* Karpinsky, 1889).

$(V_2V_1V_2)(U_1U_1)U^1U^2U^4U^6U^7 : U^5U^3I(D_1D_1).$

Миллер и Фёрниш (1957а) некоторые из этих родов считают синонимами других. Это объясняется, по всей видимости, тем, что они не учитывают истории развития и группируют виды только по внешним признакам, не обращая внимания на количество и форму внутренних лопастей, их взаимосвязь с наружными лопастями и т. д. По нашим исследованиям, роды *Metapronorites*, *Sakmarites* и *Megapronorites* обладают не худшими морфологическими показателями, чем и другие роды рассмотренного семейства. Одновременно указанные авторы отнесли к проноритидам роды *Shikhanites* и *Sundaites*, да еще первый в качестве синонима *Neopronorites*. По этому поводу можно

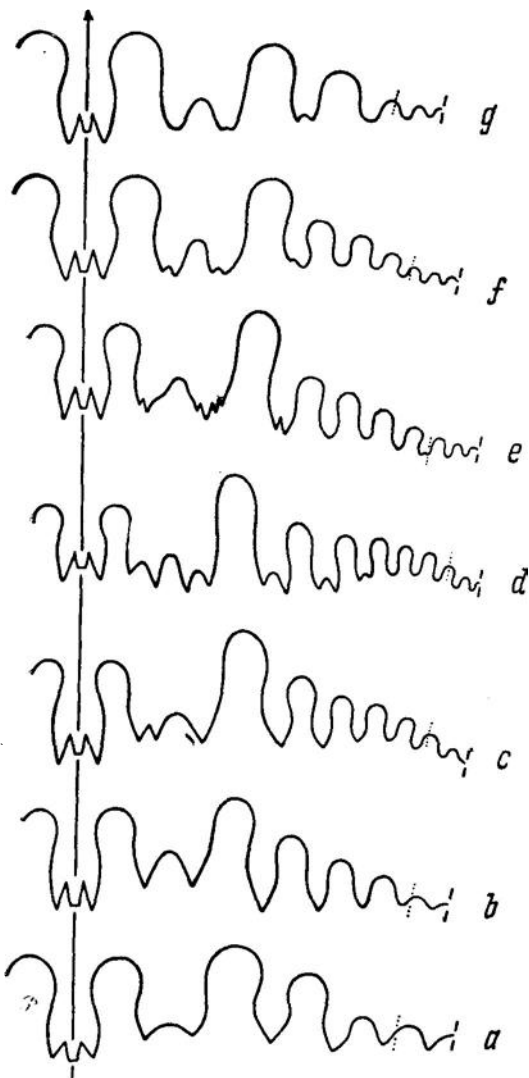


Рис. 61

Рис. 61. Лопастные линии некоторых представителей семейства Pronoritidae:

- a — *Pronorites cyclolobus* (Phill.); визейский ярус (по Фурду и Крику, 1897); b — *Stenopronorites uralensis* (Карп.); намюрский ярус; c — *Metapronorites cuneilobatus* Ruzh.; жигулевский ярус (b — c — по Руженцеву, 1950); d — *Parapronorites timorensis* Нан.; артинский ярус, Памир (ориг.); e — *Neopronorites carboniferus* Ruzh.; оренбургский ярус; f — *N. permicus* Tcher.; артинский ярус; g — *Sakmarites vulgaris* (Карп.); артинский ярус (e — g — по Руженцеву, 1950).

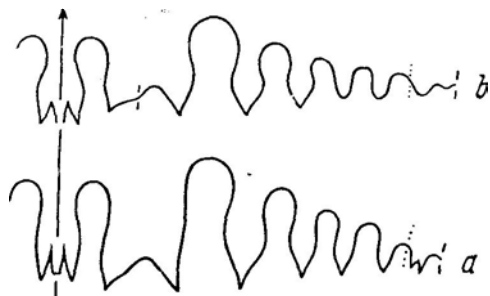


Рис. 62

Рис. 62. Лопастные линии двух представителей семейства Pronoritidae:

- a — *Megapronorites sakmarensis* Ruzh.; намюрский ярус (по Руженцеву, 1949a); b — *Uralopronorites mirus* Libr.; намюрский ярус (ориг. Либровича).

выразить лишь удивление, потому что эти своеобразные формы настолько отличны от проноритид, что должны одновременно рассматриваться в ранге особых семейств. Миллер и Ферниш раньше приписывали (1940а) и теперь приписывают мне авторство рода *Tridentites*, хотя в действительности его выделил Шидевольф (1934б). Пользуюсь случаем, чтобы исправить эту неточность.

### СЕМЕЙСТВО MEDLICOTTIIDAE KARPINSKY, 1889

[nom. transl. Hyatt, 1900 (ex Medlicottinae Karpinsky, 1889)]

Раковина от плоско-дисковидной до линзовидной, совершенно инволютная, с вентральной стороной от сравнительно широкой и плоской до очень узкой, имеющей два кия. Поверхность раковины или гладкая, или слабо скульптурированная, часто с двумя рядами вентральных бугорков. Лопастей очень много (рис. 21—24, 29, 58). Вентральная лопасть обычно очень узкая. Внешняя ветвь первой умбональной лопасти постепенно превращалась во все более сложную систему адвентивных лопастей по формуле  $(U_1U_1) \rightarrow (U_{1.1}U_{1.1}U_1) \rightarrow v^n s^1 n U_1$ . Дорсальная лопасть двузубчатая. Многие из умбональных лопастей в ходе филогенетического развития стали в основании двузубчатыми<sup>1</sup>. Средний карбон (московский ярус) — верхняя пермь (до конца эпохи).

Отличается от семейства Pronoritidae особым преобразованием внешней ветви первой умбональной лопасти и вообще более сложной лопастной линией.

### ПОДСЕМЕЙСТВО UDDENITINAE MILLER ET FURNISH, 1940а

Раковина плоско-дисковидная, гладкая. Преобразование внешней ветви первой умбональной лопасти находится в начальной стадии; адвентивные лопасти только вершинные. Все умбональные лопасти практически нерасчлененные. Средний карбон — нижняя пермь (московский — сакмарский ярусы); Евразия, Северная Америка.

1. *Prouddenites* Miller, 1930 (*P. primus* Miller, 1930).  
( $V_2V_1V_2$ ) ( $U_{1.1}U_{1.1}U_1$ )  $U^1U^2U^3U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{13} : U^{11}U^9U^7U^5I(D_1D_1)$ .

2. *Uddenites* Böse, 1917 (*U. schucherti* Böse, 1917).  
( $V_2V_1V_2$ )  $s^1s^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6U^8U^{10}U^{12} : U^{11}U^9U^7U^5I(D_1D_1)$ .

3. *Uddenoceras* Miller et Furnish, 1954 (*Uddenites oweni* Miller et Furnish, 1940). ( $V_2V_1V_2$ )  $s^2s^2s^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

4. *Daiixites* Ruzhencev, 1941 (*D. meglitzkyi* Ruzhencev, 1941).  
( $V_2V_1V_2$ ) ( $U_{1.1}U_{1.1}U_1$ )  $U^1U^2U^3U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14} : U^{15}U^{13}U^{11}U^9U^7U^5I(D_1D_1)$ .

### ПОДСЕМЕЙСТВО SICANITINAE NOETLING, 1904

(=Propinacoceratidae Plummer et Scott, 1937)

Раковина от плоско-дисковидной до линзовидной, с двумя рядами вентральных бугорков. Преобразование внешней ветви первой умбональной лопасти продвинулось дальше; вентральных адвентивных лопастей либо нет, либо только одна. Многие умбональные лопасти в основании двузубчатые. Нижняя и верхняя пермь; Евразия, Австралия, Северная Америка.

1. *Artioceras* Ruzhencev, 19476 (*Propinacoceras rhipaeum* Ruzhencev, 1939). ( $V_2V_1V_2$ )  $s^1s^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14}U^{16}U^{18}U^{20} : U^{19}U^{17}U^{15}U^{13}U^{11}U^9U^7U^5I(D_1D_1)$ .

2. *Synartinskia* Ruzhencev, 19396 (*S. principalis* Ruzhencev, 19396).  
( $V_2V_1V_2$ )  $v^1s^1s^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

3. *Sicanites* Gemmellaro, 1887 (*Medlicottia schopeni* Gemmellaro, 1887 = *Sicanites mojsisovicsi* Gemmellaro, 1887).

<sup>1</sup> Для упрощения эта особенность в генетических формулах не отражается.

4. *Propinacoceras* Gemmellaro, 1887 (*P. beyrichi* Gemmellaro, 1887) (= *Prosageceras* Frech, 1901, nom. nud.).  $(V_2V_1V_2)s^1s^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

5. *Akmilleria* Ruzhencev, 1940д (*Propinacoceras transitorium* Haniel, 1915).  $(V_2V_1V_2)v^1s^1s^1l^2l^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

#### ПОДСЕМЕЙСТВО MEDLICOTTINAE KARPINSKY, 1889

(pro *Medlicottinae* Karpinsky, 1889)

Раковина в общем такая же. Лопастная линия более сложная. Вентральных адвентивных лопастей от двух и более. Верхний карбон (оренбургский ярус) — верхняя пермь; Евразия, Северная Америка, Гренландия.

1. *Artinskia* Karpinsky, 1926 (*Goniatites artiensis* Grünewaldt, 1860). (= *Promedlicottia* Karpinsky, 1889, nom. nud.; *Prosicanites* Tchernow, 1907, nom. nud., non Toumansky et Borneman, 1937).

$(V_2V_1V_2)v^1v^2s^1s^1l^3l^2l^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

2. *Medlicottia* Waagen, 1880 (*Goniatites orbignyana* Verneuil, 1845) (= *Prosicanites* Toumansky et Borneman, 1937).

$(V_2V_1V_2)v^1v^2v^3-6s^1-2l^7-5l^4l^3l^2l^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6U^8U^{10}U^{12}U^{14}U^{16}U^{18}U^{20} :$

$: U^{19}U^{17}U^{15}U^{13}U^{11}U^9U^7U^5l^1(D_1D_1).$

3. *Eumedlicottia* Spath, 1934 (*M. bifrons* Gemmellaro, 1887).

$(V_2V_1V_2)v^1v^2v^3-4s^1-2l^5-4l^3l^2l^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

4. *Aktubinskia* Ruzhencev, 1947б (*Artinskia notabilis* Ruzhencev, 1940).

$(V_2V_1V_2)v^1v^2s^1s^1l^3l^2l^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

5. *Neogeoceras* Ruzhencev, 1947б (*Medlicottia girtyi* Miller et Furnish, 1940).  $(V_2V_1V_2)v^1v^2v^3v^4s^1l^4l^3l^2l^1U_1U^1U^2U^3U^4U^6...$

Миллер и Ферниш (1957а) не признают самостоятельности многих родов, отнесенных нами к семейству *Medlicottiidae*. Это тем более странно, что названные исследователи совсем недавно сами выделили новый род *Uddenoceras*, который, конечно, менее отличается от *Uddenites*, чем, например, *Daxites* от *Prouddenites*, или *Synartinskia* от *Artinskia*, или *Eumedlicottia* от *Medlicottia* и т. д. Можно выразить лишь удивление в связи с тем, что авторы поместили род *Synartinskia* в синонимику *Artinskia*. Дело в том, что *Synartinskia* находится в ближайших филогенетических отношениях с *Sicanites*, и если уж ее считать синонимом, то только этого последнего рода. Но в таком случае и на тех же основаниях род *Artinskia* тоже пришлось бы считать синонимом *Medlicottia*. Мы не будем останавливаться на всех этих вопросах подробнее, поскольку они обстоятельно рассмотрены в специальной монографии (Руженцев, 1949а). Заметим только, что все указанные выше роды достаточно обоснованы за исключением *Uddenoceras*, который обоснован менее других. Чтобы придерживаться фактов, укажем, что *Uddenites convexus* Ruzh. из жигулевского яруса вполне может быть отнесен к роду *Uddenoceras*, но в таком случае морфологические и стратиграфические грани между этими родами будут стерты.

#### СЕМЕЙСТВО EPISAGECERATIDAE RUZHENCEV, 1956б

Раковина толстодисковидная, инволютная, с плоской вентральной стеной. Внешняя ветвь первой умбональной лопасти превратилась в сложную систему адвентивных лопастей, из которых основная (первая латеральная адвентивная лопасть) приобрела характер большой самостоятельной лопасти. Обособившаяся внутренняя ветвь первой умбональной лопасти в ходе эволюции укорачивалась (рис. 63). Верхняя пермь — нижний триас; Азия, Мадагаскар.

Отличается от семейства *Medlicottiidae* формой раковины и существенно иным развитием первой умбональной лопасти.

1. *Latisageceras* Ruzhencev, 1956б (*Episageceras latidorsatum* Noetling, 1904).

2. *Episageceras* Noetling, 1904 [*Sageceras (Medlicottia) wynnei* Waagen, 1880].

3. *Nodcsageceras* Ruzhencev, 1956б (*Episageceras nodosum* Wanner, 1932).

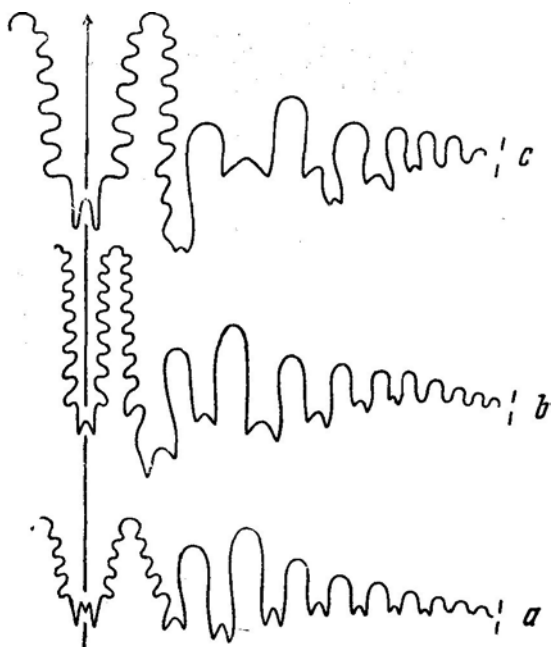


Рис. 63. Лопастные линии трех представителей семейства Episagaceratidae:

*a* — *Lalisagaceras latidorsatum* (Noetl.); нижний триас (по Нётлингу, 1904); *b* — *Episagaceras wynnii* (Waag.); верхняя пермь (по Ваагену, 1880); *c* — *Nodosagaceras nodosum* (Wagner); казанский ярус (по Ваннеру, 1932).

#### СЕМЕЙСТВО SHIKHANITIDAE RUZHENCEV, 1951a

Раковина тонкодисковидная, инволютная, с продольно-эллиптическим сечением, с узкой обтекаемой вентральной стороной. Вентральная лопасть очень короткая, с длинным средним зубцом. Первая умбональная лопасть

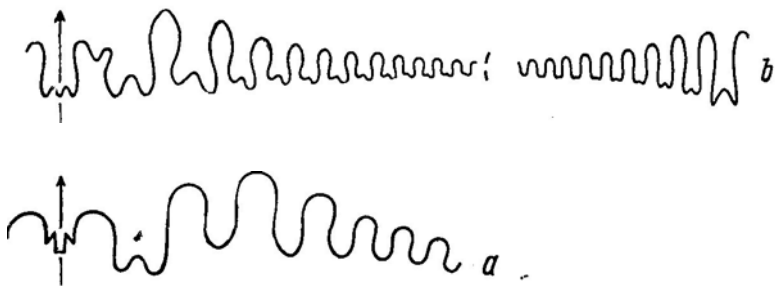


Рис. 64. Лопастные линии родов *Shikhanites* и *Sundaites*:

*a* — *Shikhanites singularis* Ruzh.; ассельский ярус (по Руженцеву, 1938);  
*b* — *Sundaites levis* Han.; казанский ярус (по Ганинелю, 1915).

довольно широкая, двураздельная ( $U_1U_1$ ), с округленными ветвями, остальные — узкие, нерасчлененные. Самое высокое седло —  $U^1/U^2$  (рис. 64, *a*). Нижняя пермь (ассельский ярус); Европа (Урал).

Отличается от семейства Pronoritidae более тонкой обтекаемой раковиной и совершенно иным очертанием лопастной линии. Отличия от других семейств еще более очевидны.

*Shikhanites* Ruzhencev, 1938 (*Sh. singularis* Ruzhencev, 1938).

Миллер и Фёрниш (1957а) записали род *Shikhanites* в синонимы *Neopronorites*. Если бы эти авторы серьезно поразмыслили над диагнозами, то им стало бы ясно, что ни один из представителей семейства Pronoritidae не имеет характерных особенностей *Shikhanites*, — ни такой тонкой обтекаемой раковины, ни такой короткой вентральной лопасти, ни такой высокой третьего седла. У всех представителей рода *Neopronorites* некоторые лопасти в основании зазубрены; у *Shikhanites* они все округленные. Поскольку *Shikhanites* резко отличается от всех групп, входящих в состав надсемейства Medlicottiaceae, мы вынуждены были выделить его в особое семейство.

СЕМЕЙСТВО SUNDAITIDAE RUZHENCEV, 1957

Раковина дисковидная, с обтекаемой вентральной стороной, маленьким умбо и гладкой поверхностью. Все лопасти, кроме вентральной, двузубчатые. В вершине внешнего седла V/U имеется небольшая адвентивная лопасть (рис. 64, b). Верхняя пермь; Азия.

Отличается от семейства Shikhanitidae гораздо более сложной лопастной линией, зазубренными лопастями, наличием адвентивной лопасти. Отличия от других семейств еще более очевидны.

*Sundaites* Haniel, 1915 (*S. levis* Haniel, 1915).

НАДСЕМЕЙСТВО SAGECERATACEAE HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Sagicerae Hyatt, 1884)]

Раковина линзовидная или дисковидная, инволютная, с очень узкой вентральной стороной; форма последней плоская, двукилевая или заостренная. Поверхность раковины или гладкая, или со слабыми поперечными ребрышками. Лопастная линия сложная (рис. 30, 65). Вентральная

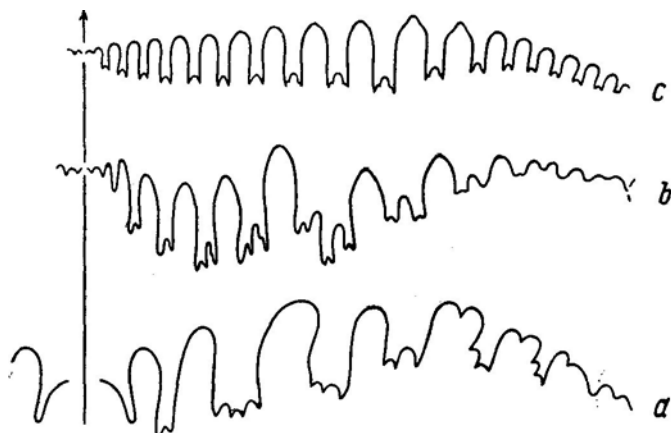


Рис. 65. Лопастные линии трех представителей семейства Sagiceratidae:

a — *Cordillerites concinnus* Kirg.; нижний триас; b — *Pseudosageceras multilobatum* Noetl.; нижний триас (a, b — по Кипарисовой); c — *Sageceras haidingeri* (Hauser); карнийский ярус (по Мойсисовичу, 1882).

лопасть трехзубчатая только на ранних онтогенетических стадиях. Наружная часть лопастной линии состоит из ряда вентральных и умбональных лопастей, из которых многие зазубрены. Нижний, средний и верхний триас.

Отличается от надсемейств Prolescanitaceae и Medlicottiaceae особым типом развития вентральной лопасти.

## СЕМЕЙСТВО SAGECERATIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Hyatt, 1900 (pro Sagecerae Hyatt, 1884)]

Развитие лопастной линии происходило путем возникновения новых лопастей внутри вентральной лопасти (по формуле  $V \rightarrow V_2 V_1 V_2 \rightarrow V_2 V_1^{n-1} V_1 V_1^{n-1} V_2$ ) и в зоне умбо. Первые смещались в сторону умбо, вторые — в вентральном направлении. Нижний, средний и верхний триас; Евразия, Мадагаскар, Северная Америка.

1. *Cordillerites* Hyatt et Smith, 1905 (*C. angulatus* Hyatt et Smith, 1905).

2. *Pseudosageceras* Diener, 1895 (*P. multilobatum* Noetling, 1905) (= *Frechiceras* Krafft, 1902). Подроды: *Pseudosageceras* Diener, 1895 и *Metasageceras* Renz et Renz, 1948.  $V_2 V_1 V_2 V_3 \dots V_1 V_5 \dots V_2 V_1 V_2 U U^1 U^2 U^3 U^5 U^7 U^9 U^{11} \dots U^{10} U^8 U^6 U^4 (D_1 D_1)$ .

3. *Parasageceras* Welter, 1915 (*P. discoidale* Welter, 1915).

4. *Sageceras* Mojsisovics, 1873 (*Goniatites haidingeri* Hauer, 1847).

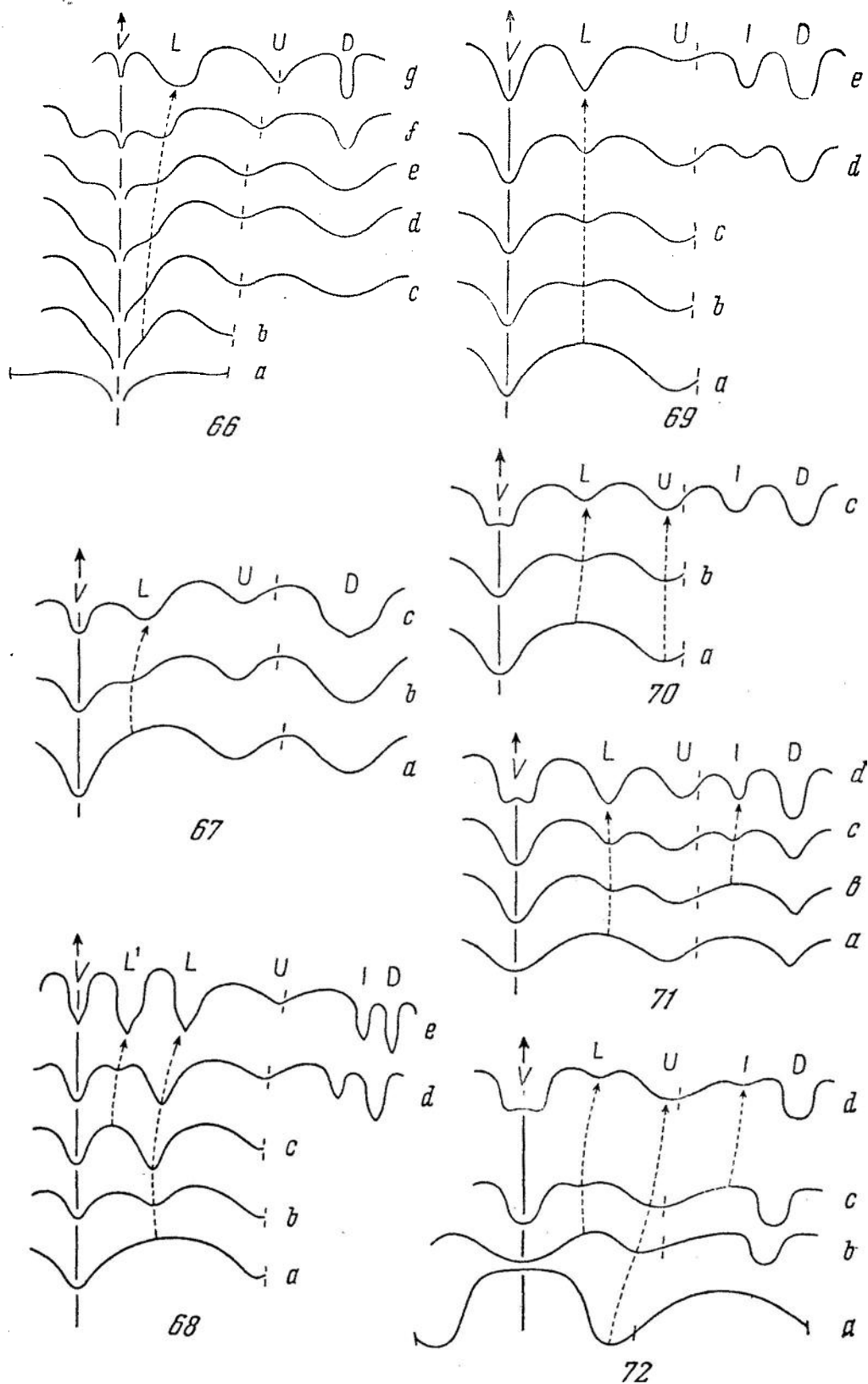
## ОТРЯД GONIATITIDA HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex subordo Goniatitinae Hyatt, 1884)]

Раковина самой разнообразной формы. Сифон, за очень редким исключением, на всех стадиях роста краевой, вентральный. Исключение составляют некоторые представители надсемейства *Cheiloceratascæ* (*Maximites*, *Neoaganides*, *Pseudohalorites*), у которых сифон перемещается от вентральной стороны к дорсальной, не достигая последней, и род *Agathiceras*, у которого на ранних онтогенетических стадиях он центральный, но затем занимает нормальное, вентральное положение. Перегородка развивалась по типу VLU, т. е. между вентральной и умбональной возникла еще наружная боковая лопасть (рис. 4, 15—17, 19, 20, 66—72). Вентральная лопасть или простая, или, как исключительная редкость, трехраздельная, или двураздельная по формуле  $V \rightarrow (V_1 V_1)$ . Дорсальная лопасть или простая, или, как исключительная редкость, двураздельная, или трехзубчатая (трехраздельная). Вторая лопастная линия имела формулу VU : D. Многие семейства этого отряда сохраняли постоянное количество лопастей — восемь вокруг перегородки. Усложнение лопастной линии шло у них не путем образования новых элементов, а путем изменения формы основных лопастей, которые удлинялись, расширялись, приобретали сверху пережим, внизу отросток, становились куполовидными, трехзубчатыми, многозубчатыми и т. д. Другие семейства испытывали более сложное преобразование перегородки путем выделения новых лопастей, которые возникали из первичных наружной боковой, умбональной и внутренней боковой в результате их однократного или многократного деления на три или на две части. Новые лопасти, отделявшиеся от первичных L и I, разрастаясь, смещались в сторону умбо. Количество возникших таким способом лопастей могло быть очень большим. Средний девон — верхняя пермь (до конца эпохи).

Отличается от отряда *Agoniatitida* многими особенностями развития, проявляющимися начиная с самых ранних онтогенетических стадий. В каждом из двух отрядов лопастные линии испытывали многообразные преобразования и усложнения, которые служат основным критерием при выделении подотрядов, надсемейств и семейств. Однако способы преобразования были совершенно различными у представителей каждого из двух отрядов. У *агониятитов* (VU-тип) усложнение перегородки достигалось при помощи лопастей U, которые снаружи двигались от умбо к вентральной стороне. У *гониятитов* (VLU-тип) умбональная лопасть тоже принимала участие в усложнении перегородки, но особенно большое повышение организации достигалось при помощи элементов L и I. Новые лопасти, возникавшие в результате деления наружной боковой, двигались в обратном





Онтогенетическое развитие лопастной линии некоторых представителей отряда гониатитов

- Рис. 66. *Tornoceras simplex* (Buch); а — с — первая, вторая и третья лопастные линии; франкий ярус (по Богословскому, 1958).
- Рис. 67. *Cheiloceras* sp.; фаменский ярус (по Шиндевольфу, 19296; индексы наши).
- Рис. 68. *Sporadoceras tuensteri* (Buch); фаменский ярус (по Пэрна, 1914 и Шиндевольфу, 19516; индексы наши).
- Рис. 69. *Imitoceras* sp.; турнейский ярус (по Шиндевольфу, 19516; индексы наши).
- Рис. 70. *Anthracoceras paucilobus* (Phillips); намюрский ярус (по Шиндевольфу, 19516; индексы наши).
- Рис. 71. *Reticuloceras reticulatum* (Phillips); намюрский ярус (по Шиндевольфу, 19516; индексы наши).
- Рис. 72. *Paragastrioceras* sp.; а — d — первая, вторая, третья и шестая лопастные линии; артинский ярус (по Руженцеву, 1949а).

направлении, от вентральной стороны к умбо. Можно указать и другие отличия. В случае усложнения отдельных лопастей, у агониатитов вентральная лопасть становилась трехзубчатой, а дорсальная лопасть — двухзубчатой; у гониатитов, наоборот, вентральная лопасть становилась двухзубчатой, а дорсальная лопасть — трехзубчатой. Исключения из этого правила представляют такую редкость, что не могут влиять на общую характеристику отрядов. Наконец, заслуживает упоминания тот факт, что даже у самых высоко организованных агониатитов лопасти зазубрены только в основании, тогда как в некоторых семействах гониатитов они осложнены дополнительными седлами доверху.

## ПОДОТРЯД TORNO CERATINA WEDEKIND, 1918

[nom. correct. Ruzhencev, 1957 (pro subordo Tornoceracea Wedekind, 1918)]

Основа лопастной линии — VLU : D; рядом с простой вентральной лопастью расположена наружная боковая лопасть, за которой следует умбональная лопасть; дорсальная лопасть обычно узкая, простая, но, как редкое исключение, широкая, дву- или трехраздельная. Всех лопастей от 6 до 12. Средний девон — верхняя пермь.

## НАД СЕМЕЙСТВО TORNO CERATEA-CEAE ARTHABER, 1911

[nom. transl. et correct. Ruzhencev, 1957 (ex Tornoceratea Arthaber, 1911)]

Раковина дисковидная, инволюционная. Струйки роста с вентральным и боковыми синусами. Средний и верхний девон.

## СЕМЕЙСТВО TORNO CERATIDAE ARTHABER, 1911

[nom. correct. Smith, 1913 (ex Tornoceratea Arthaber, 1911)]

Раковина более или менее инволюционная. Количество всех лопастей изменялось в филогенезе от шести до десяти. Усложнение лопастной линии шло путем образования добавочной наружной боковой и внутренней боковой лопастей. Первичная наружная боковая лопасть развита сильнее умбональной (рис. 73, *a—e*). Средний и верхний девон (жюльетский — фаменский ярусы); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

1. *Protornoceras* Dybczynski, 1913 (*P. polonicum* Dybczynski, 1913) (= *Pernoceras* Schindewolf, 19226). VLU : D.

2. *Tornoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites uniangularis* Conrad, 1842) (= *Epitornoceras* Frech, 1902). Подроды: *Parodiceras* Hyatt, 1884 (= *Parodiceras* auctt.) и *Tornoceras* Hyatt, 1884. VLU : D.

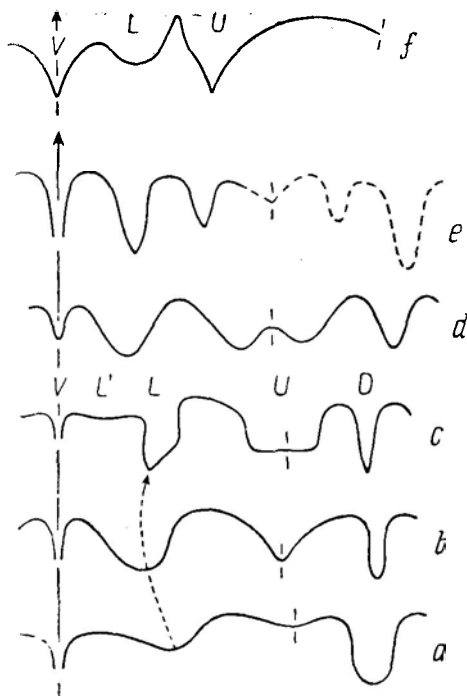


Рис. 73. Лопастные линии некоторых представителей семейств Tornoceratidae (*a—e*) и Maenioceratidae (*f*):

*a* — *Protornoceras dorsatum curvatum* (Perna); фаменский ярус (по Перна, 1914); *b* — *Tornoceras simplex* (Buch); франский ярус (ориг. Богословского); *c* — *Pseudoclymenia dillensis* Dreverm.; фаменский ярус (по Перна, 1914); *d* — *Lobotornoceras ausavense* (Stein.); фаменский ярус (по Шиндewolfу, 1936a); *e* — *Posttornoceras balvei* Wedek.; фаменский ярус (по Веденинду, 1918); *f* — *Maenioceras terebratum* (Sandb. et Sandb.); живетский ярус (по Гольцманфелю, 1895).

3. *Aulatornoceras* Schindewolf, 19226 (*Goniatites auris* Quenstedt, 1846). VLU : D.
4. *Polonoceras* Dybczynski, 1913 (*P. planum* Dybczynski, 1913). VLU : D.
5. *Pseudoclymenia* Frech, 1897 (*Goniatites sandbergeri* Cümbel, 1862, non Foord et Crick, 1897). VL<sup>1</sup>LU : D.
6. *Lobotornoceras* Schindewolf, 1936a (*Goniatites ausavensis* Steininger, 1853). VLU<sub>1</sub> : U<sub>1</sub>D (?)
7. *Posttornoceras* Wedekind, 1910 (*P. balvei* Wedekind, 1910). VLUU<sub>1</sub> : ID (?)

#### СЕМЕЙСТВО MAENIOCERATIDAE BOGOSLOVSKY, 1958

Раковина совершенно инволютная, с продольными вентро-латеральными бороздами. Всех лопастей десять по формуле VLUU<sup>1</sup> : ID (?) Наружная боковая лопасть развита слабее первичной умбональной лопасти, смещенной на боковую сторону (рис. 73, f). Средний девон (живетский ярус): Евразия, Африка и, возможно, Австралия.

Отличается от семейства Tornoceratidae иным способом усложнения лопастной линии — появлением второй умбональной лопасти при относительно слабом развитии наружной боковой лопасти.

*Maenioceras* Schindewolf, 1933 (*Goniatites terebratus* Sandberger et Sandberger, 1851) (= *Maeneceras* auctt., non Hyatt, 1884).

#### НАДСЕМЕЙСТВО CHELOCERATACEAE FRECH, 1897

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Cheiloceratidae Frech, 1897)]

Раковина от субсферической до линзовидной, более или менее инволютная. Струйки роста образуют синус лишь на вентральной стороне. Верхний девон — верхняя пермь.

Отличается от надсемейства Tornocerataceae постоянно иным очертанием струек роста, а следовательно, и иной формой устья раковины.

#### СЕМЕЙСТВО CHELOCERATIDAE FRECH, 1897

Раковина от субсферической до дисковидной, инволютная, с закрытым, реже с открытым, но очень узким умбо. Всех лопастей шесть по формуле VLU : D. Умбональная лопасть, как правило, совпадает с умбональным швом. Дорсальная лопасть широкая, по форме простая, дву- или трехраздельная. Верхний девон (фаменский ярус).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО RAYMONDICERATINAE MILLER ET FURNISH, 1957a

Наружная боковая лопасть только намечается. Дорсальная лопасть очень широкая, но неглубокая (рис. 74, a). Верхний девон (фаменский ярус); Северная Америка.

*Raymondiceras* Schindewolf, 1934a (*Prolobites simplex* Raymond, 1909).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО CHELOCERATINAE FRECH, 1897

[nom. transl. Miller et Furnish, 1957a (ex Cheiloceratidae Frech, 1897)]

Наружная боковая лопасть хорошо развита. Дорсальная лопасть изменяется в широких пределах; она может быть простой, двураздельной или трехраздельной (рис. 74, b — h). Верхний девон (фаменский ярус); Евразия, Африка, Австралия.

Отличается от подсемейства Raymondiceratinae более сложной лопастной линией.

1. *Cheiloceras* Frech, 1897 (*Goniatites subpartitus* Münster, 1839) (= *Eucheiloceras* Schmidt, 1921; *Cheilocerotes* Strand, 1929; non *Cheiloceras* Trouessart, 1898). Подроды: *Cheiloceras* Frech, 1897 и *Staffites* Wedekind, 1918.

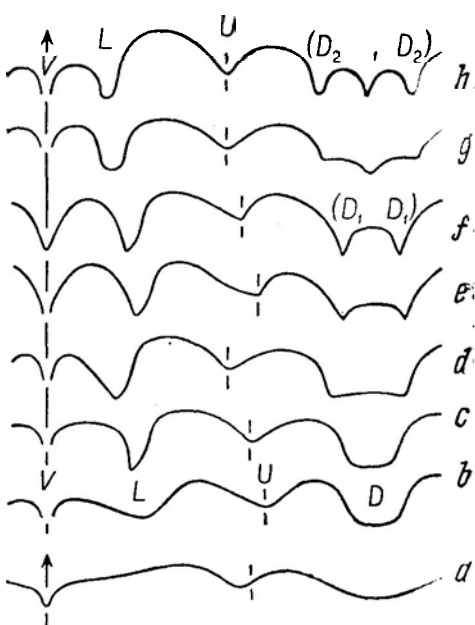


Рис. 74. Лопастные линии некоторых представителей семейства Cheiloceratidae:

a — *Raymondiceras simplex* (Раум.) (по Шиндewolfу, 1934a); b — *Cheiloceras (Cheiloceras) circumflexum* (Sandb. et Sandb.); c — *Ch. (Staffites) rotundolobatum* Perna; d — *Dyscheiloceras latilobatum* (Perna) (b — d — по Перна, 1914); e — *D. angustilobatum* (Wedek.); f — *D. biesenbergense* Schmidt (e — f — по Шмидту, 1922); g — *Torleyoceras pernai* Bogosl. (по Перна, 1914); h — *Paratorleyoceras globosum* (Münst.); (по Велекиндю, 1918); все виды из фаменского яруса.

2. *Hemiantilinus* Hyatt, 1884 (*Goniatites hybridus* Münster, 1832). Этот род слабо изучен.

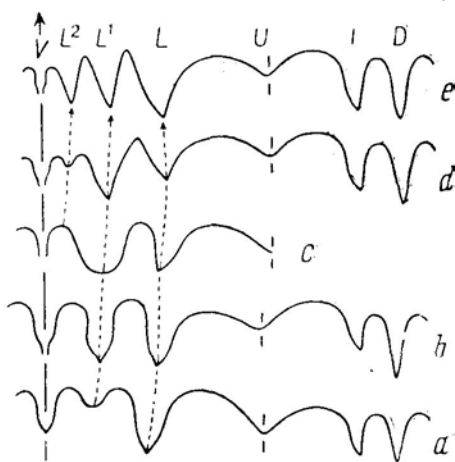


Рис. 75. Лопастные линии некоторых представителей семейства Sporadoceratidae:

a — *Sporadoceras rotundum* Wedek.; b — *S. muensteri* (Buch) (a, b — по Перна, 1914); c — *Maeneceras acutolaterale* (Sandb. et Sandb.) (по Велекиндю, 1908); d — *Discoclymenia cucullata* (Buch) (по Шиндewolfу, 1923a, 19516); e — *D. kayseri* (Schind.) (по Шиндewolfу, 1923a, с добавлением); все виды из фаменского яруса.

3. *Dyscheiloceras* Schmidt, 1922 [*Cheiloceras (Centroceras) angustilobatum* Wedekind, 1908]. VLU : (D<sub>1</sub>D<sub>1</sub>).

4. *Torleyoceras* Wedekind, 1918 (*Goniatites retrorsus oxyacanthus* Sandberger et Sandberger, 1851) (= *Centroceras* Wedekind, 1908, non Hyatt, 1884; *Centroceratos* Strand, 1929). VLU : (D<sub>2</sub>D<sub>1</sub>D<sub>2</sub>).

5. *Paratorleyoceras* Bogoslovsky, 1957 [*Goniatites globosus* Münster, 1832 (= *G. umbilicatus* Sandberger et Sandberger, 1851)]. VLU : (D<sub>2</sub>D<sub>1</sub>D<sub>2</sub>).

#### СЕМЕЙСТВО SPORADOCERATIDAE MILLER ET FURNISH, 1957a

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Sporadoceratinae Miller et Furnish, 1957a)]

Раковина дисковидная или эллипсоидальная, совершенно инволютная, с закрытым умбо. Всех лопастей от 10 до 12; исходная формула — VL<sup>1</sup>LU : ID. Усложнение лопастной линии шло путем образования доба-

вочных наружных боковых лопастей и появления внутренней боковой лопасти. Умбональная лопасть совпадает с умбональным швом. Дорсальная лопасть узкая, простая (рис. 75). Верхний девон (фаменский ярус); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

Отличается от семейства Cheiloceratidae гораздо более развитой лопастной линией.

1. *Sporadoceras* Hyatt, 1884 (*Ammonites muensteri* Buch, 1832) (= *Cryptoclymenia* Hyatt, 1884). VL<sup>1</sup>LU : ID.

2. *Maeneceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites acutolateralis* Sandberger et Sandberger, 1851) (= *Sedgwickoceras* Bogoslovsky, 1957). VL<sub>1</sub>LU : ID

3. *Discoclymenia* Hyatt, 1884 (*Goniatites cucullatus* Buch, 1832) (= *Wedekindoceras* Schindewolf, 1923a). VL<sup>2</sup>L<sup>1</sup>LU : ID.

Миллер и Фёрниш (1957a) отнесли к этому семейству род *Praeglyphioceras*. Однако последний резко отличается от всех представителей подотряда *Tropoceratina* трехраздельной вентральной лопастью. Учитывая эту своеобразную особенность, мы выделили *Praeglyphioceras* в особый подотряд, который по отношению ко всем гониатитам занимает такое же положение, какое подотряд *Titanoceratina* занимает по отношению ко всем агониатитам.

### СЕМЕЙСТВО DIMEROCERATIDAE HYATT, 1884

[nom. conserv. Ruzhencev, 1957 (ex Dimerocerae Hyatt, 1884)]

Раковина от линзовидной до субсферической, более или менее инволютная, с узким до закрытого умбо. Всех лопастей 10: вентральная, наружная боковая, две умбональные (по обе стороны шва), внутренняя бо-

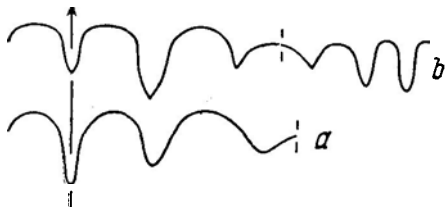


Рис. 76. Лопастные линии двух представителей семейства Dimeroceratidae: *a* — *Paradimeroceras beneckeii* (Wedek.) (по Навишиной, 1953); *b* — *Dimeroceras mamilliferum* (Sandb. et Sandb.) (по Пэрна, 1914 и Ведекинду, 1918); оба вида из фаменского яруса.

ковая и дорсальная (рис. 76). Верхний девон (фаменский ярус); Евразия, Африка, Австралия.

Отличается от семейства Cheiloceratidae более сложной лопастной линией (10 лопастей вместо 6), от Sporadoceratidae — совершенно иным способом усложнения лопастной линии.

1. *Polonites* Bogoslovsky, 1957 (*Dimeroceras lentiforme* Sobolew, 1914).

2. *Paradimeroceras* Bogoslovsky, 1957 (*Dimeroceras beneckeii* Wedekind, 1908).

3. *Dimeroceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites mamilliferus* Sandberger et Sandberger, 1850). VLU : U<sup>1</sup>ID (?)

### СЕМЕЙСТВО IMITOCERATIDAE RUZHENCEV, 1950

[nom. subst. (pro Aganididae Smith, 1903, nom. neg.)]

Раковина от субсферической до линзовидной, обычно инволютная, иногда эволютная, с закругленной, реже заостренной вентральной стороной. Всех лопастей восемь по формуле VLU : ID. Вентральная лопасть изменяется от узкой, копьевидной до более широкой, куполовидной, наружная боковая — всегда приостренная (рис. 77, *a* — *d*). Верхний девон (фаменский ярус) — средний карбон (намюрский ярус); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

Отличается от семейства Cheiloceratidae более сложной лопастной линией, вследствие появления внутренней боковой лопасти, от семейств Sporadoceratidae и Dimeroceratidae — меньшим количеством лопастей (8 вместо 10—12).

1. *Imitoceras* Schindewolf, 1923a (*Ammonites rotatorius* Koninck, 1844). (= *Brancoceras* Hyatt, 1884, non Steinmann, 1881; *Balvia* Lange, 1929; non *Aganides* Montfort, 1808).

2. *Acutimitoceras* Librovitch, 1957 (*Imitoceras acutum* Schindewolf, 1923).

3. *Paragattendorfia* Schindewolf, 1924 (*P. humilis* Schindewolf, 1924).

4. *Gattendorfia* Schindewolf, 1920 (*Goniatites subinvolutus* Münster, 1843).

5. *Kazakhstania* Librovitch, 19386, nom. nud., 1940 [*Gattendorfia* (*Kazakhstania*) *karagandaensis* Librovitch, 1940].

6. *Irinoceras* Ruzhencev, 1947в (*I. arcuatum* Ruzhencev, 1947).

Миллер и Фёрниш (1957а) сильно расширили объем рода *Imitoceras*, включив в него в качестве синонимов роды *Irinoceras* и *Neoaganides*. В таком понимании время существования *Imitoceras* расширяется от верхнего девона до верхней перми включительно, что само по себе мало вероятно. Кроме того, роды *Irinoceras* и *Neoaganides* имеют вполне определенные отличия от *Imitoceras*. Автор считает, что к семейству *Imitoceratidae* ряд форм, не имеющих к нему никакого отношения или по своим морфологическим особенностям выходящих за рамки этого семейства. К числу совершенно чуждых форм принадлежат роды *Prionoceras* и *Paralytoceras*. Хотя они и недостаточно изучены, однако явно тяготеют к представителям надсемейства *Prolobitaceae*, т. е. являются агонизитами. К числу морфологически резко отличных форм принадлежит род, который авторы неправильно называют *Hunanites*. Но об этом будет сказано ниже, после характеристики следующего семейства.

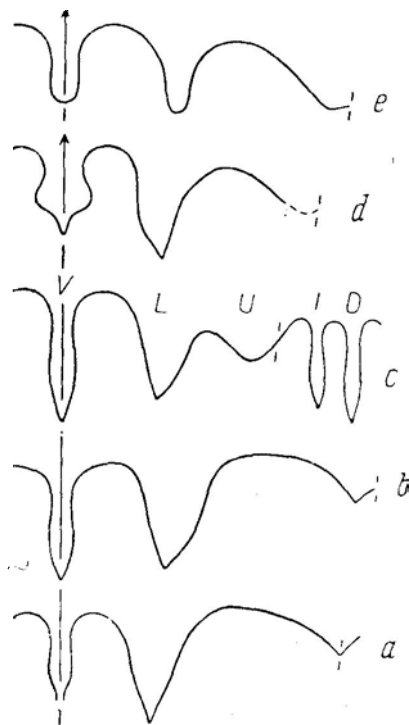


Рис. 77. Лопастные линии некоторых представителей семейств *Imitoceratidae* (a — d) и *Maximitidae* (e):

a — *Imitoceras subbilobatum* (Münst.); турнейский ярус; b — *Gattendorfia asiatica* Libr.; турнейский ярус; c — *Kazakhstania karagandaensis* Libr.; турнейский ярус (a — c — по Либровичу, 1940); d — *Irinoceras arcuatum* Ruzh.; памюрский ярус (по Руженцеву, 1947 в); e — *Neoaganides tabantalsensis* Ruzh.; асельский ярус (по Руженцеву, 1952а).

#### СЕМЕЙСТВО MAXIMITIDAE RUZHENCEV, FAM. NOV.

Раковина эллипсоидальная, совершенно инволютная, с внутренним положением сифона, который в ходе филогенетического развития смещался внутрь более чем на половину расстояния от вентральной стороны до дорсальной. Всех лопастей восемь по формуле VLU : ID. Вентральная лопасть в основании слабо вогнутая или округленная, наружная боковая — всегда цельнокрайная, округленная (рис. 77, e). Средний карбон (московский ярус) — верхняя пермь; Евразия, Северная Америка.

Отличается от всех ранее рассмотренных семейств надсемейства *Cheilocerataceae* внутренним положением сифона.

1. *Maximites* Miller et Furnish, 19576 (*Imitoceras cherokeeense* Miller et Owen, 1939).

2. *Neoaganides* Plummer et Scott, 1937 (*N. grahamensis* Plummer et Scott, 1937).

## СЕМЕЙСТВО PSEUDOHALORITIDAE RUZHENCEV, 1957

Раковина субсферическая или сжатая с боков, инволютная, с закрытым или очень узким умбо. Сифон внутренний, расположенный ближе к дорсальной стороне. Поверхность раковины покрыта поперечными ребрышками.



Рис. 78. Лопастная линия *Pseudohalorites subglobosus* Yabe; артинский ярус (по Чао, 1954).

Всех лопастей восемь по формуле VLU : ID. Вентральная и наружная боковая лопасти в основании с цератитовой зазубренностью. Умбональная лопасть дит блн ш (рис. 78). Нижняя пермь; Азия.

Отличается от всех других семейств надсемейства Cheilocerataseae цератитовой зазубренностью лопастей.

*Pseudohalorites* Yabe, 1928 (*Ps. subglobosus* Yabe, 1928) (= *Hunanites* Chao, 1940).

Миллер и Фёрниш (1957a) описали этот род под названием *Hunanites*, которое является синонимом *Pseudohalorites*. Они отнесли его к семейству Imitoceratidae, хотя появление совершенно нового качества — цератитовой зазубренности лопастей — дает полное основание для выделения особого семейства. В другой работе те же авторы (1957б) независимо от меня, но несколько позднее, тоже выделили семейство Pseudohaloritidae, к которому отнесли три рода: *Maximites*, *Neoaganides* и *Pseudohalorites*. Таким образом, они не только признали самостоятельность рода *Neoaganides*, которую долго отрицали, но и установили еще один род, очень близкий к только что названному. Однако объединение в одно семейство гониатитов с цельнокрайними и с зазубренными лопастями нельзя признать правильным.

## ПОДОТРЯД PRAEGLYPHIOCERATINA RUZHENCEV, 1957

Лопастная линия —  $(V_2V_1V_2)LU : ID$ ; рядом с трехраздельной вентральной лопастью расположена наружная боковая лопасть, за которой следует умбональная лопасть. Всех лопастей восемь. Верхний девон — нижний карбон.

Отличается от подотряда Tornoceratina трехраздельной вентральной лопастью. Хотя эта группа мало известна и вообще, вероятно, немногочисленна, мы придаем ей ранг подотряда, учитывая особый тип развития вентральной лопасти, совершенно не встречающийся у других гониатитов, но характерный для большинства агониатитов. Представители рассматриваемого подотряда имели невысокую общую организацию. По количеству лопастей они соответствовали уровню развития имитоцератид, однако трехраздельность вентральной лопасти придавала им более сложный характер. Группа нуждается в дальнейшем тщательном изучении.

## НАДСЕМЕЙСТВО PRAEGLYPHIOCERATASEAE RUZHENCEV, 1957

Раковина от эллипсоидальной до линзовидной, инволютная. Лопастная линия образована вентральной, наружной боковой, умбональной, внутренней боковой и дорсальной лопастями. Вентральная лопасть более или менее широкая. Верхний девон — нижний карбон.

## СЕМЕЙСТВО PRAEGLYPHIOCERATIDAE RUZHENCEV, 1957

Раковина эллипсоидальная. Поверхность раковины покрыта слабо изогнутыми струйками роста, образующими небольшой вентральный синус, и тонкими продольными струйками; во взрослом состоянии отчетливые

пережимы. Вентральная лопасть довольно широкая, с более или менее развитыми боковыми зубцами (рис. 79, *a — c*). Верхний девон (фаменский ярус); Евразия.

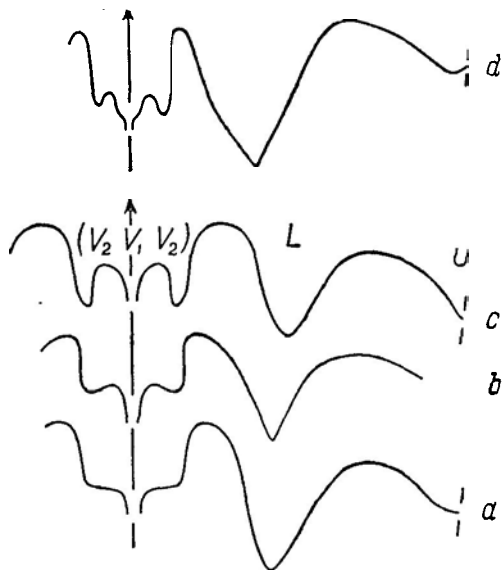


Рис. 79. Лопастные линии представителей семейств Praeglyphioceratidae (*a — c*) и Karagandoceratidae (*d*):

*a* — *Lagowites rhipaeus* Bogosl.; *b* — *L. niwae* (Sobol.); *c* — *Praeglyphioceras pseudosphaericum* (Frech); все три вида из фаменского яруса (по Богословскому, 1957); *d* — *Karagandoceras galeatum* Libr.; турнейский ярус (по Либровичу, 1940).

1. *Lagowites* Bogoslovsky, 1957 (*Praeglyphioceras niwae* Sobolew, 1944). ( $V_2V_1V_2$ )LU : ID.

2. *Praeglyphioceras* Wedekind, 1908 (*Sporadoceras pseudosphaericum* Frech, 1902). ( $V_2V_1V_2$ )LU : ID.

#### СЕМЕЙСТВО KARAGANDOCERATIDAE LIBROVITCH, 1957

Раковина линзовидная, с угловатой вентральной стороной. Вентральная лопасть неширокая и неглубокая, с хорошо развитым средним зубцом (рис. 79, *d*). Нижний карбон (турнейский ярус); Азия (Казахстан).

Отличается от семейства Praeglyphioceratidae линзовидной формой раковины, а также несколько иным очертанием лопастной линии.

*Karagandoceras* Librovitch, 19386, nom. nud., 1940 (*K. galeatum* Librovitch, 1940). ( $V_2V_1V_2$ )LU : ID.

#### ПОДОТРЯД GONIATITINA NYATT, 1884

[nom. correct. Delépine, 1952 (pro subordo Goniatitinae Nyatt, 1884)]

Основа лопастной линии — ( $V_1V_1$ )LU : ID; рядом с двураздельной вентральной лопастью расположена наружная боковая лопасть, за которой следует умбональная лопасть; вентральная лопасть у самых ранних представителей узкая, слабо двураздельная, но в ходе филогенетического развития становилась, как правило, все более широкой и сильно



расчлененной; дорсальная лопасть простая или трехзубчатая. Всех лопастей от 8 до 56, если не больше. Нижний карбон — верхняя пермь.

Отличается от подотрядов *Tornoceratina* и *Praeglyphioceratina* первично двучленным делением вентральной лопасти.

#### НАДСЕМЕЙСТВО PERICYCLACEAE HYATT, 1900

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Pericyclidae Hyatt, 1900)]

Раковина разнообразной формы — от субсферической до дисковидной и даже линзовидной, от совершенно инволютной до более или менее эволютной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Скульптура преимущественно поперечная, представленная струйками или ребрами, иногда

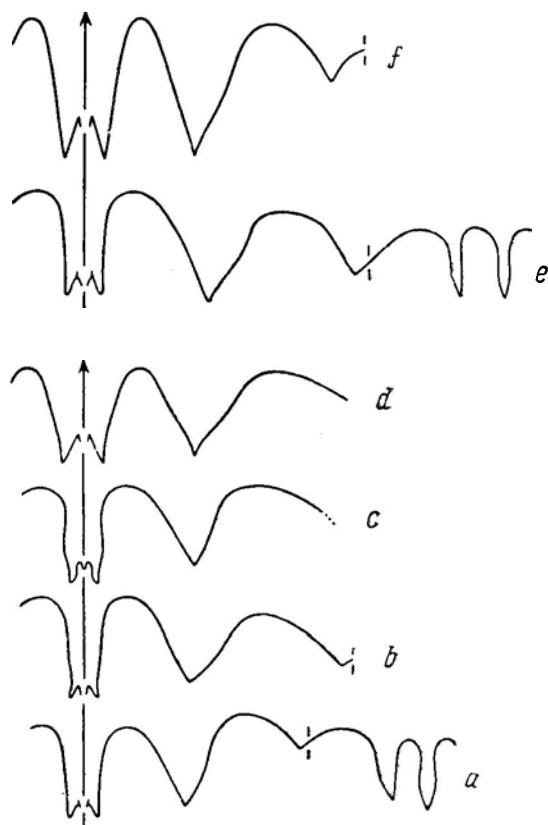


Рис. 80. Лопастные линии некоторых представителей семейств Muensteroceratidae (a — d) и Pericyclidae (e, f):

a — *Muensteroceras kazakhstanicum* Libr.; нижний карбон; b — *Terektytes acutus* (Libr.); нижний карбон (a, b — по Либровичу, 1940); c — *Beyrichoceratoides truncatus* (Phill.); визейский ярус (по Кэрри, 1954); d — *Beyrichoceras obtusum* (Phill.); визейский ярус (по Филлипеу, 1836); e — *Pericyclus asiaticus* Libr.; нижний карбон (по Либровичу, 1940); f — *Ammonellipsites nikitini* (Libr.); нижний карбон (по Либровичу, 1927).

очень резкими; струйки по направлению различные — прямые, одноизгибные (с вентральным синусом) и двуизгибные (с вентральным и боковым синусами, разделенными вендро-латеральным выступом). Всех лопастей

восемь по формуле  $(V_1V_1)LU:ID$ . Кроме вентральной, все лопасти простые, нерасчлененные. Вентральная лопасть узкая, с параллельными или несколько расходящимися сторонами, с зачаточным или слабо развитым срединным седлом (рис. 80). Средний и нижний карбон.

#### СЕМЕЙСТВО MUESTEROCERATIDAE LIBROVITCH, 1957

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Muensteroceratinae Librovitch, 1957)]

Раковина от субсферической до дисковидной, более или менее инволютная, с умбо от средних размеров до закрытого. Скульптура слабая, представленная преимущественно поперечными струйками — прямыми, одноизгибными или двуизгибными; иногда очень тонкие продольные ребрышки. Нижний и средний карбон (турнейский — памюрский ярусы); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

1. *Muensteroceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites oweni* var. *parallela* Hall, 1860) (= *Eoglyphioceras* Brüning, 1923; *Karakoramoceras* Miller, 1931).
2. *Terekytes* Librovitch, 1957 (*Muensteroceras acutum* Librovitch, 1940).
3. *Bollandites* Bisat, 1952 (*Beyrichoceratoides castletcnense* Bisat, 1924).
4. *Beyrichoceras* Foord, 1903 (*Goniatites obtusus* Phillips, 1836) (= *Craevenites* Bisat, 1950; *Bollandoceras* Bisat, 1952; *Cowdaleoceras* Bisat, 1952).
5. *Nautellipsites* Parkinson, 1822 (*Ellipsolites ovatus* Sowerby, 1813).
6. *Beyrichoceratoides* Bisat, 1924 (*Goniatites truncatus* Phillips, 1836).
7. *Cluthoceras* Currie, 1954 (*C. truemani* Currie, 1954).

Эта древнейшая группа гоциатитов изучена еще совершенно недостаточно. Авторы, пытавшиеся систематизировать выделенные до настоящего времени виды, подходили к решению поставленной задачи чисто морфологически, без проведения тщательных онто-филогенетических исследований. Нельзя не отметить того факта, что степень изученности лопастных линий мюстероцератид, впрочем как и других нижнекаменноугольных гоциатитов, часто не удовлетворяет даже элементарным требованиям. Поперечные пришлифовки, указывающие на характер изменений раковины в процессе онтогенетического развития, также, как правило, отсутствуют. Поскольку мюстероцератиды имели очень примитивную лопастную линию, изучение последней необходимо проводить с исключительной тщательностью и на разных стадиях индивидуального развития. Малейшие детали в очертании лопастей и седел могут оказаться очень важными в таксономическом отношении. Учитывая все сказанное, вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшие работы, поставленные на правильную принципиальную основу, внесут значительные изменения в ту родовую группировку, которая дана выше.

#### СЕМЕЙСТВО PERICYCLIDAE HYATT, 1900

Раковина от субсферической до дисковидной, более или менее эволюционная, с широким до среднего умбо. Скульптура в большинстве случаев резкая, представленная поперечными ребрами или струйками — прямыми или изогнутыми; на молодых оборотах бывают умбональные бугорки. Нижний карбон (турнейский и визейский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от семейства Muensteroceratidae более эволюционной и сильнее скульптурированной раковиной, а также в общем более прямыми струйками роста. Необходимы более детальные исследования для четкого разграничения этих безусловно самостоятельных групп.

1. *Pericyclus* Mojsisovics, 1882 (*Goniatites princeps* Koninck, 1842) (= *Trapezocyclus* Turner, 1948). Подроды: *Pericyclus* Mojsisovics, 1882 и *Helicocyclus* Schindewolf, 1951a.
2. *Rotopericyclus* Turner, 1948 (*Pericyclus rotuliformis* Crick, 1899). Подроды: *Rotopericyclus* Turner, 1948 и *Hammatocyclus* Schindewolf, 1951a.

3. *Fascipericyclus* Turner, 1948 (*Goniatites fasciculatus* McCoy, 1844) (= *Schizocyclus* Schindewolf, 1951a).

4. *Ammonellipsites* Parkinson, 1822 (*Goniatites funatus* Sowerby, 1813) (= *Kaupericyclus* Turner, 1948; *Eurycyclus* Schindewolf, 1951a). Подроды: *Ammonellipsites* Parkinson, 1822 и *Stenocyclus* Schindewolf, 1951a.

#### НАДСЕМЕЙСТВО DIMORPHOCERATACEAE HYATT, 1884 (ex Dimorphocerae Hyatt, 1884)

Раковина разнообразной формы — от дисковидной до линзовидной, от эволютной до совершенно инволютной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Вентральная сторона иногда ограничена продольными бороздками. Преобладающая скульптура — поперечная, но бывает и продольная. Поперечные струйки всегда образуют глубокий вентральный и боковой синусы, а между ними вентро-латеральный, обычно резкий выступ. Всех лопастей восемь по формуле  $(V_1V_1)LU : ID$ . В ходе филогенетического развития ветви вентральной лопасти, наружная боковая и даже умбональная лопасти испытывали различные усложнения, но никогда не становились трехзубчатыми и не достигали стадии полного деления. Внутренние лопасти всегда оставались простыми, узкими, сближенными. Нижний карбон — верхний пермь.

Отличается от надсемейства *Pericerasacea* более развитой лопастной линией и, в частности, более широкой вентральной лопастью с самого начала.

Миллер и Ферниш (1957a) отнесли к этому надсемейству только два семейства — *Dimorphoceratidae* и *Thalassoceratidae*. Мы значительно расширяем объем надсемейства, включая в него ряд более примитивных семейств, связанных родством между собою и с указанными выше группами. Как и в других случаях, многие роды небосновательно помещены авторами в синонимику.

#### СЕМЕЙСТВО NOMISMOCERATIDAE LIBROVITCH, 1957

Раковина тонкодисковидная, от эволютной до инволютной, с умбо различных размеров, но всегда открытым. Вентральная сторона отделена от боковых стенок продольными бороздками. Скульптура вначале поперечная, но в ходе эволюции изменяется в продольную; поперечные струйки образуют глубокий вентральный синус и резкий вентро-латеральный выступ. Лопастная линия примитивная, со слабо дифференцированной вентральной лопастью, изменение которой шло в сторону уменьшения ширины. Нижний и средний карбон (визейский и начало намюрского века).

#### ПОДСЕМЕЙСТВО NOMISMOCERATINAE LIBROVITCH, 1957

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex *Nomismoceratidae* Librovitch, 1957)]

Раковина эволютная, с более или менее широким умбо. Внутренние обороты иногда с четырехугольным завиванием. Скульптура из поперечных струек или даже ребер. Вентральная лопасть от широкой до узкой, с очень низким средним седлом; наружная боковая лопасть в основании округленная (рис. 81, a, b). Нижиний карбон (визейский ярус); Европа, Северная Америка.

1. *Nomismoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites spirorbis* Phillips, 1836).

2. *Entogonites* Kittl, 1904b (*Tetragonites grimmeri* Kittl, 1904) (= *Tetragonites* Kittl, 1904a, non Kossmat, 1895; *Kittliella* Frech, 1906).

ПОДСЕМЕЙСТВО FERGANOCERATINAE RUZHENCEV, SUBFAM. NOV.

Раковина более или менее инволютная, с небольшим умбо. Скульптура из нежных и густых продольных ребрышек и еще более тонких поперечных струек. Вентральная лопасть узкая, с несколько расходящимися вперед сторонами, с низким срединным седлом; наружная боковая лопасть в

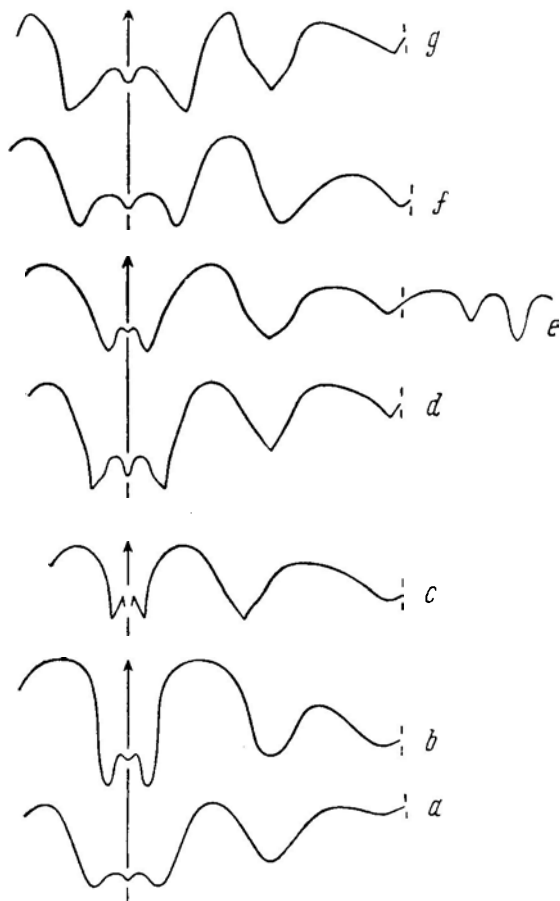


Рис. 81. Лопастные линии некоторых представителей семейств *Nomismoceratidae* (a — c) и *Girtyoceratidae* (d — g):

a — *Nomismoceras spirorbis* (Phill.); визейский ярус (по Филиппу, 1836); b — *Entogonites borealis* Gord.; визейский ярус (по Гордону, 1957); c — *Ferganoceras elegans* Libr.; основание намюрского яруса (ориг.); d — *Girtyoceras meslerianum* (Girty); визейский ярус (ориг.); e — *Eumorphoceras bisulcatum* Girty; намюрский ярус (по Миллеру и Фернису, 1957a); f — *Hudsonoceras proteum* (Brown); намюрский ярус (по Муру, 1946); g — *Bashkirites discoidalis* Libr.; намюрский ярус (по Либровичу, 1957).

основании заостренная (рис. 81, c). Нижний и средний карбон (визейский и намюрский яруса); Евразия.

Отличается от подсемейства *Nomismoceratinae* большей инволютностью, характером скульптуры и другими особенностями.

*Ferganoceras* Librovitch, 1947, nom. nud., 1957 (*F. elegans* Librovitch, 1957).

## СЕМЕЙСТВО GIRTYOCERATIDAE WEDEKIND, 1918

[nom. subst. (pro Adelphoceratidae Wedekind, 1914a, nom. neg.);  
nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Girtyoceratinae Wedekind, 1918)]

Раковина от дисковидной до линзовидной, более или менее инволютная, с нешироким или очень узким умбо. Вентральная сторона часто бывает отделена от боковых стенок продольными бороздками. Скульптура разнообразная — поперечная, продольная или почти исчезающая; иногда развиты умбональные бугорки. Поперечные струйки образуют глубокий вентральный синус и резкий вентро-латеральный выступ. Лопастная линия не очень примитивная, с довольно развитым срединным седлом. Вентральная лопасть от средней до широкой, с расходящимися вперед сторонами. Наружная боковая лопасть колоколовидная, в основании приостренная. Нижний и средний карбон (визейский — башкирский ярусы).

Отличается от семейства Nomismoceratidae, как правило, более инволютной раковиной, заметно более развитой лопастной линией, а также иным направлением изменений вентральной лопасти — в сторону ее расширения.

### ПОДСЕМЕЙСТВО GIRTYOCERATINAE WEDEKIND, 1918

Скульптура только поперечная. Вентральная лопасть не очень широкая (рис. 81, *d, e*). Нижний и средний карбон (визейский и намюрский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

1. *Girtyoceras* Wedekind, 1918 (*Adelphoceras meslerianum* Girty, 1909) (= *Adelphoceras* Girty, 1909, non Barrande, 1874). Подроды: *Girtyoceras* Wedekind, 1918 и *Sulcogirtyoceras* subgen. nov. (*Eumorphoceras burhennei* Brüning, 1923); визейский ярус Германии. Новый подрод отличается от *Girtyoceras* наличием хорошо развитых вентро-латеральных борозд.

2. *Eumorphoceras* Girty, 1909 (*E. bisulcatum* Girty, 1909) (= *Edmooceras* Elias, 1956).

3. *Sagittoceras* Hind, 1918 (*S. acutum* Hind, 1918) (= *Dryochoceras* Morgan, 1924).

### ПОДСЕМЕЙСТВО BASCHKIRITINAE RUZHENCEV, SUBFAM. NOV.

Скульптура в основном продольная, хотя развиты также тонкие поперечные струйки. Вентральная лопасть очень широкая (рис. 81, *f, g*). Средний карбон (намюрский и башкирский ярусы); Евразия.

Отличается от подсемейства Girtyoceratinae характером скульптуры и очень широкой вентральной лопастью.

1. *Hudsonoceras* Moore, 1946 (*Goniatites proteus* Brown, 1841).

2. *Baschkirites* Librovitch, 1947, nom. nud., 1957 (*B. discoidalis* Librovitch, 1957).

## СЕМЕЙСТВО DIMORPHOCERATIDAE HYATT, 1884

(pro Dimorphocerae Hyatt, 1884)

Раковина преимущественно параболоидальная, инволютная, с очень узким и даже закрытым умбо. Скульптура слабая, представленная поперечными струйками или ребрышками, образующими глубокий вентральный синус и вентро-латеральный выступ. Иногда бывают очень тонкие продольные ребрышки. Вентральная лопасть широкая; ее ветви асимметрично разделены на две части по формуле  $(V_1V_1) \rightarrow (V_{1-1}V_{1-2}V_{1-2}V_{1-1})$  и, кроме того, часто приобретают зубцы второго порядка. Наружная боковая лопасть простая или двураздельная, иногда тоже с дополнительными

зубчиками. Первое наружное седло вверху округленное (рис. 82). Нижний и средний карбон (визейский — московский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от всех ранее рассмотренных семейств своеобразной лопастной линией с зазубренными ветвями вентральной лопасти.

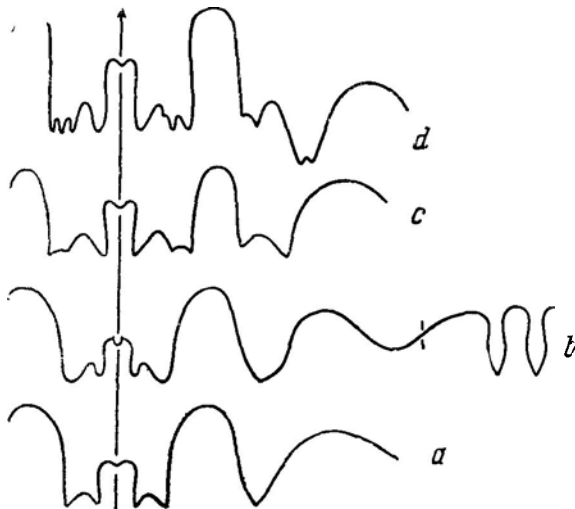


Рис. 82. Лопастные линии некоторых представителей семейства Dimorphoceratidae:

a — *Dimorphoceras gilbertsoni* (Phill.); визейский ярус (по Муру, 1930); b — *Politoceras politum* (Shumard); московский ярус (по Миллеру и Оуэну, 1939); c — *Paradimorphoceras (Paradimorphoceras) looneyi* (Phill.); визейский ярус (по Муру, 1930); d — *P. (Metadimorphoceras) splendidum* (Brown); намюрский ярус (по Муру, 1939).

1. *Dimorphoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites gilbertsoni* Phillips, 1836). ( $V_{1.1}V_{1.2}V_{1.2}V_{1.1}$ )LU : ID.

2. *Trizonoceras* Girty, 1909 (*T. typicale* Girty, 1909).

3. *Politoceras* Librovitch, 1946 (*Goniatites politus* Shumard, 1858). ( $V_{1.1}V_{1.2}V_{1.2}V_{1.1}$ )LU : ID

4. *Paradimorphoceras* Ruzhencev, 1947a (*Goniatites looneyi* Phillips, 1836). Подроды: *Paradimorphoceras* Ruzhencev, 1947a и *Metadimorphoceras* Moore, 1958. ( $V_{1.1}V_{1.2}V_{1.2}V_{1.1}$ ) ( $L_2L_1$ )U : ID.

#### СЕМЕЙСТВО THALASSOCERATIDAE HYATT, 1900

Раковина от эллипсоидальной до параболоидальной, совершенно инволютная, с очень узким или закрытым умбо. Иногда, хотя и редко, развиты вентро-латеральные бороздки. Скульптура слабая, представленная только поперечными струйками или складочками, которые образуют вентральный и боковой синусы, а в промежутке между ними выступ. Ветви вентральной лопасти, наружная боковая и умбональная лопасти зазубренные. В ходе исторического развития зазубренность распространялась от основания лопастей до вершины седел; при этом мелкие зубчики постепенно превращались в большие, хорошо развитые отростки. Нижний карбон — верхняя пермь.

Отличается от других семейств надсемейства Dimorphocerataceae особым типом усложнения лопастной линии путем образования на всех наружных лопастях, включая и умбональную, многочисленных зубцов.

Ветви вентральной лопасти в ходе филогенетического развития сильно разрастались в ширину, а первое боковое седло — в высоту. При этом срединное седло становилось относительно все более низким (рис. 83 *a—e*).

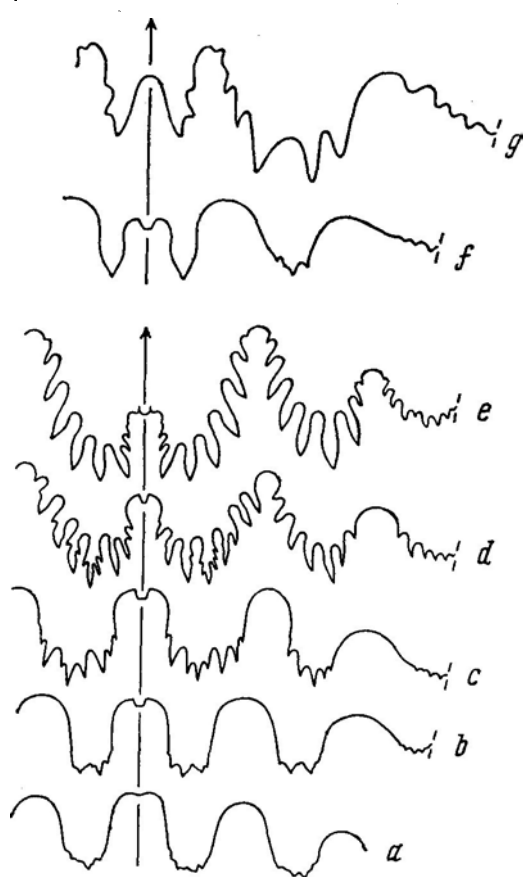


Рис. 83. Лопастные линии некоторых представителей семейства Thalassoceratidae:

- a* — *Eothalassoceras aurorale* Gord.; визейский ярус (по Гордону, 1957); *b* — *E. inexpectans* (M. et O.); жигулевский ярус (по Миллеру и Оуэну, 1937); *c* — *Prothalassoceras bashkiricum* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950); *d* — *Thalassoceras gemmellaroï* Karst.; артинский ярус (по Руженцеву, 1956а); *e* — *Epithalassoceras ruzhencevi* M. et F.; казанский ярус (по Миллеру и Фёрнишу, 1940а); *f* — *Glebooceras mirandum* Ruzh.; жигулевский ярус (по Руженцеву, 1950); *g* — *Yinoceras lenticulare* Chaot; артинский ярус (по Чао, 1954).

*Delepinoceras* также включили в состав рассматриваемого семейства, что совершенно не вяжется с морфологическими данными. По развитию лопастной линии *Delepinoceras* резко отличен от всех представителей рассматриваемого надсемейства, вследствие чего и должен быть выделен в особое семейство, принадлежащее к надсемейству Goniatitaceae.

Нижний карбон — верхняя пермь (визейский — казанский ярусы); Евразия, Австралия, Северная Америка.

1. *Eothalassoceras* Miller et Furnish, 1940a (*Prothalassoceras inexpectans* Miller et Owen, 1937).

2. *Prothalassoceras* Böse, 1917 (*P. welleri* Böse, 1917).

3. *Thalassoceras* Gemmellaro, 1887 (*Th. phillipsi* Gemmellaro, 1887).

4. *Epithalassoceras* Miller et Furnish, 1940a (*E. ruzhencevi* Miller et Furnish, 1940).

5. *Aristoceras* Ruzhencev, 1940в (*A. chkalovi* Ruzhencev, 1940) (= *Uralites* Voinova, 1934, nom. nud., non Tchernow, 1907, nom. nud.).

6. *Aristoceratoides* Ruzhencev, gen. nov. (*Thalassoceras varicosum* Gemmellaro, 1887); верхнепермские отложения Сицилии. Раковина широкая, с вентро-латеральными бороздками, вдоль которых проходит резкий выступ поперечных струек. Лопастная линия более примитивная, чем у р-д. *A. ....*s.

Миллер и Фёрниш (1957а) отнесли роды *Prothalassoceras* и *Aristoceras* к числу синонимов, с чем согласиться никак нельзя. Характерно, что эти авторы признают род *Epithalassoceras*, с трудом отличимый от *Thalassoceras*, и не признают рода *Aristoceras*, резко отличного от всех талассоцератин как по раннему онтогенезу, так и по характеру скульптуры во взрослом состоянии (наличие вентро-латеральных бороздок). Те же авторы своеобразный род

ПОДСЕМЕЙСТВО YINOCERATINAE RUZHENCEV, SUBFAM. NOV.

Ветви вентральной лопасти всегда были узкими. В ходе филогенетического развития они из цельнокрайных превратились в зазубренные и стали относительно более короткими (рис. 83, f, g,). Верхний карбон — нижняя пермь (жигулевский — артинский ярусы); Евразия.

Отличается от подсемейства Thalassoceratidae очень узкой вентральной лопастью.

1. *Gleboceras* Ruzhencev, 1950 (*G. mirandum* Ruzhencev, 1950).
2. *Yinoceras* Chao, 1954 (*Y. lenticulare* Chao, 1954).

СЕМЕЙСТВО GONIOLOBOCERATIDAE SPATH, 1934

Раковина от дисковидной до почти линзовидной, инволютная, с маленьким умбо. Скульптура слабая, представленная тонкими поперечными струйками, а также иногда дополнительными продольными ребрышками.

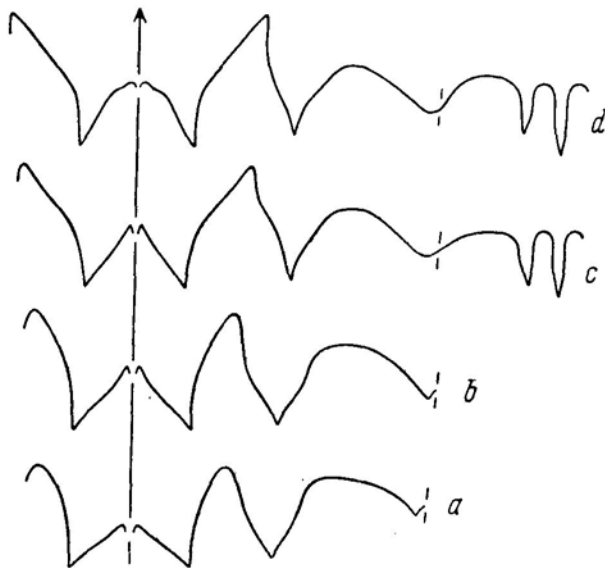


Рис. 84. Лопастные линии некоторых представителей семейства Gonioloboceratidae:

a — *Egonioloboceras (Atratoceras) atratum* (Libr.); визейский ярус; b — *E. (Egonioloboceras) asiaticum* (Libr.); визейский ярус (a, b — по Либровичу, 1940); c — *Gonioloboceras* sp. nov.; низы намюрского яруса (ориг.); d — *G. goniolobum* (Meek); оренбургский ярус (ориг.).

Поперечные струйки образуют вентральный и боковой синусы, а между ними — значительный выступ. У некоторых поздних представителей появляется вентральная бороздка. Вентральная лопасть очень широкая, с расходящимися вперед сторонами, с клиновидными ветвями, ширина которых в ходе эволюции уменьшалась. Срединное седло крышеобразное, приостренное, но на исходе эволюции закругленное. Наружная боковая лопасть с течением времени все более клиновидная. Первое наружное седло изменялось от узкозакругленного до заостренного; своей вершиной оно все более изогнуто в сторону умбо (рис. 84). Нижний, средний и верхний карбон (визейский — оренбургский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.



Отличается от других семейств надсемейства Dimorphocerataceae своеобразной угловатостью и изогнутостью наружных лопастей и седел.

1. *Egonioloboceras* Librovitch, 1957 (*Gonioloboceras asiaticum* Librovitch, 1940). Подроды: *Atratoceras* Librovitch, 1957 и *Egonioloboceras* Librovitch, 1957.

2. *Gonioloboceras* Hyatt, 1900 (*Goniatites goniolobus* Meek, 1877) (= *Milleroceras* Hyatt, 1900; *Gurleyoceras* Miller, 1932a).

3. *Gonioglyphioceras* Plummer et Scott, 1937 (*Gonioloboceras welleri* var. *gracilis* Girty, 1911) (= *Eudissoceras* Miller et Owen, 1937).

4. *Wiedeyoceras* Miller, 1932a (*Eumorphoceras sanctijohannis* Wiedey, 1929). Таксономическое положение этого рода не вполне ясно.

#### СЕМЕЙСТВО BERKHOCERATIDAE LIBROVITCH, 1957

Раковина от дисковидной до линзовидной, с острой или узкозакругленной вентральной стороной, совершенно инволютная, с почти закрытым умбо. Поздние представители имеют вентральную бороздку. Скульптура

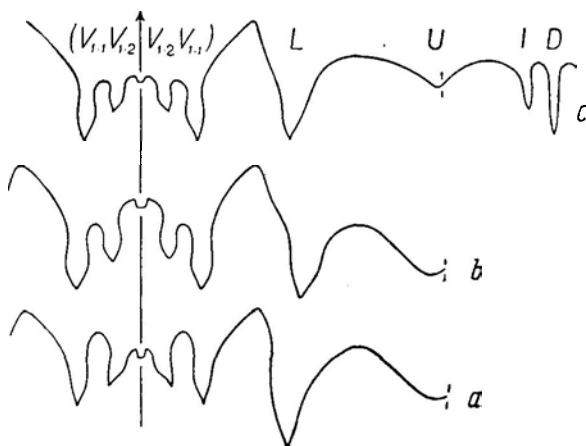


Рис. 85. Лопастные линии некоторых представителей семейства Berkhoceratidae:

a — *Kazakhoceras yanshini* Ruzh.; намурский ярус (по Руженцеву, 1947a); b — *Neodimorphoceras (Pinoceras) daixense* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950); c — *N. (Neodimorphoceras) texanum* (Smith), оренбургский ярус (по Миллеру и Даунсу, 1950).

слабая, представленная тонкими поперечными струйками, а также иногда дополнительными продольными ребрышками. Вентральная лопасть очень широкая, четырехконечная; ее ветви асимметрично и очень глубоко разделены на две сильно обособившиеся части по формуле  $(V_1 V_1) \rightarrow (V_{1.1} V_{1.2} V_{1.2} V_{1.1})$ . Все зубцы вентральной лопасти имеют правильную, устойчивую клиновидную или ланцетовидную форму. Наружная боковая лопасть нерасчлененная, асимметричная, клыкоподобного очертания. Первое наружное седло высокое, вверху приостренное, своей вершиной изогнутое в сторону умбо (рис. 85). Средний и верхний карбон (визейский — оренбургский ярусы); Евразия, Северная Америка.

Отличается от других семейств надсемейства Dimorphocerataceae своеобразной лопастной линией. От семейства Dimorphoceratidae отличается широкой вентральной лопастью, совершенно иным ее очертанием, а также широким угловатым первым наружным седлом.

1. *Kazakhoceras* Ruzhencev, 1947a (*K. yanshini* Ruzhencev, 1947) (= *Berkhoceras* Librovitch, 1938, nom. nud., 1957).

2. *Neodimorphoceras* Schmidt, 1925 (*Dimorphoceras texanum* Smith, 1903) (= *Texites* Smith, 1927). Подроды: *Pinoceras* Ruzhencev, 1947a и *Neodimorphoceras* Schmidt, 1925.

3. *Shuichengoceras* Yin, 1935 (*Sh. yohi* Yin, 1935).

#### СЕМЕЙСТВО ANTHRACOCERATIDAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

Раковина от эллипсоидальной до дисковидной, инволютная, с очень узким или закрытым умбо. Скульптура представлена только поперечными струйками, которые образуют вентральный и боковой синусы, а между ними резкий выступ. Вентральная лопасть — очеть широкая, довольно глубокая, с расходящимися вперед сторонами, со слабо развитым до среднего вентральным седлом. Наружная боковая лопасть неглубокая, в основании округленная или слегка приостренная. Первое наружное седло широкоокругленное (рис. 86).  
 Нижний и средний карбон (визейский — московский ярусы); Евразия, Африка, Северная и Южная Америка.

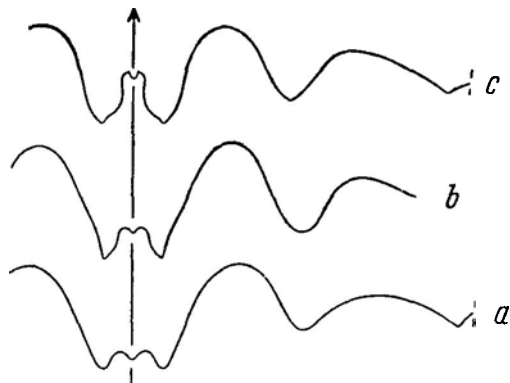


Рис. 86. Лопастные линии некоторых представителей семейства Anthracoceratidae:

a — *Anthracoceras discus* Frech; визейский ярус (по Фреху, 1899); b — *A. glabrum* Bisat; намюрский ярус (по Керри, 1954); c — *Gordonites missouriensis* (M. et O.); московский ярус (по Миллеру и Оуэну, 1939).

Отличается от семейства *Nomismoceratidae* более широкой и инволютной раковиной, от *Girtyoceratidae* — слабо развитой скульптурой, от всех других семейств — гораздо более примитивной лопастной линией.

1. *Anthracoceras* Frech, 1899 [*Nomismoceras* (*Anthracoceras*) *discus* Frech, 1899].

2. *Gordonites* Miller et Furnish, 19586 (*Anthracoceras missouriense* Miller et Owen, 1939); формация Чирок в Северной Америке.

#### НАДСЕМЕЙСТВО GONIATITACEAE HAAN, 1825

[nom. transl. Plummer et Scott, 1937 (ex *Goniatitea* Haan, 1825); nom. correct. Miller et Furnish, 1954 (pro *Goniatitidea* Plummer et Scott, 1937)]

Раковина разнообразной формы — от субсферической до дисковидной, от инволютной до эволютной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Скульптура различная — продольная, поперечная или комбинированная. Струйки роста, как правило, слабо изогнутые, с неглубоким вентральным синусом, или даже прямые. Всех лопастей восемь по формуле  $(V_1V_1)LU : ID$ . В ходе филогенетического развития вентральная лопасть изменялась от узкой, слабо расчлененной, до очеть широкой, сильно расчлененной; ее ветви могли не только расширяться, но и становиться трехзубчатыми. Наружная боковая лопасть изменяла свое очертание от кололовидного до куполовидного и даже трехзубчатого. Ни одна лопасть никогда не достигала стадии полного деления. Внутренние лопасти, как правило, были простыми, более или менее широко расставленными, по

иногда принимали куполовидную и даже трехзубчатую форму. Нижний карбон — нижняя пермь.

Отличается от надсемейства *Pericerasseae* гораздо более развитой лопастной линией и, в частности, более широкой вентральной лопастью, от *Dimorphocerataceae* — отсутствием, за редким исключением, вентролатеральных бороздок, менее резким изгибом поперечных струек (т. е. шпиральной формой устья), принципиально иным типом усложнения лопастной линии. В случае нарушения цельнокрайности лопастей у *Dimorphocerataceae* происходило асимметрично-двойное деление или возникала цератитовая зазубренность, у *Goniatitaceae* появлялась только трехзубчатость.

#### СЕМЕЙСТВО NEOGLYPHIOCERATIDAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

Раковина от субсферической до дисковидной, с небольшим, средним или широким умбо. Скульптура представлена резко выраженными про-

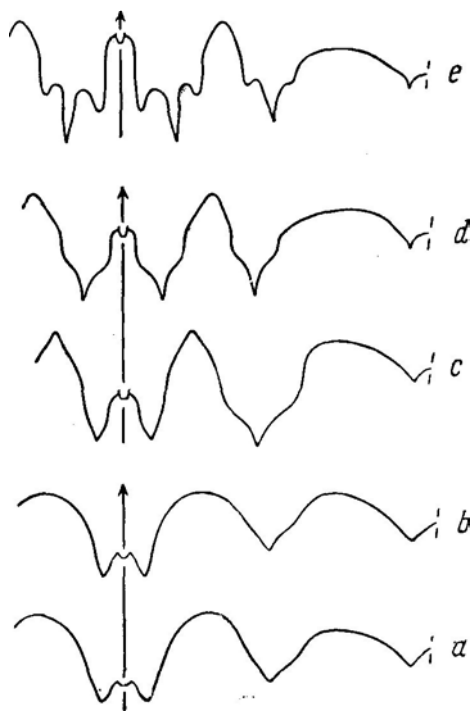


Рис. 87. Лопастные линии некоторых представителей семейств *Neoglyphioceratidae* (a, b), *Goniatitidae* (c, d) и *Delepinoceratidae* (e):

a — *Lyrogoniatites newsomi georgiensis* M. et F.; b — *Neoglyphioceras subcirculare* (Miller); оба вида из визейского яруса (a, b — по Миллеру и Фёрншину, 1940); c — *Goniatites orientalis* Libr.; визейский ярус (по Либровичу, 1940); d — *Platygoniatites molaris* Ruzh.; низы намюрского яруса (по Руженцеву, 1956); e — *Delepinoceras bressoni* Ruzh.; намюрский ярус (по Руженцеву, 1958).

ольшими и более слабыми поперечными ребрышками; обычны глубокие пережимы. Вентральная лопасть средней ширины, с сильно расходящимися сторонами, со слабо еще развитым срединным седлом. Наружная боковая лопасть широкая, с резко сходящимися к низу сторонами. Первое наружное седло широкоокругленное (рис. 87, a, b). Нижний и средний карбон (визейский и намюрский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

1. *Neoglyphioceras* Brüning, 1923 (*Goniatites spiralis* Phillips, 1841) (= *Lusitanoceras* Pereira de Sousa, 1924; *Paragoniatites* Librovitch, 1938a).

2. *Lyrogoniatites* Miller et Furnish, 1940б (*L. newsomi georgiensis* Miller et Furnish, 1940) (= *Entogonoceras* Plummer et Scott, 1937, nom. nud.).

3. *Rhytmoceras* Ruzhencev, 1958 (*Rh. vermiculatum* Ruzhencev, 1958).

#### СЕМЕЙСТВО GONIATITIDAE HAAN, 1825

(pro *Goniatitea* Haan, 1825)  
(= *Glyphioceratidae* Hyatt, 1884)

Раковина от субсферической до дисковидной, инволютная, с маленьким умбо. Скульптура различная — преимущественно продольная, представленная тонкими ребрышками, но иногда поперечная. Струйки роста довольно прямые, со слабыми вентральным и боковым синусами. Вентральная лопасть от средней до очень широкой, с расходящимися вне-

ред сторонами, с остроконечными ветвями. Средишнее седло развито хорошо и достигает от 40 до 70% высоты всей лопасти. Наружная боковая лопасть с небольшими боковыми выступами и отростком. В ходе филогенетического развития ветви вентральной лопасти расширялись, а боковая лопасть становилась более узкой. Первое наружное седло кверху сильно сужалось и даже становилось приостренным. Второе наружное седло сравнительно с первым очень широкое (рис. 87, с, d). Нижний и средний карбон (визейский и намюрский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от семейства *Neoglyphioceratidae* более тонкой скульптурой, гораздо более развитой вентральной лопастью, своеобразной формой наружной боковой лопасти, угловатостью первого наружного седла и рядом других особенностей.

1. *Goniatites* Haan, 1825 (*Conchylolithus Nautilites sphaericus* Martin, 1809) (= *Glyphioceras* Hyatt, 1884; *Sphenoceras* Foord, 1903; *Paraglyphioceras* Brüning, 1923).

2. *Hibernicoceras* Moore et Hodson, 1958 (*H. hibernicum* Moore et Hodson, 1958).

3. *Sudeticeras* Patteisky, 1929 (*Homoceratoides hoeferi* Patteisky, 1929) (= *Glyphioceratoides* Knopp, 1931, nom. nud.).

4. *Platygoniatites* Ruzhencev, 19566 (*P. molaris* Ruzhencev, 1956).

#### СЕМЕЙСТВО DELEPINOCERATIDAE RUZHENCEV, 1957

Раковина толстодисковидная, инволютная, с маленьким умбо. Поверхность раковины покрыта тонкими поперечными струйками, образующими вентральный синус и вентро-латеральный выступ. Ветви вентральной лопасти широкие, трехзубчатые. Наружная боковая лопасть тоже трехзубчатая (рис. 87, e). Средний карбон (намюрский ярус); Европа, Африка.

Отличается от других семейств надсемейства *Goniatitaceae* совершенно особым очертанием лопастной линии.

*Delepinoceras* Miller et Furnish, 1954 (*Dimorphoceras thalassoide* Delepine, 1937).

#### СЕМЕЙСТВО НОМОСЕРАТИДАЕ SPATH, 1934

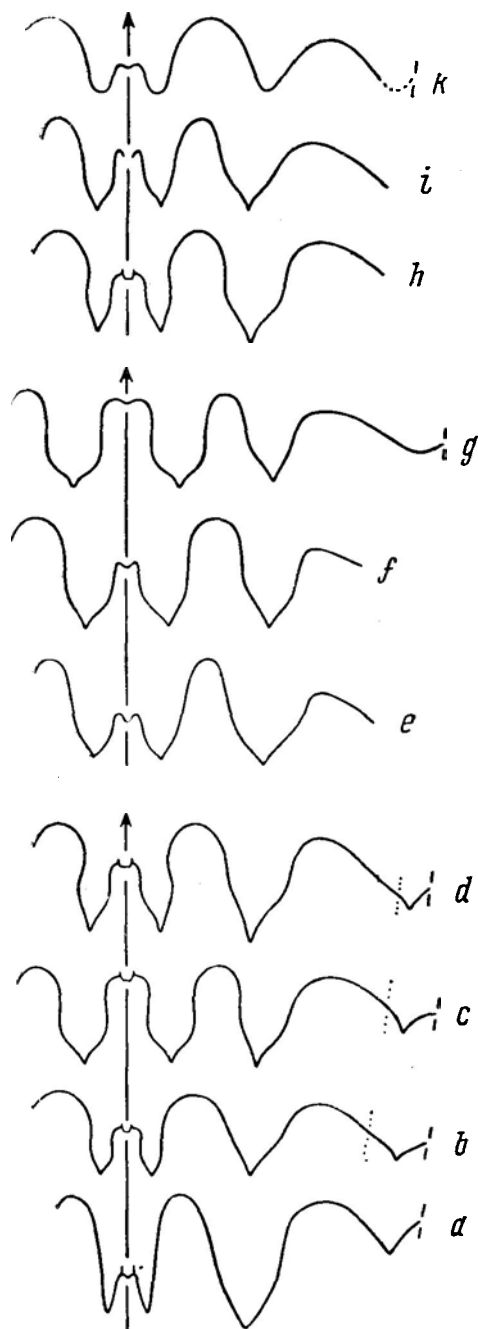
Раковина разнообразной формы — от сферической до дисковидной и даже линзовидной, от более или менее эволютной до совершенно инволютной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Скульптура преимущественно поперечная. Кроме вентральной, все лопасти простые, нерасчлененные. Ветви вентральной лопасти изменялись от узких до очень широких, срединное седло — от низкого до очень высокого. Первое наружное седло всегда было округленным. Средний карбон — нижняя пермь (намюрский — ассельский ярусы).

Отличается от семейства *Neoglyphioceratidae* преобладанием поперечной скульптуры и сильнее развитой вентральной лопастью, от *Goniatitidae* — характером скульптуры и лопастной линии, особенно, округленным первым наружным седлом, от *Delepinoceratidae* — совершенно иным очертанием всех лопастей.

В предварительной статье, посвященной классификации палеозойских аммонидей (Руженцев, 1937), мы называли эту группу в ранге надсемейства. Однако более подробное рассмотрение вопроса, сопровождавшееся одновременным составлением филогенетического очерка, показало, что нет достаточных оснований для такого повышения ранга. В диагнозе трудно указать особенности, которые выводили бы гомоцератид за рамки надсемейства *Goniatitaceae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО CRAVENOCERATI-  
NAE RUZHENCEV, 1957

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Cravenoceratidae Ruzhencev, 1957)]



Раковина от субсферической до эллипсоидальной, в общем среднеинволютная, с большим или среднего размера умбо. Скульптура представлена почти прямыми поперечными ребрышками или стриями. В ходе филогенетического развития вентральная лопасть, так же как и ее ветви, расширялась, а срединное седло становилось более высоким (рис. 88, *a—d*). Средний карбон — нижняя пермь (наюрский — ассельский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

1. *Cravenoceras* Bisat, 1928 (*Homoceras malhamense* Bisat, 1924) (= *Richardsonites* Elias, 1956). Подроды: *Cravenoceras* Bisat, 1928 и *Cravenoceratoides* Hudson, 1941.

2. *Glaphyrites* Ruzhencev, 1957 (*G. modestum* Böse, 1947).

3. *Neoglaphyrites* Ruzhencev, 1938 [*G. (Neoglaphyrites) bashkiricus* Ruzhencev, 1938].

4. *Tympanoceras* Ruzhencev, 1958 (*T. trisulcum* Ruzhencev, 1958).

5. *Syngastrioceras* Librovitch, 1938a (*Gastrioceras orientale* Yin, 1935).

Миллер и Фёрниш (1957a) считают роды *Glaphyrites*, *Neoglaphyrites* и *Syngastrioceras* синонимами *Eoasianites*. Такое мнение, ничем не аргументированное, находится в противоречии с историей развития аммонойд. Подробнее об этом будет сказано после характеристики семейства *Gastrioceratidae*.

Рис. 88. Лопастные линии некоторых представителей семейства Homoceratidae:

*a* — *Cravenoceras arcticum* Libr.; наюрский ярус (по Либровичу, 1938a); *b* — *Glaphyrites rhythmus* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950); *c* — *Neoglaphyrites satrus* (Max.); ассельский ярус (по Руженцеву, 1951a); *d* — *Syngastrioceras orientale* (Yin); башкирский ярус (по Иню, 1935, с переправлением); *e* — *Homoceras striolatum* (Phill.); наюрский ярус; *f* — *Homoceratoides divaricatum* (Hind); башкирский ярус (*e, f* — по Байсегу, 1924); *g* — *Bisatoceras primum* M. et O.; башкирский ярус (по Миллеру и Оуэну, 1937); *h* — *Nuculoceras barnettense* P. et S.; наюрский ярус (по Шламеру и Скотту, 1937); *i* — *Scharlymites barbolanus* (Vern.); башкирский ярус (по Либровичу, 1941); *k* — *Pennoceras scamani* M. et U.; жигулевский ярус (по Миллеру и Англесбею, 1942).

ПОДСЕМЕЙСТВО НОМОСЕРАТИНАЕ SPATH, 1934  
[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Homoceratidae Spath, 1934)]  
(=Bisatoceratinae Miller et Furnish, 1957a)

Раковина от эллипсоидальной до дисковидной и даже у вполне взрослых особей линзовидной, более или менее инволютная, со средних размеров или узким умбо. Скульптура поперечная, представленная ребрышками или струйками, вначале слабо изогнутыми, но затем приобретающими значительный вентральный и более слабый боковой сипусы. У молодых особей умбональный край иногда оттянутый и зазубренный. Вентральная лопасть и ее ветви, с самого начала довольно широкие, в ходе филогенетического развития сильно разрастались в ширину; одновременно срединное седло становилось все более высоким (рис. 88, e—g). Средний и верхний карбон (намюрский — жигулевский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от подсемейства Cravenoceratinae в общем более плоской раковиной, большей изогнутостью поперечных струек, а также более широкими ветвями вентральной лопасти.

1. *Homoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites calyx* Phillips, 1836).
2. *Homoceratoides* Bisat, 1924 (*H. prereticulatum* Bisat, 1924).
3. *Bisatoceras* Miller et Owen, 1937 (*B. primum* Miller et Owen, 1937).
4. *Pseudobisatoceras* Maximova, 1940б (*Bisatoceras secundum* Miller et Moore, 1938).

ПОДСЕМЕЙСТВО НУКУЛОСЕРАТИНАЕ RUZHENCEV, 1957  
[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Nuculoceratidae Ruzhencev, 1957)]

Раковина в основном субсферическая, совершенно инволютная, с очень узким или закрытым умбо. Скульптура из прямых поперечных ребрышек или струек, к которым иногда прибавляются тончайшие продольные ребрышки. Ветви вентральной лопасти узкие; срединное седло в ходе филогенетического развития могло даже укорачиваться (рис. 88, h—k). Средний и верхний карбон (намюрский — жигулевский ярусы); Евразия, Северная Америка.

Отличается от двух других подсемейств более сферической и инволютной раковиной, а также иным направлением развития лопастной линии — в сторону ее упрощения.

1. *Nuculoceras* Bisat, 1924 (*N. nuculum* Bisat, 1924).
2. *Schartymites* Librovitch, 1939б (*Goniatites barbotanus* Verneuil, 1845).
3. *Pennoceras* Miller et Unklesbay, 1942 (*P. seamani* Miller et Unklesbay, 1942).

Миллер и Фёрниш (1957а), выделив подсемейство Bisatoceratinae, отнесли к нему также роды *Schartymites*, *Pennoceras* и *Nuculoceras*, причем первый из них они признали даже синонимом *Bisatoceras*. Такое объединение родов не находит никакого морфологического или другого обоснования. Для рода *Bisatoceras* характерны необычайно широкие ветви вентральной лопасти. У трех названных выше родов ветви вентральной лопасти развиты гораздо слабее, особенно у *Pennoceras* и *Nuculoceras*. С другой стороны, по скульптуре и лопастной линии *Bisatoceras* близок к *Homoceratoides*. Поэтому мы считаем название Bisatoceratinae синонимом и выделяем особое подсемейство Nuculoceratinae.

СЕМЕЙСТВО РЕТИКУЛОСЕРАТИДАЕ LIBROVITCH, 1957

Раковина дисковидная, более или менее инволютная, со средних размеров или узким умбо. Вентральная сторона бывает отделена от боковых стенок продольными бороздками. Скульптура сетчатая, образованная

поперечными струйками и продольными ребрышками; иногда развиты умбональные бугорки. Поперечные струйки образуют вентральный синус и

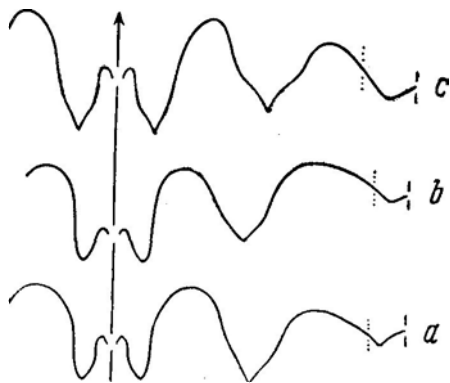


Рис. 89. Лопастные линии некоторых представителей подсемейства Reticuloceratinae:

a — *Reticuloceras reticulatum* (Phill.); намюрский ярус (ориг.);  
 b — *Bilinguites superbilinguis* (Bisat); башкирский ярус (ориг. Либровича);  
 c — *Verneuilites verneuilii* (Janisch.); башкирский ярус (по Либровичу, 1941).

4. *Verneuilites* Librovitch, 1939б (*Glyphioceras diadema* var. *verneuilii* Janischewsky, 1900).

бледный или менее резкий вентро-латеральный выступ. Лопастная линия с довольно высоким срединным седлом. Вентральная лопасть средней ширины, с хорошо развитыми прямыми ветвями (рис. 89). Средний карбон (намюрский и башкирский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от других семейств надсемейства Goniatitaceae сетчатой скульптурой и, кроме того, от Neoglyphioceratinae — более развитой вентральной лопастью, от Goniatitidae и Verneuiloceratinae — совершенно иным очертанием лопастной линии.

1. *Reticuloceras* Bisat, 1924 (*Goniatites reticulatus* Phillips, 1836).

2. *Bilinguites* Librovitch, 1946 (*Reticuloceras superbilingue* Bisat, 1924).

3. *Agastrioceras* Schmidt, 1938 (*Glyphioceras subcrenatum* Schloth. var. *carinata* Frech, 1899).

#### СЕМЕЙСТВО SOMOHOLITIDAE RUZHENCEV, 1938

Раковина от субсферической до бочкообразной, эволютивная или среднеэволютивная, обычно с небольшим умбо. Поверхность раковины покрыта продольными ребрышками и поперечными струйками, из которых первые явно преобладают, особенно у взрослых форм; только у последнего рода продольные ребрышки исчезают. Вентральная лопасть довольно широкая, образованная двумя ветвями ланцетовидной формы; разделяющее их срединное седло достигает половины высоты всей лопасти. Наружная боковая лопасть в ходе филогенетического развития из колоколовидной превратилась в кулоловидную, а затем приобрела трехзубчатую форму; однако боковые ее выступы всегда сохранили округленную форму. Умбональная лопасть воронкообразная, с отростком; ее средняя часть постепенно смещалась к умбональному краю. Дорсальная и внутренняя боковая лопасти изменялись в общем так же, как и наружная боковая, но с некоторым упрощением в по-

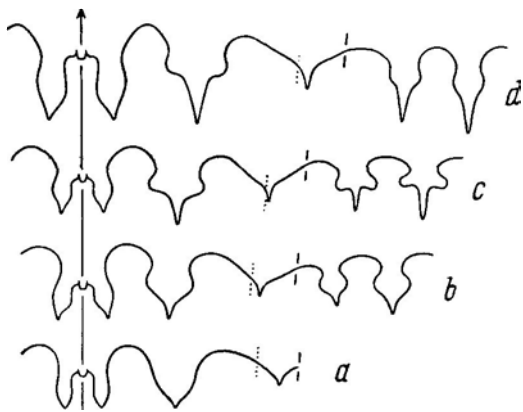


Рис. 90. Лопастные линии некоторых представителей семейства Somoholitidae:

a — *Owenoceras bellilineatum* (M. et O.); московский ярус (по Миллеру и Оуэну, 1939);  
 b — *Somoholites glomeratus* Ruzh.; оренбургский ярус;  
 c — *Preshumardites sakmarae* Ruzh.; сакмарский ярус (b, c — по Руженцеву, 1950);  
 d — *Neoshumardites triceps* Ruzh.; артинский ярус (по Руженцеву, 1956a).

следнего рода. Первое наружное седло сверху округленное (рис. 90). Средний карбон — нижняя пермь (московский — артинский ярусы); Евразия, Северная Америка.

Отличается от всех семейств надсемейства Goniatitaceae сочетанием таких особенностей, как субсферическая форма раковины, продольная скульптура и особый тип усложнения наружной боковой и всех внутренних лопастей, которые стремились к расширению путем образования боковых выступов. Ни в одном из ранее рассмотренных семейств не было таких своеобразных по очертанию внутренних лопастей, как у представителей сомоголитид.

1. *Owenoceras* Miller et Furnish, 19406 (*Neoglyphioceras bellilineatum* Miller et Owen, 1939).

2. *Somoholites* Ruzhencev, 1938 (*Gastrioceras beluense* Haniel, 1915).

3. *Preshumardites* Plummer et Scott, 1937 (*Gastrioceras gaptankense* Miller, 1930).

4. *Neoshumardites* Ruzhencev, 19366 (*N. triceps* Ruzhencev, 1938).

Миллер и Фёрниш (1957a) не признают ни семейства Somoholitidae, ни родов *Somoholites* и *Preshumardites*, которые они считают синонимами рода *Eoasianites*. Это значит, что авторы совершенно не поняли своеобразных особенностей филогенетического развития этой группы. Онтогенетические исследования показывают, что представители семейства Somoholitidae имеют мало общего с родом *Eoasianites*, что и понятно, поскольку они относятся к разным надсемействам. Самое оригинальное в построениях указанных авторов то, что они, отрицая роды *Somoholites* и *Preshumardites*, признают род *Owenoceras*, хотя последний находится в ближайших филогенетических отношениях к двум первым, на что определенно указывают как форма раковины, так и характер скульптуры. Если стоять на позиции авторов, то род *Owenoceras* надо было считать синонимом *Preshumardites*. В действительности же все четыре рода заслуживают признания и все они образуют четко ограниченное семейство с особым типом развития лопастной линии.

#### НАДСЕМЕЙСТВО AGATHICERATACEAE ARTHABER, 1911

[nom. transl. Böhmers, 1936 (ex Agathiceratidae Arthaber, 1911);

nom. correct. Miller et Furnish, 1954 (pro Agathiceratida Böhmers, 1936)]

Раковина от субсферической до параболоидальной, совершенно инволютная, с закрытым умбо. Скульптура, как правило, в виде продольных ребрышек, хотя у некоторых представителей развиты только поперечные струйки. Усложнение лопастной линии шло путем трехчленного деления первичной наружной боковой лопасти по формуле  $L \rightarrow L_2L_1L_2$ ; внутренние лопасти оставались при этом узкими, нерасчлененными. Средний карбон — верхняя пермь.

Отличается от всех ранее описанных надсемейств подотряда Goniatina сложным развитием наружной боковой лопасти, превращением ее в три самостоятельные лопасти, которые после этого оставались нерасчлененными, округленными в основании.

#### СЕМЕЙСТВО AGATHICERATIDAE ARTHABER, 1911

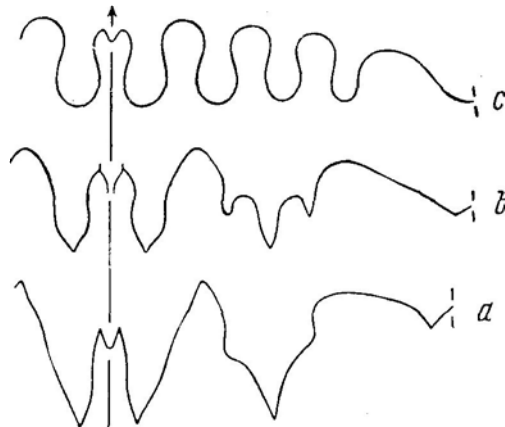
Всех лопастей от 8 до 12, из которых на внутренней стороне всегда только три. Вентральная лопасть подразделена очень высоким срединным седлом; ее ветви в ходе филогенетического развития сильно расширялись и из заостренных превратились в округленные. Наружная боковая лопасть у древних представителей простая, хотя и с боковыми выступами, а у поздних превратилась в три самостоятельные лопасти. Внутренняя боковая и дорсальная лопасти в ходе эволюции почти не изменялись (рис. 27, 91). Средний карбон — верхняя пермь (намюрский — казанский ярусы); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.



1. *Dombarites* Livrovitch, 1947, nom. nud., 1957 (*D. tectus* Livrovitch, 1957). ( $V_1V_1$ )LU : ID.

2. *Proshumardites* Rauser, 1928 (*P. karpinskii* Rauser, 1928). ( $V_1V_1$ )( $L_2L_1L_2$ )U : ID.

3. *Agathiceras* Gemmellaro, 1887 (*A. suessi* Gemmellaro, 1887). Подроды: *Agathiceras* Gemmellaro, 1887 и *Paragathiceras* Ruzhencev, 1950. ( $V_1V_1$ ) $L_2L_1L_2$ U : ID.



4. *Pericleites* Renz, 1910 [*Paralegoceras* (*Pericleites*) *allicum* Renz, 1910].

5. *Gaetanoceras* Ruzhencev, 1938 (*Agathiceras martini* Haniel, 1915). ( $V_1V_1$ ) $L_2L_1L_2$ U : ID.

#### НАДСЕМЕЙСТВО GASTRIOCERATACEAE HYATT, 1884

[nom. transl. Plummer et Scott, 1937 (ex Gastriocerae Hyatt, 1884); nom. correct. Ruzhencev, 1957 (pro Gastrioceratidea Plummer et Scott, 1937)]

рис. 91. Лопастные линии некоторых представителей семейства Agathiceratidae:

a — *Dombarites tectus* Libr.; наморевный ярус (по Либровичу, 1957); b — *Proshumardites heideli* (Leucks); башкирский ярус (ориг.); c — *Agathiceras* (*Agathiceras*) *uralicum* (Карп.); сакмарский ярус (по Руженцеву, 1954a).

Раковина разнообразной формы — змеевидная, трапециoidalная, эллипсоидальная, дисковидная и т. д., от совершенно эволюционной до более или менее инволюционной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Поверхностная скульптура сетчатая, хотя бы только на ранних оборотах, с преобладанием то поперечных, то продольных ребрышек. Поперечные ребрышки и струйки образуют на вентральной стороне в одних филогенетических ветвях синус, в других — выступ. Вдоль умбонального края почти всегда, хотя бы только на ранних оборотах, развиты бугорки или поперечные складочки. Всех лопастей от 8 до 16; исходная формула — ( $V_1V_1$ )LU : ID. Усложнение лопастной линии осуществлялось путем дву- или трехчленного деления первичной умбональной лопасти. Вентральная лопасть подразделена высоким срединным седлом; ее ветви в ходе филогенетического развития могли сильно разрастаться в ширину. Внутренние лопасти всегда были простыми, но широко расставленными. Средний карбон — верхняя пермь.

Отличается от других надсемейств подотряда Goniatitina сочетанием таких особенностей, как сетчатая скульптура, сопровождаемая умбональными бугорками или поперечными складочками, сильное развитие вентральной лопасти, дальнейшее усложнение лопастной линии путем деления умбональной лопасти. Последняя особенность должна быть подчеркнута. Ни в одном из ранее рассмотренных надсемейств не происходило деления первичной умбональной лопасти.

#### СЕМЕЙСТВО GASTRIOCERATIDAE HYATT, 1884

(ex Gastriocerae Hyatt, 1884)

(=Neoicoceratidae Hyatt, 1900; Branneroceratidae Plummer et Scott, 1937)

Раковина от змеевидной до трапециoidalной, более или менее эволюционная, обычно с широким умбо. Поверхностная скульптура сетчатая, хотя бы только на ранних оборотах, с преобладанием поперечных ребрышек

или струек, которые, как правило, образуют вентральный синус. Вдоль умбонального края развиты бугорки или складки. Всех лопастей восемь по формуле  $(V_1V_1)LU : ID$ . Кроме вентральной, все лопасти простые, неразветвленные. Вентральная лопасть умеренно широкая, с узкими ланцетовидными ветвями, с высоким срединным седлом (рис. 92). Средний карбон — нижняя пермь (башкирский — ассельский ярусы); Евразия, Африка, Северная Америка.

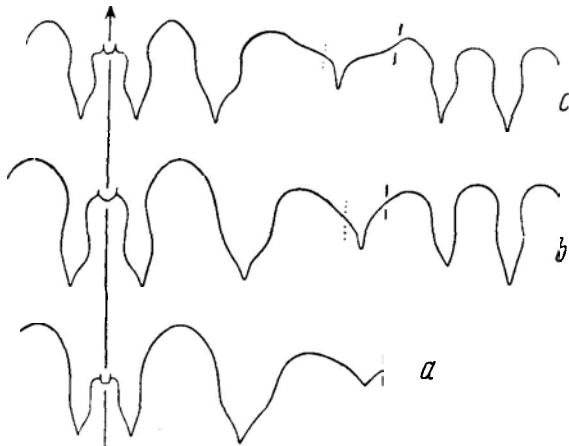


Рис. 92. Лопастные линии некоторых представителей семейства Gastrioceratidae:

a — *Gastrioceras listeri* (Mart.); башкирский ярус (по Либровичу, 1939a); b — *Branneroceras branneri* (Smith); башкирский ярус (по Миллеру и Муру, 1938); c — *Eoasianites hartmannae* Ruzh.; ассельский ярус (по Руженцеву, 1951a).

1. *Gastrioceras* Hyatt, 1884 [*Conchylolithus Nautilithes Ammonites (Listeri)* Martin, 1809].
2. *Branneroceras* Plummer et Scott, 1937 (*Gastrioceras branneri* Smith, 1896) (= *Tschungkuoceras* Gerth, 1950).
3. *Donetzoceras* Librovitch, 1946 (*Gastrioceras donetzense* Librovitch, 1939).
4. *Eoasianites* Ruzhencev, 1933 (*E. subhanieli* Ruzhencev, 1933) (= *Pro-metalegoceras* Ruzhencev, 1936a; *Trochilioceras* Plummer et Scott, 1937; *Pronoceras* Plummer, 1950, nom. nud.).

Миллер и Фёрниш (1957a) принимают для этого семейства название *Neiococeratidae*, с чем мы не можем согласиться, потому что считаем род *Neiococeras* Hyatt, 1900 нераспознаваемым (инвалидным). Дело в том, что тип этого рода, *Goniatites elkhornensis* Miller et Gurley, представляет ядро очень плохой сохранности, которое не позволяет исследовать все особенности лопастной линии; в частности, не известно очертания вентральной лопасти. Насколько неясна характеристика этого рода, видно из следующего. Дж. Смит (1903) высказал мнение, что это вовсе не аммонит, а наутилоид. Пламмер и Скотт (1937), переопределившие *N. elkhornense*, ставили этот род в один ряд с *Trochilioceras*; последнее название является синонимом *Eoasianites*. Миллер и Фёрниш (1957) считают *Neiococeras* синонимом *Gastrioceras*, хотя для этого тоже нет никаких оснований. Учитывая полную неясность признаков и таксономического положения рассматриваемого «рода», следует отказаться от названия *Neiococeratidae*, тем более что еще раньше Хайэтт (1884) применил для рассматриваемой группы другой термин.

Миллер и Фёрниш включили в состав семейства *Neiococeratidae*, полностью или частично, представителей восьми семейств: *Homoceratidae*, *Somoholitidae*, *Gastrioceratidae*, *Pseudoparalegoceratidae*, *Eupleuroceratidae*, *Paragastrioceratidae*, *Eothinitidae* и *Shumarditidae*. Мы не станем разбирать все возникающие отсюда вопросы, потому

что для этого понадобилось бы много места. Ограничимся общим выводом: такая искусственная группировка родов не способствует построению филогенетической системы палеозойских амmonoидей.

#### СЕМЕЙСТВО PSEUDOPARALEGOCERATIDAE LIBROVITSH, 1957

Раковина вытянуто-эллипсоидальная, более или менее эволютная, с довольно широким умбо. Скульптура тонкая, сетчатая; умбональных

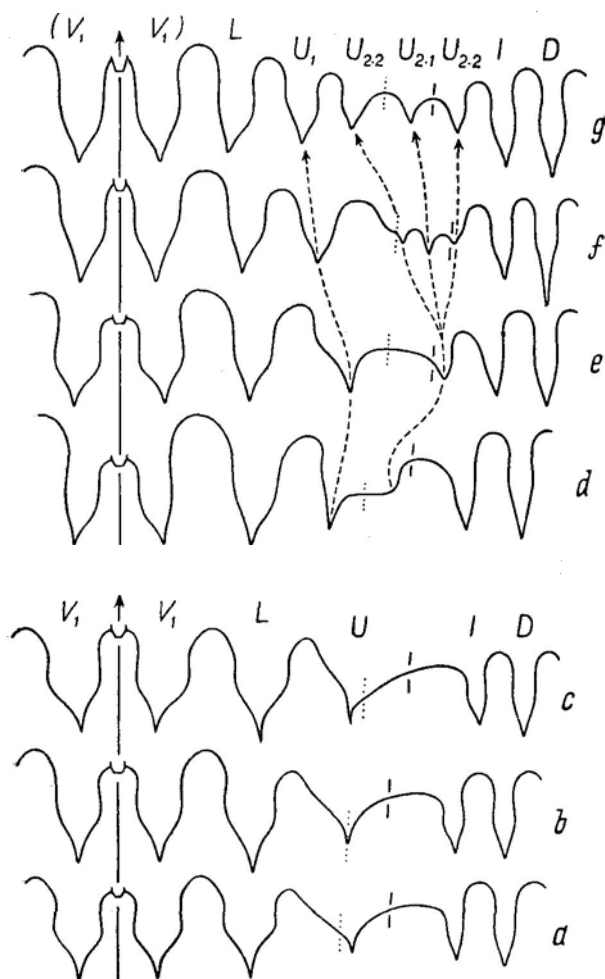


Рис. 93. Лопастные линии некоторых представителей семейств Pseudoparalegoceratidae (a — c) и Schistoceratidae (d — g):

a — *Phanerocheras compressum* (Hyatt) (по Руженцеву, 19516);  
 b — *Eoparalegoceras clariondi* Delép. (по Делепину, 1939); c —  
*Pseudoparalegoceras tzvetaevae* Ruzh. (по Руженцеву, 19516);  
 d — *Diaboloceras varicosatum* M. et F.; e — *Paralegoceras iowense*  
 (M. et W.) (d, e — по Миллеру и Фернису, 1940в); a — e —  
 башкирский ярус; f — *Eoschistoceras turkestanicum* Ruzh.; москов-  
 ский ярус (по Руженцеву, 19526); g — *Schistoceras uralense* Ruzh.;  
 оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950, с добавлением).

бугорков не бывает. Всех лопастей восемь по формуле  $(V_1V_1)LU : ID$ . Кроме ventральной, все лопасти простые, нерасчлененные. Ventральная лопасть и особенно ее ветви широкие; срединное седло очень высокое.

В ходе филогенетического развития умбональная лопасть смещалась с умбональной стенки на боковую сторону (рис. 93, *a—c*). Средний карбон (башкирский и московский ярусы); Евразия, Африка, Северная и Южная Америка.

Отличается от семейства *Gastrioceratidae* эллипсоидальной формой раковины, слабым развитием скульптуры, широкой вентральной лопастью, смещением умбональной лопасти.

1. *Phanerocheras* Plummer et Scott, 1937 (*Gastrioceras compressum* Hyatt, 1894).

2. *Eoparalegoceras* Delépine, 1939 (*E. clariondi* Delépine, 1939).

3. *Pseudoparalegoceras* Miller, 1934 (*Gastrioceras russiense* Tzwetaev, 1888) (= *Strawnoceras* Plummer et Scott in Plummer et Hornberger, 1935, nom. nud.).

#### СЕМЕЙСТВО SCHISTOCERATIDAE SCHMIDT, 1929

(= *Bendoceratidae* Plummer et Scott, 1937)

Раковина от дисковидной до эллипсоидальной, у древних форм с треугольным завиванием ранних оборотов, от среднеинволютной до инволютной, с умеренно широким до узкого умбо. Скульптура сетчатая, резкая или слабая; поперечные струйки образуют вентральный синус. Вдоль умбонального края юных оборотов развиты бугорки, исчезающие у последних представителей. Всех лопастей от 8 до 14; исходная формула —  $(V_1V_1)LU : ID$ . Усложнение лопастной линии шло путем двучленного и повторного трехчленного деления умбональной лопасти по формуле:

$$U \rightarrow U_1U_2 \rightarrow U_1U_{2.2}U_{2.1}U_{2.2}.$$

Вентральная лопасть и особенно ее ветви широкие, разделяющее их седло очень высокое (рис. 93, *d—g*). Средний и верхний карбон (башкирский — оренбургский ярусы); Евразия, Северная Америка.

Отличается от семейств *Gastrioceratidae* и *Pseudoparalegoceratidae* треугольным завиванием ранних оборотов и своеобразным развитием умбональной лопасти.

1. *Trigonogastrioceras* Librovitch, 1947, nom. nud., 1957 (*T. uralicum* Librovitch, 1957).

2. *Diabloceras* Miller et Furnish, 1940в (*D. varicostatum* Miller et Furnish, 1940).  $(V_1V_1)L(U_1U_2) : ID$ .

3. *Paralegoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites iowensis* Meek et Worthen, 1860) (= *Bendoceras* Plummer et Scott, 1937).  $(V_1V_1)LU_1 : U_2ID$ .

4. *Eoschistoceras* Ruzhencev, 1952б (*E. turkestanicum* Ruzhencev, 1952).  $(V_1V_1)LU_1(U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2})ID$ .

5. *Paraschistoceras* Plummer et Scott, 1937 (*Ammonites hildrethi* Morton, 1836).  $(V_1V_1)LU_1U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2}ID$ .

6. *Schistoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites missouriensis* Miller et Faber, 1892) (= *Metaschistoceras* Plummer et Scott, 1937).

$(V_1V_1)LU_1U_{2.2}U_{2.1} : U_{2.2}ID$ .

Миллер и Ферниш (1957а) считают род *Eoschistoceras* синонимом *Pintoceras*. Мы не можем согласиться с этим, так как относим *Pintoceras* к числу нераспознаваемых родов. Пламмер и Скотт (1937) описали типичный вид этого рода, *P. postvenatum* P. et S., на основании единственного обломка такой плохой сохранности, который не позволял измерить основные элементы раковины; даже фотографии этого обломка они не дали. Зарисовать лопастную линию авторы тоже не могли, а ссылаются на изображение юной стадии другого рода и вида — *Paraschistoceras reticulatum* (Miller). В диагнозе *P. postvenatum* об этом признаке сказано: «Внешняя лопастная

линии типично паралегоцерасовая и состоит из подразделенной вентральной лопасти, а также двух боковых лопастей и двух боковых седел на каждой стороне» (1937, стр. 246). Это все; о характере умбональной лопасти авторы ничего не говорят ни в родовой, ни в видовой характеристике. Следовательно, они не видели и не учитывали того признака, который является основным для *Eoschistoceras*, — особого развития умбональной лопасти. При выделении рода *Pintoceras* Пламмер и Скотт руководствовались совершенно иной идеей. Роды *Pseudoparalegoceras*, *Paralegoceras* и *Schistoceras* они относили к семейству Schistoceratidae, а роды *Gastrioceras*, *Pintoceras* и *Paraschistoceras* — к семейству Gastrioceratidae. В их представлении, которое в дальнейшем не подтвердилось, *Pintoceras* был аналогом *Paralegoceras*, но в другом семействе. Миллер и Фёрниш не переизучали голотицу *Pintoceras postvenatum*, а взяли другой экземпляр, происходящий из другого района, отнесли его к этому «виду» и назвали гомеотипом, а затем признали род *Eoschistoceras* синонимом *Pintoceras*. Процедура явно неправомерная. Она была бы правомочной лишь в том случае, если бы по настоящему голотицу *P. postvenatum* можно было доказать, что *Pintoceras* и *Eoschistoceras* — одно и то же, но доказать это невозможно. Отсюда видно, что нет никаких оснований считать *Eoschistoceras* синонимом *Pintoceras*. Так как по первоначальному описанию и сохранности первичного экземпляра совершенно невозможно решить вопрос о видовых особенностях *P. postvenatum*, то последний род приходится рассматривать навсегда как нераспознаваемый (инвалидный).

#### СЕМЕЙСТВО EUPLEUROCERATIDAE RUZHENCEV, 1957

Раковина от змеевидной до дисковидной, иногда с несколько килеватой вентральной стороной, эволютная, с широким умбо. По бокам развиты резкие поперечные ребра, доходящие до вентро-латерального края, и слабые продольные струйки. Всех лопастей восемь по формуле

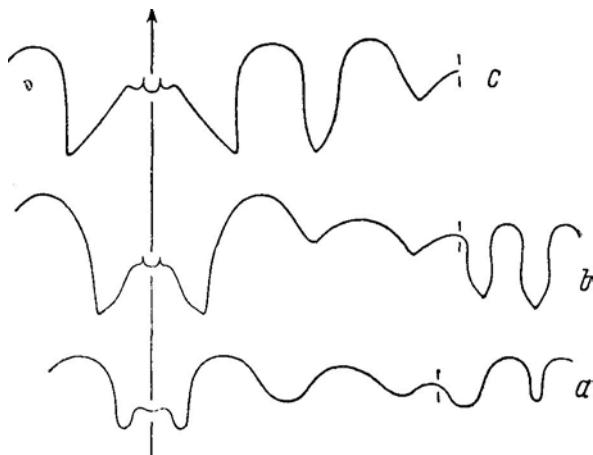


Рис. 94. Лопастные линии некоторых представителей семейства Eupleuroceratidae:

a — *Eupleuroceras bellulum* M. et S.; жигулевский ярус (по Миллеру и Клайн, 1934); b — *Anatsabites multiratus* (P. et S.); казанский ярус (по Миллеру и Фёрнишу, 1940a); c — *Alsabites weberi* Han.; артинский ярус (по Ганцэлю, 1915).

( $V_1V_1$ )LU:ID. Кроме вентральной, все лопасти простые, нерасчлененные. В ходе филогенетического развития ветви вентральной лопасти из округленных превратились в клиновидные (рис. 94). Верхний карбон — верхняя пермь (жигулевский — казанский ярусы); Азия, Северная Америка.

Отличается от других семейств надсемейства Gastriocerataceae развитием резких боковых ребер. Объединяет морфологически мало сходные роды и требует дальнейшего таксономического изучения.

1. *Eupleuroceras* Miller et Cline, 1934 (*E. bellulum* Miller et Cline, 1934).
2. *Anatsabites* Ruzhencev, 1957 (*Paraceltites multiliratus* Plummer et Scott, 1937).
3. *Atsabites* Haniel, 1915 (*A. weberi* Haniel, 1915).

#### СЕМЕЙСТВО PARAGASTRIOCERATIDAE RUZHENCEV, 1951a

Раковина от змеевидной до трапециoidalной и дисковидной, от совершенно эволютной до инволютной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Скульптура сетчатая или продольно-ребристая; поперечные стружки образуют на вентральной стороне у ранних форм выступ вперед, у поздних — синус. Нередко развиты умбональные бугор и ил склад и. Всех лопастей в семь по формуле  $(V_1V_1)LU : ID$ . Кроме вентральной, все лопасти простые, нерасчлененные. Ветви вентральной лопасти от узких до очень широких, различной формы, обычно с отростком в основании. Умбональная лопасть более или менее широкая, воронкообразная (рис. 95). Нижняя и верхняя пермь (ассельский — татарский ярусы); Евразия, Австралия, Северная Америка.

Отличается от других семейств надсемейства *Gastriocerataceae* преобладанием продольной скульптуры и общим направлением развития.

1. *Paragastrioceras* Tchernow, 1907 (*Goniatites jossae* Verneuil, 1845) (= *Girtyites* Wedekind, 1918).

2. *Uraloceras* Ruzhencev, 1936b (*Gastrioceras suessi* Karpinsky, 1889).

... e. d. gas. ioc. ra. Spath, 1930 (*Goniatites abichianus* Möller, 1879).

4. *Altudoceras* Ruzhencev, 1940г (*Gastrioceras altudense* Böse, 1917).

5. *Synuraloceras* Ruzhencev, 1952a (*S. carinatum* Ruzhencev, 1952).

6. *Strigogoniatites* Spath, 1934 (*Glyphioceras angulatum* Haniel, 1915) (= *Grabauites* Sun, 1939).

Миллер и Фёрнин (1957a) поместили роды *Uraloceras* и *Altudoceras* в синонимику *Pseudogastrioceras*. Такое решение вопроса ни на чём не основано. *Pseudogastrioceras* отличается как формой раковины, так и очертанием лопастной линии. Особенно обращает на себя внимание тот факт, что у *Pseudogastrioceras*, в отличие от других родов этого семейства, вентральная лопасть имеет сильно расходящиеся вперед стороны и невысокое срединное седло. Роды *Uraloceras* и *Altudoceras* тоже резко различны между собой; достаточно указать, что поперечные стружки и пережимы у первого образуют вентральный выступ, а у второго — синус. В действительности *Uraloceras* близок к роду *Paragastrioceras*.

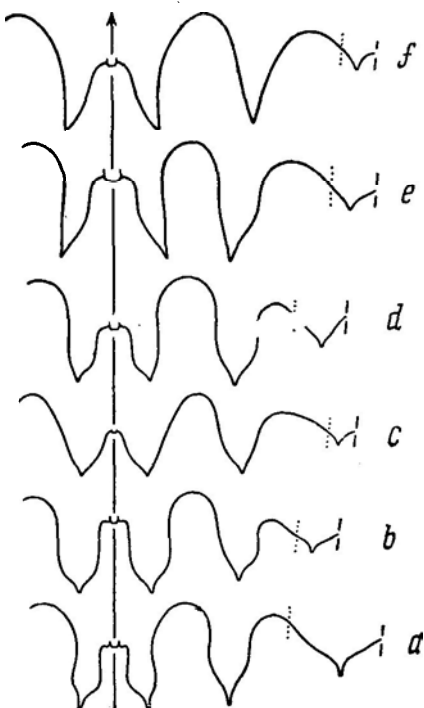


Рис. 95. Лопастные линии некоторых представителей семейства *Paragastrioceratidae*:

a — *Paragastrioceras jossae* (Vern.); артинский ярус; b — *Uraloceras suessi* (Карп.); артинский ярус; (a, b — по Руженцеву, 1956a); c — *Pseudogastrioceras abichianum* (Möll.); татарский ярус (ориг.); d — *Altudoceras altudense* (Böse); казанский ярус (по Миллеру и Фёрнису, 1940a); e — *Synuraloceras carinatum* Ruzh.; сакмарский ярус (по Руженцеву, 1952a); f — *Strigogoniatites angulatus* (Han.); казанский ярус (по Ганиаю, 1915).

Раковина от эллипсоидальной до бочкообразной, от среднеинволютной до эволютной, с более или менее широким умбо. Скульптура на ранних оборотах сетчатая, с умбональными складочками, во взрослом состоянии представлена обычно только поперечными струйками, проходящими почти прямолинейно. Всех лопастей от 8 до 16. Усложнение лопастной линии происходило путем двукратного трехчленного деления умбональной лопасти по формуле

$$U \rightarrow U_2U_1U_3 \rightarrow U_2U_{1-2}U_{1-1}U_{1-2}U_3.$$

Ветви вентральной лопасти, как правило, узкие (рис. 96). Нижняя перль (ассельский — артинский ярусы); Евразия, Австралия, Северная Америка.

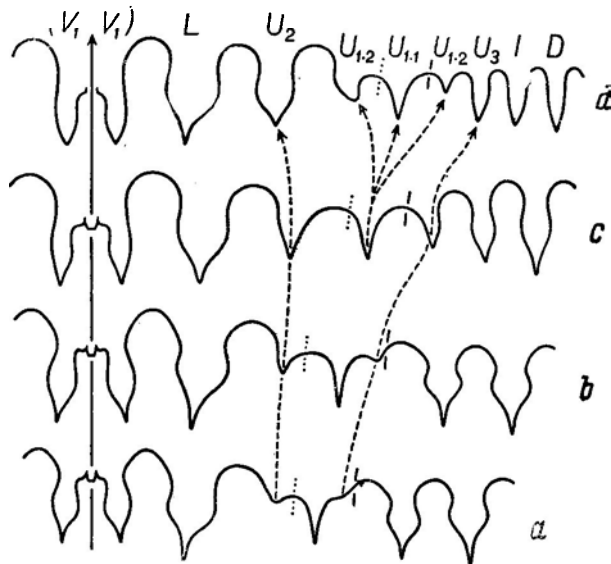


Рис. 96. Лопастные линии некоторых представителей семейства Metalegoceratidae:

a — *Juresanites primitivus* Max.; ассельский ярус; b — *J. kazakhstanicum* Ruzh.; самарский ярус (a, b — по Руженцеву, 1952a); c — *Metalegoceras evolutum* (Han.); артинский ярус (по Руженцеву, 1956a); d — *Pseudoschistoceras simile* Teich.; нижняя перль, вероятно, артинский ярус (по Тейхерту, 1944).

Отличается от других семейств подсемейства Gastriocerataceae рядом особенностей, но главным образом особым типом усложнения лопастной линии.

1. *Juresanites* Maximova, 1940a (*J. primitivus* Maximova, 1940).  $(V_1V_1)L(U_2U_1U_3) : ID.$

2. *Metalegoceras* Schindewolf, 1931 (*Paralegoceras sundaicum* form. *evoluta* Haniel, 1915) (= *Epilegoceras* Tchernow, 1907, nom. nud.; *Asianites* Ruzhencev, 1933; *Dodecalegoceras* Voinova, 1934; *Bransonoceras* Miller et Parizek, 1948).  $(V_1V_1)LU_2U_1 : U_3ID.$

3. *Spirolegoceras* Miller, Furnish et Clark, 1957 (*S. fischeri* Miller, Furnish et Clark, 1957).

4. *Pseudoschistoceras* Teichert, 1944 (*P. simile* Teichert, 1944).  $(V_1V_1)LU_2U_{1-2}U_{1-1} : U_{1-2}U_3ID.$

СЕМЕЙСТВО EOTHINITIDAE RUZHENCEV, 1956a

Раковина змеевидная или дисковидная, от эволютной до среднеинволютной, с более или менее широким умбо. Скульптура на ранних оборотах сетчатая, с умбональными складочками, у вполне взрослых форм представлена выгнутыми поперечными ребрами, образующими глубокий вентральный синус. Всех лопастей от 8 до 12. Усложнение лопастной линии происходило путем трехчленного деления умбональной лопасти по формуле  $U \rightarrow U_2U_1U_2$ . Ветви вентральной лопасти от узких до широких (рис. 97). Нижняя и верхняя пермь (артинский и казанский ярусы); Евразия, Северная Америка.



Рис. 97. Лопастная линия *Eothinites kargalensis* Ruzh.; артинский ярус (по Руженцеву, 1956a).

Отличается от других семейств надсемейства *Gastriocerataceae* очень резкими поперечными ребрами и своеобразным развитием умбональной лопасти.

1. *Epiglyphioceras* Spath, 1930 (*Glyphiceras meneghinii* Gemmellaro, 1887).
2. *Eothinites* Ruzhencev, 1933 (*E. kargalensis* Ruzhencev, 1933) (= *Uralites* Tchernow, 1907, nom. nud., non Voinova, 1934, nom. nud.; *Rhiphaeites* Ruzhencev, 1933). ( $V_1V_1$ ) $LU_2U_1$ :  $U_2ID$ .

НАДСЕМЕЙСТВО WELLERITACEAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

[nom. correct. Ruzhencev, 1957 (ex *Welleritidea* Plummer et Scott, 1937)]

Раковина тонкодисковидная, от среднеинволютной до инволютной, с менее широким умбо. Скульптура сетчатая, с преобладанием поперечных ребрышек или струек, которые образуют вентральный синус и значительный вентро-латеральный выступ. Всех лопастей от 10 до 22. Усложнение лопастной линии происходило путем возникновения второй наружной боковой лопасти и дополнительных умбональных лопастей. Средний карбон.

Отличается от всех других надсемейств подотряда *Goniatitina* особым типом усложнения лопастной линии, которое происходило путем возникновения дополнительных наружной боковой и умбональных лопастей.

СЕМЕЙСТВО WELLERITIDAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

Вентральная лопасть сравнительно небольшая, с узкими ветвями, с высоким срединным седлом. Первичная наружная боковая лопасть, наоборот, очень крупная и глубокая. В ходе филогенетического развития из вершины первого наружного седла, ближе к вентральной лопасти, возникла вторая наружная боковая лопасть по формуле

$$(V_1V_1)LU \rightarrow (V_1V_1)L^1LU...$$

Умбональных лопастей от двух до шести (с каждой стороны раковины), из которых часть переходит на внутреннюю сторону (рис. 98). Средний



карбон (башкирский и московский ярусы); Европа, Африка, Северная Америка.

1. *Winslowceras* Miller et Downs, 1948. (*W. henbesti* Miller et Downs, 1948).



Рис. 98. Лопастные линии двух представителей семейства Welleritidae:

a — *Winslowceras henbesti* M. et D.; башкирский ярус (по Миллеру и Даунсу, 1948); b — *Wellerites russiensis* Ruzh.; московский ярус (по Руженцеву, 1952г).

2. *Eowellerites* Ruzhencev, 1957 (*Bendoceras moorei* Plummer et Scott, 1937) (= *Bendites* Miller et Furnish, 1958).

3. *Wellerites* Plummer et Scott, 1937 (*W. mohri* Plummer et Scott, 1937) (= *Walkerites* Smith, 1938).

#### НАДСЕМЕЙСТВО SHUMARDITACEAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

[nom. transl. Basse, 1952 (ex Shumarditidae Plummer et Scott, 1937)]

Раковина от субсферической до эллипсоидальной, более или менее инволютная, с узким умбо. Скульптура представлена только поперечными струйками, которые у ранних родов проходят почти прямолинейно, а у поздних — образуют небольшой вентральный синус. Лопастная линия достигает большой сложности; исходная формула —

$$(V_1V_1) (L_2L_1L_2) U : (I_2I_1I_2) (D_2D_1D_2).$$

В ходе филогенетического развития из первичной наружной боковой лопасти развились сначала три, а затем, путем двучленного деления третьей, четыре лопасти по формуле:  $L \rightarrow L_2L_1L_2 \rightarrow L_2L_1L_{2.1}L_{2.1}$ ; все они стали многолепестными. Развитие внутренней боковой лопасти такое же. Умбональная лопасть тоже испытала, хотя и не сразу, трехчленное деление по формуле:  $U \rightarrow U_2U_1 : U_2$ . Средний карбон — нижняя пермь.

Отличается от ранее рассмотренных надсемейств подотряда *Goniatitina* своеобразным развитием лопастной линии, ведущим к резкому ее усложнению.

#### СЕМЕЙСТВО SHUMARDITIDAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

(—Perrinitidae Miller et Furnish, 1940a)

Ветви вентральной лопасти от простых и двузубчатых до многолепестных, сильно расширявшиеся в филогенезе. Наружных боковых лопастей от одной широко трехраздельной до четырех многолепестных. Ветви вентральной и все наружные боковые лопасти, сильно усложняясь в филогенезе, приобрели в целом (с обобщением вторичных элементов) клиновидную форму. Всех лопастей от 8 до 26 (рис. 5, 6, 25). Средних

карбон — нижняя пермь (московский — артинский ярусы); Евразия, Северная Америка.

1. *Aktubites* Ruzhencev, 1955б (*A. trifidus* Ruzhencev, 1955). Подроды: *Aktubites* Ruzhencev, 1955б и *Postaktubites* Ruzhencev, 1955б.

$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)U : (I_2I_1I_2)(D_2D_1D_2)$ .

2. *Shumardites* Smith, 1903 (*Sh. simondsi* Smith, 1903).

$(V_1V_1)L_2L_1L_2U : (I_2I_1I_2)(D_2D_1D_2)$ .

3. *Properrinites* Elias, 1938 (*P. plummeri* Elias, 1938).

$(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.2})U_2U_1 : U_2(I_{2.2}I_{2.1})I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

4. *Metaperrinites* Ruzhencev, 1950 (*Properrinites cummingsi vicinus* Miller et Furnish, 1940).  $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.2}U_2U_1U^1 : U_2I_{2.2}I_{2.1}I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

5. *Perrinites* Böse, 1917 (*Waagenoceras hilli* Smith, 1903 = *P. vidriensis* Böse, 1917) (= *Paraperrinites* Toumansky, 1939).

$(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.2}U_2U_1U^1 : U_2I_{2.2}I_{2.1}I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

6. *Parashumardites* Ruzhencev, 1939a (*Shumardites senex* Miller et Cline, 1934) (= *Subshumardites* Schindewolf, 1939б).

$(V_1V_1)(L_2L_1L_2)U_2U_1 : U_2(I_2I_1I_2)(D_2D_1D_2)$ .

Миллер и Фёрниш (1957а) придерживаются совершенно иных представлений в отношении содержания и объема рассмотренного семейства. Род *Aktubites* они не признают, рассматривая первый подрод синонимом *Neoshumardites* (из другого надсемейства!), а второй — синонимом *Shumardites*. Род *Parashumardites* они считают синонимом *Subshumardites*, хотя в предшествовавших работах придерживались обратной точки зрения. Эти роды были выделены в СССР и в Германии в 1939 г.; авторам следовало бы указать, какие данные заставили их изменить свой взгляд на приоритет. К семейству *Shumarditidae* они отнесли роды *Vidrioceras* и *Pericleites*, которые явно не имеют никакого отношения к *Shumardites* и принадлежат к другим семействам и надсемействам, соответственно *Cyclolobaceae* и *Agathicerataceae*. Род *Metaperrinites* Миллер и Фёрниш не признают, а *Properrinites* и *Perrinites* относят к особому семейству *Perrinitidae*, хотя для выделения последнего нет никаких оснований. Характерно, что древнейший род этого «семейства» — *Properrinites* — авторы сами определяют как переходный и промежуточный между *Shumardites* и *Perrinites* (1957а, стр. 52). Как же после этого выделять особое семейство?

#### НАДСЕМЕЙСТВО MARATHONITACEAE RUZHENCEV, 1938

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Marathonitinae Ruzhencev, 1938)]

Раковина от эллипсоидальной до дисковидной, совершенно инволютная, с очень узким умбо. Скульптура представлена только поперечными струйками, которые проходят почти прямолинейно, с небольшим уклоном назад на вентральной стороне. Лопастная линия достигает значительной сложности; исходная формула —

$(V_1V_1)L_2L_1L_2U_2U_1 : U_2I_2I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

В ходе филогенетического развития из первичных наружной боковой, умбональной и внутренней боковой лопастей путем трехчленного деления возникло по три самостоятельных лопасти. Дальнейшее усложнение шло, как правило, не путем образования новых элементов, а за счет расчленения тех же лопастей. Верхний карбон — верхняя пермь.

Отличается от других надсемейств подотряда *Goniatitina* особым типом развития лопастной линии. По сравнению с *Shumarditaceae* раковина более инволютная, степень усложнения лопастной линии меньшая, характер расчленения отдельных лопастей иной.

#### СЕМЕЙСТВО MARATHONITIDAE RUZHENCEV, 1938

[nom. transl. Ruzhencev, 1940a (ex Marathonitinae Ruzhencev, 1938)]

Ветви вентральной лопасти всегда узкие, иногда простые, но чаще двузубчатые. Наружных боковых лопастей три; у ранних родов они зубчатые только в основании, у поздних — почти до вершины седел.

Дорсальная лопасть в ходе филогенетического развития из широкой и резко трехраздельной превратилась в узкую, трехзубчатую или даже копьевидную. Всех лопастей от 20 до 24. Верхний карбон — верхняя пермь (жигулевский — казанский ярусы).

ПОДСЕМЕЙСТВО KARGALITINAE RUZHENCEV, SUBFAM. NOV.

Боковая лопасть, расположенная рядом с вентральной, первично двузубчатая (рис. 99). Верхний карбон — нижняя пермь (жигулевский — артинский ярусы); Евразия, Северная Америка.

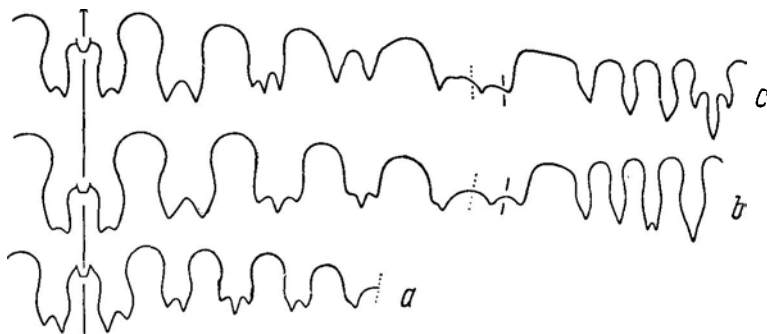


Рис. 99. Лопастные линии некоторых представителей подсемейства Kargalitinae:

a — *Kargalites (Subkargalites) neoparkeri* Ruzh.; жигулевский ярус (по Руженцеву, 1950); b — *K. (Kargalites) typicus* (Ruzh.); артинский ярус (по Руженцеву, 1956a); c — *Tabantalites bifurcatus* Ruzh.; сакмарский ярус (по Руженцеву, 1952a).

1. *Kargalites* Ruzhencev, 1938 (*Marathonites timorensis* Haniel var. *typica* Ruzhencev, 1933). Подроды: *Subkargalites* Ruzhencev, 1950 и *Kargalites* Ruzhencev, 1938.  $(V_1V_1)L_2L_1L_2U_2U_1 : U_2I_2I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

2. *Tabantalites* Ruzhencev, 1952a (*T. bifurcatus* Ruzhencev, 1952).  $(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.1})U_2U_1 : U_2I_2I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

ПОДСЕМЕЙСТВО MARATHONITINAE RUZHENCEV, 1938

(=Hyattoceratinae Miller et Furnish, 1957a)

Боковая лопасть, расположенная рядом с вентральной, первично трехзубчатая. В ходе филогенетического развития трехзубчатые лопасти превратились в многолопастные (рис. 4, 100). Верхний карбон — верхняя пермь (оренбургский — казанский ярусы); Евразия, Северная Америка.

Отличается от подсемейства Kargalitinae трехзубчатой, хотя бы только в онтогенезе, первой боковой лопастью и гораздо дальше идущим усложнением всей лопастной линии.

1. *Marathonites* Böse, 1917 (*Popanoceras ganti* Smith, 1903 = *M. j. p. smithi* Böse, 1917) (= *Policeras* Toumansky, 1939; *Martites* Toumansky, 1949; *Neomaronites* Ruzhencev, 1950). Подроды: *Marathonites* Böse, 1917 и *Almites* Toumansky, 1941.  $(V_1V_1)L_2L_1L_2U_2U_1U^1 : U_2I_2I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

2. *Demarezites* Ruzhencev, 1955a (*Waagenoceras oyensi* Gerth, 1950) (= *Prohyattoceras* De Marez Oyens, 1938, nom. nud.).

3. *Hyattoceras* Gemmellaro, 1887 (*H. geinitzi* Gemmellaro, 1887) (= *Abichia* Gemmellaro, 1887).

4. *Pseudovidrioceras* Ruzhencev, 19366 (*Vidrioceras girtyi* Miller et Cline, 1934).

5. *Peritrochia* Girty, 1908 (*P. erebus* Girty, 1908).  
 $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1}U_2U_1 : U_2I_{2.1}I_{2.1}I_1I_2D$  (?)

Миллер и Фёрниш (1957а) рассматривают маратонитид в качестве подсемейства семейства *Poranoceratidae*, объединяя, таким образом, совершенно чуждые группы. Вместе с тем они невероятно исказили представление об этой естественной группировке голиатитов. К маратонитидам они отнесли только два рода: *Peritrochia* и *Stacheoceras*, из которых второй принадлежит в действительности к другому семейству и надсемейству. К роду *Peritrochia* авторы совершенно необоснованно отнесли в качестве синонимов массу самостоятельных родов — *Kargalites*, *Tabantalites*, *Marathonites*, *Pseudovidrioceras* и *Prostacheoceras*; последний принадлежит к другому надсемейству, так же как и связанный с ним *Stacheoceras*. В действительности *Peritrochia* представляет резко обособленный от других маратонитид род. Насколько несходны между собой лопастные линии типичных видов родов *Marathonites* и *Peritrochia*, показывает рис. 101. Эти роды различны также по форме раковины и по направлению лоперечных струек; достаточно указать, что у *Marathonites* последние проходят почти прямолинейно, а у *Peritrochia* образуют довольно глубоко разделенные вентро-латеральным выступом. Мы подчеркиваем эти факты потому, что именно уничтожение рода *Marathonites*



Рис. 100. Лопастные линии некоторых представителей подсемейства *Marathonitinae*:  
 a — *Marathonites (Marathonites) uralensis* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950);  
 b — *M. (Almites) invariabilis* Ruzh.; артинский ярус (по Руженцеву, 1956а);  
 c — *Demarezites ozensi* (Gerth); артинский ярус (по Герту, 1950)  
 d — *Hyattoceras geinitzi* Gemm.; каванский ярус (по Джеммелляро, 1887).

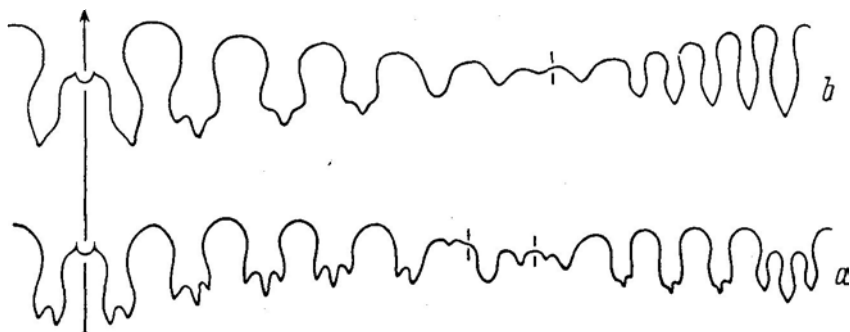


Рис. 101. Лопастные линии типичных видов родов *Marathonites* и *Peritrochia*:

a — *Marathonites ganti* (Smith); верхний карбон.; b — *Peritrochia erebus* Girty; нижняя пермь (a, b — по Миллеру и Фёрнишу, 1940а).

внесло основную путаницу в представление о роде *Peritrochia* и других членах рассматриваемого семейства. Отсутствие логики в построениях Миллера и Фёрниша видно из того, что род *Peritrochia* они определяют как переходную стадию между *Shumardites* и *Stacheoceras* (1957а, стр. 53), тогда как сами же поместили *Shumardites* в другое надсемейство. Включив в состав маратонитид чуждый им род *Stacheoceras*, авторы одновременно отделили от них в качестве особого подсемейства род *Hyattoceras*. Выделение такого подсемейства нельзя признать обоснованным, поскольку *Marathonites*, *Demarezites* и *Hyattoceras* образуют единый филогенетический ряд.

## НАДСЕМЕЙСТВО ADRIANITACEAE SCHINDEWOLF, 1931

[nom. transl. Böhmers, 1936 (ex Adrianitidae Schindewolf, 1931); nom. correct. Ruzhencev, 1957 (pro Adrianitida Böhmers, 1936)]

Раковина разнообразной формы — от сферической, совершенно инволютной, до дисковидной и змеевидной, эволютной, с изменяющимся в широких пределах умбо. Скульптура тоже различная — волнисто-поперечная, продольная, сетчатая и т. д. Лопастная линия более или менее сложная; исходная формула  $(V_1V_1)LU : U^1ID$ . В ходе эволюции первичная наружная боковая лопасть оставалась единственной и нераздельной. Усложнение лопастной линии происходило за счет умбональных лопастей, которые зарождались в зоне умбо и смещались сначала на внутреннюю, а затем на наружную поверхность раковины. Верхний карбон — верхняя пермь.

Отличается от других надсемейств подотряда Goniatitina особым типом развития лопастной линии. Усложнение последней осуществлялось не за счет деления первичных лопастей, как у представителей надсемейств Agathicerataceae, Shumarditaceae и Marathonitaceae, а путем образования новых умбональных лопастей.

### СЕМЕЙСТВО ADRIANITIDAE SCHINDEWOLF, 1931

Раковина преимущественно субсферическая, совершенно инволютная, но бывает и эллипсоидальная, иногда довольно эволютная, с широким умбо. Ветви вентральной и все остальные лопасти простые, в основании приостренные, реже округленные. Всех лопастей от 10 до 34 (рис. 28, 102).

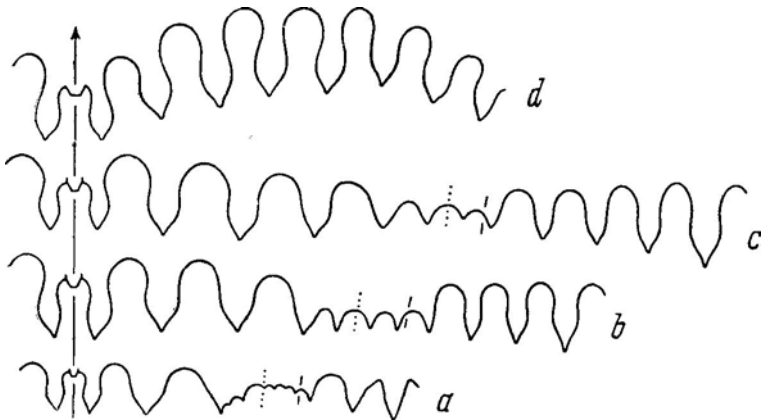


Рис. 102. Лопастные линии некоторых представителей семейства Adrianitidae:

a — *Emilites plummeri* Ruzh.; оренбургский ярус (по Руженцеву, 1950);  
b — *Crimites glomulus* Ruzh.; сакмарский ярус; c — *Neocrimites (Neocrimites) fredericki* (Emel.); артинский ярус (b, c — по Руженцеву, 1952a); d — *N. (Sosiocrimites) insignis* (Gemm.); казанский ярус (по Туманской, 1931).

Верхний карбон — верхняя пермь (оренбургский — казанский ярусы); Евразия, Австралия, Северная Америка.

1. *Emilites* Ruzhencev, 1938 (*Paralegoceras incertum* Böse, 1917) (= *Plummerites* Miller et Furnish, 1940a).  $(V_1V_1)LU : U^1ID$ .

2. *Crimites* Toumansky, 19376 (*C. pamiricus* Toumansky, 1949).  $(V_1V_1)LUU^3U^4U^4 : U^2U^1ID$ .

3. *Neocrimites* Ruzhencev, 19406 (*Adrianites fredericki* Emeliancev, 1929). Подроды: *Metacrimites* Ruzhencev, 1950, *Neocrimites* Ruzhencev, 19406 и *Sosiocrimites* Ruzhencev, 1950. Формула лопастной линии *N. (Neocrimites)* —  $(V_1V_1)LUU^3U^4U^5U^5 : U^4U^2U^1ID$ .

4. *Texoceras* Miller et Furnish, 1940a (*Agathoceras texanum* Girty, 1908).  
(V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)LUU<sup>3</sup>:U<sup>2</sup>U<sup>1</sup>ID.
5. *Doryceras* Gemmellaro, 1887 (*D. fimbriatum* Gemmellaro, 1887).
6. *Aricoceras* Ruzhencev, 1950 (*Adrianites ensifer* Gemmellaro, 1887).  
Подроды: *Aricoceras* Ruzhencev, 1950, *Metaricoceras* Ruzhencev, 1950 и *Neoaricoceras* Ruzhencev, 1950.
7. *Palermites* Toumansky, 1937в (*Adrianites distefanoi* Gemmellaro, 1887).
8. *Adrianites* Gemmellaro, 1887 (*A. elegans* Gemmellaro, 1887).  
(V<sub>1</sub>V<sub>1</sub>)LUU<sup>3</sup>U<sup>4</sup>U<sup>5</sup>U<sup>5</sup>:U<sup>4</sup>U<sup>2</sup>U<sup>1</sup>ID (?)
9. *Epadrianites* Schindewolf, 1931 (*Agathiceras timorensis* Boehm, 1907).
10. *Basleoceras* Ruzhencev, 1950 (*Agathiceras beyrichi* Haniel, 1915).
11. *Pseudagathiceras* Schindewolf, 1931 [*Agathiceras (Doryceras?) wichmanni* Haniel, 1915].
12. *Sizilites* Toumansky, 1937в (*Adrianites affinis* Gemmellaro, 1890).

Миллер и Фёрниш (1957а) многие из указанных выше родов поместили в синонимику *Adrianites*. Они не учли при этом, что адрианитиды — обширная, филогенетически разветвленная, морфологически разнообразная группа. Вряд ли можно сомневаться в том, что в дальнейшем это семейство будет разбито на подсемейства. Вызывает большое удивление тот факт, что родоначальник всей этой группы, верхнекаменноугольный род *Emilites*, отрезан от своих потомков и совместно с резко отличным родом *Dunbarites* выделен в качестве особого подсемейства *Dunbaritinae*.

#### СЕМЕЙСТВО DUNBARITIDAE MILLER ET FURNISH, 1957a

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex *Dunbaritinae* Miller et Furnish, 1957a)]

Раковина толстодисковидная, с вогнутой вентральной стороной, среднеинволютная, с довольно широким умбо. Поверхность раковины почти гладкая; есть пережимы, особенно резкие по бокам. Всех лопастей десять. Вентральная лопасть неширокая, с низким срединным седлом. Верхний карбон (оренбургский ярус); Северная Америка.

Отличается от семейства *Adrianitidae* совершенно особой формой раковины. Поскольку принадлежность единственного рода *Dunbarites* к адрианитидам мало вероятна, мы были вынуждены возвести данбаритин в ранг семейства.

*Dunbarites* Miller et Furnish, 1940в (*Paralegoceras rectilaterale* Miller, 1930).

#### СЕМЕЙСТВО HOFFMANNIIDAE SPATH, 1934

[nom. transl. Plummer et Scott, 1937 (ex *Hoffmanniinae* Spath, 1934)]

Раковина змеевидная, совершенно эволютная, с узкими оборотами и широким умбо. Скульптура представлена резкими простыми или дихотомизирующими поперечными ребрышками. Ветви вентральной и все остальные лопасти простые, в основании приостренные. Снаружи, кроме вентральной и боковой, расположены четыре умбональные лопасти. Верхняя перья (казанский ярус); Европа, Северная Америка (?)

Отличается от семейства *Adrianitidae* и *Dunbaritidae* совершенно иной, змеевидной формой раковины и резкой поперечной скульптурой.

*Hoffmannia* Gemmellaro, 1887 [*Adrianites (Hoffmannia) hoffmanni* Gemmellaro, 1887].

#### СЕМЕЙСТВО CLINOLOBIDAE MILLER ET FURNISH, 1957a

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex *Clinolobinae* Miller et Furnish, 1957a)]

Раковина тонкодисковидная, с килеватой вентральной стороной, эволютная, с широким умбо. Скульптура представлена хорошо выраженными поперечными струйками, образующими резкий вентральный сирус и

значительный вентро-латеральный выступ вперед. Ветви вентральной и все остальные лопасти простые, в основании округленные. Снаружи, кроме вентральной и боковой, расположены две умбональные лопасти. Верхняя пермь (казанский ярус); Европа (Сицилия).

Отличается от *Adrianitidae*, *Dunbaritidae* и *Hoffmanniidae* совершенно иной формой раковины и наличием резкого вентрального синуса. Принадлежность к одному из указанных семейств невозможна; принадлежность к данному надсемейству требует доказательств. Именно поэтому изменен таксономический ранг группы.

*Clinolobus* Gemmellaro, 1887 (*C. telleri* Gemmellaro, 1887).

#### НАДСЕМЕЙСТВО CYCLOLOBACEAE ZITTEL, 1895

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex *Cyclolobidae* Zittel, 1895)]

Раковина от субсферической до эллипсоидальной и даже линзовидной, более или менее инволютная, с почти закрытым или узким умбо. Скульптура поперечная, представленная ребрышками и ребрами, иногда очень рельефными, слегка изогнутыми или прямыми. Лопастная линия в ходе эволюции необычайно усложнялась; исходная формула —

$$(V_1V_1)L_2L_1L_2U_2U_1U_2 : I_2I_1I_2 (D_2D_1D_2).$$

Ветви вентральной лопасти простые, двузубчатые или многолепестные. Из первичной наружной боковой лопасти развились сначала три, а затем, путем двучленного деления третьей, четвертой и т. д., постепенно большое количество лопастей по формуле:

$$L_2 \rightarrow L_2L_1L_2 \rightarrow L_2L_1(L_{2.1}L_{2.1}) \rightarrow L_2L_1L_{2.1}(L_{2.1.1}L_{2.1.1}) \text{ и т. д.};$$

все они зубчатые или многолепестные. Умбональная лопасть тоже испытала трехчленное и большее деление. Развитие внутренней боковой лопасти происходило таким же путем, как и наружной боковой. Верхний карбон — верхняя пермь.

Отличается от всех других надсемейств подотряда *Goniatitina* особым типом усложнения лопастной линии, который привел к образованию необычайно сложной перегородки — самой сложной среди гониатитов.

Миллер и Фёрниш (1957а) признают это надсемейство в совершенно ином объеме. Мы относим к нему два семейства — *Vidrioceratidae* и *Cyclolobidae*. Они образовали его тоже из двух семейств — *Rorapoceratidae* и *Cyclolobidae*, из которых первое не имеет ко второму прямого филогенетического отношения.

#### СЕМЕЙСТВО VIDRIOCERATIDAE PLUMMER ET SCOTT, 1937

(= *Neostacheoceratinae* Toumansky, 1939; *Pamiritinae* Toumansky, 1939)

Раковина эллипсоидальная или сферическая, совершенно инволютная, с очень узким умбо. Скульптура представлена очень тонкими густыми поперечными ребрышками. Ветви вентральной лопасти узкие, простые или, в большинстве случаев, двузубчатые. Наружных боковых лопастей от трех до десяти; они зубчатые только в основании. Всех лопастей от 20 до 48. Верхний карбон — верхняя пермь (оренбургский — татарский ярусы).

Миллер и Фёрниш (1957а) не признают этого весьма характерного семейства. Более того, не поняв особенностей его морфологии, связанных с типом онтогенеза, они начальный род *Vidrioceras* отнесли к семейству *Shumarditidae*, а другие — к семейству *Marathonitidae*, причем роды *Prostacheoceras* и *Waagenina* поместили в синонимы. В результате последовательные родовые стадии единого филогенетического ряда оказались по их классификации в разных надсемействах — *Agathicera-taceae* и *Cyclolobaceae*. Последние и без того были искусственными, гетерогенными.

ПОДСЕМЕЙСТВО VIDRIOCERATINAE PLUMMER ET SCOTT, 1937  
 [nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Vidrioceratidae Plummer et Scott, 1937)]

Раковина эллипсоидальная. Боковая лопасть, расположенная рядом с вентральной, первично двузубчатая (рис. 7—10, 26, 103, *a*). Верхний карбон — верхняя пермь (оренбургский — татарский ярусы); Евразия, Северная Америка.

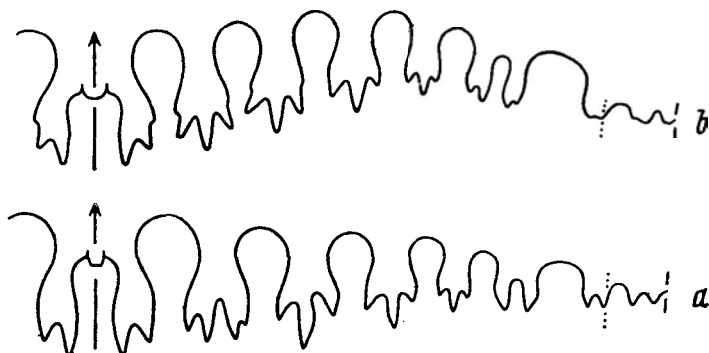


Рис. 103. Лопастные линии двух представителей подсемейств Vidrioceratinae (*a*) и Glassoceratinae (*b*):

*a* — *Waagenina subinterrupta* (Крот.); артинский ярус (по Руженцеву, 1956а); *b* — *Glassoceras normani* (М. et F.); казанский ярус (по Миллеру и Фёрнишу, 1957в).

1. *Vidrioceras* Böse, 1917 (*V. uddeni* Böse, 1917).  
 $(V_1V_1)L_2L_1L_2U_2U_1U_2 : I_2I_1I_2 (D_2D_1D_2)$ .
2. *Prostacheoceras* Ruzhencev, 1937 (*Marathonites juresanensis* Maximova, 1935).  $(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.1})U_2U_1U_{2.1} : U_{2.1}I_2I_1I_2 (D_2D_1D_2)$ .
3. *Waagenina* Krotow, 1888 (*Waagenia subinterrupta* Krotow, 1885) (= *Waagenia* Krotow, 1885, non Kriechbaumer, 1874; *Martcceras* Toumansky, 1938а; *Pamirites* Toumansky, 1938а; *Grioceras* Toumansky, 1939).  
 $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1} (L_{2.1.1.1}L_{2.1.1.1})U_2U_1U_{2.1} : U_{2.1}I_{2.1}I_{2.1}I_1I_2 (D_2D_1D_2)$ .
4. *Stacheoceras* Gemmellaro, 1887 (*S. mediterraneum* Gemmellaro, 1887) (= *Neostacheoceras* Schindewolf, 1931).  
 $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1}L_{2.1.1.1}L_{2.1.1.1.1} (L_{2.1.1.1.1.1}L_{2.1.1.1.1.1})U_2U_1U_2 : I_{2.1.1.1}I_{2.1.1.1}I_{2.1.1}I_2 (D_2D_1D_2)$ .

ПОДСЕМЕЙСТВО GLASSOCERATINAE RUZHENCEV, SUBFAM. NOV.

Раковина сферическая (отношение Ш/Д более 0,85). Боковая лопасть, расположенная рядом с вентральной, первично трехзубчатая (рис. 103, *b*). Нижняя и верхняя пермь (артинский и казанский ярусы); Северная Америка.

Отличается от подсемейства Vidrioceratinae сферической формой раковины и типом усложнения первой боковой лопасти.

*Glassoceras* Ruzhencev, gen. nov. (*Stacheoceras normani* Miller et Furnish, 1957). Ветви вентральной лопасти двузубчатые. Из первичной наружной боковой лопасти развились пять самостоятельных лопастей, из которых первые четыре трехзубчатые, а пятая широкая, двураздельная. Иногда появляются слабые дополнительные зубчики по бокам вентральной и двух следующих лопастей. По высоте развития лопастной линии



аналогичен роду *Waagenina*. Подроды: *Subglassoceras* subgen. nov. (*Stacheoceras bransonorum* Miller et Cline, 1934); формация Фосфория в Северной Америке; *Glassoceras* subgen. nov.; формация Ворд в Северной Америке. Более древний подрод *Subglassoceras* отличается от *Glassoceras* отсутствием дополнительных зубчиков и более слабым развитием пятой боковой лопасти.

#### СЕМЕЙСТВО CYCLOLOBIDAE ZITTEL, 1903

(= Timoritidae Böhmers, 1936)

Раковина от субсферической до толстолинзовидной, довольно инволютная, с нешироким умбо. Скульптура представлена поперечными ребрышками, иногда резко выделяющимися, особенно на юных оборотах. Ветви вентральной лопасти многозубчатые или многопестчатые, необычайно

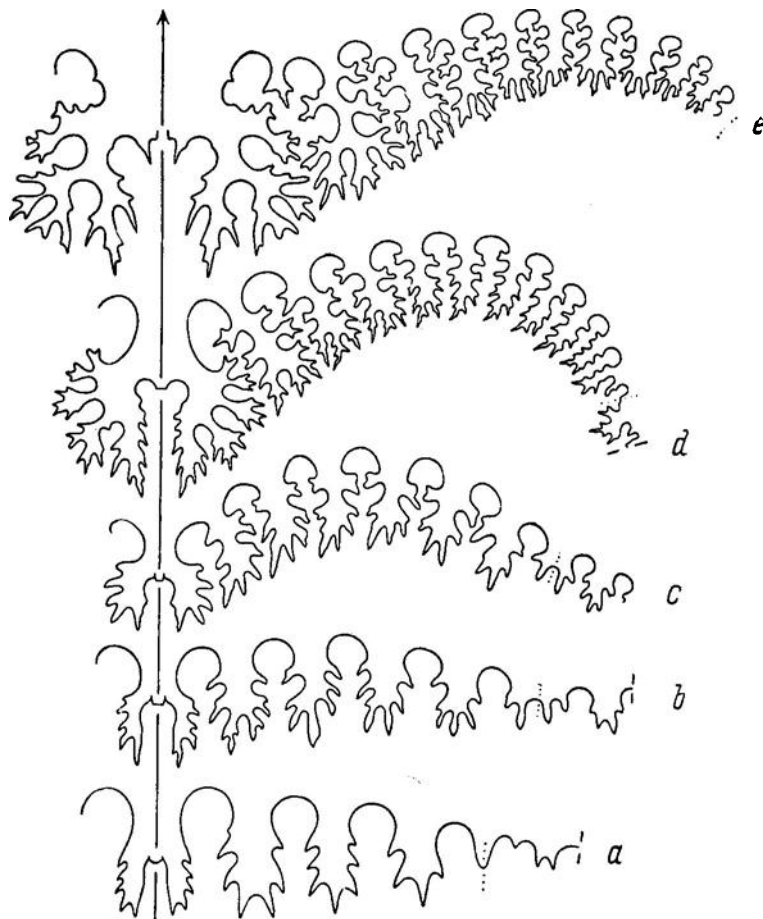


Рис. 104. Лопастные линии некоторых представителей семейства Cyclolobidae:

*a* — *Kufengoceras simplex* (Chao); артинский ярус (по Чао, 1955); *b* — *Mexicoceras guadalupense* (Girty) (по Миллеру и Фёрнишу, 1940а); *c* — *Waagenoceras mojsisovicsi* Gemm. (по Джеммелляро, 1887, с дополнением Миллера и Фёрниша, 1940а); *d* — *Timorites sigillarius* Ruzh. (по Руженцеву, 1955а); *b* — *d* — казанский ярус; *e* — *Krafftoceras krafftii* Dien.; татарский ярус (по Беззери, 1930).

разрастающиеся в ходе филогенетического развития. Наружных боковых лопастей от трех до тринадцати; они многозубчатые или многолепестные, в основании широкие. Дополнительное расчленение захватывает не только основание, но и стороны лопастей. Всех лопастей от 20 до 56 (приблизительно) (рис. 11, 12, 104). Нижняя и верхняя пермь (артинский ярус до конца периода); Евразия, Мадагаскар, Северная Америка, Гренландия.

Отличается от семейства Vidrioceratidae гораздо более сильным расчленением лопастей и более сложной лопастной линией.

1. *Kufengoceras* Ruzhencev, 19566 (*Waagenoceras simplex* Chao, 1955).

2. *Mexicoceras* Ruzhencev, 1955a (*Waagenoceras cumminsi* var. *guadalupense* Girty, 1908).

3. *Waagenoceras* Gemmellaro, 1887 (*W. mojsisovicsi* Gemmellaro, 1887) (= *Wanneroceras* Toumansky, 1937r).

$(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1}L_{2.1.1.1}L_{2.1.1.1.1}(L_{2.1.1.1.1.1}L_{2.1.1.1.1.1})U_2U_1U_2$   
:  $(I_{2.1.1.1.1}I_{2.1.1.1.1})I_{2.1.1.1}I_{2.1.1}I_{2.1}I_1I_2(D_2D_1D_2)$ .

4. *Timorites* Haniel, 1915 (*T. curvicostatus* Haniel, 1915) (= *Hanieloceras* Miller, 1933).

5. *Cyclolobus* Waagen, 1879 (*Phylloceras oldhami* Waagen, 1872) (= *Godthaabites* Frebold, 1932; *Procycolobus* Toumansky, 1939).

6. *Shengoceras* Chao, 1955 (*Ch. lenticulare* Chao, 1955).

7. *Krafftoceras* Diener, 1903 [*Cyclolobus* (*Krafftoceras*) *krafftii* Diener, 1903].

#### НАДСЕМЕЙСТВО POPANOCERATACEAE NYATT, 1900

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Popanoceratidae Nyatt, 1900)]

Раковина устойчивой формы, дисковидная, обтекаемая, инволютная, с узким умбо. Скульптура представлена широкими сложными поперечными ребрами, образующими резкий вентральный синус. Лопастная линия сложная; исходная формула —

$$(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.1})U^1U_1:U^2U_2(I_{2.1}I_{2.1})I_{1.1}I_{1.2}(D_2D_1D_2).$$

Первичная наружная боковая лопасть развивалась так же, как у видрицератид, первичная внутренняя боковая — совершенно иначе, путем начального двучленного деления, по формуле:

$$I \rightarrow I_2I_1 \rightarrow (I_{2.1}I_{2.1})I_{1.1}I_{1.2} \rightarrow (I_{2.1.1}I_{2.1.1})I_{2.1}I_{1.1}I_{1.2} \text{ и т. д.}$$

Первичная умбональная лопасть делилась только на две части; кроме того, из вершины седел возникали дополнительные умбональные лопасти. Нижняя и верхняя пермь.

Отличается от других надсемейств подотряда Goniatitina формой раковины, скульптурой и особым типом онтогенетического развития. От надсемейств Marathonitaceae и Cyclolobaceae, с которыми его иногда смешивают, резко отличается не только внешней формой, но и совершенно иным развитием умбональной и внутренней боковой лопастей.

#### СЕМЕЙСТВО POPANOCERATIDAE NYATT, 1900

(= Tauroceratinae Toumansky, 1939)

Ветви вентральной лопасти от дву- до многозубчатых, значительно расширяющиеся в ходе филогенетического развития. Наружных боковых лопастей от трех до шести; у древнейшего рода они двузубчатые, затем

постепенно усложнялись до многозубчатых. Всех лопастей от 22 до 32 (рис. 31, 105). Нижняя и верхняя пермь; Евразия, Северная Америка.

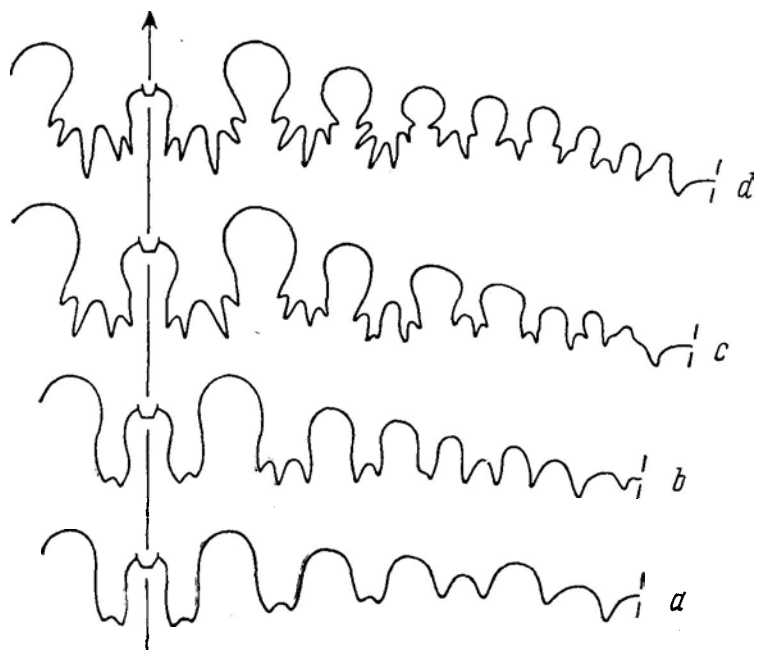


Рис. 105. Лопастные линии некоторых представителей семейства Popanoceratidae:

a — *Protopopanoceras sublahuseni* (Gerass.); ассельский ярус; b — *Propopanoceras simense* Ruzh.; санмарский ярус; c — *Popanoceras sobolewskyanum* (Vern.); аргинский ярус (a — c — по Руженцеву, 1951a); d — *Tauroceras scrobiculatum* (Gemm.); казанский ярус (по Джеммелларио, 1890).

1. *Protopopanoceras* Ruzhencev, 1938 (*Popanoceras sublahuseni* Gerassimov, 1937).  $(V_1V_1)L_2L_1(L_{2.1}L_{2.1})U^1U_1 : U^2U_2(I_{2.1}I_{2.1})I_{1.1}I_{1.2}(D_2D_1D_2)$ .

2. *Propopanoceras* Toumansky, 1938a (*Popanoceras lahuseni* Karpinsky, 1889).  $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}(L_{2.1.1}L_{2.1.1})U^1U_1 : U^2U_2(I_{2.1.1}I_{2.1.1})I_{2.1}I_{1.1}I_{1.2}(D_2D_1D_2)$ .

3. *Popanoceras* Hyatt, 1884 (*Goniatites sobolewskyanus* Verneuil, 1845).

$(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1}(L_{2.1.1.1}L_{2.1.1.1})U^1U_1 :$   
 $:U^2U_2(I_{2.1.1.1}I_{2.1.1.1})I_{2.1.1}I_{2.1}(I_{1.1}I_{1.2})(D_2D_1D_2)$ .

4. *Tauroceras* Toumansky, 1938b (*Popanoceras scrobiculatum* Gemmellaro, 1887) (= *Gemmellaroceras* Toumansky, 1937a, non Hyatt, 1900; *Neopopanoceras* Schindewolf, 19396).  $(V_1V_1)L_2L_1L_{2.1}L_{2.1.1}L_{2.1.1.1}(L_{2.1.1.1.1}L_{2.1.1.1.1})U^1U_1 :$   
 $:U^2U_2(I_{2.1.1.1.1}I_{2.1.1.1.1})I_{2.1.1.1}I_{2.1}(I_{1.1}I_{1.2})(D_2D_1D_2)$ .

Миллер и Фёрниш (1957a) подразделили это семейство на три подсемейства: Popanoceratinae, Marathonitinae и Hyattoceratinae. Искусственность такой классификации очевидна; попаноцератида и маратонитиды по типу онтогенетического развития представляют очень далекие группы. Мысль о подобном объединении могла возникнуть только в результате полного пренебрежения онтогенетическими показателями. По развитию перегородки, да и по другим признакам, попаноцератида так резко отличаются от прочих гониатитов, что должны быть возведены также и в ранг надсемейства.

## ОТРЯД CLYMENIIDA HYATT, 1884

[nom. transl. Delépine, 1952 (ex Clymeninae Hyatt, 1884); nom. correct.

Ruzhencev, 1957 (pro Clymenida Delépine, 1952)]

Раковина разнообразной формы, иногда с треугольным завиванием оборотов. Сифон на всех стадиях роста краевой, дорсальный. Пути эволюции перегородки были неустойчивы и весьма разнообразны, но основными направлениями были два: по типу VU → VLU (лопасть L никогда не перерастала умбоальную) и по типу VU → U. Вентральная лопасть или простая, или широко двураздельная, или совсем отсутствует, будучи замещенной в онтогенезе вентральным седлом. Дорсальная лопасть или простая, или, как исключительная редкость, широко двураздельная; у одного рода она совсем исчезает, замещаясь дорсальным седлом. Вторая лопастная линия, по имеющимся данным, имела формулу VU : D. В ходе эволюции происходило как усложнение, так и упрощение лопастной линии. Усложнение, осуществлявшееся путем образования лопастей I, U и L, было весьма ограниченным, хотя и разнообразным по форме; количество всех лопастей никогда не превышало 12. Упрощение шло путем исчезновения (в онтогенезе) вентральной и даже дорсальной лопасти. Наиболее деградировавшие перегородки климений имитируют древнейших агониатитов, но в обратном изображении: у исходных агониатитов есть вентральная лопасть и нет дорсальной (VO), у примитивных климений есть дорсальная лопасть и нет вентральной (UD), причем лопасть U становится такой широкой, что принимает форму омнилатеральной лопасти агониатитов. Верхний девон — основание нижнего карбона (турнейского яруса).

Отличается от отрядов Agoniatitida и Goniatitida дорсальным положением сифона, а также своеобразием развития лопастной линии.

## ПОДОТРЯД GONICLYMENIINA RUZHENCEV, 1957

Основа лопастной линии — VU : D, т. е. вентральная и дорсальная лопасти присутствуют; рядом с вентральной лопастью расположена или умбоальная, или наружная боковая лопасть. Верхний девон — основание нижнего карбона (турнейского яруса).

## НАДСЕМЕЙСТВО SELLACLYMENIACEAE SCHINDEWOLF, 19236

[nom. transl. Ruzhencev, hic (ex Sellaclymeniidae Schindewolf, 19236)]

Раковина разнообразной формы — от змеевидной, совершенно эволютивной до дисковидной и субсферической, совершенно инволютивной. У представителей некоторых семейств наблюдается треугольное завивание оборотов. Характер скульптуры и направление струек роста тоже изменяются в широких пределах. Рядом с вентральной лопастью находится первичная умбоальная лопасть. Всех лопастей от четырех до десяти. Иногда наблюдается двучленное деление вентральной лопасти, но дорсальная — всегда остается простой, нерасчлененной. Верхний девон.

## СЕМЕЙСТВО HEXACLYMENIDAE LANGE, 1929

Раковина от дисковидной до змеевидной, иногда с треугольным завиванием, эволютивная, с широким умбо. Скульптура представлена поперечными ребрышками. Всех лопастей четыре по формуле VU : D. Все лопасти, особенно вентральная и дорсальная, простые, очень широкие, неглубокие (рис. 106). Верхний девон (фаменский ярус, зоны *Platyclymenia*, *Clymenia* и *Wocklumeria*); Евразия.

1. *Hexaclymenia* Schindewolf, 19236 (*Clymenia hexagona* Wedekind, 1908).

2. *Progonioclymenia* Schindewolf, 1937 (*Clymenia acuticostata* Braun in Münster, 1842).

3. *Soliclymenia* Schindewolf, 1937 (*Gonialites solarioides* Buch, 1840).

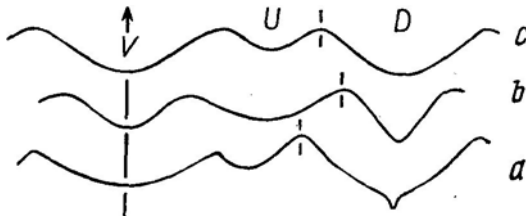


Рис. 106. Лопастные линии некоторых представителей семейства Hexaclymeniidae:

a — *Hexaclymenia hexagona* (Wedek.) (по Шиндевольфу, 19236); b — *Progonioclymenia acuticostata* (Braun); c — *Soliclymenia solarioides* (Buch) (b, c — по Шиндевольфу, 1937); все виды из фаменского яруса.

#### СЕМЕЙСТВО ACANTHOCLYMENIIDAE SCHINDEWOLF, 1955

Раковина дисковидная, эволютная, с широким умбо. Поверхность раковины покрыта поперечными струйками, образующими вентральный и боковой синусы, разделенные резким острым вентро-латеральным выступом вперед. Всех лопастей шесть по формуле VU:ID. Вентральная лопасть глубокая, неширокая, в основании округленная, умбоанальная — не-

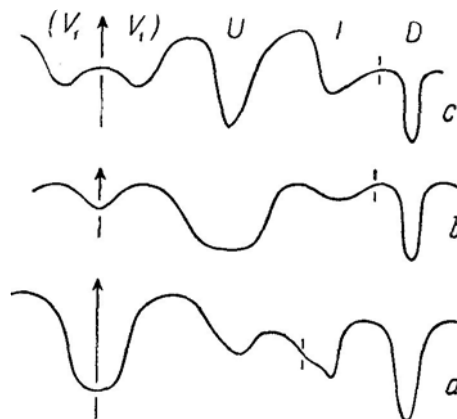


Рис. 107. Лопастные линии представителей семейств Acanthoclymeniidae, Costaclymeniidae и Sellaclymeniidae:

a — *Acanthoclymenia neapolitana* (Clarke); франкский ярус (по Кларку, 1899); b — *Costaclymenia binodosa* (Münst.); фаменский ярус; c — *Sellaclymenia angulosa* (Münst.); фаменский ярус (b, c — по Шиндевольфу, 1920).

большая, округлая, в основании боковая — воронкообразная, дорсальная — особенно глубокая, очень узкая (рис. 107, a). Верхний девон (франкский ярус); Северная Америка.

Отличается от семейства Hexaclymeniidae более сложной лопастной линией (шесть лопастей вместо четырех) и гораздо более узкими и глубокими лопастями.

*Acanthoclymenia* Hyatt, 1900 [*Clymenia* (*Cyrtoclymenia*) *neapolitana* Clarke, 1892].

#### СЕМЕЙСТВО COSTACLymeniidae RUZHENCEV, 1957

Раковина дисковидная, с прямоугольным сечением оборотов, эволютная, с широким умбо. Скульптура поперечная, почти прямолинейная. Всех лопастей шесть по формуле VUI:D. Вентральная лопасть узкая

и очень неглубокая, умбоанальная — широкая и глубокая, внутренняя боковая — очень неглубокая, дорсальная — особенно глубокая и очень узкая (рис. 107, b). Верхний девон (фаменский ярус, зона *Clymenia*); Европа.

Отличается от семейства Hexaclymeniidae более сложной лопастной линией, от Acanthoclymeniidae — прямой скульптурой, совершенно иным

очертанием лопастей VUI и наружным положением внутренней боковой лопасти.

*Costaclymenia* Schindewolf, 1920 (*Goniatites binodosus* Münster, 1832).

Шиндевольф (1957) отнес род *Costaclymenia* к семейству Conioclymeniidae (см. дальше). Однако согласиться с таким определением его таксономического положения мы не можем, потому что основной признак гониоклименийд — появление наружной боковой лопасти — у *Costaclymenia* отсутствует.

#### СЕМЕЙСТВО SELLACLYMENIIDAE SCHINDEWOLF, 19236

Раковина тонкодисковидная, с вентральной бороздой, более или менее эволютная, с широким умбо. Скульптура поперечная. Всех лопастей шесть по формуле  $(V_1V_1)UI : D$ . Вентральная лопасть широкая, неглубокая, двураздельная, умбональная — глубокая, со сходящимися сторонами, приостренная, внутренняя боковая — менее глубокая, дорсальная — очень глубокая и узкая (рис. 107, с). Верхний девон (фаменский ярус, зоны *Clymenia* и *Wocklumeria*); Евразия.

Отличается от всех ранее рассмотренных семейств надсемейства Sellaclymeniaceae двураздельной вентральной лопастью и рядом других особенностей.

*Sellaclymenia* Hyatt, 1884 (*Clymenia angulosa* Münster, 1843 = *Goniatites planus* Münster, 1832).

Шиндевольф (1957) отнес род *Sellaclymenia* к семейству Conioclymeniidae, хотя против такой классификации можно выдвинуть тот же аргумент, который был указан для рода *Costaclymenia*. Поэтому мы вынуждены восстановить семейство Sellaclymeniidae, от которого указанный автор напрасно отказался.

#### СЕМЕЙСТВО BILOCLYMENIIDAE BOGOSLOVSKY, 19556

Раковина дисковидная, с округленной вентральной стороной, более или менее эволютная, с нешироким умбо. Поверхность раковины почти гладкая. Всех лопастей от шести до восьми; исходная формула —  $(V_1V_1)U : ID$ . Вентральная лопасть двураздельная, необычайно широкая,

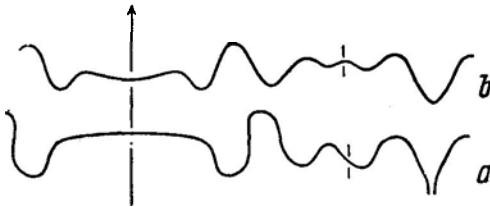


Рис. 108. Лопастные линии двух представителей семейства Biloclymeniidae:

a — *Kiaclymenia uralica* Bogosl. (по Богословскому, 1955 б); b — *Biloclymenia bilobata* (Münst.) (по Шиндевольфу, 1937); оба вида из фаменского яруса.

иногда с дополнительной срединной лопастью. Умбональных лопастей одна или две. На внутренней поверхности находятся внутренняя боковая и воронкообразная дорсальная лопасти (рис. 108). Верхний девон (фаменский ярус, зона *Clymenia*); Евразия.

Отличается от всех ранее рассмотренных семейств надсемейства Sellaclymeniaceae рядом особенностей, но главным образом необычайно широкой двураздельной вентральной лопастью.

1. *Kiaclymenia* Bogoslovsky, 19556 (*K. uralica* Bogoslovsky, 1955).  
( $V_1V_1$ )U : ID.

2. *Biloclymenia* Schindewolf, 1923a (*Clymenia bilobata* Münster, 1839).  
( $V_1V^1V_1$ )UU<sup>1</sup> : ID.

Шиндевольф (1957) отнес род *Biloclymenia* к семейству *Wocklumeriidae*, отметив одновременно сомнительность такого таксономического положения. Род *Kiaclymenia* он считает синонимом *Biloclymenia*, а выделенное Богословским семейство — синонимом *Wocklumeriidae*. В этой связи можно выразить лишь удивление, что такой опытный исследователь не понял правильности простого и очевидного решения вопроса, предложенного Богословским. Достаточно сравнить формулы и рисунки лопастных линий двух родов, чтобы сказать, что *Kiaclymenia* отличается от *Biloclymenia* гораздо более широкой вентральной лопастью, отсутствием дополнительной срединной лопасти, отсутствием второй умбоальной лопасти. Как можно было отнести эти роды к семейству *Wocklumeriidae*, если у всех действительных его представителей вентральная лопасть простая и очень узкая? Сам Шиндевольф сомневается в собственном определении таксономического положения родов *Kiaclymenia* и *Biloclymenia*. Не проще ли и не правильнее ли было бы в таком случае присоединиться к обоснованному решению этого вопроса, предложенному другим автором?

### СЕМЕЙСТВО MIROCLYMENIIDAE SCHINDEWOLF, 1924

(ex *Miroclymeniinae* Schindewolf, 1924)

Раковина толстодисковидная, среднеинволютная, с более или менее широким умбо. Скульптура слабая, поперечная, с небольшим вентро-латер-

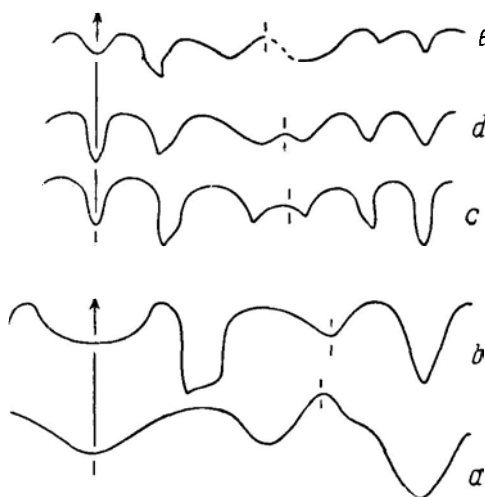


Рис. 109. Лопастные линии некоторых представителей семейств *Miroclymeniidae* (*a*, *b*) и *Wocklumeriidae* (*c* — *e*):

*a* — *Pachyclymenia abeli* Schind.; *b* — *Miroclymenia interpres* Schind.; *c* — *Wocklumeria sphaeroides* (Richt.); *d* — *Epiwocklumeria applanata* (Wedek.); все виды из фаменского яруса (*a* — *d* — по Шиндевольфу, 1937); *e* — *Synwocklumeria bashkirica* Libr.; основание турнейского яруса (по Либровичу, 1957).

р ..... уп . В ..... п ..... й  
шесть по формуле VU : ID. Вентральная лопасть широкая, негубокая, умбоальная — округленная или топоровидная, внутренняя боковая — менее глубокая или зачаточная, расположенная на умбоальном шве или внутри от него, оральная — глубокая, гловатая, со сходящимися сторонами (рис. 109, *a*, *b*). Верхний ярус (фаменский ярус, зона *Clymenia*); Европа.

Отличается от всех ранее рассмотренных семейств надсемейства *Sellaclymeniaceae* очертанием лопастной линии. Вентральная лопасть простая и такая же широкая, как у *Hexaclymeniidae*, но имеется внутренняя боковая лопасть. Семейство изучено недостаточно.

1. *Pachyclymenia* Schindewolf, 1937 (*P. abeli* Schindewolf, 1937).

2. *Miroclymenia* Schindewolf, 19236 (*M. interpres* Schindewolf, 1923).

Шиндевольф (1957) отнес два указанных рода к семейству *Wocklumeriidae*, отказавшись от ранее им же установленного таксона *Miroclymeniinae*. На наш взгляд, такое объединение необоснованно, потому что между мироклименидами и вокклумеридами существуют большие отличия, о которых будет сказано дальше.

## СЕМЕЙСТВО WOCKLUMERIIDAE SCHINDEWOLF, 1937

[nom. correct. Schindewolf, 1949 (ex Wocklumeridae Schindewolf, 1937)]

Раковина от толстодисковидной до субсферической, с треугольным завиванием на ранних или на всех стадиях роста, сильно или совершенно инволютная, с узким или закрытым умбо. Поверхность раковины почти гладкая; струйки роста скорее прямые. Всех лопастей десять по формуле  $VUU_1^1 : U_1^1 D$  (или  $VUU^1 : U^2 D$ ). Лопасти обычно узкие, чаще приостренные, иногда округленные в основании (рис. 109, *c — e*). Верхний девон (фаменский ярус, зона *Wocklumeria*) — основание нижнего карбона (турнейского яруса); Евразия.

Отличается от всех ранее рассмотренных семейств надсемейства *Sellaclumeniaceae* своеобразной формой раковины и более сложной лопастной линией. Усложнение произошло в результате появления второй умбональной лопасти, которая к тому же испытала двучленное деление. От семейства *Biloclumeniidae* отличается узкой простой вентральной лопастью, от *Miroclumeniidae* — рядом особенностей: формой раковины, гораздо более узкой вентральной лопастью, общим количеством лопастей (10 вместо 6). Поэтому нет никаких оснований для объединения воклумерий с мироклуменидами.

1. *Wocklumeria* Wedekind, 1918 (*W. denckmanni* Wedekind, 1918 = *Goniatites sphaeroides* Richter, 1848).

2. *Epiwocklumeria* Schindewolf, 1937 (*Wocklumeria paradoxa* var. *applinata* Wedekind, 1918).

3. *Synwocklumeria* Librovitch, 1947, nom. nud., 1957 (*S. bashkirica* Librovitch, 1957).

## СЕМЕЙСТВО GLATZIELLIDAE SCHINDEWOLF, 19286

[nom. transl. Schindewolf, 1939 (ex Glatziellinae Schindewolf, 19286)]

Раковина от толстодисковидной до субсферической, от эволютной до среднеинволютной, с широким или средних размеров умбо. Скульптура, как правило, представлена резкими поперечными ребрами; вентральная

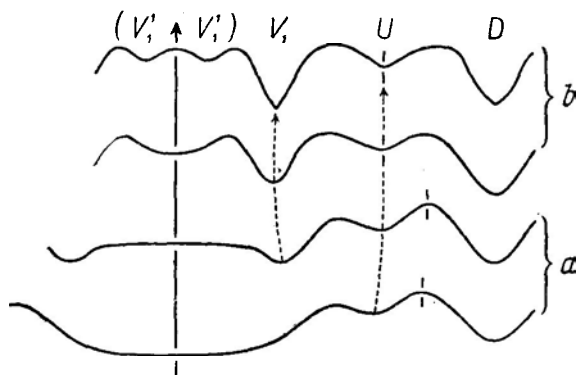


Рис. 110. Лопастные линии двух представителей семейства *Glatziellidae*:

*a* — *Glatziella helenae* Renz; две стадии развития;  
*b* — *Postglatziella carinata* Schind.; две стадии развития;  
оба вида из фаменского яруса (по Шиндевольфу, 1957).

сторона имеет срединный валик, ограниченный бороздками. Струйки роста образуют боковой синус и вентро-латеральный выступ вперед. Всех лопастей от четырех до шести; исходная формула —  $(V_1 V_1) U : D$ . Вентральная лопасть двураздельная, необычайно широкая, иногда



с дополнительной тоже двураздельной лопастью, развивающейся из срединного седла. Кроме вентральной, имеются умбональная и дорсальная лопасти (рис. 110). Верхний девон (фаменский ярус, зона *Wocklumeria*); Европа.

Отличается от других семейств надсемейства *Sellaclymeniaceae* сильно развитой и своеобразной скульптурой, а также типом развития лопастной линии. Только у двух ранее рассмотренных семейств, *Sellaclymeniidae* и *Biloclymeniidae*, вентральная лопасть тоже двураздельная, но у них имеется и внутренняя боковая лопасть, отсутствующая у представителей *Glatziellidae*.

1. *Glatziella* Renz, 1913 (*G. helenae* Renz, 1913).  $(V_1V_1)U : D$ .

2. *Postglatziella* Schindewolf, 1937 (*P. carinata* Schindewolf, 1937).  $V_1(V_1^1V_1^1)V_1UD$ .

## НАДСЕМЕЙСТВО GONIOCLYMENIACEAE HYATT, 1884

[nom. transl. et correct. Miller et Furnish, 1954 (ex *Gonioclymenidae* Hyatt, 1884)]

Раковина дисковидная, с трапецевидным или прямоугольным сечением оборота, эволютная, с широким умбо. Скульптура обычно представлена поперечными ребрами. Струйки роста образуют довольно глубокий вентральный синус и широкий вентро-латеральный выступ вперед. Рядом с вентральной лопастью находится наружная боковая лопасть. Все

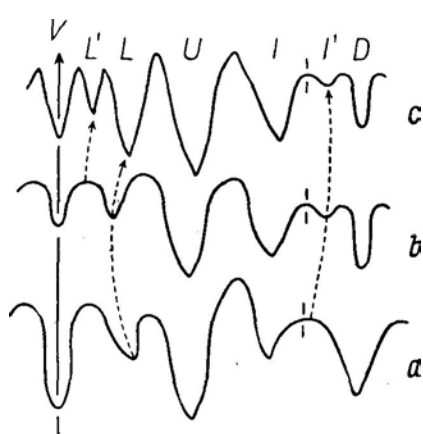


Рис. 111. Лопастные линии некоторых представителей семейства *Gonioclymeniidae*:

*a* — *Gonioclymenia speciosa* (Münst.) (по Циттелю, 1934); *b* — *Schizoclymenia drevermanni* Schind.; *c* — *Sphenoclymenia maxima* (Münst.); (*b*, *c* — по Шиндевольфу, 1920); все виды из фаменского яруса.

1. *Gonioclymenia* Hyatt, 1884 (*Goniatites speciosus* Münster, 1832).  $VLUI : D$ .

2. *Kalloclymenia* Wedekind, 19146 (*Goniatites subarmatus* Münster, 1842). Подроды: *Kalloclymenia* Wedekind, 19146 и *Otoclymenia* Schindewolf, 1923a.  $VLUI : D$ .

3. *Schizoclymenia* Schindewolf, 1920 (*Sch. drevermanni* Schindewolf, 1920 = *Clymenia* sp. Drevermann, 1900).  $VLUI : I^1D$ .

4. *Sphenoclymenia* Schindewolf, 1920 (*Goniatites maximus* Münster, 1832).  $VL^1LUI : I^1D$ .

с р ы е  
ний девон (фаменский ярус).

Отличается от надсемейства *Sellaclymeniaceae* особым типом развития лопастной линии — появлением одной или двух наружных боковых лопастей.

## СЕМЕЙСТВО GONIOCLYMENIIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Wedekind, 19146 (pro *Gonioclymenidae* Hyatt, 1884)]

Всех лопастей от 8 до 12; исходная формула —  $VLUI : D$ . Усложнение лопастной линии происходило путем обра-

второй наружной боковой лопастей. Все лопасти узкие, клиновидные или в основании округленные. Первичная внутренняя боковая лопасть всегда расположена на наружной поверхности раковины (рис. 111). Верхний девон (фаменский ярус, зоны *Clymenia* и *Wocklumeria*); Евразия, Африка.

Шиндевольф (1957) отнес к семейству *Gonioclymeniidae*, кроме указанных выше родов, также *Costaclymenia* и *Sellaclymenia*. Такую классификацию нельзя считать правильной, поскольку ни один из двух последних родов не имеет наружной боковой лопасти. Выделенный им же род *Schizoclymenia* Шиндевольф считает теперь синонимом *Gonioclymenia*. С этим мы также согласиться не можем, потому что у *Schizoclymenia* появляется вторая внутренняя боковая лопасть. При такой относительно простой перегородке этому признаку следует придавать родовое значение.

#### НАДСЕМЕЙСТВО PARAWOCKLUMERIACEAE SCHINDEWOLF, 1937

[nom. transl. Schindewolf, 1955 (ex Parawocklumeridae Schindewolf, 1937)]

Раковина от змеевидной до субсферической, от эволютной до совершенно инволютной, с широким, средних размеров или даже закрытым умбо, с треугольным завиванием на ранних или на всех стадиях роста. Поверхность раковины почти гладкая. Струйки роста в общем прямолинейные. Рядом с вентральной находится умбональная лопасть. Вентральная и дорсальная лопасти в результате образования срединных седел становятся двураздельными. Иногда срединные седла разрастаются до того, что вентральная и дорсальная лопасти совершенно исчезают. Верхний девон (фаменский ярус).

Отличается от надсемейства *Sellaclymeniaceae* особым типом развития лопастной линии, которое осуществляется путем далеко идущего дву-членного деления вентральной и дорсальной лопастей.

#### СЕМЕЙСТВО PARAWOCKLUMERIIDAE SCHINDEWOLF, 1937

[nom. correct. Schindewolf, 1949 (pro Parawocklumeridae Schindewolf, 1937)]

Всех лопастей от двух до восьми; исходная формула —  $(V_1V_1)U : (D_1D_1)$ . Вентральная лопасть очень широкая; в ходе филогенетического развития вследствие роста срединного седла она превратилась в две

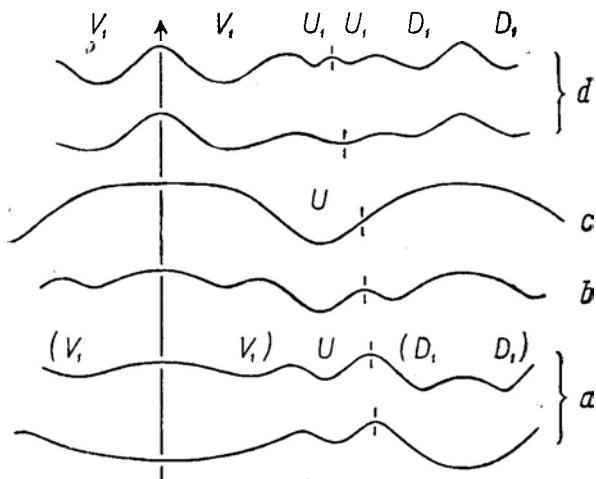


Рис. 112. Лопастные линии некоторых представителей семейства *Parawocklumeriidae*:

*a* — *Kamptoclymenia endogona* Schind.; две стадии развития; *b* — *K. trivariata* Schind.; *c* — *Triaclymenia triangularis* Schind.; *d* — *Parawocklumeria paradoxa* (Wedek.); две стадии развития; все виды из фаменского яруса (по Шиндевольфу, 1957).

самостоятельные лопасти. Умбональная лопасть простая или тоже двураздельная. Дорсальная лопасть широкая; она тоже превращается в две самостоятельные лопасти. Иногда вентральная и дорсальная лопасти

втягиваются в соответствующие седла и сохраняется только умбональная лопасть (рис. 112). Верхний девон (фаменский ярус, зона *Wocklumeria*); Европа.

1. *Kamptoclymenia* Schindewolf, 1937 (*K. endogona* Schindewolf, 1937).  $(V_1V_1)U : (D_1D_1)$ .

2. *Triaclymenia* Schindewolf, 1937 (*T. triangularis* Schindewolf, 1937). U.

3. *Parawocklumeria* Schindewolf, 19266 (*Wocklumeria paradoxa* Wedekind, 1918).  $V_1V_1U_1 : U_1D_1D_1$ .

### ПОДОТРЯД CLYMENIINA HYATT, 1884

[nom. correct. Miller et Furnish, 1954 (pro Clymeninae Hyatt, 1884)]

Основа лопастной линии — U : D, т. е. вентральная лопасть отсутствует, дорсальная хорошо развита; рядом с вентральным седлом расположена умбональная лопасть. Верхний девон (фаменский ярус) — основание нижнего карбона (турнейского яруса).

Отличается от подотряда *Gonioclymeniina* особым типом развития лопастной линии, резким упрощением последней в результате онтогенетического превращения вентральной лопасти в седло.

### НА Д С Е М Е Й С Т В О CLYMENIACEAE EDWARDS, 1849

[nom. transl. et correct. Miller et Furnish, 1954 (ex Clymenidae Edwards, 1849)]

Раковина от змеевидной до дисковидной и линзовидной, от совершенно эволютной до более или менее инволютной, с широким или средних размеров умбо. Поверхность раковины гладкая или с поперечными струйками и даже ребрышками. Струйки роста образуют вентральный и боковой сипусы, разделенные более или менее выдающимся вентро-латеральным выступом вперед. Вентральная лопасть развита только на ранних онтогенетических стадиях, а затем замещается вентральным седлом; у некоторых представителей вторичное седло осложняется двумя зачаточными вторичными лопастями. Умбональная лопасть различного очертания — от широкоокругленной до клиновидной. Иногда появляется внутренняя боковая лопасть. Дорсальная лопасть всегда хорошо развита и изменяет свое очертание от чашевидной до бокаловидной. Верхний девон (фаменский ярус) — основание нижнего карбона (турнейского яруса).

### СЕМЕЙСТВО CYRTOCLYMENIIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Schindewolf, 1949 (pro Cyrtoclymenidae Hyatt, 1884)]

(=Platyclymeniidae Wedekind, 19146)

Раковина от змеевидной до дисковидной и эллипсоидальной, от эволютной до более или менее инволютной, с широким или средних размеров умбо. Поверхность раковины в одних случаях покрыта поперечными струйками или даже ребрами, в других — почти гладкая. Всех лопастей от трех до пяти — в зависимости от того, отсутствует или развита внутренняя боковая лопасть. Вентральное седло более или менее широкое (рис. 113, a — c). Верхний девон (фаменский ярус, зоны *Platyclymenia*, *Clymenia* и *Wocklumeria*); Евразия, Африка, Австралия, Северная Америка.

1. *Platyclymenia* Hyatt, 1884 (*Goniatites annulatus* Münster, 1832) (= *Varioclymenia* Wedekind, 1908; *Annulites* Wedekind, 19146; *Choneclymenia* Perna, 1914, nom. nud.; *Stenoclymenia* Lange, 1929). Подроды: *Platyclymenia* Hyatt, 1884, *Trigonoclymenia* Schindewolf, 1934a и *Pleuroclymenia* Schindewolf, 1934a. U : D.

2. *Cyrtoclymenia* Hyatt, 1884 (*Planulites angustiseptatus* Münster, 1832) (= *Protactoclymenia* Wedekind, 1908; *Lenticlymenia* Schmidt, 1924). U : D.

3. *Piricyclymenia* Schindewolf, 1937 (*Platyclymenia piriformis* Schmidt, 1924). UI : D.

4. *Trochoclymenia* Schindewolf, 1926a (*Clymenia wysogorskii* Frech, 1902). UI : D.

#### СЕМЕЙСТВО RECTOCLYMENIDAE SCHINDEWOLF, 19236

Раковина тонкодисковидная, обычно с килеватой вентральной стороной, более или менее involutная, с широким или средних размеров умбо. Скульптура поперечная, представленная струйками или складочками, проходящими в общем прямолинейно. Всех лопастей от трех до пяти — в зависимости от того, отсутствуют ли развита внутренняя боковая лопасть. Вентральное седло высокое, узкое (рис. 113, *d*, *e*). Верхний девон (фаменский ярус, зона *Platyclymenia*); Евразия, Африка, Северная Америка.

Отличается от семейства *Cyrtoclymeniidae* рядом особенностей — формой раковины, более прямыми струйками роста, узким вентральным седлом, более глубокой умбоанальной лопастью.

1. *Rectoclymenia* Wedekind, 1908 (*R. roemeri* Wedekind, 1908). U : D.

2. *Falcicyclymenia* Schindewolf, 19236 (*Goniatites falcifer* Münster, 1840). UID.

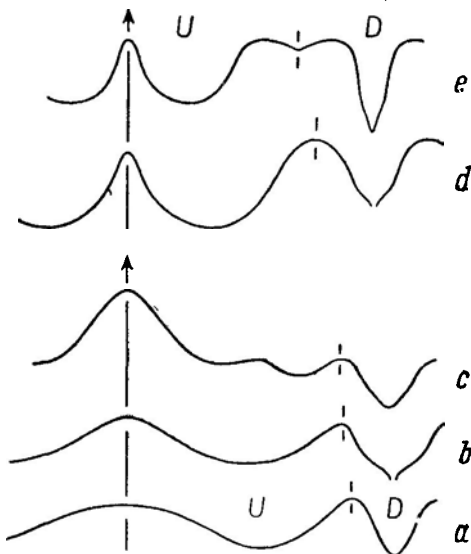


Рис. 113. Лопастные линии некоторых представителей семейств *Cyrtoclymeniidae* (*a — c*) и *Rectoclymeniidae* (*d — e*):

*a* — *Platyclymenia annulata* (Münst.) (по Шиндевольфу, 1934a); *b* — *Cyrtoclymenia involuta* Wedek. (по Пэрна, 1914); *c* — *Piricyclymenia piriformis* (Schmidt) (по Шиндевольфу, 1937); *d* — *Rectoclymenia subflexuosa* (Münst.) (по Пэрна, 1914); *e* — *Falcicyclymenia falcifera* (Münst.) (по Шиндевольфу, 19236); все виды из фаменского яруса.

#### СЕМЕЙСТВО CLYMENIDAE EDWARDS, 1849

[nom. correct. Miller et Furnish, 1954 (pro Clymenidae Edwards, 1849)]

Раковина от змеевидной до дисковидной, иногда с вентральным валиком, эволютная, с широким умбо. Скульптура слабая, поперечная. Струйки роста проходят иногда почти прямолинейно, в других случаях образуют вентральный и боковой синусы. Всех лопастей три по формуле U : D. Вентральное седло очень широкое, с крутыми сторонами, сундучного вида; у взрослых форм оно осложняется двумя очень низкими вторичными лопастями. Умбоанальная лопасть совершенно асимметричная, округленная или клиновидная. Дорсальная лопасть неширокая, бокаловидная (рис. 114, *a — c*). Верхний девон (фаменский ярус, зоны *Platyclymenia*, *Clymenia* и *Wocklumeria*); Евразия, Африка, Австралия (?).

Отличается от семейства *Cyrtoclymeniidae* и *Rectoclymeniidae* своеобразным очертанием лопастной линии и вторичным развитием двух вентральных лопастей.

1. *Clymenia* Münster, 1834 (*Planulites laevigatus* Münster, 1832) (= *Planulites* Parkinson, 1822, non Lamarck, 1801; *Clymenites* Münster, 1835;

*Endosiphonites* Anstedt, 1838; *Oxyclymenia* Hyatt, 1884; *Orthoclymenia* Wedekind, 1908; *Laevigites* Wedekind, 1914). U : D.

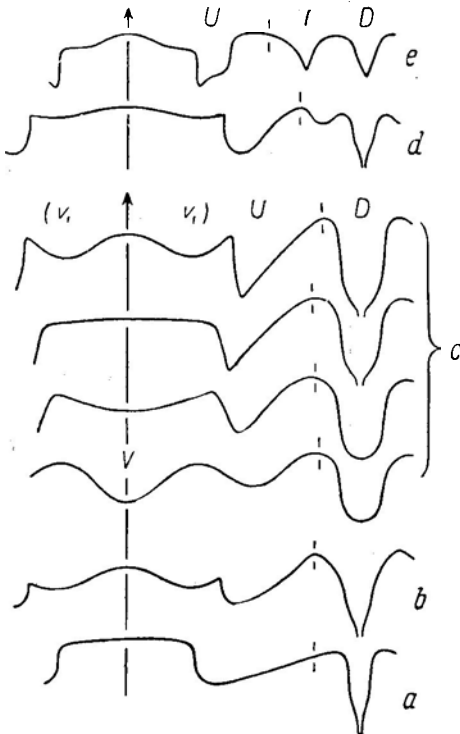


Рис. 114. Лопастные линии некоторых представителей семейства Clymeniidae (a—c) и Cymaclymeniidae (d, e):

a — *Clymenia laevigata* (Münst.); b — *Protoxyclymenia dubia* (Loew.-Less.) (a, b — по Пэрна, 1914); c — четыре стадии онтогенетического развития лопастной линии *Kosmoclymenia undulata* (Münst.) (по Шиндewolfу, 1923б); d — *Genuclymenia karpinskii* (Perna) (по Пэрна, 1914); e — *Cymaclymenia striata* (Münst.) (по Гюмбелю, 1863); все виды из фаменского яруса.

Отличается от других семейств надсемейства Clymeniaceae формой раковины и очертанием лопастной линии. От семейства Clymeniidae отличается более инволютной раковинкой и наличием лопасти I.

1. *Genuclymenia* Wedekind, 1908 (*G. frechi* Wedekind, 1908). ( $v^1v^1$ )U : ID.

2. *Cymaclymenia* Hyatt, 1884 (*Planulites striatus* Münster, 1832) (= *Postclymenia* Schmidt, 1924; *Striatoclymenia* Matern, 1931, nom. nud.). ( $v^1v^1$ )U : ID.

## ОТРЯД CERATITIDA HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex subordo Ceratitinae Hyatt, 1884)]

Раковина самой разнообразной формы. Сифон на ранних стадиях роста часто центральный, но во взрослом состоянии всегда краевой, вентральный. Перегородка развивалась по типу  $(V_1V_1)U$ , т. е. рядом с вентральной располагалась умбональная лопасть (рис. 115, 116). Вентральная лопасть двураздельная, дорсальная — первично двузубчатая.

2. *Protoxyclymenia* Schindewolf, 1923a (*Clymenia duiker* Münster, 1839). ( $v^1v^1$ )U : D.

3. *Kosmoclymenia* Schindewolf, 1949 (*Planulites undulatus* Münster, 1832). ( $v^1v^1$ )U : D.

## СЕМЕЙСТВО CYMACLYMENIIDAE HYATT, 1884

[nom. correct. Ruzhencev, 1957 (pro Cymaclymeniidae Hyatt, 1884)]

(= *Striatoclymeniidae* Miller, 1938)

Раковина дисковидная, более или менее инволютная, с довольно широким умбо. Скульптура слабая, поперечная. Струйки роста образуют вентральный и боковой синусы, разделенные значительным вентро-латеральным выступом вперед. Всех лопастей пять по формуле U : ID. Вентральное седло очень широкое, с крутыми сторонами, судучного вида; оно осложнено двумя слабо развитыми вторичными лопастями. Умбональная лопасть совершенно асимметричная, округленная или угловатая. Внутренняя боковая лопасть округленная или остроконечная. Дорсальная лопасть неширокая, бокаловидная (рис. 114, d, e). Верхний девон (фаменский ярус, зоны *Platyclymenia*, *Clymenia* и *Wocklumeria*) — основание нижнего карбона (турнейского яруса); Евразия, Африка.

Вторая лопастная линия имела формулу VU : ID. Усложнение перегородки происходило путем выделения лопастей I, но главным образом при

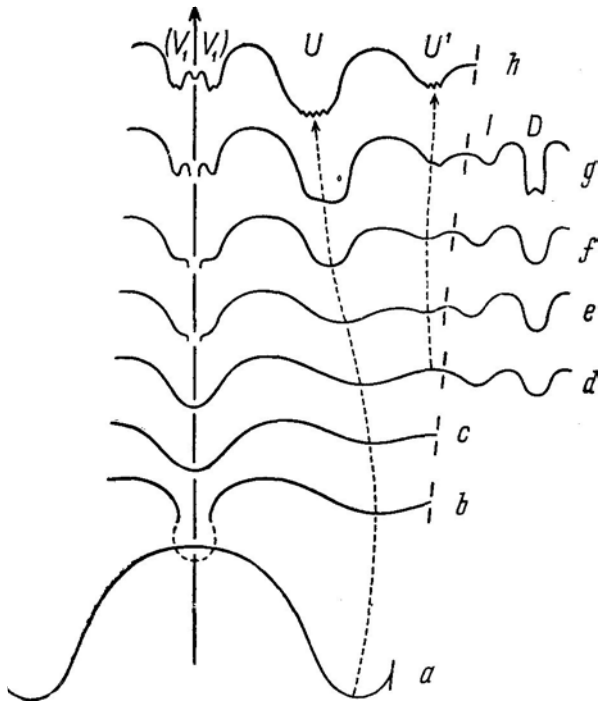


Рис. 115. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Kashmirites* sp. (увеличение от 23 до 4); нижний триас Мангышлака (ориг.):

a — c — первая, вторая и третья лопастные линии;  
d — h — более поздние стадии развития.

помещи лопастей U, которые возникали в зоне умбоального шва, откуда последовательно и попеременно смещались сначала наружу, в сторону вентральной лопасти, затем внутрь, в сторону дорсальной лопасти. У самых поздних представителей возникали и другие способы усложнения. Лопасти, как правило, цератитового типа, хотя иногда они были цельнокрайними или, наоборот, аммонитового типа. Нижняя пермь — верхний триас.

Отличается от отряда Agoniatitida двучленным делением вентральной линии, более сложным очертанием второй лопастной линии и общим направлением развития, от Goniatitida — отсутствием наружной боковой лопасти и более сложным очертанием второй лопастной линии, от Clymeniida — вентральным положением сифона и гораздо более высокой общей организацией.

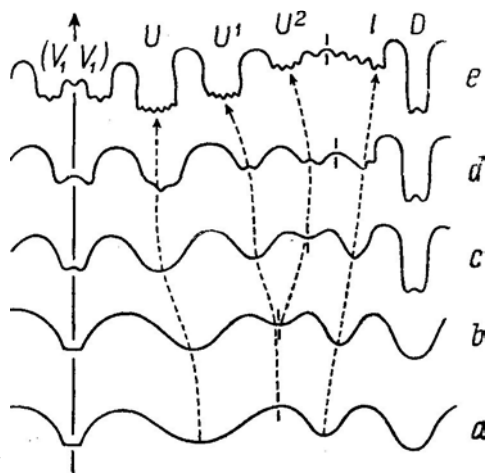


Рис. 116. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Koninckites* sp.; нижний триас (по Шиндewolfу, 1954б).

В пермских отложениях известны представители только двух надсемейств — Xenodiscaceae и Otocerataceae, характеристикой которых мы и ограничимся в дальнейшем.

**НАДСЕМЕЙСТВО XENODISCACEAE FRECH, 1902**  
[nom. transl. Basse, 1952 (ex Xenodiscinae Frech, 1902)]

Раковина тонкодисковидная, иногда с килеватой вентральной стороной, эволютная, с широким умбо. Поверхность раковины от почти гладкой до резко скульптурированной; скульптура бывает представлена на ранних стадиях онтогенетического развития умбональными бугорками, а затем боковыми поперечными ребрышками, обычно ослабевающими с возрастом. Струйки роста более или менее изогнутые, образующие вентральный выступ вперед, вентро-латеральный сикус, боковой выступ вперед и приумбональный сикус. Лопастная линия довольно простая; исходная формула —  $(V_1 V_1) U I : D$ . Небольшое последующее усложнение происходит путем появления еще одной или двух внутренних боковых лопастей. Вентральная лопасть короткая, с низким срединным седлом, умбональная — гораздо более длинная. Первичная внутренняя боковая лопасть у пермских форм всегда расположена снаружи. Лопастей в основании или цельнокрайние или мелкозубчатые. Нижняя пермь (артинский ярус) — нижний триас.

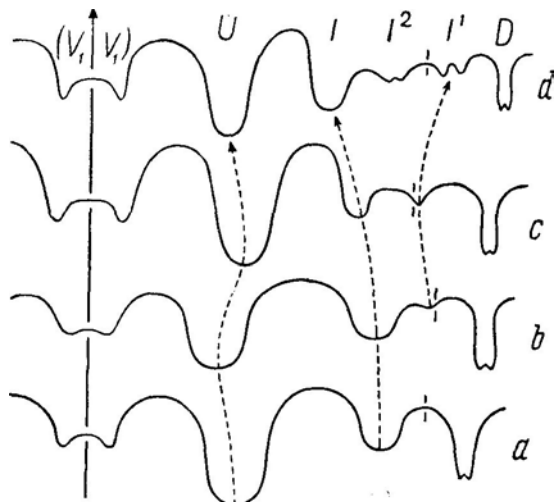


Рис. 117. Лопастные линии некоторых представителей семейства Paraceltitidae:

a — *Paraceltites elegans* Girty; артинский ярус; b — *P. hoeferi* Gemm.; казанский ярус; c — *Cibolites uddeni* P. et S.; верхняя пермь (a — c — по Миллеру и Фёрнишу, 1940a); d — *Kingoceras kingi* Miller; татарский ярус (по Миллеру, 1944).

К этому надсемейству принадлежат четыре семейства: Paraceltitidae, Xenodiscidae, Ophiceratidae и Dieneroceratidae; последние два, существовавшие в нижнетриасовую эпоху, здесь не описываются.

**СЕМЕЙСТВО PARACELTITIDAE SPATH, 1930**

(=Paralecanitidae Spath, 1930; Cibolitidae Plummer et Scott, 1937)

Всех лопастей от шести до десяти. Цератитовая зубчатость в основании лопастей отсутствует (рис. 117). Нижняя и верхняя пермь (артинский — татарский ярусы); Евразия, Северная Америка.

1. *Paraceltites* Gemmellaro, 1887 (*P. hoeferi* Gemmellaro, 1887) (= *Paralecanites* Diener, 1897).  $(V_1V_1)UI : D$  или  $(V_1V_1)UII^1 : D$ .

2. *Cibolites* Plummer et Scott, 1937 (*C. uddeni* Plummer et Scott, 1937).  $(V_1V_1)UI : I^1D$ .

3. *Kingoceras* Miller, 1944 (*K. kingi*, Miller, 1944).  $(V_1V_1)UII^2 : I^1D$ .

4. *Palaeolecanites* Reed, 1944  
(*pr* ..... d, 1.....). Род  
недостаточно изучен.

#### СЕМЕЙСТВО XENODISCIDAE

FRECH, 1902

(ex Xenodiscinae Frech, 1902)

Раковина с узкой уплощенной или округленной вентральной стороной. Всех лопастей восемь. Некоторые или все лопасти имеют в основании цератитовую зазубренность (рис. 118). Верхняя пермь; Азия, Мадагаскар, Северная Америка.

Отличается от семейства Paraceltitidae наличием цератитовой зазубренности лопастей.

1. *Xenodiscites* Miller et Furnish, 1940a (*X. waageni* Miller et Furnish, 1940a).  $(V_1V_1)UI : I^1D$ .

2. *Xenaspis* Waagen, 1895 (*Ceratites carbonarius* Waagen, 1873).  $(V_1V_1)UII^1 : D$ .

3. *Xenodiscus* Waagen, 1879 (*X. plicatus* Waagen, 1895) (= *Proceratites* Kittl, 1903).  $(V_1V_1)UII^1 : D$ .

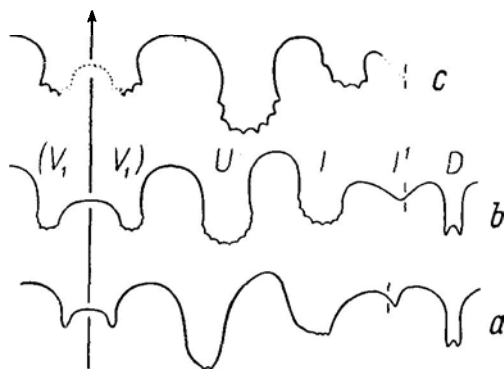


Рис. 118. Лопастные линии некоторых представителей семейства Xenodiscidae:

a — *Xenodiscites waageni* M. et F. (по Миллеру и Фёрнишу, 1940a); b — *Xenaspis carbonarius* (Waag.) c — *Xenodiscus plicatus* Waag. (b, c — по Ваагену, 1879); все виды из верхней перми.

#### НАДСЕМЕЙСТВО ОТОЦЕРАТАСЕАЕ HYATT, 1900

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Otoceratidae Hyatt, 1900)]

Раковина от шкивоподобной до дисковидной и толстолизовидной, более или менее инволютная, с узким или средних размеров умбо. Вентральная сторона от плоской до крышоподобной и даже килеватой; умбональный край, как правило, сильно оттянутый. Поверхность раковины почти гладкая. Всех лопастей 14—16. Вентральная лопасть с невысоким округлым срединным седлом; ее ветви очень узкие, как правило клиновидные, но у некоторых поздних представителей зазубренные. Наружных умбональных лопастей, расположенных между первым седлом и умбональным швом, от двух до шести; у древних представителей они простые, цельнокрайные, а у более поздних — с цератитовой зазубренностью. Верхняя пермь — нижний триас.

Отличается от надсемейства Xenodiscaseae совершенно иной формой раковины и более сложной лопастной линией. Тип онтогенетического развития перегородки ни у одного представителя Otocerataseae не исследован, однако можно предполагать, что он иной, чем у предкового надсемейства.

#### СЕМЕЙСТВО ANDERSSONOCERATIDAE RUZHENCEV, 1959

Раковина шкивоподобная, с сильно оттянутым умбональным краем. Вентральная сторона довольно широкая, несколько выпуклая, со срединным килем. Количество всех лопастей не установлено. Вентральная лопасть узкая, короткая, слабо расчлененная, с клиновидными ветвями. На



боковой стороне развиты две умбопальные лопасти, из которых вторая пересекает умбопальный край; цератитовой зазубренности в их основании нет. Верхняя пермь (свита Фэнтянь); Азия (Китай).

*Anderssonoceras* Grabau, 1924 [*Glyphioceras* (*Anderssonoceras*) *anfuense* Grabau, 1924].

#### СЕМЕЙСТВО АРАХОСЕРАТИДАЕ RUZHENCEV, 1959

Раковина от шкивоподобной до дисковидной. Вентральная сторона плоская, вогнутая или крышевидная, различной ширины. Всех лопастей 14—16, не считая дополнительных. Вентральная лопасть узкая, слабо расчлененная, с клиновидными ветвями; по длине она короче или равна

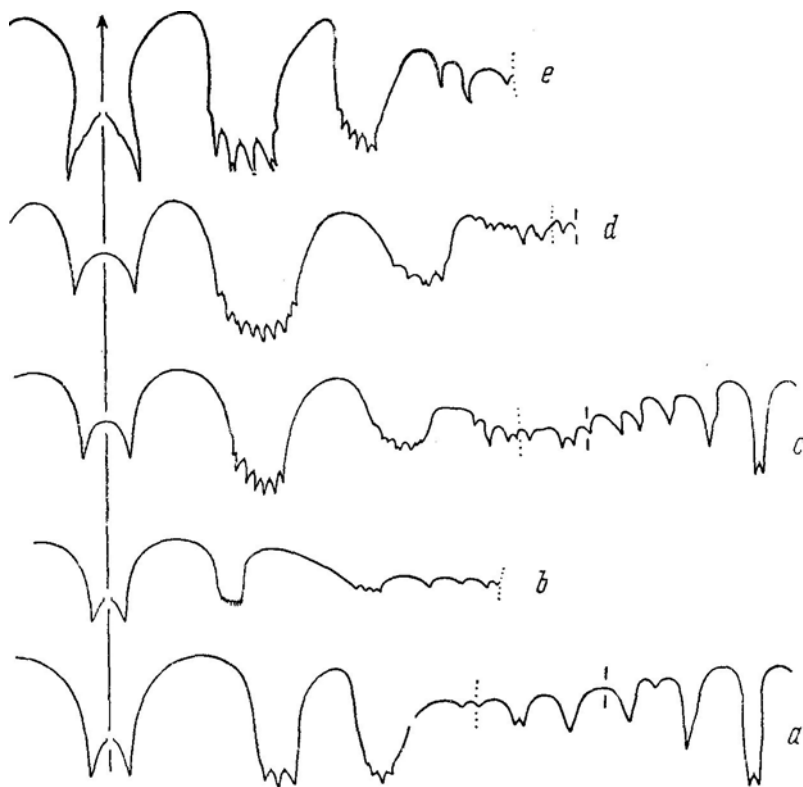


Рис. 119. Лопастные линии некоторых представителей семейства Araxoceratidae:

*a* — *Araxoceras latissimum* Ruzh.; *b* — *Rotaraxoceras caucasicum* Ruzh.; *c* — *Protoloceras tropitum* (Abich); *d* — *Discotoceras raddei* (Arthaber); *e* — *Urartoceras abichianum* Ruzh.; все виды из верхней перми Джукльфы (по Руженцеву, 1959).

первичной умбопальной лопасти. Хорошо оформленных паружных умбопальных лопастей не более двух; они имеют в основании цератитовую зазубренность. За ними до умбопального шва идут мелкие, клиновидные лопасти, количество, форма и расположение которых весьма изменчивы. Дорсальная лопасть узкая, длинная, двузубчатая. Внутренняя боковая лопасть узкая, клиновидная. Внутренних умбопальных лопастей одна или более; они тоже имеют клиновидную форму (рис. 119). Верхняя пермь; Азия (Закавказье).

Отличается от семейства Anderssonoceratidae наличием цератитовой зазубренности лопастей.

1. *Arazoceras* Ruzhencev, 1959 (*A. latissimum* Ruzhencev, 1959).
2. *Rotaraxoceras* Ruzhencev, 1959 (*R. caucasium* Ruzhencev, 1959).
3. *Prototoceras* Spath, 1930, (*Ceratites tropitus* Abich, 1878 = *Otoceras trochoides* Arthaber, 1900; non *Ceratites trochoides* Abich, 1878).
4. *Discotoceras* Spath, 1930 (*Hungarites raddei* Athaber, 1900).
5. *Urartoceras* Ruzhencev, 1959 (*U. abichianum* Ruzhencev, 1959).

#### СЕМЕЙСТВО ОТОСЕРАТИДАЕ НУАТТ, 1900

Раковина от толстолизовидной до эллипсоидальной. Вентральная сторона килеватая, крышевидная или округленная. Всех лопастей до 16. Вентральная лопасть неширокая, очень короткая, с узкими клиновидными или зазубренными ветвями. Наружных умбональных лопастей от шести до трех; все они хорошо оформлены, с цератитовой зазубренностью в основании. Внутренние лопасти, кроме дорсальной, относительно широкие, тоже зазубренные. Нижний триас; Азия, Северная Америка, Гренландия.

Отличается от других семейств надсемейства *Otocerataceae* формой раковины и, кроме того, от *Anderssonoceratidae* — наличием цератитовой зазубренности лопастей и от *Araoxoceratidae* — существенно иным очертанием лопастной линии, особенно на внутренней стороне.

1. *Otoceras* Griesbach, 1880 (*O. woodwardi* Griesbach, 1880).
2. *Metotoceras* Spath, 1930 (*M. dieneri* Spath, 1930).
3. *Anotoceras* Hyatt, 1900 (*Prosphingites nala* Diener, 1897).

Роды палеозойских аммоноидей, которые невозможно признать вследствие неясного первоначального описания или плохой сохранности типов:

1. *Aganides* Montfort, 1808. Тип не получил видового названия. Может быть, он принадлежит к выделенному позднее роду *Aturia* Brown, 1838 (надотряд *Nautiloidea*).

2. *Ambiguites* Smith, 1938 (*A. gargantum* Smith, 1938). Описание не дает полного представления о характерных особенностях и таксономическом положении этой формы. Лопастная линия исследована частично.

3. *Caenocyclus* Schindewolf, 1922a [*Pericyclus* (*Caenocyclus*) *perisphinctoides* Schindewolf, 1926]. Тип недостаточно изучен, в частности лопастная линия не известна.

4. *Neiococeras* Hyatt, 1900 (*Goniatites elkhornensis* Miller et Gurley, 1896). Тип представляет ядро очень плохой сохранности. Лопастная линия известна только частично (наружная боковая и умбональная лопасти).

5. *Osmanoceras* Kittl, 1904 (*O. undulatum* Kittl, 1904). Тип представлен обломком, не дающим представления о диагностических особенностях.

6. *Pintoceras* Plummer et Scott, 1937 (*P. postvenatum* Plummer et Scott, 1937). Тип плохой сохранности, не дающий представления ни о форме раковины, ни об очертании лопастной линии.

7. *Prehoffmannia* Plummer et Scott, 1937 (*P. milleri* Plummer et Scott, 1937). Тип плохой сохранности; лопастная линия не известна.

8. *Pseudohomoceras* Librovitch, 1947 (*Goniatites smithi* Brown, 1841). Диагностические признаки рода не указаны. Тип плохой сохранности, не дающий полного представления об особенностях рода.

9. *Pseudonomismoceras* Frech, 1899 (*P. silesiacum* Frech, 1899). Тип представлен очень маленькой раковиной; лопастная линия не известна.

10. *Yakutoceras* Librovitch, 1947, nom. nud. (*Y. aldanicum* Librovitch, 1947, nom. nud.).

11. *Marianoceras* Librovitch, 1958, nom. nud.
12. *Sinoclymenia* Chang, 1958, nom. nud.
13. *Sinoclymenia* Chang, 1958, nom. nud.

Таблица стратиграфического распространения палеозойских родов *Ammonoidea*

№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		нединский	кобленский	эйфельский	ниветский	франский	фаменский	турнейский	визейский	наморский	башкирский	московский	нигулевский	оренбургский	асельский	самарский	артинский	казапский	тагарский
		D <sub>1</sub> ge	D <sub>1</sub> co	D <sub>2</sub> el	D <sub>2</sub> gi	D <sub>2</sub> fr	D <sub>2</sub> fa	C <sub>1</sub> t	C <sub>1</sub> v	C <sub>2</sub> n	C <sub>2</sub> b	C <sub>2</sub> m	C <sub>3</sub> j	C <sub>3</sub> o	P <sub>1</sub> as	P <sub>1</sub> sa	P <sub>1</sub> ar	P <sub>2</sub> k	P <sub>2</sub> t
1	<i>Anetoceras</i>	+																	
2	<i>Mimosphinctes</i>	+																	
3	<i>Palaeogoniatites</i>	+																	
4	<i>Gyroceratites</i>	+	+																
5	<i>Mimagoniatites</i>	+	+																
6	<i>Anarcestes</i>	+	+																
7	<i>Latanarcestes</i>	+	+																
8	<i>Sellanarcestes</i>	+	+																
9	<i>Subanarcestes</i>			+															
10	<i>Foordites</i>			+															
11	<i>Pinacites</i>			+															
12	<i>Agoniatites</i>			+	+														
13	<i>Paraphyllites</i>			+	?														
14	<i>Parodicerellum</i>			+	+														
15	<i>Sobolewia</i>			+	+														
16	<i>Werneroceras</i>			+	+	?													
17	<i>Cabrieroceras</i>				+														
18	<i>Wedekindella</i>				+														
19	<i>Maenioceras</i>				+														
20	<i>Protornoceras</i>				+	?	+												
21	<i>Tornoceras</i>				+		+	+											
22	<i>Ponticeras</i>						+	+											
23	<i>Uchtites</i>						+	+											
24	<i>Gephuroceras</i>						+	+											
25	<i>Koenenites</i>						+	+											
26	<i>Hoeninghausia</i>						+	+											
27	<i>Timanites</i>						+	+											
28	<i>Probeloceras</i>						+	+											
29	<i>Crickites</i>						+	+											
30	<i>Komioceras</i>						+	+											
31	<i>Triainoceras</i>						+	+											
32	<i>Sandbergeroceras</i>						+	+											
33	<i>Schindewolfoceras</i>						+	+											
34	<i>Sphaeropharciceras</i>						+	+											
35	<i>Pharciceras</i>						+	+											
36	<i>Synpharciceras</i>						+	+											
37	<i>Neopharciceras</i>						+	+											
38	<i>Nordiceras</i>						+	+											
39	<i>Devonopronorites</i>						+	+											
40	<i>Neomanticoceras</i>						+	+											

№ п/п	Название родов	Девон					Карбон							Пермь					
		D <sub>1</sub> ge	D <sub>1</sub> co	D <sub>2</sub> el	D <sub>2</sub> gl	D <sub>3</sub> fr	D <sub>3</sub> fa	C <sub>1</sub> t	C <sub>1</sub> v	C <sub>2</sub> л	C <sub>2</sub> b	C <sub>2</sub> п	C <sub>3</sub> j	C <sub>3</sub> o	P <sub>1</sub> as	P <sub>1</sub> sa	P <sub>2</sub> ar	P <sub>3</sub> k	P <sub>3</sub> t
41	<i>Eobeloceras</i>					+													
42	<i>Mesobeloceras</i>					+													
43	<i>Beloceras</i>					+													
44	<i>Timanoceras</i>					+													
45	<i>Acanthoclymenia</i>					+													
46	<i>Archoceras</i>					+		+											
47	<i>Aulatornoceras</i>					+		+											
48	<i>Prolobites</i>							+											
49	<i>Prionoceras</i>							+											
50	<i>Clymenoceras</i>							+											
51	<i>Cycloclymenia</i>							+											
52	<i>Paralytoceras</i>							+											
53	<i>Pseudarietites</i>							+											
54	<i>Polonoceras</i>							+											
55	<i>Pseudoclymenia</i>							+											
56	<i>Lobotornoceras</i>							+											
57	<i>Posttornoceras</i>							+											
58	<i>Raymondiceras</i>							+											
59	<i>Cheiloceras</i>							+											
60	<i>Heminautilinus</i>							+											
61	<i>Dyscheiloceras</i>							+											
62	<i>Torleyoceras</i>							+											
63	<i>Paratorleyoceras</i>							+											
64	<i>Sporadoceras</i>							+											
65	<i>Maeneceras</i>							+											
66	<i>Discoclymenia</i>							+											
67	<i>Polonites</i>							+											
68	<i>Paradimeroceras</i>							+											
69	<i>Dimeroceras</i>							+											
70	<i>Lagowites</i>							+											
71	<i>Praeglyphioceras</i>							+											
72	<i>Hexaclymenia</i>							+											
73	<i>Progonioclymenia</i>							+											
74	<i>Soliclymenia</i>							+											
75	<i>Costaclymenia</i>							+											
76	<i>Sellaclymenia</i>							+											
77	<i>Kiaclymenia</i>							+											
78	<i>Biloclymenia</i>							+											
79	<i>Pachyclymenia</i>							+											
80	<i>Miroclymenia</i>							+											

№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		Д <sub>1</sub> ge	Д <sub>1</sub> co	Д <sub>2</sub> ei	Д <sub>2</sub> gl	Д <sub>3</sub> fr	Д <sub>3</sub> fa	С <sub>1</sub> t	С <sub>1</sub> v	С <sub>2</sub> n	С <sub>2</sub> b	С <sub>2</sub> m	С <sub>2</sub> j	С <sub>3</sub> o	Р <sub>1</sub> as	Р <sub>1</sub> sa	Р <sub>1</sub> ar	Р <sub>2</sub> k	Р <sub>2</sub> t
		жединский	нобленский	вифельский	живетский	франский	фаменский	турнейский	визейский	намюрский	башкирский	московский	нигулевский	оренбургский	асельский	самарский	артинский	казанский	татарский
81	<i>Wocklumeria</i>						+												
82	<i>Epiwocklumeria</i>						+												
83	<i>Glatziella</i>						+												
84	<i>Postglatziella</i>						+												
85	<i>Goniclymenia</i>						+												
86	<i>Kallocalymenia</i>						+												
87	<i>Schizoclymenia</i>						+												
88	<i>Sphenoclymenia</i>						+												
89	<i>Kamptoclymenia</i>						+												
90	<i>Triaclymenia</i>						+												
91	<i>Parawocklumeria</i>						+												
92	<i>Platyclymenia</i>						+												
93	<i>Cyrtoclymenia</i>						+												
94	<i>Piriclymenia</i>						+												
95	<i>Trochoclymenia</i>						+												
96	<i>Rectoclymenia</i>						+												
97	<i>Falciclymenia</i>						+												
98	<i>Clymenia</i>						+												
99	<i>Protoxyclymenia</i>						+												
100	<i>Kosmoclymenia</i>						+												
101	<i>Genuclymenia</i>						+												
102	<i>Cymaclymenia</i>						+	+											
103	<i>Imitoceras</i>						+	+	+										
104	<i>Prodromites</i>						+	+	+										
105	<i>Protocanites</i>						+	+	+										
106	<i>Eocanites</i>						+	+	+										
107	<i>Paragattendorfia</i>						+	+	+										
108	<i>Gattendorfia</i>						+	+	+										
109	<i>Kazakhstania</i>						+	+	+										
110	<i>Karagandoceras</i>						+	+	+										
111	<i>Synwocklumeria</i>						+	+	+										
112	<i>Acrocanites</i>						+	+	+										
113	<i>Acutimitoceras</i>						+	+	+	+									
114	<i>Muensteroceras</i>						+	+	+	+									
115	<i>Terektites</i>						+	+	+	+									
116	<i>Nautellipsites</i>						+	+	+	+									
117	<i>Pericyclus</i>						+	+	+	+									
118	<i>Rotopericyclus</i>						+	+	+	+									
119	<i>Merocanites</i>							+	+	+									
120	<i>Prolecanites</i>								+	+									

№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		D <sub>1</sub> se	D <sub>1</sub> so	D <sub>2</sub> ci	D <sub>2</sub> gi	D <sub>3</sub> fr	D <sub>4</sub> fa	C <sub>1</sub> t	C <sub>1</sub> v	C <sub>2</sub> n	C <sub>2</sub> b	C <sub>2</sub> m	C <sub>3</sub> j	C <sub>3</sub> o	P <sub>1</sub> as	P <sub>1</sub> sa	P <sub>1</sub> ar	P <sub>2</sub> k	P <sub>2</sub> t
121	<i>Epicanites</i>																		
122	<i>Pronorites</i>							+											
123	<i>Tridentites</i>							+											
124	<i>Bollandites</i>							+											
125	<i>Beyrichoceras</i>							+											
126	<i>Beyrichoceratoides</i>							+											
127	<i>Fascipericyclus</i>							+											
128	<i>Ammonellipsites</i>							+											
129	<i>Nomismoceras</i>							+											
130	<i>Entogonites</i>							+											
131	<i>Dimorphoceras</i>							+											
132	<i>Eogonioloboceras</i>							+											
133	<i>Goniatites</i>							+											
134	<i>Hibernicoceras</i>							+											
135	<i>Sudeticeras</i>							+											
136	<i>Metacanites</i>							+		+									
137	<i>Praedaraelites</i>							+		+									
138	<i>Ferganoceras</i>							+		+									
139	<i>Girtyoceras</i>							+		+									
140	<i>Sagittoceras</i>							+		+									
141	<i>Trizonoceras</i>							+		+									
142	<i>Paradimorphoceras</i>							+		+									
143	<i>Kazakhoceras</i>							+		+									
144	<i>Neoglyphioceras</i>							+		+									
145	<i>Lyrgoniatites</i>							+		+									
146	<i>Anthracoceras</i>							+		+	+								
147	<i>Eothalassoceras</i>							+		?	?		+						
148	<i>Dombarocanites</i>									+									
149	<i>Megapronorites</i>									+									
150	<i>Uralopronorites</i>									+									
151	<i>Irinoceras</i>									+									
152	<i>Cluthoceras</i>									+									
153	<i>Eumorphoceras</i>									+									
154	<i>Hudsonoceras</i>									+									
155	<i>Rhymmoceras</i>									+									
156	<i>Platygoniatites</i>									+									
157	<i>Delepinoceras</i>									+									
158	<i>Cravenoceras</i>									+									
159	<i>Tympanoceras</i>									+									
160	<i>Homoceras</i>									+									

№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		D <sub>1</sub> se	D <sub>1</sub> co	D <sub>2</sub> e1	D <sub>2</sub> g1	D <sub>3</sub> fr	D <sub>3</sub> fa	C <sub>1</sub> t	C <sub>1</sub> v	C <sub>2</sub> n	C <sub>2</sub> b	C <sub>2</sub> m	C <sub>3</sub> j	C <sub>3</sub> o	P <sub>1</sub> as	P <sub>1</sub> sa	P <sub>1</sub> ar	P <sub>2</sub> k	P <sub>2</sub> t
161	<i>Reticuloceras</i>								+										
162	<i>Dambarites</i>								+										
163	<i>Pericleites</i>								+										
164	<i>Bashkirites</i>								+										
165	<i>Homoceratoides</i>								+	+									
166	<i>Proshumardites</i>								+	+									
167	<i>Stenopronorites</i>								+	+		+							
168	<i>Nuculoceras</i>								+	+		+							
169	<i>Gonioloceras</i>								+	+	?	+	+	+					
170	<i>Glaphyrites</i>								+	+		+	+	+	+				
171	<i>Shuichengoceras</i>										+								
172	<i>Pseudobisatoceras</i>										+								
173	<i>Schartymites</i>										+								
174	<i>Bilinguites</i>										+								
175	<i>Agastrioceras</i>										+								
176	<i>Verneuilites</i>										+								
177	<i>Gastrioceras</i>										+								
178	<i>Branneroceras</i>										+								
179	<i>Trigonogastrioceras</i>										+								
180	<i>Winslowoceras</i>										+								
181	<i>Syngastrioceras</i>										+		+						
182	<i>Donetzoceras</i>										+		+						
183	<i>Phaneroeras</i>										+		+						
184	<i>Maximites</i>												+						
185	<i>Politoceras</i>												+						
186	<i>Gonioglyphioceras</i>												+						
187	<i>Wiedeyoceras</i>												+						
188	<i>Gordonites</i>												+						
189	<i>Eoparalegoceras</i>												+						
190	<i>Pseudoparalegoceras</i>												+						
191	<i>Diaboloceras</i>												+						
192	<i>Paralegoceras</i>												+						
193	<i>Eoschistoceras</i>												+						
194	<i>Eowellerites</i>												+						
195	<i>Wellerites</i>												+						
196	<i>Bisatoceras</i>												+						
197	<i>Owenoceras</i>												+						
198	<i>Prouddenites</i>												+						
199	<i>Neodimorphoceras</i>												+						
200	<i>Aktubites</i>												+						

№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		D <sub>1</sub> ge	D <sub>1</sub> co	D <sub>2</sub> ei	D <sub>2</sub> gi	D <sub>3</sub> fr	D <sub>3</sub> fa	C <sub>1</sub> t	C <sub>1</sub> v	C <sub>2</sub> п	C <sub>2</sub> b	C <sub>2</sub> п	C <sub>3</sub> l	C <sub>4</sub> o	P <sub>1</sub> as	P <sub>1</sub> sa	P <sub>1</sub> ar	P <sub>2</sub> k	P <sub>2</sub> t
201	<i>Eoasianites</i>																		
202	<i>Boesites</i>												+	+					
203	<i>Agathiceras</i>												+	+					
204	<i>Gleboceras</i>												+	+					
205	<i>Pennoceras</i>												+	+					
206	<i>Eupleuroceras</i>												+	+					
207	<i>Parashumardites</i>												+	+					
208	<i>Uddenites</i>												+	+					
209	<i>Uddenoceras</i>												+	+					
210	<i>Paraschistoceras</i>												+	+					
211	<i>Schistoceras</i>												+	+					
212	<i>Aristoceras</i>												+	+					
213	<i>Prothalassoceras</i>												+	+					
214	<i>Somoholites</i>												+	+					
215	<i>Preshumardites</i>												+	?					
216	<i>Metapronorites</i>												+	?					
217	<i>Neopronorites</i>												+	+					
218	<i>Kargalites</i>												+	?					
219	<i>Neoaganides</i>												+	?					
220	<i>Shumardites</i>												+	+					+
221	<i>Emilites</i>												+	+					
222	<i>Dunbarites</i>												+	+					
223	<i>Vidrioceras</i>												+	+					
224	<i>Neoglaphyrites</i>												+	+					
225	<i>Daixites</i>												+	+					
226	<i>Artinskia</i>												+	+					
227	<i>Marathonites</i>												+	+					
228	<i>Shikhanites</i>												+	+					
229	<i>Protopopanoceras</i>												+	+					
230	<i>Juresanites</i>												+	+					
231	<i>Properrinites</i>												+	+					
232	<i>Tabantalites</i>												+	+					
233	<i>Sakmarites</i>												+	+					
234	<i>Akmilleria</i>												+	+					
235	<i>Paragastrioceras</i>												+	+					
236	<i>Crimites</i>												+	?					
237	<i>Prostacheoceras</i>												+	?					+
238	<i>Waagenina</i>												+	?					+
239	<i>Synartinskia</i>												+	+					
240	<i>Synuraloceras</i>												+	+					



№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		Д <sub>1</sub> е	Д <sub>1</sub> с	Д <sub>2</sub> е	Д <sub>2</sub> г	Д <sub>3</sub> г	Д <sub>3</sub> а	С <sub>1</sub> т	С <sub>1</sub> у	С <sub>2</sub> п	С <sub>2</sub> б	С <sub>2</sub> м	С <sub>3</sub> г	С <sub>3</sub> о	Р <sub>1</sub> ас	Р <sub>1</sub> са	Р <sub>1</sub> аг	Р <sub>2</sub> к	Р <sub>2</sub> т
		ледяной	кобленский	эйфельский	живетский	франский	фаменский	турнейский	висейский	намюрский	бакирский	московский	ягугулевский	оренбургский	асельский	самарский	артинский	казанский	татарский
241	<i>Propanoceras</i>																		
242	<i>Uraloceras</i>															+			
243	<i>Metalegoceras</i>															+		+	
244	<i>Medlicottia</i>															+		+	
245	<i>Thalassoceras</i>															+		+	
246	<i>Artioceras</i>																	+	
247	<i>Aktubinskia</i>																	+	
248	<i>Pseudohalorites</i>																	+	
249	<i>Yinoceras</i>																	+	
250	<i>Neoshumardites</i>																	+	
251	<i>Gaetanoceras</i>																	+	
252	<i>Atsabites</i>																	+	
253	<i>Spirolegoceras</i>																	+	
254	<i>Pseudoschistoce- ras</i>																	+	
255	<i>Eothinites</i>																	+	
256	<i>Metaperrinites</i>																	+	
257	<i>Perrinites</i>																	+	
258	<i>Demarezites</i>																	+	
259	<i>Peritrochia</i>																	+	
260	<i>Texoceras</i>																	+	
261	<i>Kufengoceras</i>																	+	
262	<i>Shengoceras</i>																	+	
263	<i>Popanoceras</i>																	+	
264	<i>Daraelites</i>																	+	
265	<i>Parapronorites</i>																	+	
266	<i>Propinacoceras</i>																	+	
267	<i>Sicanites</i>																	+	
268	<i>Altudoceras</i>																	+	
269	<i>Pseudovidrioceras</i>																	+	
270	<i>Neocrinites</i>																	+	
271	<i>Aricoceras</i>																	+	
272	<i>Glassoceras</i>																	+	
273	<i>Paraceltites</i>																	+	
274	<i>Eumedlicottia</i>																	+	
275	<i>Stacheoceras</i>																	+	
276	<i>Neogeoceras</i>																	+	
277	<i>Nodosageceras</i>																	+	
278	<i>Sundaites</i>																	+	
279	<i>Epithalassoceras</i>																	+	
280	<i>Aristoceratoides</i>																	+	

№ п/п	Название родов	Девон						Карбон						Пермь					
		D <sub>1</sub> ge	D <sub>1</sub> co	D <sub>2</sub> ei	D <sub>2</sub> gl	D <sub>3</sub> fr	D <sub>3</sub> fa	C <sub>1</sub> t	C <sub>1</sub> v	C <sub>2</sub> n	C <sub>2</sub> b	C <sub>2</sub> m	C <sub>3</sub> j	C <sub>3</sub> o	P <sub>1</sub> as	P <sub>1</sub> sa	P <sub>1</sub> ar	P <sub>2</sub> k	P <sub>2</sub> t
281	<i>Anatsabites</i>																		+
282	<i>Strigogoniatites</i>																		+
283	<i>Epiglyphioceras</i>																		+
284	<i>Hyattoceras</i>																		+
285	<i>Doryceras</i>																		+
286	<i>Palermites</i>																		+
287	<i>Adrianites</i>																		+
288	<i>Epadrianites</i>																		+
289	<i>Basleoceras</i>																		+
290	<i>Pseudagathiceras</i>																		+
291	<i>Sizilites</i>																		+
292	<i>Hoffmannia</i>																		+
293	<i>Clinolobus</i>																		+
294	<i>Mexioceras</i>																		+
295	<i>Waagenoceras</i>																		+
296	<i>Timorites</i>																		+
297	<i>Tauroceras</i>																		+
298	<i>Cibolites</i>																		+
299	<i>Xenodiscites</i>																		+
300	<i>Anderssonoceras</i>																		+
301	<i>Episageceras</i>																		+
302	<i>Xenaspis</i>																		+
303	<i>Xenodiscus</i>																	+	+
304	<i>Pseudogastrioceras</i>																		+
305	<i>Cyclolobus</i>																		+
306	<i>Krafftoceras</i>																		+
307	<i>Kingoceras</i>																		+
308	<i>Palaeolecanites</i>																		+
309	<i>Araxoceras</i>																		+
310	<i>Rotaraxoceras</i>																		+
311	<i>Prototoceras</i>																		+
312	<i>Discotoceras</i>																		+
313	<i>Urtoceras</i>																		+

## ФИЛОГЕНИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

История развития палеозойских аммоноидей в общих чертах изучена довольно хорошо, хотя многие детали требуют большой доработки на основе еще более широкого применения онтогенетических исследований. Некоторые ученые (F'resch, 1902) предполагали, что аммоноидеи представляют собою полифилетическую группу. К сожалению, и в современных сводках (Циттель, 1934, стр. 850) идея полифилии еще полностью не изжита, что в значительной степени объясняется недостаточностью специальных филогенетических исследований, а также склонностью некоторых палеонтологов к горизонтальной классификации. Поэтому при дальнейшей разработке данного вопроса нужно больше опираться на теорию монофилетической дивергентной эволюции Дарвина.

Многие палеонтологи, занимавшиеся изучением палеозойских аммоноидей, давали более или менее полные филогенетические схемы (Smith, 1903; Schmidt, 1925; Bisat, 1936; Plummer and Scott, 1937; Miller, 1938; Schindewolf, 1949, 1955; Руженцев, 1949, 1957; Miller and Furnish, 1954; Богословский, 1958 и др.). Поскольку филогения и систематика теснейшим образом взаимосвязаны, всякого рода классификационные изменения, конечно, отражались и в дальнейшем будут отражаться на филогенетических построениях. Изложенные ниже выводы тоже представляют собою лишь приближенное решение вопроса, хотя автор и стремился к максимальной объективности в оценке различных фактов и выводов.

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ НАДОТРЯДА АММОНОИДЕЙ

Вопрос о происхождении надотряда аммоноидей пока не может быть решен с полной документальностью. Дело в том, что нижнедевонские аммоноидеи известны еще недостаточно, и здесь со временем могут быть вскрыты неожиданные факты.

Вообще говоря, существуют две точки зрения на происхождение этой группы цефалопод. Одни исследователи (Спэт и ряд более ранних авторов) предполагали, что аммоноидеи были связаны с каким-либо родом свернутых наутилоидей, например, с силурийским *Barrandeoceras*; появление в девоне таких своеобразных форм, как *Lobobactrites* или *Anetoceras*, они объясняли вторичным развертыванием аммоноидей. Другие исследователи (Хайэтт, Шиндewolf, Миллер) считали, что аммоноидеи произошли от бактритов путем постепенного закручивания прямой раковины. Вторая точка зрения кажется нам гораздо более близкой к истине.

Решение стоящего перед нами вопроса сильно затрудняется геохронологией известных древнейших представителей бактритоидей и аммоноидей. До недавнего времени среди древнейших бактритоидей были описаны *Eobactrites* из ордовика, *Bactrites* из среднего девона и *Lobobactrites* из тех же отложений. В силурийских и нижнедевонских слоях бактритоидей установлены не были. Древнейшие аммоноидеи, найденные в нижнем де-

воне, были представлены несколькими родами: *Anetoceras*, *Mimosphinctes*, *Gyroceratites*, *Mimagoniatites*, *Anarcestes* и *Sellanarcestes*. Возникало стратиграфическое несоответствие: производить аммоноидей от *Eobactrites* было рискованно, вследствие большого разрыва во времени; связывать их с *Bactrites* или *Lobobactrites* — значит вступать в противоречие с хронологическим принципом. В этой связи большое значение приобретает работа Г. Эрбена (Erben, 1953), в которой описан *Lobobactrites* sp. nov. из нижнекобленцких слоев. Но из этой же работы видно, что аммоноидеи в значительном количестве встречаются и на несколько более низком стратиграфическом уровне, хотя и в том же ярусе. Тем не менее, новые данные являются обнадеживающими; они позволяют думать, что будущие исследования приведут к открытию бактритоидей в еще более древних девонских отложениях.

Итак, вступая в некоторое противоречие с хронологическим принципом, в надежде, что это противоречие будет полностью снято новыми работами, предком аммоноидей следует считать род *Lobobactrites*. Отличительные его особенности — прямая раковина с эллиптическим сечением, слабая скульптура в виде струек роста и наличие трех лопастей по формуле VO; это единственный среди бактритоидей род, у которого развита омилилатеральная лопасть. Первым представителем аммоноидей мы считаем род *Anetoceras*, который встречается тоже в нижней части кобленцкого яруса. Его отличительные особенности — неплотно свернутая (криоконовая) раковина, довольно резкая скульптура в виде поперечных ребрышек и наличие трех лопастей по формуле VO; это единственный среди девонских аммоноидей род, у которого раковина на всем протяжении неплотно свернутая. Следовательно, *Lobobactrites* и *Anetoceras* объединяет характер лопастной линии и разделяют форма раковины и характер скульптуры.

Именно переход от прямой раковины к свернутой определяет нижнюю границу аммоноидей. Это изменение, происшедшее необычайно быстро, имело огромное эволюционное значение.

Прямая раковина бактритоидей необычайно сужала возможности эволюционных изменений. При маленьком апикальном угле и высоких газовых камерах рост организма приводил к возникновению такой длинной раковины, которая сильно ограничивала подвижность животного. Поэтому, как показал В. Н. Шиманский (1954), общая эволюция бактритоидей шла по пути увеличения апикального угла и уменьшения высоты камер. Это вызывало другие последствия — быстрое увеличение объема жилой камеры, относительное уменьшение объема газовых камер и, как следствие отсюда, тоже снижение плавучести животного. Указанные выше особенности раковины бактритоидей, по-видимому, были причиной того, что эта долговечная группа в таксономическом отношении оказалась в общем весьма немногочисленной.

Узкие возможности преобразований, связанные с прямой раковиной бактритоидей, были преодолены у аммоноидей путем свертывания раковины, у белемноидей путем перехода ее внутрь организма. Развитие свернутой раковины имело важные последствия: возникли условия для длительного роста животного, поскольку длина трубки теперь уже не ограничивала его подвижности; раковина стала гораздо более компактной, удобной для маневрирования; самая тонкая апикальная часть трубки оказалась внутри раковины и стала хорошо защищенной от возможных повреждений. В общем свернутая раковина аммоноидей необычайно расширила возможности эволюционных изменений. Адаптивная радиация пошла быстрыми темпами, во всех возможных направлениях. Приспособление к новым разнообразным условиям жизни вызывало почти беспредельные изменения общей формы, характера скульптуры, очертания лопастной линии и других особенностей в строении раковины.

## ОБЩИЙ ХОД ЭВОЛЮЦИИ АММОНОИДЕЙ

Возникнув в нижнедевонскую эпоху, аммоноидеи существовали до конца мелового периода (маастрихтского века), а затем полностью вымерли. За это весьма длительное время они испытали сложную и блестящую эволюцию, достигнув в различных филогенетических стволах большого совершенства и процветания. История аммоноидей свидетельствует о постоянно нарастающей экологической экспансии этой группы, закончившейся захватом всех морских пространств. На рис. 120 и 121 показаны филогенетические отношения пяти выделенных нами отрядов аммоноидей; рис. 122 характеризует темпы развития каждого отряда во времени.

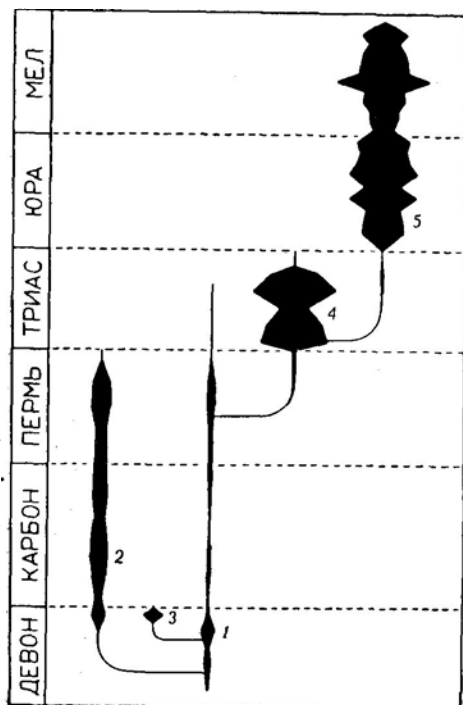


Рис. 120. Филогенетические отношения пяти отрядов аммоноидей:

- 1—агониатиты; 2—гониатиты; 3—климении;  
4—цератиты; 5—аммониты.

Гониатиты отделились от агониатитов в среднедевонскую эпоху, вероятно, в живетском веке, и полностью вымерли в конце пермского периода; в ходе эволюции они распались на три подотряда. Вначале весьма немногочисленные, они дали резкую вспышку формообразования в фаменском веке и затем, с некоторыми спадами, процветали на протяжении двух периодов — каменноугольного и пермского, все это время резко преобладая над агониатитами. Первые представители гониатитов имели довольно простую организацию, хотя и более высокую по сравнению с первыми агониатитами. Затем их организация долгое время повышалась очень медленно, и только с начала среднекаменноугольной эпохи стали появляться группы с резко и быстро усложнявшейся перегородкой и лопастной линией; некоторые из них существовали до конца перми. В отличие от самых сложных агониатитов, раковина таких гониатитов имела субсферическую или эллипсоидальную форму.

Климении, филогенетически связанные тоже с агониатитами, — сравнительно недолговечная группа; они существовали в течение франского, фаменского и начала турнейского веков и образовали только два подотряда.

Агониатиты появились в начале кобленцкого века и закончили свое существование в конце карнийского века; в течение этого времени они распались на пять подотрядов. Начав с очень простой организации, они повышали ее в процессе эволюции и дважды достигли максимального прогресса — во франском веке и в артинско-казанское время. На этих этапах своего развития агониатиты имели самую удобную для плавания, линзовидную раковину, самую сложную перегородку и выделили наибольшее количество родов. Триасовые агониатиты тоже имели

в таксономическом отношении были очень малочисленными и совершенно терялись среди массы одновременно с ними живших цератитов.

в таксономическом отношении были очень малочисленными и совершенно терялись среди массы одновременно с ними живших цератитов.

Насколько немногочисленны были климении на первом этапе своего развития, видно из того, что во франском ярусе зафиксировано присутствие только одного рода. В фаменское время они получили необычайно пышное развитие и были основной группой аммоноидей, превышая по таксономическому разнообразию не только агониатитов, но и гониатитов. В конце девонского периода большинство семейств и родов прекратило свое существование, и, по-видимому, только два рода перешли в каменноугольный

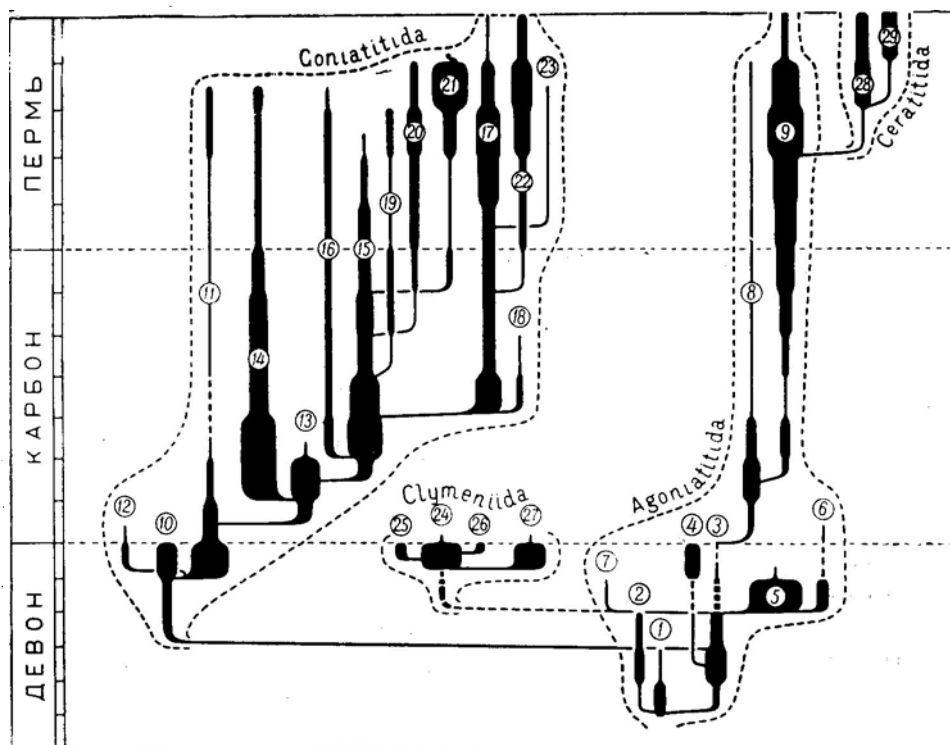


Рис. 121. Филогенетическая схема палеозойских отрядов аммоноидей.

Подотряд Agoniatitina: 1 — Mimocerataceae; 2 — Agoniatitaceae. Подотряд Anarcestina: 3 — Anarcestaceae; 4 — Prolobitaceae. Подотряд Gerphoceratina: 5 — Pharcicerataceae; 6 — Belocerataceae. Подотряд Timanoceratina: 7 — Timanocerataceae. Подотряд Prolesanitina: 8 — Prolesanitaceae; 9 — Medlicottiaceae. Подотряд Tornoceratina: 10 — Tornocerataceae; 11 — Cheilocerataceae. Подотряд Praeglyphioceratina: 12 — Praeglyphiocerataceae. Подотряд Goniatitina: 13 — Pericyclaceae; 14 — Dimorphocerataceae; 15 — Goniatitaceae; 16 — Agathicerataceae; 17 — Gastriocerataceae; 18 — Welleritaceae; 19 — Shumarditaceae; 20 — Marathonitaceae; 21 — Adrianitaceae; 22 — Cyclolobaceae; 23 — Popanocerataceae. Подотряд Gonioclymeniina: 24 — Sellaclymeniaceae; 25 — Gonioclymeniaceae; 26 — Parawocklumeriaceae. Подотряд Clymeniina: 27 — Clymeniaceae. Подотряд Ceratitina: 28 — Xenodiscaceae; 29 — Otocerataceae.

период, но и они вскоре вымерли. По высоте организации различные группы климений несколько отличались одна от другой, но все они были в общем довольно примитивными и многие развивались по пути резкого упрощения перегородки. В этом отношении климении резко отличаются от других отрядов аммоноидей. В ходе филогенетического развития они в целом не только не повысили уровень своей организации, но даже снизили его по сравнению с тем состоянием, в котором находились их непосредственные предки.

Цератиты отделились от поздних агониатитов в конце нижнепермской эпохи, в артинском веке, и полностью вымерли в конце триасового периода; подотрядов среди этой группы пока еще не выделено, хотя они в дальнейшем, конечно, будут установлены. В начале своего существования цератиты были представлены всего лишь одним родом. В верхнепермское время значение этой группы среди других отрядов постепенно возрастало, так что в конце перми она заняла ведущее положение, но оставалась все-таки малочисленной. Резкое изменение в темпах эволюции произошло в нижнетриасовую эпоху, когда в результате быстрого формообразования возникло множество новых групп различного таксономического ранга.

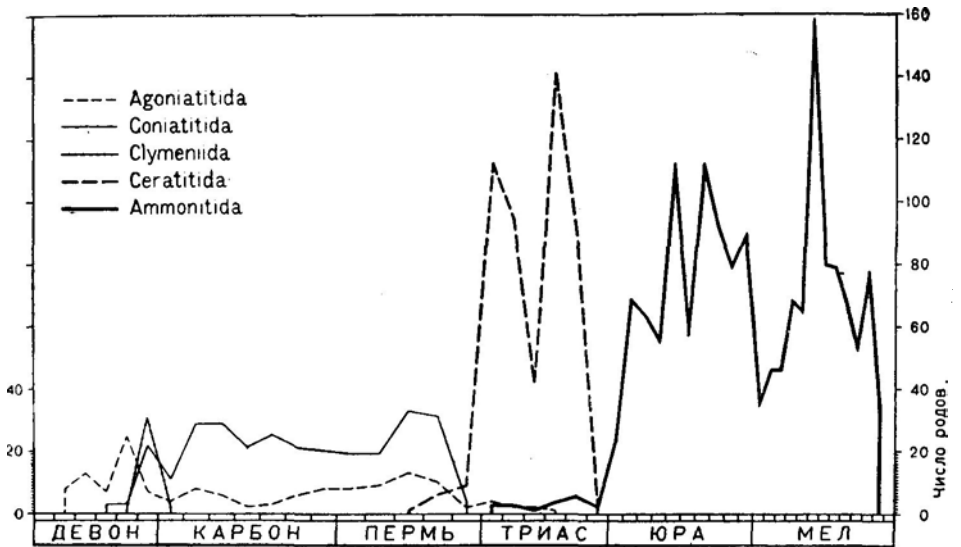


Рис. 122. Темпы развития пяти отрядов аммонойд; по каждому ярусу указано суммарное число родов. Деление систем на ярусы следующее: девон — жединский, кобленцкий, эйфельский, живетский, франский, фаменский; карбон — турнейский, визейский, намюрский, башкирский, московский, жигулевский, оренбургский; пермь — ассельский, сакмарский, артинский, казанский, татарский; триас — скифский, анизийский, ладинский, карнийский, норийский, рэтский; юра — геттанжский, синемурский, плинсбахский, тоарский, байосский, батский, келловейский, оксфордский, кимериджский, титонский; мел — берриасский, валанжинский, готеривский, барремский, аптский, альбский, сеноманский, туронский, коньякский, сантонский, кампанский, маастрихтский, датский.

В дальнейшем цератиты процветали в течение почти всего триасового периода с некоторым спадом в ладинском веке. В конце норийского века произошло огромное вымирание цератитов, после которого сохранилось лишь незначительное количество родов (известно только три), в свою очередь исчезнувших на границе триаса и юры. Древнейшие цератиты имели сравнительно очень простую организацию, которая затем постепенно усложнялась и достигла в некоторых филогенетических ветвях большого совершенства. Раковина наиболее высокоорганизованных родов имела линзовидную форму, а лопастная линия — необычайно сложное очертание как по количеству элементов, так и по степени их рассеченности. В верхнем триасе, впервые в истории аммонойд, появились вторично развернутые и башенковидные (турриконовые) формы.

Аммониты произошли от простейших цератитов в нижнетриасовую эпоху, точнее в верхнескифское время, и существовали на протяжении трех периодов — триасового, юрского и мелового — до маастрихтского века включительно. За это время они распались на три подотряда, из которых самый большой (собственно аммониты) по современным данным пред-

ставляет собою гетерогенную группу, нуждающуюся в разукрупнении. В течение триасового периода представители этого отряда были весьма немногочисленны и почти терялись среди подавлявших их цератитов. Только в начале юрского периода (в геттанжском веке) они стали набирать силу и вскоре затем достигли большого расцвета, который продолжался с некоторыми спадами до конца маастрихтского века, когда все сохранившиеся к тому времени ветви аммоноидей вымерли. Древнейшие аммониты, встречающиеся в скифских отложениях, были в такой степени примитивны и так мало отличались от своих предков, что некоторые исследователи склонны считать их еще цератитами. В дальнейшем они испытали необычайно бурную эволюцию, которая захватывала все особенности раковины — и внешнюю форму, и скульптуру, и перегородку, и многие другие. В процессе их развития адаптивная радиация шла по всем возможным направлениям. Одни группы достигли большого совершенства, очень высокой организации, необычайно крупных размеров (отмечаются раковины до 3 м в диаметре), другие — развивались в сторону резкого упрощения организации с возвратом к цератитовому и даже гониатитовому типу лопастной линии, третьи — пошли по пути гетероморфизма, образуя раковины, резко отличные от нормальной (так называемые криоконы, скафиконы, турриконы, тортиконы, бакуликоны и другие). Крайних представителей всех этих групп особенно много было в верхнемеловую эпоху, т. е. на закате эволюционной истории аммоноидей.

### ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА AGONIATITIDA

Переход от прямых бактритоидей к плотно свернутым агониатитам произошел не сразу, а путем ряда последовательных изменений

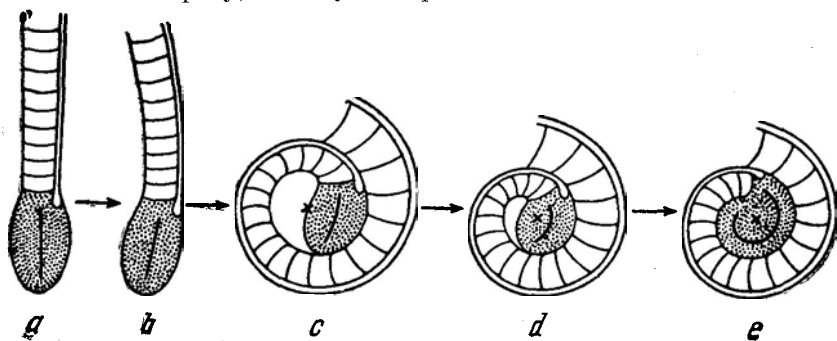


Рис. 123. Переход от прямых бактритоидей к плотно свернутым агониатитам; продольные сечения раковин самой ранней стадии онтогенетического развития (сильно увеличено):

*a* — *Lobobactrites*; раковина прямая; *b* — *Anetoceras*; раковина согнутая; *c* — *Gyroceratites*; раковина свернутая, с большим умбональным отверстием; *d* — *Mimagoniatites* (а также *Anarcestes*); раковина свернутая, с маленьким умбональным отверстием; *e* — *Agoniatites* (а также *Werneroceras*); раковина плотно свернутая, без умбонального отверстия; точками покрыта начальная камера; жирная линия — ее длинная ось; крестик — приблизительное положение оси навивания (по Шиндевольфу, 1950, с изменениями).

(рис. 123). Исходное состояние агониатитов характеризует род *Anetoceras*, имевший неплотно свернутую раковину криоконового типа. Следующая стадия представлена родом *Gyroceratites* с плотно свернутыми оборотами, но с большим умбональным отверстием. Затем появились роды *Mimagoniatites* с узким умбональным отверстием и *Agoniatites* без умбонального отверстия. Таков был общий ход изменения раковины у древнейших агониатитов. Перейдем теперь к конкретному рассмотрению филогении отряда (рис. 124).



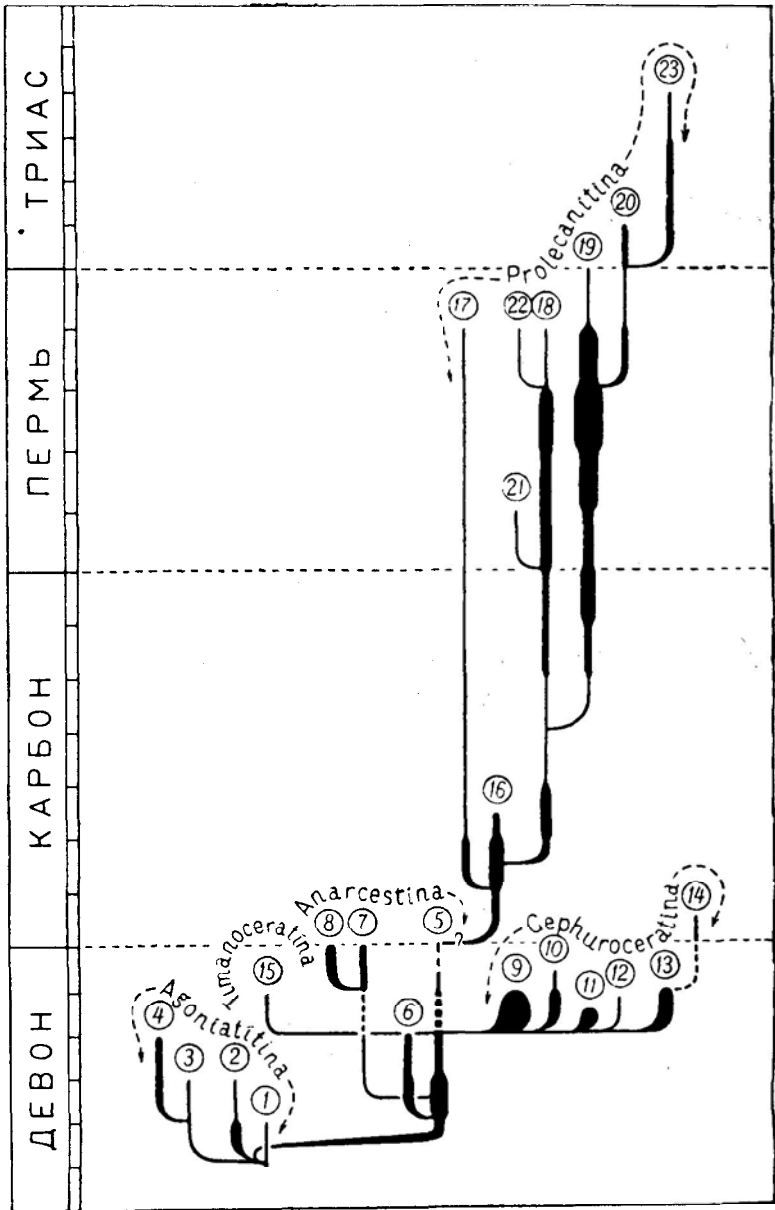


Рис. 124. Филогенетическая схема отряда Agoniatitida.

Семейства: 1 — Anetoceratidae; 2 — Mimoceratidae; 3 — Mimagoniatitidae; 4 — Agoniatitidae; 5 — Anarcestidae; 6 — Pinacitidae; 7 — Prolobitidae; 8 — Phenacoceratidae; 9 — Gephuroceratidae; 10 — Triainoceratidae; 11 — Pharciceratidae; 12 — Devonopronoritidae; 13 — Beloceratidae; 14 — Prodromitidae; 15 — Timanoceratidae; 16 — Prolecanitidae; 17 — Daraelitidae; 18 — Pronoritidae; 19 — Medlicottidae; 20 — Episageceratidae; 21 — Shikhanitidae; 22 — Sundaitidae; 23 — Sageceratidae.

Подотряд *Agoniatitina*. Этот древнейший подотряд, объединяющий самых примитивных агониатитов с омнилатеральной лопастью, возник в середине нижнего девона и закончил свое существование в конце среднедевонской эпохи. В таксономическом отношении он очень невелик и состоит из двух надсемейств, *Mimocerataseae* и *Agoniatitaseae*, четырех семейств и всего лишь семи родов. Незначительное таксономическое разнообразие этой группы, особенно, малое количество известных родов, могут быть объяснены отчасти неполнотой наших знаний, но, главным образом, еще очень слабым проявлением адаптивной радиации.

I. Надсемейство *Mimocerataseae* существовало на протяжении двух веков — кобленцкого и эйфельского. По имеющимся данным, объем его весьма невелик: два семейства, *Anetoceratidae* и *Mimoceratidae*, и четыре рода. Филогенетическое единство его немногих представителей определяла очень простая лопастная линия, состоявшая только из вентральной и омнилатеральной лопастей (по формуле VO). Родоначальником этой древнейшей группы агониатитов, так же как и всех аммоноидей, мы считаем род *Anetoceras* из монотипного семейства *Anetoceratidae*, найденный в нижней части кобленцкого яруса Западной Европы. От него отделились мимоцератида, распавшиеся на два подсемейства, которые различались только особенностями скульптуры; у одного (*Mimosphinctinae*) была резко выраженная, у другого (*Mimoceratinae*) — слабо развитая поперечная скульптура. Первое подсемейство известно только в Западной Европе, второе получило более широкое распространение (Урал, Западная Европа, Северная Африка). Последний представитель рассматриваемого надсемейства, род *Gyroceratites*, обоснованно считается родоначальником более поздних аммоноидей.

II. В начале кобленцкого века от рода *Gyroceratites* отделилась новая немногочисленная, хотя и своеобразная группа агониатитов — надсемейство *Agoniatitaseae* (рис. 39). По имеющимся данным, эта группа состоит из двух семейств и всего трех родов. Более раннее семейство *Mimagoniatitidae* существовало в течение кобленцкого и эйфельского веков, более позднее *Agoniatitidae* — в течение всего среднего девона. Представители первого из них известны на той же территории, что и предковый род *Gyroceratites*, представители второго распространились гораздо шире и известны почти на всех современных континентах. Онтогенетические исследования показывают, что эволюция всей этой группы шла в направлении *Mimagoniatites* → *Agoniatites* → *Paraphyllites*. В ходе исторического развития умбональное отверстие исчезло, раковина стала крупнее (у рода *Agoniatites* до 30 см, если не более), появилась значительная инволютность, лопастная линия приобрела немного большую сложность, благодаря возникновению дорсальной лопасти (по формуле VO : D).

Наш краткий обзор показывает, что эволюция подотряда *Agoniatitina* протекала весьма медленными темпами, что особенно касается развития перегородки. В течение довольно большого промежутка времени, охватившего три геологических века, количество лопастей вокруг перегородки увеличилось от трех до четырех и только у одного рода (*Paraphyllites*) — до шести. В конце среднедевонской эпохи представители рассматриваемого подотряда полностью и бесследно вымерли. Причина их исчезновения кроется, по-видимому, в некоторых особенностях организации, составляющих считать всю эту группу инадаптивной ветвью в развитии агониатитов. Б. И. Богословский (1958) правильно заметил, что широкая омнилатеральная лопасть препятствовала усложнению перегородки, ограничивая развитие группы. Более адаптивной и жизненной оказалась другая ветвь агониатитов, к рассмотрению которой мы и перейдем.

Подотряд *Anarcestina*. Следующий большой этап в эволюции агониатитов представлен подотрядом *Anarcestina*, который возник в

середине нижнего девона и закончил свое существование в конце верхнедевонской эпохи. В таксономическом отношении эта группа тоже не очень велика; она состоит из двух надсемейств, *Anarcestaceae* и *Prolobitaceae*, четырех семейств и 17 родов. Значительное увеличение количества родов по сравнению с *Agoniatitina* говорит о большем многообразии путей эволюции, об усилении адаптивной радиации.

Родоначальником подотряда был род *Anarcestes*, отделившийся от *Gyroceratites* в начале кобленцкого века. Важной его особенностью, указывающей на связь с предком, было маленькое умбональное отверстие, которое развито также у рода *Latanarcestes*, но отсутствует у всех более поздних представителей группы. Возникновение рода *Anarcestes* сопровождалось незначительной на первый взгляд перестройкой перегородки и лопастной линии: вместо омнилатеральной лопасти появилась умбональная лопасть. Однако такое преобразование открыло новые пути для усложнения лопастной линии и, вместе с тем, для дальнейшего развития агониатитов. Зарождаясь вблизи умбо, умбональная лопасть в процессе индивидуального развития у одних форм оставалась на месте (рис. 40), у других — смещалась на боковую сторону, освобождая место для появления новых умбональных лопастей (рис. 41). Так возникла важнейшая особенность всех более поздних агониатитов, стойко сохраняющаяся в ходе филогенетического развития, — усложнение перегородки путем выделения все новых умбональных лопастей, последовательно смещавшихся в вентральном направлении.

I. Древнейшей по происхождению группой подотряда *Anarcestina* было широко распространенное надсемейство *Anarcestaceae*, состоящее из двух семейств — *Anarcestidae* и *Pinacitidae*. Первое из них существовало с начала кобленцкого века, вероятно, до конца девонского периода, хотя на некоторых уровнях (нижняя половина франского и верхняя половина фаменского ярусов) его представители пока не известны. Наибольшего расцвета оно достигло в среднедевонскую эпоху. Все анарцестиды имели примитивную лопастную линию, состоявшую из четырех лопастей (по формуле  $VU:D$ ). Некоторые особенности очертания лопастных линий показывают, что внутри семейства эволюция шла разными путями. Одна ветвь была представлена формами, которых объединяло приумбональное положение лопасти U; это — *Anarcestes*, *Subanarcestes* и *Cabrieroceas*. Другая ветвь, отделившаяся от *Anarcestes* в нижнем девоне, включала формы с боковым положением умбональной лопасти: *Latanarcestes*, *Werneroceras* и *Archoceras*. Третья ветвь, отделившаяся от *Latanarcestes* тоже в нижнем девоне, известна по одному лишь роду *Sellanarcestes*, который отличался от всех прочих представителей семейства двураздельной дорсальной лопастью. Последнее направление эволюции не получило дальнейшего развития. Две другие группы *Anarcestidae* дали начало всем позднее возникшим аммоноидеям.

В начале среднедевонской эпохи появилось семейство *Pinacitidae*, отражавшее несколько более высокую стадию в эволюции агониатитов. Вероятно, оно произошло от анарцестид с боковым положением умбональной лопасти типа *Werneroceras*. У представителей семейства *Pinacitidae* раковина стала более плоской и инволютной, а лопастная линия — более сложной вследствие зарождения внутренней боковой лопасти (по формуле  $VUID$ ). Среди преобладающей массы пинацитид с простой дорсальной лопастью выделяется род *Wedekindella*, у которого названная лопасть разделена дополнительным седлом на две части. Это — особая ветвь в эволюции семейства. В конце среднедевонской эпохи пинацитиды полностью вымерли.

II. В эйфельское время от анарцестид с боковым положением умбональной лопасти отделилась еще одна интересная группа — надсемейст-

во Prolobitaceae, образованное двумя семействами — Prolobitidae и Phenacosceratidae. Историческое развитие этой группы еще далеко от ясности. Исходным родом, входящим в состав первого семейства, считается *Sobolewia*. Это — простая форма с примитивной лопастной линией (VU : D), известная только в среднедевонских отложениях Европы и Африки. Во франском ярусе пролобитиды пока не найдены, вследствие чего связь *Sobolewia* с более поздними родами остается неясной. Зато в фаменском веке они достигли большого развития, хотя и были представлены только двумя родами — *Prolobites* и *Prionoceras*. Фаменские пролобитиды были весьма своеобразной группой, развивавшейся по пути особого усложнения дорсальной лопасти. По своей организации они стояли гораздо выше *Sobolewia*. Слабо изученное семейство Phenacosceratidae, известное только в Западной Европе, ограничено в своем распространении фаменским ярусом. Отсутствие необходимых онтогенетических исследований лишает нас точных данных, которые позволили бы судить о филогенетических связях этой группы. Однако кажется наиболее правдоподобным, что она произошла от пролобитид. Став на такую позицию, мы должны думать, что в момент обособления фенокоцератид их раковина испытала резкое раннеонтогенетическое преобразование по способу неотении и брадигенеза, превратившись из совершенно инволютной в эволютную. При этом способ усложнения лопастной линии, вероятно, не подвергся существенным изменениям. На границе девона и карбона представители обоих семейств вымерли.

Из всего сказанного следует, что эволюция подотряда Anarcestina протекала более многообразно по сравнению с ранее рассмотренной группой, но, как правило, тоже довольно медленно. За весь эволюционный период, охвативший пять веков девона, при значительном разнообразии формы раковины, перегородка и лопастная линия никогда не достигали большой сложности. Это видно из того, что количество лопастей за все время увеличилось от четырех только до восьми. Наибольший расцвет подотряда приходится в целом на средний девон и фаменский век. Почти все филогенетические ветви после периода расцвета бесследно вымирали. Исключение составляет центральное и самое низкое по своей организации семейство Anarcestidae, от которого произошли все другие подотряды агониатитов, а также отряды гониатитов и климений.

Подотряд *Gephyrocseratina*. Появлению этого подотряда предшествовали важные изменения в составе фауны девонских морей — все представители Agoniatitina и большая часть Anarcestina к концу среднего девона вымерли. Это, конечно, способствовало развитию новых групп, среди которых первое место принадлежало рассматриваемому подотряду. Одной из его особенностей было весьма непродолжительное существование; почти все входящие в его состав группы возникли в начале верхнедевонской эпохи и исчезли в течение одного франского века. Подотряд состоит из двух надсемейств, Pharcicerataceae и Velocerataceae, шести семейств и 24 родов. Если учесть, что все они возникли в течение одного геологического века, то станет очевидным, что эволюция подотряда *Gephyrocseratina* проходила в условиях необычайно интенсивной адаптивной радиации, не свойственной предшествующим группам.

Древнейшим родом, положившим начало рассматриваемому подотряду, был *Ponticeras*, отделившийся от той ветви анарцестид, у которой умбональная лопасть занимала приумбональное положение. При общей низкой организации и простой лопастной линии, у этого широко распространенного рода появилась совершенно новая особенность: вентральная лопасть рано в онтогенезе стала трехраздельной по формуле  $V \rightarrow (V_2V_1V_2)$ . Эта особенность сохранилась затем у всех представителей подотряда, стала важнейшим организационным признаком всех его представителей.

I. Надсемейство Pharcicerataceae образовано четырьмя известными в настоящее время семействами: Gephuroceratidae, Triainoceratidae, Pharciceratidae и Devonopronoritidae. Все они возникли почти одновременно, хотя исходным было, конечно, первое из них. Гефуроцератиды развивались различными путями, но вполне ясно намечается основная линия (рис. 47); это — *Ponticeras* → *Uchtites* → *Gephuroceras* → *Koenenites* → *Hoeninghausia* → *Timanites*. Внутри этого ряда изменения шли в определенном направлении: раковина становилась более линзовидной, лопастная линия — более сложной, вследствие выделения сначала внутренней боковой, затем дополнительных умбональных лопастей. Исходное и конечное состояние перегородки хорошо показывают формулы:  $(V_2V_1V_2)U : D \rightarrow (V_2V_1V_2)UU^1U^2 : ID$ ; т. е. в ходе эволюции количество лопастей увеличилось от четырех до десяти. Боковыми ветвями рассматриваемого семейства мы считаем *Ponticeras* → *Probeloceras*, *Gephuroceras* → *Crickites* и *Gephuroceras* → *Komioceras*. Однако соотношение этих родов нуждается еще в дополнительном исследовании на основе более полного фактического материала.

Другие семейства произошли от гефуроцератид, имевших внутреннюю боковую лопасть. Решить вопрос о предковых родах более точно в настоящее время вряд ли возможно. Хотя каждое из трех семейств развивалось совершенно своеобразно, общим для них было сильное усложнение лопастной линии путем выделения большого количества умбональных лопастей. Триаиноцератида отличались от других семейств сильным развитием скульптуры. Среди этой своеобразной, но еще недостаточно изученной группы намечается филогенетический ряд *Triainoceras* → *Sandbergeroceras* → *Schindewolfoceras* с увеличением общего количества лопастей от 10 до 16 при постепенном упрощении вентральной лопасти (рис. 48). Фарцицератида в течение короткого времени (первая половина франского века) испытали необычайно бурную эволюцию. Изменения шли в основном в сторону возрастания инволютности раковины и резкого усложнения перегородки. Центральный филогенетический ряд образуют роды *Sphaeropharciceras* → *Pharciceras* → *Synpharciceras* → *Neopharciceras* с увеличением числа лопастей от 10 до 54, если не больше (рис. 49). Род *Nordiceras* представляет, вероятно, боковую ветвь в развитии этого семейства. Девонопроноритиды известны пока по одному роду, найденному на Алтае; отличительной его особенностью является двучленное деление первичной умбональной лопасти. Поскольку у *Devonopronorites* было уже 24 лопасти, можно высказать предположение, что в дальнейшем будут открыты представители этого семейства с более примитивной организацией.

II. Надсемейство Belocerataceae образовано семействами Beloceratidae и Prodromitidae, из которых первое хорошо известно, благодаря необычайно широкому распространению, второе же изучено недостаточно. Белоцератида произошли в начале франского века от гефуроцератид и представлены единым филогенетическим рядом (рис. 51, 52), образованным родами *Neomanticoceras* → *Eobeloceras* → *Mesobeloceras* → *Beloceras*. Внутри этого ряда раковина становилась все более линзовидной и инволютной, а лопастная линия — более сложной. Постепенное усложнение перегородки происходило путем выделения новых вентральных лопастей по формуле  $V_2V^1V_1V^1V_2 \rightarrow V_2V^1V^2V^3V^4V^5V_1V^5V^4V^3V^2V^1V_2$  и путем образования большого количества умбональных лопастей. В результате такого развития в сравнительно короткое время количество лопастей, возникших из первичной вентральной, возросло от 5 до 13, а общее количество — от 10 до 52. Это говорит о бурных темпах развития семейства. В конце франского века, достигнув большого совершенства и всемирного распространения, белоцератида полностью вымерли. В отличие

от рассмотренного семейства, протромитиды представлены только одним родом *Prodromites*, установленным в турнейских отложениях Северной Америки. Происхождение этого рода пока еще не ясно, и лишь условно мы связываем его с белocerатидами. Более обоснованное решение этого вопроса будет зависеть от возможного нахождения связующих звеньев в фаномских отложениях.

Переходя к выводам, мы должны еще раз подчеркнуть необычайно бурные темпы развития подотряда. Эволюция каждого филогенетического ряда шла, в целом, по пути резкого повышения организации. Раковина в большинстве случаев была крупная, совершенно инволютная, линзовидной формы, что способствовало быстрому плаванию. Перегородки имели весьма сложное строение, что обеспечивало прочность раковины во время быстрых вертикальных перемещений. За весь девонский период у ранее рассмотренных агониатитов количество лопастей, развитых вокруг одной перегородки, увеличилось от трех до восьми. За один франкий век внутри данного подотряда это количество возросло от 4 до 54, если не больше. В исключительно короткий срок отдельные представители *Gephuroceratina* достигли такой высокой организации, которая не идет ни в какое сравнение с организацией всех девонских и большей части каменноугольных форм, как агониатитов, так и гониатитов. Испытав столь блестящую эволюцию, все представители этой группы вымерли, не оставив после себя никаких потомков.

Подотряд *Timanoceratina*. Наши сведения, касающиеся этого ничтожного по своему объему подотряда, крайне ограничены. В настоящее время известно только одно семейство *Timanoceratidae*, представленное единственным родом *Timanoceras*, установленным во франкских отложениях Тимана. Морфологические особенности этого рода указывают на то, что предком его мог быть агониатит с довольно широкой эволютной несколько скульптурированной раковиной и простой лопастной линией, имевшей всего четыре лопасти. Этим условиям вполне удовлетворяют некоторые представители семейства *Anarcestidae*. Поэтому можно считать, что тиманоцератиды, так же как и гепуроцератиды, отделились в начале франского века от анарцестид с приумбональным положением лопасти U; развитие перегородки шло в этом случае в направлении  $VU : D \rightarrow (V_1V_1) : ID$ , тогда как у гепуроцератид — в направлении  $VU : D \rightarrow (V_2V_1V_2) U : D$ .

Сравнивая подотряды *Gephuroceratina* и *Timanoceratina*, возникшие одновременно от одного или очень близких предков, нельзя не заметить огромного между ними различия. Первый развивался бурными темпами, что привело к большому таксономическому разнообразию и необычайно высокой организации конечных форм. Развитие второго было весьма ограниченным, а конечная организация — очень невысокой. Поэтому первый подотряд можно назвать адаптивной группой, а второй — инадаптивной группой. Неизвестные нам коррелятивные связи тормозили развитие агониатитов при двучленном делении первичной вентральной лопасти. Как будет показано дальше, при таком же делении гониатиты достигли большого разнообразия и совершенства.

Подотряд *Prolesanitina*. На границе девона и карбона в истории агониатитов произошли важные изменения. К этому времени почти все ранее существовавшие группы вымерли. На смену им появились представители нового подотряда, вначале малочисленные, но с течением времени достигшие пышного развития и всемирного распространения. *Prolesanitina* — это обширный и длительно существовавший подотряд; он относится к числу наиболее изученных, хотя вопрос о его происхождении до сих пор остается не вполне ясным. По имеющимся данным первые его представители появились в самом начале каменноугольного

периода, последние — вымерли в верхнетриасовое время. В ходе исторического развития подотряд распался на три надсемейства, Prolecanitaceae, Medlicottiaceae и Sagecerataceae, восемь семейств и 43 рода. Пути эволюции этих групп были весьма разнообразны.

По мнению некоторых исследователей (Miller a. Furnish, 1957a), рассматриваемый подотряд произошел в верхнедевонское время, отделившись от семейства Prolobitidae. Согласиться с таким представлением невозможно по той простой причине, что развитие лопастной линии у пролобитид и пролеканитид проходило совершенно различно: в первом случае дорсальная лопасть делится по формуле  $D \rightarrow D_1D_1 \rightarrow D_1D^1D_1$ , во втором — остается нерасчлененной. Пытаясь связать пролеканитиды с пролобитидами, Миллер и Фёрниш отнесли верхнедевонский род *Cycloclymenia* к семейству Prolecanitidae; однако такая группировка является совершенно искусственной, поскольку нет ничего общего между *Cycloclymenia* и настоящими пролеканитидами. Всех эволютных «пролобитид» в составе родов *Clymenoceras*, *Cycloclymenia* и *Paralytoceras* мы объединяем в семейство Phenacoseratidae. Производить пролеканитид от этого семейства нет никакой возможности, потому что по всем морфологическим показателям, за исключением эволютности раковины, эти группы резко различны. Нам кажется более вероятным происхождение подотряда Prolecanitina от слабо специализированного семейства Anarcestidae, в составе которого есть нижнефаменский род *Archoceras* с эволютной раковинной. Однако доказать правильность такого представления пока тоже невозможно, потому что в верхнефаменских отложениях не известно ни анарцестид, ни пролеканитид. Кроме того, между *Archoceras* и древнейшим родом пролеканитид существует значительный морфологический разрыв, который может быть показан формулами  $VU : D \rightarrow VUU^1 : ID$ , т. е. по строению перегородки простейшие пролеканитиды гораздо сложнее анарцестид. Отсюда видно, что вопрос о происхождении рассматриваемого подотряда нуждается в доработке и будет окончательно решен только после открытия недостающих звеньев в предполагаемой цепи развития.

I. Надсемейство Prolecanitaceae представлено двумя семействами — Prolecanitidae и Daraelitidae, филогения которых в основных чертах хорошо известна. Первое из них возникло на границе девона и карбона и закончило свое существование в начале намюрского века. Внутри этого семейства намечается достаточно определенный филогенетический ряд (рис. 59), представленный родами *Protocanites* → *Merocanites* → *Prolecanites* → *Dombarocanites*. Для членов этого ряда, постоянно сохранявших эволютную раковину, характерно неуклонное усложнение перегородки путем появления на наружной поверхности раковины новых умбональных лопастей, что привело к постепенному увеличению общего числа лопастей от 8 до 14. Кроме основного ряда среди пролеканитид известны два рода, которые представляют собою боковые ответвления; это — турнейский *Eocanites* и турнейско-визейский *Acrocanites*. Поскольку недавно установленный род *Eocanites* недостаточно изучен, мы не можем рассматривать его происхождения. Род *Acrocanites* резко выделяется среди других представителей семейства сложной лопастной линией (не менее 18 лопастей). Учитывая стратиграфические показатели, его можно связать только с родом *Protocanites*; но в таком случае мы сталкиваемся с резким морфологическим разрывом: у предка развиты две умбональные лопасти, у потомка — семь. Отсюда можно заключить, что в предполагаемом ряду *Protocanites* → *Acrocanites* явно недостает нескольких промежуточных звеньев родового ранга.

Вряд ли можно сомневаться в том, что предковым родом семейства Daraelitidae был *Prolecanites*. Такой вывод хорошо согласуется как с

морфологией, так и со стратиграфическим распределением форм. Это семейство существовало долго — со второй половины визейского века до середины казанского века (сицилийское время), но изменялось весьма медленно и однообразно. В течение указанного времени его представители не испытали больших морфологических преобразований, хотя и получили весьма широкое географическое распространение. Четыре рода, выделяемые среди дарэлитид, образуют единый филогенетический ряд (рис. 60): *Epicanites* → *Praedaraelites* → *Boesites* → *Daraelites*. В момент обособления древнейшего рода вентральная лопасть из простой превратилась в трехзубчатую. В ходе дальнейшего развития эта лопасть все более расширялась, общее количество лопастей увеличивалось (от 10 до 22), появилась зазубренность, тоже возрастающая во времени. Семейство *Daraelitidae* имело важное значение в эволюции аммоноидей: в нижнепермское время от него отделился отряд *Ceratitida*.

II. Надсемейство *Medlicottiaceae* состоит из пяти семейств, *Pronoritidae*, *Medlicottiidae*, *Episagaceratidae*, *Shikhanitidae* и *Sundaitidae*, из которых одни хорошо изучены, другие же, наоборот, известны только по отрывочным данным. Проноритиды и медликоттииды принадлежат к числу хорошо изученных групп.

Семейство *Pronoritidae* развивалось на протяжении длительного промежутка времени: его представители отделились от пролеканитид в середине визейского века, если не раньше, и исчезли в начале верхнепермской эпохи (сицилийское время). Трудно со всей точностью указать непосредственного предка проноритид; это мог быть и *Merocanites* и *Prolecanites*. Если мы остановимся даже на последнем из них, то должны будем констатировать, что при переходе от *Prolecanites* к *Pronorites* произошло резкое усложнение организации: вентральная лопасть превратилась из простой в трехзубчатую, количество умбональных лопастей увеличилось от четырех до пяти и, что самое важное, первая умбональная лопасть вместо узкой и простой стала широкой и двураздельной по формуле  $U \rightarrow (U_1 U_1)$ . Несмотря на длительный эволюционный период, проноритиды не испытали каких-либо особенно резких преобразований. Усложнение лопастной линии осуществлялось путем выделения новых умбональных лопастей и появления дополнительных зубчиков в их основании. Некоторые представители семейства развивались по пути упрощения организации и частичного возврата к прошлому. Основной филогенетический ряд (рис. 61) образован родами *Pronorites* → *Stenopronorites* → *Metapronorites* → *Parapronorites*. Последовательные члены этого ряда неуклонно повышали свою организацию: раковина становилась все более инволютной и обтекаемой, общее количество лопастей возрастало (от 14 до 30), первая умбональная лопасть расширялась и все сильнее расчленялась, первое наружное седло становилось более узким, второе — разрасталось вверх. Последний из названных родов достиг наибольшего совершенства; он пережил всех своих сородичей, но был распространен только в зоне Тетиса. Кроме основного ряда внутри рассматриваемого семейства выделяются три боковые ветви: *Pronorites* → *Tridentites*, *Pronorites* → *Megapronorites* → *Uralopronorites* и *Metapronorites* → *Neopronorites* → *Sakmarites*. Поскольку род *Tridentites* недостаточно изучен, рассмотрение его можно опустить. Вторая ветвь отражает своеобразную попытку развития по тому направлению, которое позднее было осуществлено семейством *Medlicottiidae* в самом начале его становления. Этот короткий ряд ограничен в своем развитии только нижнекамюрским временем. Третья ветвь интересна в том отношении, что конечные ее представители шли по пути сильного снижения достигнутой прежде высоты организации: раковина мельчала и становилась менее обтекаемой, общее количество лопастей несколько уменьшалось, зазубренность ослабевала,



первое наружное седло расширялось, второе — становилось все более низким. Этот длительно развивавшийся ряд необычайно характерен для Уральской зоны. Роды *Neopronorites* и *Sakmarites* прекратили свое существование одновременно, в конце артинского века.

Эволюция семейства *Medlicottiidae* рассмотрена в специальной работе (Руженцев, 1949а), поэтому здесь можно ограничиться краткими замечаниями. Эта богатая в таксономическом отношении и широко распространенная группа существовала тоже долгое время — с начала московского века, если не раньше, до конца пермского периода. Филогенетически она связана с проноритидами. Древнейший представитель медликоттиид, род *Prouddenites*, произошел от *Megapronorites*, хотя, вероятно, не непосредственно, а через промежуточную родовую стадию, которая пока еще фактически не установлена. В ходе эволюции рассматриваемое семейство распалось на три подсемейства: *Uddenitinae*, *Sicanitinae* и *Medlicottiinae*, которые сильно различались высотой организации. Первое подсемейство было образовано основным рядом — *Prouddenites* → *Uddenites* → *Uddenoceras* и боковым ответвлением — *Prouddenites* → *Dairites*. Последний из названных родов, известный только на Урале, исчез в начале сакмарского века. История развития подсемейства *Sicanitinae* еще далека от ясности, потому что, вероятно, многие его наиболее древние представители еще не найдены. Предковым родом этой группы мог быть только *Uddenoceras*, распространенный в оренбургском ярусе. От него отделились как-то связанные между собою три ветви, из которых первая была представлена последовательностью *Artioceras* → *Synartinskia* → *Sicanites*, вторая — родом *Propinacoceras*, третья — родом *Akmilleria*. Необходимо подчеркнуть, что будущие исследования могут внести в эту предполагаемую схему серьезные изменения. Подсемейство *Medlicottiinae*, зародившееся в оренбургское время, отделилось тоже от рода *Uddenoceras*. Поскольку между древнейшими медликоттиинами и их предком существует большой морфологический разрыв, приходится думать, что формирование шло весьма быстрыми темпами, путем ранних онтогенетических изменений. Основной ряд этого подсемейства представлен родами *Artinskia* → *Medlicottia* → *Eumedlicottia*. Кроме него известны две боковые ветви: *Artinskia* → *Aktubinskia* и *Medlicottia* → *Neogeoceras*. Эволюция всех медликоттиид шла по пути резкого преобразования вентральной стороны и большого усложнения перегородки и лопастной линии. Можно указать, что за время существования этого семейства общее количество лопастей увеличилось от 32 до, по крайней мере, 50 плюс 10 и даже более адвентивных лопастей, развившихся в результате преобразования внешней ветви первичной умбональной лопасти. Род *Eumedlicottia* достиг на этом пути высшего морфологического совершенства или, как говорят, кульминационного состояния. Пережив всех своих сородичей, он вымер в самом конце пермского периода.

Немного можно сказать по поводу филогении других семейств надсемейства *Medlicottiaceae*, поскольку сведения о них весьма отрывочны. Эписагедератида отделились от медликоттиид, вероятно, от рода *Neogeoceras*, в начале верхнепермской эпохи и вымерли в нижнетриасовое время. Шиханитиды, представленные одним необычайно своеобразным родом, сочетают в себе признаки проноритид и медликоттиид. Учитывая характер первой умбональной лопасти, мы связываем асельский род *Shikhanites* с проноритидами. Сундаитиды тоже известны по единственному роду, установленному в верхнепермских отложениях. Пока не будут проведены онтогенетические исследования, любое предположение о происхождении рода *Sundaites* будет мало обоснованным; условно мы связываем его тоже с проноритидами. Роды *Shikhanites* и *Sundaites* настолько резко отличаются от других представителей надсемейства *Medlicottiaceae*.

что вполне можно говорить об отсутствии ряда родовых стадий, предшествовавших их появлению.

III. Надсемейство *Sagecerataceae*, представленное единственным семейством, существовало с начала триасового периода до конца карнийского века. Внешне, по форме раковины и характеру лопастной линии, представители этой группы напоминают медликоттиид, вследствие чего обычно объединяются вместе с ними в одно надсемейство. В действительности между медликоттиидами и сагечератидами существует огромное и принципиальное различие. В первой группе вентральная лопасть всегда одна; усложнение вентральной части перегородки происходило путем особого превращения первичной умбоанальной лопасти. Во второй группе наблюдается сложное превращение вентральной лопасти, происходящее таким же способом, как у девонских белоцератид (ср. рис. 30 и 52). Огромный разрыв во времени, конечно, не дает никаких оснований для того, чтобы связывать сагечератиды с белоцератидами. Учитывая морфологические и биостратиграфические показатели, правильнее думать, что интересующая нас группа произошла от медликоттиид, точнее, от рода *Eumedlicottia*, единственного в этом семействе, который дожил до конца пермского времени. Став на такую точку зрения, а другую предположить трудно, приходится считать, что в момент обособления сагечератид произошло коренное изменение онтогенетического развития перегородки, начиная с очень ранних стадий. В результате этого изменения сложная система адвентивных лопастей, укреплявшая вентральную часть раковины, была отброшена, и развитие пошло совершенно другим путем. При переходе от медликоттиид к сагечератидам был преодолен тот морфологический «ступень», в который зашли самые высокие представители первого семейства.

В семействе *Sageceratidae* известны четыре рода, которые по своим морфологическим особенностям довольно резко отличаются один от другого. Поскольку все они, кроме *Pseudosageceras*, в онтогенетическом отношении совершенно не изучены, трудно сказать что-либо определенное об их филогенетических взаимоотношениях. Что касается морфологии взрослых раковин, то она не дает никакого материала для решения этого вопроса. По-видимому, необходимы еще большие исследования и, главное, тщательные полевые сборы, чтобы высказать сколько-нибудь обоснованные соображения о филогении этого семейства.

Попытаемся теперь определить главнейшие особенности развития всего подотряда. Прежде всего надо отметить исключительную длительность его существования — почти три геологических периода (карбон — перм — триас). За это время возникли разнообразные морфологические типы, группа стала весьма разветвленной. Темпы эволюции, вначале довольно спокойные, с течением времени усиливались и достигли максимума в пермском периоде, но они всегда уступали темпам эволюции подотряда *Gephuroceratina*. Развитие шло, как правило, по пути усложнения организации и только в редких случаях в обратном направлении. У древнейших представителей подотряда раковина была не очень большая, совершенно эволютная, но в конце концов, в результате длительных преобразований, стала крупной, инволютной, линзовидной. Перегородки испытали еще более резкую и далеко идущую трансформацию. Это видно из того, что за все время количество лопастей увеличилось от 8 до 50. Если к этому добавить значительное число адвентивных лопастей и учесть зазубренность многих основных элементов, то исключительно сложное строение перегородки на поздних стадиях филогенетического развития станет совершенно очевидным. Взвешивая все морфологические особенности, можно сказать, что представители подотряда *Prolescanitina* в какой-то степени повторили развитие *Gephuroceratina*, но достигли еще более высокой организации. Максимальный расцвет подотряда приходится на

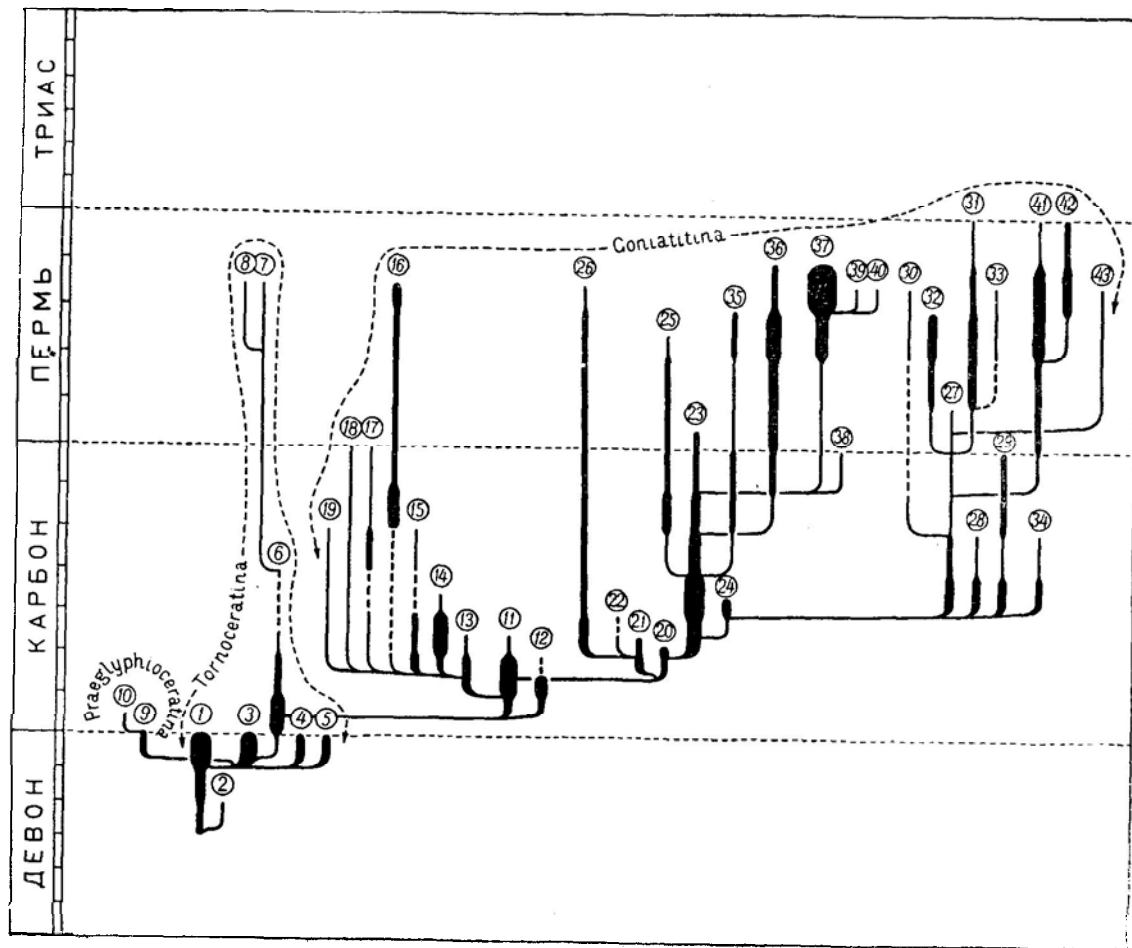


Рис. 125.  
Филогенетическая схема  
отряда Goniatitida.

- Семейства: 1 — Tornoceratidae; 2 — Maenioceratidae; 3 — Cheiloceratidae; 4 — Sporadoceratidae; 5 — Dimeroceratidae; 6 — Imitoceratidae; 7 — Maximitidae; 8 — Pseudohaloritidae; 9 — Praeglyphioceratidae; 10 — Karagandoceratidae; 11 — Muensteroceratidae; 12 — Pericyclidae; 13 — Nommisceratidae; 14 — Girtyoceratidae; 15 — Dimorphoceratidae; 16 — Thalassoceratidae; 17 — Goniolobidae; 18 — Buxhoceratidae; 19 — Anthracoceratidae; 20 — Neoglyphioceratidae; 21 — Goniatitidae; 22 — Delepinoceratidae; 23 — Homoceratidae; 24 — Reticuloceratidae; 25 — Somoholitidae; 26 — Agathiceratidae; 27 — Gastrioceratidae; 28 — Pseudoparalegoceratidae; 29 — Schistoceratidae; 30 — Eupleuroceratidae; 31 — Paragastrioceratidae; 32 — Meialgalina; 33 — ...; 34 — Welleritidae; 35 — Shumarditidae; 36 — Mithritidae; 37 — Adititidae; 38 — Dunbaritidae; 39 — Hoffmannitidae; 40 — Clinolobidae; 41 — Vidrioceratidae; 42 — Cyclolobidae; 43 — Popanoceratidae.

артинско-казахское время, после которого первые два надсемейства вымерли. В верхнетриасовую эпоху бесследно исчезло последнее надсемейство Sagescerataceae. Важное событие в истории аммоноидей произошло в артинское время: от семейства Dargelitidae отделилась первая группа цератитов, представленная мало заметным семейством Paraceltitidae. Эта тонкая веточка разрослась впоследствии в огромное древо мезозойских аммоноидей.

## ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА GONIATITIDA

В момент отделения гониатитов от агониатитов впервые возник новый элемент перегородки — наружная боковая лопасть. Развитие шло по формуле:  $VU : D \rightarrow VLU : D$ . Такое незначительное преобразование, даже мало заметное у древнейших гониатитов, оказалось настолько благоприятным, что новая группа вскоре резко обособилась от агониатитов и в дальнейшем испытала длительную и блестящую эволюцию. Основные направления развития отряда показаны на приложенной филогенетической схеме (рис. 125).

Подотряд *Tornoceratina*. На основании имеющихся фактов пока еще нельзя с полной определенностью указать момент возникновения гониатитов, хотя известно, что древнейшие из них встречаются в верхней половине среднего девона. Поэтому мы считаем, несколько условно, что рассматриваемый подотряд существовал с начала живетского века; последние его представители исчезли в начале верхнепермской эпохи. В таксономическом отношении он сравнительно невелик и состоит из двух надсемейств, *Tornocerataceae* и *Cheilocerataceae*, восьми семейств и 29 родов. Пути эволюции подотряда были не очень многообразны, и, несмотря на длительность его существования, степень достигнутой организации никогда не была высокой.

Родоначалником всей группы был, по всей видимости, род *Protornoceras*, встречающийся в Европе и Северной Африке. Отличительные его особенности — среднеинволютная с довольно широким умбо раковина, очень слабое развитие наружной боковой лопасти и, что особенно важно, отсутствие внутренней боковой лопасти. Все эти показатели заставляют связывать указанный род с семейством *Anarcestidae*, точнее говоря, с тем филогенетическим рядом анарцестид, у всех членов которого умбональная лопасть имела приумбональное положение. Учитывая также стратиграфические данные, можно считать, что подотряд *Tornoceratina* произошел от рода *Anarcestes*.

I. Древнейшей группой подотряда было небольшое надсемейство *Tornocerataceae*, образованное двумя семействами, из которых *Tornoceratidae* существовали на протяжении трех веков — живетского, франского и фаменского, а *Maenioceratidae* ограничены в своем распространении одним живетским веком. Среди торноцератид известны семь родов, часть которых недостаточно изучена, особенно в онтогенетическом отношении. Несомненно, связаны между собой роды *Protornoceras* → *Tornoceras*, возникшие почти одновременно и затем до конца развивавшиеся параллельно. В начале верхнего девона от *Tornoceras* отделился *Aulatornoceras*, отличавшийся от предка наличием вентро-латеральных борозд. Остальные четыре рода возникли в фаменское время; *Pseudoclymenia* отделилась, вероятно, от *Protornoceras*, *Polonoceras* и *Lobotornoceras* — от *Tornoceras*. Самый сложный по строению перегородки род *Posttornoceras* произошел, возможно, непосредственно от *Lobotornoceras*. Указанные соотношения родов нельзя считать вполне доказанными. Дальнейшее изучение вопроса, которое должно быть основано на глубоком онтогенетическом исследовании, может внести существенное изменение в предложенную схему. Семейство *Maenioceratidae*, представленное единственным родом

*Maenioceras*, резко отличается от всех более древних и синхроничных групп совершенно особой лопастной линией, к сожалению, не изученной на внутренней поверхности оборота. В филогенетическом отношении его можно связать только с древнейшими торноцератидами, вероятно, с родом *Tornoceras*.

II. Надсемейство *Cheilocerataceae*, распавшееся в ходе исторического развития на шесть семейств, *Cheiloceratidae*, *Sporadoceratidae*, *Dimeroceratidae*, *Imitoceratidae*, *Maximitidae* и *Pseudohaloritidae*, существовало долгое время. Первые его представители появились в начале фаменского века, последние — исчезли в начале верхнепермской эпохи. Однако больших изменений, несмотря на длительность существования, эта группа не испытала; ее развитие протекало медленно и спокойно, особенно в течение каменноугольного и пермского периодов.

Остановимся сначала на трех первых семействах, представители которых жили только в фаменское время. Среди хейлоцератид наиболее примитивным является американский род *Raymondiceras*, выделяемый даже в особое подсемейство. Предполагают, что он произошел от простейших торноцератид; если это так, то придется допустить, что при переходе от предка к потомку перегородка испытала некоторое упрощение. Дальнейшая эволюция семейства протекала по двум направлениям: *Cheiloceras* → *Dyscheiloceras* и *Cheiloceras* → *Torleyoceras* → *Paratorleyoceras*. В первом ряду дорсальная лопасть испытала двучленное деление, во втором ряду — трехчленное деление (рис. 74). От хейлоцератид отделились спорадоцератиды и димероцератиды, развивавшиеся по пути усложнения перегородки — в первом случае за счет появления одной или двух добавочных наружных боковых лопастей, во втором случае — одной добавочной умбоальной лопасти. Среди спорадоцератид намечаются два филогенетических ряда: *Sporadoceras* → *Maeneceras* и *Sporadoceras* → *Discoclymenia*, различающиеся по характеру усложнения добавочных боковых лопастей (рис. 75). Димероцератиды еще не настолько изучены, чтобы решать вопрос о взаимоотношении родов внутри семейства.

Другие группы надсемейства *Cheilocerataceae* образуют преемственный филогенетический ряд весьма длительного существования. Для всех его представителей характерно постоянное количество лопастей — восемь вокруг оборота по формуле VLU : ID. Имитоцератиды отделились от рода *Cheiloceras* в фаменское время и закончили свое существование в среднем карбоне; наибольший расцвет группы приходится на турнейский век. Степень изученности этого семейства еще не такова, чтобы филогенетические взаимоотношения отдельных его членов стали вполне ясными. Древнейшим родом был *Imitoceras*. От него отделился *Acutimitoceras* с заостренной вентральной стороной. Другую линию образуют роды *Imitoceras* → *Paragattendorfia* → *Gattendorfia* → *Kazakhstania*, развитие которых шло по пути увеличения эволютивности раковины и смещения умбоальной лопасти наружу. Третья линия, представленная родом *Irinoceras*, характерна своеобразным расширением вентральной лопасти. Имитоцератиды пока не найдены в башкирском ярусе, но должны там присутствовать, иначе трудно было бы представить дальнейшее развитие надсемейства. Максимитиды, связанные, конечно, с предыдущей группой, существовали долго (московский век — сицилийское время), изменялись необычайно медленно и выделили всего лишь два рода — *Maximites* → *Neoaganides*. При общей примитивной организации у них появилась совершенно новая особенность — внутреннее положение сифона. От рода *Neoaganides* в артинское время отделились псевдохалоритиды, представленные только одним родом, найденным в Китае. Важной особенностью этого семейства было не только внутреннее положение сифона, но и цератитовая зазубренность основания наружных лопастей.

Надо сказать, что на этом эволюция надсемейства *Cheilocerataceae* не закончилась, потому что в Китае, по личному сообщению Чжао Цзин-ка, найдены формы, связанные с *Pseudohalorites*, но отличающиеся от последнего полной зазубренностью лопастей. Отсюда видно, что последние представители рассматриваемого надсемейства пытались найти новые пути развития и повышения организации. Однако, несмотря на это, они не достигли заметного процветания и окончательно исчезли с лица земли.

Подводя итог, можно отметить весьма длительное существование подотряда *Tornoceratina*; в этом отношении он уступает только подотряду *Prolesanitina*. Однако, несмотря на длительность эволюции, большого морфологического разнообразия не возникло. Это связано с тем, что темпы эволюции всегда оставались довольно спокойными. Правда, некоторый расцвет и усиление формообразования имели место в конце девона (фаменский век), но и они не привели к значительному повышению организации. Если у древнейших представителей подотряда было шесть лопастей, то к концу девонского периода их количество иногда достигало 12 (в семействе *Sporadoceratidae*). Что касается самой раковины, то она изменилась мало и в большинстве случаев была эллипсоидальной или дисковидной. После перелома на границе девона и карбона темпы эволюции стали, пожалуй, еще более медленными. Характерно, что в течение каменноугольного и пермского периодов количество лопастей всегда оставалось неизменным — восемь вокруг перегородки. Только два семейства рассматриваемой группы имели значение с точки зрения дальнейшей эволюции аммоноидей; это — хейлоцератиды, с которыми связан подотряд *Praeglyphioceratina*, и имитоцератиды, от которых в начале каменноугольного периода отделился подотряд *Goniatitina*. Самые поздние представители группы резко уклонялись от нормального типа строения, что выражалось в смещении сифона в дорсальном направлении и в появлении цератитовой зазубренности. В течение пермского времени они исчезли, не выдержав конкуренции агониатитов и более жизнеспособных гониатитов.

Подотряд *Praeglyphioceratina*. Небольшой по объему и своеобразный по развитию лопастной линии, этот подотряд занимает среди гониатитов точно такое же положение, какое подотряд *Titanoceratina* — среди агониатитов. Каждая из этих маленьких групп представляет исключение в развитии своего отряда, отражающее неудачную попытку усложнения перегородки, не имевшую никаких серьезных последствий для дальнейшей эволюции. Подотряд *Praeglyphioceratina* существовал в течение фаменского и турнейского веков и за это время не получил сколько-нибудь существенного развития. В настоящее время в его составе значатся два семейства: *Praeglyphioceratidae* и *Karagandoceratidae*. Первое семейство, известное только в некоторых районах Евразии и ограниченное в своем распространении фаменским ярусом, филогенетически связано с хейлоцератидами. Основное в его эволюции — расширение и трехчленное деление вентральной лопасти по формуле  $V \rightarrow (V_2V_1V_2)$ . Точно такое же развитие этой лопасти мы видели у представителей подотряда *Cerphuroceratina*, но там рядом с ней расположена умбоальная лопасть, здесь же — наружная боковая. Среди преглифиоцератид выделены всего два рода, образующие отчетливый филогенетический ряд: *Lagowites* → → *Praeglyphioceras* (рис. 79). Еще меньше известно нам о семействе *Karagandoceratidae*, которое представлено только одним родом, установленным в турнейских отложениях Казахстана. Филогенетические связи этого рода еще далеки от ясности, и лишь условно мы связываем его с преглифиоцератидами.

Отличительной особенностью первого подотряда гониатитов была простая, нерасчлененная вентральная лопасть. От него отделились две группы:

одна с трехчленным делением вентральной лопасти — Praeglyphioceratina, другая с двухчленным ее делением — Goniatitina. Незвестные коррелятивные связи мешали развитию первой группы, которая оказалась в таксономическом отношении весьма немногочисленной, по высоте достигнутой организации — несовершенной (только восемь лопастей) и поэтому вскоре бесследно вымерла. Наоборот, вторая группа, к рассмотрению которой мы сейчас перейдем, развивалась долго, успешно, в разных направлениях, и конечные ее представители достигли большого прогресса.

Подотряд *Goniatitina*. Время существования этого огромного и сильно разветвленного подотряда совпадает с двумя геологическими периодами — каменноугольным и пермским. Эволюция его, так же как и *Prolecanitina*, началась в особых условиях, после вымирания на границе девона и карбона почти всех ранее живших амmonoидей. С начала до конца развитие двух подотрядов шло параллельно, в условиях постоянной конкуренции. Хотя при этом гониатиты численно всегда преобладали, агониатиты оказались более жизнеспособными и существовали дольше. В процессе исторического развития подотряд *Goniatitina* распался на 11 надсемейств, *Pericyclaceae*, *Dimorphocerataceae*, *Goniatitaceae*, *Agathicerataceae*, *Gastriocerataceae*, *Welleritaceae*, *Shumarditaceae*, *Marathonitaceae*, *Adrianitaceae*, *Cyclolobaceae*, *Popanocerataceae*, 33 семейства и 147 родов. Этот перечень показывает, какой широкий размах приняла адаптивная радиация в ходе эволюции рассматриваемой группы гониатитов.

Необходимо отметить, что различные таксономические категории подотряда *Goniatitina* изучены далеко не равномерно. В частности, многие нижнекаменноугольные формы еще совершенно не исследованы в онтогенетическом отношении. Вследствие этого некоторые наши филогенетические выводы потребуют дальнейшего подтверждения, основанного на глубоких онтогенетических наблюдениях.

По существующим представлениям, которые, вероятно, отвечают истине, подотряд *Goniatitina* связан с имптоцератидами или, точнее говоря, с родом *Imitoceras*. От последнего в середине турнейского века отделился новый род *Muensteroceras* — основоположник всей рассматриваемой группы, сразу получивший широкое географическое распространение. При переходе от *Imitoceras* к *Muensteroceras* возникла новая особенность организации: вентральная лопасть, оставаясь узкой, стала в основании двураздельной по формуле  $V \rightarrow (V_1V_1)$ . В ходе последующего развития двураздельность указанной лопасти все более увеличивалась и приобрела значение важнейшего организационного признака, присущего всем представителям этого огромного подотряда.

I. Надсемейство *Pericyclaceae* включает только два семейства, *Muensteroceratidae* и *Pericyclidae*; все их представители имели простую 8-лопастную перегородку и узкую слабо разделенную вентральную лопасть (рис. 80). Мюнстероцератиды существовали с середины турнейского до середины палеозойского веков. В отношении путей их развития можно высказать только самые предварительные соображения. От исходного рода *Muensteroceras* в турнейское время отделился *Terektytes*; в течение нижнего визе он исчез, вероятно, не оказав влияния на дальнейшую эволюцию группы. Основная ветвь мюнстероцератид была представлена родами *Muensteroceras* → *Bollandites* → *Beyrichoceras*. Развитие их шло медленно, но все-таки по пути некоторого усложнения перегородки. У последнего рода этой ветви, типичного для первой половины верхневизейского времени, вентральная лопасть была относительно широкой и сильнее расчлененной. Другая ветвь, связанная тоже с *Muensteroceras*, включает роды *Nautellipsites* → *Beyrichoceratoides* → *Cluthoceras*. Несмотря на относительно высокое стратиграфическое положение (нижний палеозой), последний род отличался большой примитивностью, что особенно заметно

по лопастной линии. Отсюда видно, что на исходе своей эволюции мюнстероцератиды развивались до некоторой степени в обратном направлении.

Перициклиды отделились от рода *Muensteroceras* вскоре после его возникновения и закончили свое существование в середине визейского века, если не позднее. Среди этой группы намечаются две ветви: *Pericyclus* → → *Rotopericyclus* с узкой вентральной лопастью, имеющей параллельные края, и *Fascipericyclus* → *Ammonellipsites* с более широкой вентральной лопастью, имеющей несколько расходящиеся края; вторая ветвь, связанная с *Pericyclus*, существовала в визейское время.

II. Надсемейство Dimorphocerataceae по объему гораздо больше предыдущего; оно включает семь семейств: Nomismoceratidae, Girtyoceratidae, Dimorphoceratidae, Thalassoceratidae, Gonioloboceratidae, Berkhoceratidae, Anthracoceratidae. Некоторые из этих групп еще мало известны и недостаточно изучены. Поэтому дальнейшее накопление фактического материала, вероятно, может внести существенные изменения в предлагаемую нами филогенетическую схему.

Семейство Nomismoceratidae относится к числу плохо изученных; вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшие поиски приведут к установлению новых форм, которые расширят наши представления об этой интересной группе. Самые глубокие находки рода *Nomismoceras* относятся к нижневизейским отложениям. Поэтому можно считать, что после мюнстероцератид и перициклид семейство Nomismoceratidae является древнейшим в своем подотряде. Поскольку *Nomismoceras* резко отличается от более ранних гониатитов очень плоской и эволютой раковиной, вопрос о его происхождении остается не вполне ясным. Вероятно, прав Г. Шмидт (Schmidt, 1925), который допускал возможность происхождения его из молодых эволютных форм *Muensteroceras*. Нам кажется правдоподобным рассматривать род *Nomismoceras* как неотепическую форму. Существующие данные говорят о том, что номизмоцератиды жили в течение всего визейского и начала памюрского веков и распались за это время на два подсемейства: Nomismoceratinae и Ferganoceratinae. Первое из них, образованное родами *Nomismoceras* → *Entogonites*, отличалось большей эволютностью раковины и поперечной скульптурой; развитие лопастной линии шло по пути сужения вентральной лопасти (рис. 81, а, b). Род *Entogonites* замечателен еще тем, что его ранние обороты имели четырехугольное завивание. Второе подсемейство, включающее пока только один род, произошло от *Nomismoceras*. Об этом можно говорить уверенно, поскольку на Южном Урале найдены промежуточные формы, пока еще не описанные. Развитие этого ряда сопровождалось возрастанием инволютности и преобразованием поперечной скульптуры в продольную. В начале памюрского века ферганоцератиды вымерли.

Так же трудно решается вопрос о происхождении семейства Girtyoceratidae. Известно, что первые представители рода *Girtyoceras* зафиксированы в самых древних верхневизейских слоях (зона *Beyrichoceras*). Следовательно, учитывая хронологию, это семейство можно связывать с одним из трех родов: *Muensteroceras*, *Beyrichoceras* и *Nomismoceras*. Мы склоняемся к последнему варианту, в пользу которого говорят такие важные особенности в строении гиртиоцератид, как вентро-латеральные бороздки и связанные с ними резкие выступы струек роста. В том объеме, как мы его понимаем, это семейство существовало с середины визейского до начала башкирского времени. В ходе эволюции в его составе обособились два подсемейства: Girtyoceratinae и Baschkiritinae. Первая группа в морфологическом отношении весьма разнообразна. Уже сейчас явно намечаются две линии развития: по пути усложнения скульптуры при



слабой дифференциации вентральной лопасти (*Girtyoceras* → *Eumorphoceras*) и по пути ослабления скульптуры при большей дифференциации той же лопасти (*Girtyoceras* → *Sagittoceras*) (рис. 81, *d* — *g*). Второе подсемейство, связанное с *Girtyoceras*, представлено родами *Hudsonoceras* → *Baschkirites*. В развитии этого ряда должны быть отмечены две важные особенности: появление продольной скульптуры и резкое расширение вентральной лопасти. Последние представители рода *Baschkirites* известны из самых древних башкирских слоев Средней Азии.

Семейство *Dimorphoceratidae* относится к числу очень древних по происхождению, поскольку первые представители рода *Dimorphoceras* зафиксированы уже в зоне *Beyrichoceras*, т. е. в основании верхнего визе. Можно предположить, что оно произошло от гиртиоцератид; для более точного решения этого вопроса необходимы онтогенетические исследования. В момент становления рода *Dimorphoceras* произошло заметное усложнение перегородки путем расширения ветвей вентральной лопасти и их деления на две части. В дальнейшем развитие неуклонно шло по этому направлению, и в результате лопастная линия вскоре приобрела очень сложное очертание (рис. 82). Среди диморфоцератид в настоящее время известны четыре рода, из которых основным был *Dimorphoceras*. От него еще в визейское время отделился *Trizonoceras*, отличавшийся от предка очень широкими и сильно разделенными ветвями вентральной лопасти. По морфологическим особенностям род *Politiceras* тоже близок к *Dimorphoceras* и, вероятно, произошел от него, хотя, по существующим данным, между ними намечается большой стратиграфический разрыв. Наконец, последняя и наиболее высокоорганизованная ветвь, отделившаяся тоже от *Dimorphoceras*, представлена родом *Paradimorphoceras* (*Paradimorphoceras* → *Metadimorphoceras*). В этом случае резкое усложнение испытывала не только вентральная, но и наружная боковая лопасть. Наиболее высокоорганизованные диморфоцератиды вымерли в конце намюрского времени, род *Politiceras* — в московском веке.

В связи с новыми данными (Chao, 1954; Gordon, 1957) вопрос о происхождении и классификации семейства *Thalassoceratidae* должен быть пересмотрен. На основании прежних материалов можно было думать, что эта группа обособилась в начале верхнего карбона. Теперь древнейший представитель рода *Eothalassoceras* найден в верхневизейских слоях Аляски совместно с *Sudeticeras*. Отсюда можно заключить, что талассоцератиды произошли от диморфоцератид, вероятно, от рода *Dimorphoceras*. За время своего существования они распались на два подсемейства: *Thalassoceratinae* и *Yinoceratinae*, из которых первое изучено довольно подробно, второе же — еще недостаточно. Основной филогенетический ряд талассоцератин образован родами *Eothalassoceras* → *Prothalassoceras* → *Thalassoceras* → *Epithalassoceras* (рис. 83). В момент обособления древнейшего рода ветви вентральной лопасти стали широкими и все наружные лопасти приобрели в основании мелкую цератитовую зазубренность. В дальнейшем происходило расширение ветвей вентральной лопасти, разрастание зубчиков и распространение их до вершины седел. В начале верхнекаменноугольной эпохи от *Eothalassoceras* отделилась боковая ветвь, представленная родами *Aristoceras* → *Aristoceratoides*, у которых возникли вентро-латеральные бороздки и валики. Последние представители обеих ветвей вымерли в первой половине казанского века (сицилийское время). Неясно происхождение подсемейства *Yinoceratinae*, представленного пока только двумя родами — *Gleboceras* → *Yinoceras*. Важнейшей их особенностью были узкие цельнокрайные или слабо зазубренные ветви вентральной лопасти. Учитывая характер усложнения лопастной линии, мы объединяем эту группу с талассоцератидами. По имеющимся отрывочным данным она существовала с жигулевского до аргинского века включительно.

Семейство *Gonioloboceratidae* возникло в верхневизейское время, но не-

сколькo позднее диморфоцератид. Древнейшим родом этого семейства была *Eogonioloboceras*. Характер его скульптуры определенно указывает на то, что он отделился от сильно скульптурированных гиртиоцератид, т. е. от рода *Girtyoceras*. Развитие новой группы пошло по пути большого расширения вентральной лопасти и заострения срединного и первого бокового седла (рис. 84). Гониолобоцератиды были медленно и спокойно эволюировавшей группой; в течение длительного времени (визейский — оренбургский века) в основной филогенетической ветви возникли только два близких между собою рода — *Eogonioloboceras* → *Gonioloboceras*. Боковую ветвь представлял среднекаменноугольный род *Gonioglyphioceras*, имевший вентральную борозду.

Вопрос о происхождении семейства *Berkhoceratidae* мы решаем совершенно иначе, чем те исследователи, которые связывали его представителей с настоящими диморфоцератидами. Древнейший род берхоцератид — *Kazakhoceras*, появившийся в верхневизейское время, не имеет ничего общего с одновременными диморфоцератидами. С другой стороны, нельзя отрицать того факта, что по ряду признаков существует большое сходство между берхоцератидами и гониолобоцератидами. Такими признаками являются: необычайно широкая вентральная лопасть, характер изменения во времени первого наружного седла и наружной боковой лопасти, появление на одной из конечных стадий эволюции вентральной борозды и т. д. Все это свидетельствует о том, что *Kazakhoceras* связан с *Eogonioloboceras*. В момент его отделения ветви вентральной лопасти стали двураздельными. Как это произошло, показывают разные факты: онтогенетическое исследование *Neodimorphoceras* (Miller a. Downs, 1950), очертание вентральной лопасти у *Shuichengoceras*, детали строения срединного седла у *Gonioloboceras*. Подобно предковой группе, берхоцератиды развивались спокойно и медленно; за время их существования (визейский — оренбургский века) в основном ряду возникли только два рода — *Kazakhoceras* → *Neodimorphoceras*. Третий род *Shuichengoceras*, известный только в Китае, несколько необычен. Несмотря на высокое стратиграфическое положение (пизы башкирского яруса), он имел сравнительно очень примитивную лопастную линию. Возможно, этот род представлял особую ветвь рассматриваемого семейства, развивавшуюся замедленными темпами. В конце верхнекаменноугольной эпохи берхоцератиды, так же как и гониолобоцератиды, вымерли.

Много пейсяного в происхождении семейства *Anthracoceratidae*, образованного только двумя родами — *Anthracoceras* → *Gordonites*. Известные его представители при очень простой лопастной линии занимают довольно высокое стратиграфическое положение. Английские палеонтологи (Bisat, 1936) прослеживают эту группу с нижнего намюра и связывают ее с диморфоцератидами. В Германии (Schmidt, 1925) первые *Anthracoceras* появляются, будто бы, в зоне IIIa, но безусловно определяемые — только в зоне IIIy, т. е. в самом верху визейского яруса. Однако повсюду этот род наиболее типичен для среднего карбона (намюрский и башкирский ярусы). Условно мы связываем данное семейство со слабо скульптурированными гиртиоцератидами, подобными роду *Sagittoceras*. Поскольку лопастная линия древнейших представителей рода *Anthracoceras* имела весьма примитивное очертание (рис. 86), приходится допускать, что в момент его обособления произошло некоторое упрощение перегородки. Дальнейшее развитие семейства шло по пути весьма медленного совершенствования лопастной линии, и даже у последнего рода *Gordonites*, найденного в московском ярусе Северной Америки, она оставалась гораздо более простой по сравнению с родственными группами.

III. Надсемейство *Goniatiitaceae* состоит из шести семейств: *Neoglyphioceratidae*, *Goniatiitidae*, *Delepinoceratidae*, *Homoceratidae*, *Reticuloceratidae* и *Somoholitidae*. Хотя все их представители имели 8-лопастную

перегородку, степень сложности последней изменялась в широких пределах за счет преобразования формы отдельных элементов. Вопрос о происхождении надсемейства в настоящее время нельзя решить с полной достоверностью. Однако, если принять во внимание большую специализацию периициклид и сложное очертание устья древнейших *Dimorphocerataceae*, то, пожалуй, правильнее будет считать, что рассматриваемая группа филогенетически связана с мюнстероцератидами, возможно, с родом *Muenstero-ceras*. Следующий возникающий вопрос — какое из перечисленных выше семейств является исходным. Учитывая, что у неоглифиоцератид лопастная линия имела наиболее примитивное очертание (слабая дифференциация вентральной лопасти), есть основание думать, что именно это семейство было исходным, хотя первые гониатитиды начинаются как будто бы стратиграфически ниже (в зоне *Beurichoceras*). Что касается гониатитид, то вряд ли их можно считать предковой группой, поскольку некоторые особенности их организации, как, например, заостренное первое наружное седло, говорят скорее о последующей специализации. Поэтому будем надеяться, что дальнейшее исследование обеих групп, направленное к точному разграничению древнейших их представителей, ликвидирует указанное выше противоречие и внесет большую ясность в вопрос о происхождении надсемейства.

Степень изученности семейства *Neoglyphioceratidae* еще недостаточна, чтобы судить о взаимоотношении составляющих его родов. Эта группа существовала недолго — в течение верхневизейского и начала нижненамюрского времени. Возможно, исходным родом был *Neoglyphioceras*, встречающийся на низком стратиграфическом уровне (зона IIIa в Германии). Если это так, то дальнейшая эволюция шла различными путями: в направлении все большего расширения оборотов (*Lyrogoniatites*) и в направлении резкого сужения оборотов (*Rhymmoceras*). В обоих случаях, кроме того, возрастала эволюционность раковины. В начале намюрского века от неоглифиоцератид отделилось большое семейство *Homoceratidae*, о чем подробнее будет сказано дальше.

Семейство *Goniatitidae*, связанное с древнейшими неоглифиоцератидами, возникло почти одновременно с ними в начале верхневизейского времени. В дальнейшем обе группы существовали параллельно и исчезли почти в одно и то же время, но достигнутый уровень развития у гониатитид был несравненно выше. Древнейший род *Goniatites* имел более развитую лопастную линию, чем любой представитель предыдущего семейства; кроме того, у него возникла одна характерная особенность — резкая заостренность вершины первого наружного седла (рис. 87). В визейское время от этого рода отделились формы с менее заостренными седлами — *Hibernioceras* и *Sudeticeras*, которые все-таки имели еще много общего с предком. Гораздо больший интерес представляет ряд *Gonialites* → *Platygonialites*, поскольку последний род, возникший в начале намюрского века, показывает самую высокую стадию в развитии этого семейства. По сравнению с предком у него была более крупная и плоская раковина и гораздо более широкие, высоко разделенные ветви вентральной лопасти. Надо сказать, что в начале среднекаменноугольной эпохи (или намюрского века) в развитии гониатитов происходили важные изменения, которые привели к возникновению новых групп, имевших гораздо более высокую организацию по сравнению с визейскими предками. Кроме указанного выше рода, от *Goniatites* в это время отделились семейство *Delepinoceratidae* и надсемейство *Agathicerataceae*. У единственного рода делепиноцератид наряду с уплощением раковины произошло необычайное расширение вентральной лопасти, причем ее ветви, так же как и наружная боковая лопасть, стали резко трехзубчатыми. Род *Delepinoceras* существовал в течение намюрского времени, а может быть и позднее (Либрович, 1958).

Семейство *Homoceratidae* существовало с памирского до ассельского века включительно. По фактическому материалу можно точно проследить, что родоначальником всей группы был *Cravenoceras*, отделившийся на границе нижнего и среднего карбона от *Lyrogoniatites*. В момент обособления нового рода произошло исчезновение продольной и усиление поперечной скульптуры. Уже в нижнепамирское время среди гоцератид обособились три группы, которые следует считать подсемействами; это — *Cravenoceratinae*, *Homoceratinae* и *Nuculoceratinae* (рис. 88). Основной филогенетический ряд первого подсемейства был представлен родами *Cravenoceras* → *Glaphyrites* → *Neoglaphyrites*. Для их развития характерно постепенное расширение вентральной лопасти и ее частей, а также увеличение высоты срединного седла. Боковые ветви этой группы были представлены родами *Tympanoceras* и *Syngastrioceras*; первый отделился от *Cravenoceras* в начале памирского века, второй — от *Glaphyrites* в начале башкирского века. Последние представители подсемейства исчезли в начале пермского периода. Гоцератины образуют филогенетический ряд из родов *Homoceras* → *Homoceratoides* → *Bisatoceras*, который существовал с нижнепамирского времени до жигулевского века включительно и затем исчез. Отличительной особенностью этого ряда было неуклонное развитие в сторону повышения организации. Даже начальный род *Homoceras*, отделившийся от *Cravenoceras*, отличался от предка очень крупной линзовидной во взрослом состоянии раковины и более развитой перегородкой. В дальнейшем лопастная линия становилась все более совершенной за счет необычайного разрастания вентральной лопасти. Не вполне ясно положение рода *Pseudobisatoceras*, имевшего спиральные ребрышки. Может быть, он представлял боковую ветвь основного ряда. Нукулоцератины произошли тоже от *Cravenoceras* и существовали с нижнепамирского времени до жигулевского века. В отличие от двух предыдущих подсемейств они развивались очень спокойно и в конце концов даже в сторону упрощения лопастной линии. Исходным родом этой группы был *Nuculoceras*, от которого отошли две ветви: одна — представленная родом *Schartymites*, другая — ведущая к роду *Pennoceras*. Необходимо отметить, что с семейством *Homoceratidae* прямо или косвенно связаны почти все группы гоннатитов, которые мы будем рассматривать дальше.

В отношении семейства *Reticuloceratidae* существуют разные точки зрения. Если мы возьмем исходный род *Reticuloceras*, то одни исследователи производят его от *Homoceras*, другие — связывают или даже объединяют с *Eumorphoceras*, третьи — группируют вместе с *Ferganoceras*. После длительных размышлений и колебаний мы приняли все-таки первый вариант. За филогенетическую связь ретикулоцератид с *Homoceras* говорит их лопастная линия, имеющая не очень широкую, но хорошо развитую вентральную лопасть с прямыми ветвями и довольно высоким срединным седлом. Кроме того, у *Reticuloceras*, так же как у *Homoceras*, на одной из ранних стадий была развита своеобразная вентральная борозда, исчезающая с ростом организма. Ретикулоцератиды существовали недолго; они обособились в начале верхнепамирского времени и исчезли в первой половине башкирского века. Филогения этой группы еще далека от ясности, так как соответствующих исследований не было. Мы отнесли к данному семейству четыре рода: *Reticuloceras* и отделившиеся от него *Bilinguities*, *Agastrioceras* и *Verneuilites*. Приходится допускать, что *Reticuloceras* развивался по типу неотении и брадигенеза, потому что ранние его обороты гораздо дольше сохраняют эволютное завивание, чем у предполагаемого предкового рода.

Семейство *Somoholitidae* представлено одним хорошо прослеженным филогенетическим рядом: *Owenoceras* → *Somoholites* → *Preshumardites* → *Neoshumardites* (рис. 90). Первый род характерен для всего московского

яруса Северной Америки, последний — найден в нижней части артинского яруса Урала. Все данные говорят о том, что сомоголитиды отделились от *Glaphyrites*. В момент обособления этой группы произошло резкое усиление продольной скульптуры. В дальнейшем наружная боковая лопасть из колоколовидной превратилась сначала в куполовидную, затем в трехзубчатую. Аналогичные изменения слышывали все внутренние лопасти. Последний представитель семейства, род *Neoshumardites*, носил явные следы унадка и обратного развития, что выразилось, во-первых, в исчезновении продольных ребрышек и, во-вторых, в сильном упрощении и сужении внутренних лопастей.

IV. Небольшое надсемейство *Agathicerataceae*, представленное одним семейством и пятью родами, существовало с начала среднего карбона (намюрского века) почти до середины верхней перми. С полной уверенностью можно утверждать, что оно произошло от рода *Goniatites*. Важнейшей особенностью агатицератид было трехчленное деление наружной боковой лопасти с последующим превращением ее в три самостоятельные округленные в основании лопасти по формуле  $L \rightarrow L_2L_1L_2$ . Внутри семейства отчетливо намечаются два филогенетических ряда: *Dombarites*  $\rightarrow$  *Proshumardites*  $\rightarrow$  *Agathiceras* (рис. 91) и *Dombarites*  $\rightarrow$  *Pericleites*  $\rightarrow$  *Gaetanoceras*. При большом сходстве в развитии лопастной линии, они различались характером скульптуры: представители первого ряда имели хорошо выраженные продольные ребрышки, представители второго ряда — только поперечные струйки. Необходимо упомянуть о двух весьма интересных особенностях рода *Agathiceras*; во-первых, на ранних оборотах сифон имел у него центральное положение, во-вторых, среди всех гониатитов это был самый устойчивый в морфологическом и хронологическом отношении род, существовавший без заметных изменений в течение семи геологических веков — от московского до казанского включительно. Получив всемирное распространение, *Agathiceras* бесследно вымер — в Уральской геосинклинали в начале артинского века, в зоне Тетиса в казанское (сицилийское) время.

V. Надсемейство *Gastriocerataceae* — большая группа гониатитов, включающая в свой состав семь семейств: *Gastrioceratidae*, *Pseudoparalegoceratidae*, *Schistoceratidae*, *Eupleuroceratidae*, *Paragastrioceratidae*, *Metalegoceratidae* и *Eothinitidae*. Выясняя вопрос о происхождении этого надсемейства, необходимо учитывать момент возникновения древнейших его представителей и некоторые важные особенности их морфологии. Хорошо известно, что первые гастрицератиды появились в самом начале башкирского века и что их раковина была змеевидной, эволютной, имела сетчатую скульптуру, умбопальные бугорки и 8-лопастную перегородку с хорошо развитой вентральной лопастью. По всем этим показателям предком гастрицератид мог быть род *Reticuloceras* из семейства *Reticuloceratidae*, живший во второй половине намюрского века. Интересно отметить, что у некоторых древнейших представителей рассматриваемой группы была такая же вентральная бороздка, как у родов *Pomoceras* и *Reticuloceras*. Это в свою очередь сможет свидетельствовать в пользу родства всех этих форм.

Семейство *Gastrioceratidae* существовало с начала башкирского до асельского века включительно. Надо сказать, что древнейшие гастрицератиды были очень разнообразны в морфологическом отношении; к сожалению, они еще недостаточно изучены. Лишь после тщательного их исследования можно будет высказать более уверенные суждения о взаимоотношении отдельных родов. В настоящее время представляется, что исходным родом был *Gastrioceras*. В башкирское время от него отделились *Brauneroceras*, имевший гораздо более эволютивную раковину, и *Donetzoceras*, развивавшийся по пути резкого увеличения инволютивности. Имеющийся у

нас материал позволяет утверждать, что род *Eoasianites*, для которого характерно сильное ослабление скульптуры и исчезновение вентрального синуса, также ведет начало от *Gastrioceras*. Отсюда видно, что пути эволюции гастрiocератид были разнообразны. В дальнейшем будет показано, что отдельные представители этого семейства были родоначальниками новых более совершенных групп гониатитов.

В башкирское время от гастрiocератид отделились две новые группы: семейства *Pseudoparalegoceratidae* и *Schistoceratidae*. Первое произошло, вероятно, от рода *Gastrioceras*, второе — определено от *Branneroceras*. Их развитие протекало совершенно различно, хотя были и общие черты — главным образом, большое расширение ветвей вентральной лопасти и увеличение высоты срединного седла (рис. 93). Псевдопаралегоцератиды образованы последовательностью родов *Phaneroceas* → *Eoparalegoceras* → *Pseudoparalegoceras*. В момент обособления первого рода произошло полное исчезновение характерной особенности предков — умбональных бугорков. В ходе последующего филогенетического развития количество лопастей оставалось неизменным (восемь), но умбональная лопасть смещалась с умбональной стенки на боковую сторону раковины. Последний род этого семейства исчез в московском веке. Совершенно иначе протекало развитие схистоцератид, среди которых мы знаем шесть родов, образующих единый филогенетический ряд: *Trigonogastrioceras* → *Diaboloceras* → *Paralegoceras* → *Eoschistoceras* → *Paraschistoceras* → *Schistoceras*. Первые представители этого ряда имели хорошо развитые бугорки на внутренних оборотах. Кроме того, важной и своеобразной их особенностью было треугольное завивание юных раковин. С течением времени и тот и другой признак были вытеснены из онтогенеза; бугорки исчезли совершенно у *Schistoceras*, треугольное завивание — у *Paraschistoceras*. Лопастная линия схистоцератид развивалась тоже очень своеобразно, по формуле  $U \rightarrow (U_1 U_2) \rightarrow U_1 : U_2 \rightarrow U_1 U_2 \cdot 2 U_2 \cdot 1 : U_2 \cdot 2$ , т. е. из первичной умбональной лопасти возникли сначала две, а затем четыре самостоятельные лопасти. В результате такого усложнения перегородки общее количество лопастей увеличилось от 8 до 14. Последний род *Schistoceras* исчез в самом конце верхнекаменноугольной эпохи.

Семейство *Eupleuroceratidae* — редкая группа, представленная тремя разобщенными и недостаточно изученными родами. Поскольку все они не соответствуют диагнозам других таксономических категорий, нам пришлось выделить особое семейство. Древнейший род *Eupleuroceras* происходит из жигулевского яруса Северной Америки. Поскольку у него была эволютная ребристая раковина и 8-лопастная перегородка, мы связываем его условно с гастрiocератидами. Возможно, от этого рода произошли *Anatsabites* и *Atsabites*, хотя прямых доказательств для такого вывода нет, тем более, что они отделены большим временным интервалом от предполагаемого предка. Последние представители данной группы известны в нижней части верхнепермских отложений.

В отличие от предыдущей группы, семейство *Paragastrioceratidae* изучено довольно хорошо. Древнейшим представителем семейства был род *Paragastrioceras*, появившийся в начале ассельского века. Многие факты заставляют считать, что он произошел от рода *Eoasianites* из семейства *Gastrioceratidae*; во всяком случае, ни в верхнем карбоне, ни в ассельском ярусе не найдено другого рода, который по морфологическим особенностям был бы ближе к *Paragastrioceras*. Допуская такое происхождение семейства, мы сталкиваемся с явлением неотении и брадигенеза, потому что первых представителей этой группы можно рассматривать только как личиночную стадию *Eoasianites* с большим количеством оборотов.

Парагастрiocератиды сохраняли постоянное количество лопастей (рис. 95), но по форме раковины были очень разнообразны. Основное

направление развития было представлено родами *Paragastrioceras* → *Uraloceras* → *Pseudogastrioceras*. Первые два получили огромное развитие в Уральской геосинклинали, третий известен только в Закавказье. В этом ряду в ходе эволюции нарастала инволютность раковины и расширялись ветви вентральной лопасти. По крайней мере у первых двух родов струйки роста образовывали вентральный выступ. В самом конце пермского периода *Pseudogastrioceras* бесследно вымер. Другое направление развития представлено родом *Altudoceras*, отделившимся от *Paragastrioceras*, вероятно, в артинское время. Отличительной особенностью этого рода, широко развитого в южной зоогеографической провинции, было наличие резкого вентрального синуса. В конце казанского века он вымер. В начале сакмарского века от *Paragastrioceras* отделилась третья филогенетическая ветвь, представленная редкими родами *Synuraloceras* → *Strigogoniatites*. Для этого направления развития были характерны две особенности: килеватая вентральная сторона и узкие клиновидные ветви вентральной лопасти. Род *Strigogoniatites* вымер тоже в конце казанского века.

Есть общее в развитии семейств *Metalegoceratidae* и *Eothinitidae*, хотя они произошли от разных предков. Это общее заключается в однотишном делении первичной умбональной лопасти на три самостоятельных элемента; отсюда возникло большое сходство в очертании лопастных линий (рис. 96, 97). Металегоцератиды произошли от рода *Eoasianites* в начале ассельского века; это доказано путем тщательных онтогенетических исследований. Древнейшие представители семейства хорошо известны на Урале, где развитие шло в направлении *Juresanites* → *Metalegoceras*. При этом усложнение лопастной линии осуществлялось по формуле  $U \rightarrow (U_2U_1U_3) \rightarrow U_2U_1U_3$ . В артинское время от *Metalegoceras* отделились еще два рода: *Spirolegoceras*, отличавшийся от предка продольной скульптурой, и *Pseudochistoceras*, у которого произошло дальнейшее развитие умбональной лопасти по формуле  $U_1 \rightarrow U_1.2U_1.1U_1.2$ . Первый из них установлен в Северной Америке, второй — в Австралии. Таким образом, общее количество лопастей в ходе развития рассматриваемой группы увеличилось от 8 до 16. В конце артинского века все металегоцератиды исчезли.

Эотинитиды отделились от рода *Paragastrioceras* в сакмарском или в самом начале артинского века. Вероятно, древнейшие представители семейства еще не найдены. От них пошли две ветви, представленные родами *Epiglyphioceras* и *Eothinites*. Общей их особенностью была резкая поперечная скульптура с глубоким вентральным синусом, но у первого рода было восемь лопастей, у второго же — двенадцать, так как первичная умбональная лопасть разделилась на три части по формуле  $U \rightarrow U_2U_1U_2$ . Род *Eothinites* исчез в конце артинского века, *Epiglyphioceras* — в начале казанского века (сицилийское время).

VI. Надсемейство *Welleritaceae* — очень своеобразная, но небольшая группа, представленная одним семейством и всего лишь тремя родами. Нет никакого сомнения, что она произошла от гастрiocератид, вероятно, от рода *Branneroceras*. Веллеритиды, образованные последовательностью родов *Winslowoceras* → *Eowellerites* → *Wellerites*, существовали в течение двух веков — башкирского и московского. Развитие этого филогенетического ряда было необычайно своеобразным (рис. 98). Исходный род *Winslowoceras* отличается от своего предка более дисковидной и инволютной раковинной, а также большим количеством лопастей (10 вместо 8), благодаря появлению добавочной пары умбональных лопастей. Как происходило усложнение лопастной линии, без онтогенетических исследований решить трудно; может быть, таким же способом, как у *Paralegoceras*. В ходе последующего филогенетического развития, во-первых, увеличивалось количество умбональных лопастей и, во-вторых, из внешнего седла возникла вторая наружная боковая лопасть  $L^1$ . В результате сложность

перегородки сильно возросла, и общее количество лопастей вокруг оборота увеличилось от 10 до 22. Необходимо подчеркнуть, что веллеритиды — единственная группа среди подотряда Goniatitina, у которой происходило возникновение второй наружной боковой лопасти. Именно этот факт, а также большое количество умбоальных лопастей и заставляют нас рассматривать семейство Welleritidae также и в ранге надсемейства.

VII. Надсемейство Shumarditaceae относится к числу небольших, но четко ограниченных групп; оно включает одно семейство и шесть родов, эволюция которых продолжалась в общей сложности от начала московского до конца артинского века. Путем онтогенетических исследований было доказано, что предком рассматриваемой группы был род *Glaphyrites* из подсемейства Cravenoceratinae. От него пошел основной филогенетический ряд, представленный родами *Aktubites* → *Shumardites* → *Properrinites* → *Metaperrinites* → *Perrinites*. При переходе от предка к древнейшим шумардитидам структура значительно изменилась: раковина стала более инволютной, перегородка — более сложной. Правда, у рода *Aktubites*, так же как и у предка, лопастей было восемь, но все они, кроме умбоальной, были сильно расчлененными. Основное в развитии лопастной линии шумардитид — трехчленное деление наружной и внутренней боковых лопастей по формулам  $L \rightarrow I_2L_1L_2$  и  $I \rightarrow I_2I_1I_2$  с последующим дополнительным делением и многолепестным расчленением всех лопастей. В результате таких преобразований общее количество лопастей увеличилось от 8 до 26, не говоря о чрезвычайной изрезанности всех сутурных элементов (рис. 5, 6, 25). По сложности лопастной линии поздние представители шумардитид занимают одно из первых мест среди гониатитов. Кроме основного филогенетического ряда рассматриваемая группа включает боковую ветвь — *Aktubites* → *Parashumardites*. Последний род не достиг высокой организации и был развит только в жигулевское время. Заключая рассмотрение шумардитид, необходимо отметить, что каменноугольные их представители имели более широкое географическое распространение, чем шилнепермские. Роды *Properrinites*, *Metaperrinites* и *Perrinites* известны только в южной зоогеографической провинции, где они занимали важное место среди других амmonoидей. Последний из названных родов, достигший наивысшего развития, прекратил существование в конце артинского века.

VIII. Надсемейство Marathoniaceae тоже невелико по объему и состоит всего лишь из одного семейства, двух подсемейств и семи родов. В его развитии замечается много общего с предыдущей группой, хотя время существования несколько сдвинуто вперед. По имеющимся данным это надсемейство возникло в самом начале жигулевского века, а исчезло в конце казанского века (кэптэнское время). Онтогенетические исследования показали, что предок всей группы должен был обладать шарообразной раковиной, инволютной даже на ранних стадиях развития. Предполагалось, что этим условиям отвечает род *Nuculoceras*, развитый в среднекаменноугольных отложениях. Открытие в жигулевском ярусе нового рода *Pennoceras* (подсемейство Nuculoceratinae), морфологические особенности которого соответствуют тем же условиям, еще более точно определяет предковый род. В момент обособления надсемейства произошло резкое усложнение перегородки путем трехчленного деления на ранних стадиях онтогенеза всех первичных лопастей, кроме вентральной. Способ деления лопастей был в общем такой же, как и у ранее рассмотренной группы гониатитов. В результате простая 8-лопастная перегородка предка сразу превратилась в 20-лопастную, причем почти все лопасти стали дву- или трехзубчатыми. Однако, делая такой вывод, нельзя не сказать о возможности нахождения промежуточной родовой стадии, как это было при изучении шумардитид (род *Aktubites*).



Филогения семейства *Marathonitidae* выяснена сейчас довольно подробно. Первым по времени возникновения является подсемейство *Kargalitiniae*, образованное родами *Kargalites* и *Tabantalites*, которых объединяет двураздельное очертание первой боковой лопасти (рис. 99). Род *Kargalites*, представленный двумя подродами, *Subkargalites* → *Kargalites*, существовал долго — от жигулевского до артинского века включительно. В асельское время от него отделился *Tabantalites*, вымерший в начале сакмарского века. Второе подсемейство (*Marathonitinae*) испытало более сложную эволюцию. Древнейшим его представителем, среди известных в настоящее время, был род *Marathonites*, существовавший четыре века — от оренбургского до артинского включительно. У всех его видов первая боковая лопасть была трехраздельной. Учитывая геохронологию, *Marathonites* можно производить от *Kargalites*, хотя, может быть, они были связаны не непосредственно, а через еще не найденный род, имевший более примитивную перегородку, чем каждый из них. Основной филогенетический ряд подсемейства *Marathonitinae* представлен родами *Marathonites* (*Marathonites* → *Almites*) → *Demarezites* → *Hyattoceras* (рис. 100). Они развивались по пути все большего усложнения перегородки и превращения трехзубчатых боковых лопастей в многолепестные. При этом, в отличие от шумардитид, ветви вентральной лопасти аналогичных изменений не испытывали. Кроме основного ряда известны две боковые ветви, отделившиеся от *Marathonites* в артинское время и представленные родами *Pseudovidrioceras* и *Peritrochia*; последний встречен только в Северной Америке. Надо сказать, что все представители маратонитид, кроме исходного рода, относятся к числу довольно редких форм. Постепенно они вымерли, не оставив никаких потомков.

IX. Надсемейство *Adrianitaceae* отличается от двух предыдущих групп гораздо большим таксономическим разнообразием. Оно включает в себе четыре семейства: *Adrianitidae*, *Dunbaritidae*, *Hoffmanniidae* и *Clinolobidae*, из которых первое велико по объему и, вероятно, в дальнейшем будет разбито на подсемейства. Древнейшим и самым примитивным представителем адрианитид был род *Emilites*, распространенный в оренбургском ярусе Урала и Северной Америки. Онтогенетические исследования показали, что его предком должен был быть гониатит с шарообразной инволютной раковиной и 8-лопастной перегородкой. Этим условиям удовлетворяет род *Pennoceras* из подсемейства *Nuculoceratinae*. Следовательно, мы приходим к выводу, что маратонитиды и адрианитиды, несмотря на весьма резкие различия в способах усложнения перегородки, произошли от одного предка. Это доказывается не только онтогенетическими наблюдениями, но и еще одним интересным совпадением: у представителей обоих семейств наблюдаются своеобразные утолщения вдоль умбонального края, хотя и несколько различной формы. В момент обособления *Emilites* от *Pennoceras* произошло небольшое изменение лопастной линии по формуле  $(V_1V_1)LU : ID \rightarrow (V_1V_1)LU : U^1ID$ . Первичная умбональная лопасть сместилась на боковую сторону, на умбональном шве возникла вторая умбональная лопасть, сместившаяся затем на внутреннюю сторону, а разделившее их широкое седло стало зазубренным. Так возник особый тип усложнения лопастной линии, характерный только для данного надсемейства. Новые лопасти зарождались из умбонального седла и затем сдвигались в обе стороны — сначала внутрь, затем наружу.

Семейство *Adrianitidae*, в составе которого до сих пор выделено 12 родов, существовало от оренбургского до казанского века включительно. Основной филогенетический ряд представлен родами *Emilites* → *Crimites* → *Neocrimites* (*Metacrimites* → *Neocrimites* → *Sosiocrimites*). В процессе такого развития количество лопастей увеличилось от 10 по крайней мере до 34 (рис. 102). Подрод *Sosiocrimites* существовал в сицилийское

время и затем исчез. От этого основного ряда в разное время отходили боковые ответвления. От *Emilites* произошли, по-видимому, две ветви, из которых известно пока только по одному роду — *Texoceras* и *Doryceras*. Еще одна ветвь представлена родами *Crimites* → *Aricoceras* (*Aricoceras* → *Metaricoceras* → *Neoaricoceras*) → *Palermites*. В отношении лопастной линии род *Aricoceras* с тремя под родами развивался подобно *Neocrimites* и достиг такой же высокой организации. Наоборот, у *Palermites* проявились определенные следы упадка, в частности, резкое увеличение эволютности оборотов. От *Aricoceras* произошел, вероятно, и *Adrianites* — характерный представитель сицилийской фауны. От *Neocrimites* отделились тоже две ветви, причем с признаками морфологического упадка; это, во-первых, *Epadrianites* и, во-вторых, *Basleoceras* → *Pseudagathiceras*. Кроме перечисленных форм, в пермских отложениях Сицилии известен еще род *Sizilites*, происхождение которого пока еще совершенно не ясно.

Из нашего краткого обзора видно, что адрианитиды представляли весьма разветвленную группу. В течение верхнекаменноугольной и нижнепермской эпох их эволюция протекала медленными темпами, и только с наступлением верхнепермской эпохи произошло резкое усиление адаптивной радиации. Если за четыре геологических века (от оренбургского до артинского включительно) обособились только пять родов, из которых возникновение трех приходится на байгенджинское время, то за один казанский век обособились семь новых родов. Достигнув такого расцвета, все адрианитиды в конце казанского времени вымерли.

Очень мало можно сказать о филогении других семейств рассматриваемого надсемейства, потому что каждое из них представлено только одним родом, морфологически резко отличным от основной группы. Данбаритиды, известные только в Северной Америке, существовали в оренбургское время. По лопастной линии род *Dunbarites* похож на *Emilites*, но по форме раковины резко отличен от всех адрианитид. Поэтому можно лишь предполагать, что данбаритиды отделились от *Emilites* в самом начале его существования. Семейства *Hoffmanniidae* и *Clinolobidae* отделились от адрианитид в начале верхнепермской эпохи и, судя по имеющимся данным, существовали только в течение сицилийского времени. Их представители имели змеевидную или линзовидную, всегда весьма эволютную раковину, по форме совершенно отличную от раковины всех адрианитид. К сожалению, роды *Hoffmannia* и *Clinolobus* известны только по старым, недостаточно полным описаниям. Нужны дополнительные исследования, чтобы взаимоотношения их с предковой группой стали более ясными.

X. Особый интерес представляет надсемейство *Cyclolobaceae*, так как показывает наивысшую стадию в развитии гониатитов. По объему эта группа невелика и состоит только из двух семейств: *Vidrioceratidae* и *Cyclolobidae*. Онтогенетические исследования показали, что по развитию раковины, характеру скульптуры и очертанию лопастной линии древнейший род *Vidrioceras* стоит наиболее близко к *Eoasianites* из семейства *Gastrioceratidae*. Во всяком случае нет другого рода, который можно было бы поставить на место последнего с большим основанием. Поэтому мы считаем, что рассматриваемая группа произошла от рода *Eoasianites*.

В настоящее время общее направление эволюции видриоцератид хорошо известно. Мы различаем в этой группе два подсемейства: *Vidrioceratinae* и *Glassoceratinae*. Первое из них состоит из четырех родов, связанных между собой в такой последовательности: *Vidrioceras* → *Prostacheoceras* → *Waagenina* → *Stacheoceras* (рис. 26). Первый представитель семейства появился в начале оренбургского века. В момент его обособления произошло большое усовершенствование перегородки; в результате трехчленного деления всех первичных лопастей, кроме вентральной, вместо восьми

лопастей, характерных для предка, сразу возникло 20. Одновременно ветви вентральной лопасти стали двузубчатыми, а все остальные, за исключением некоторых умбональных, дву- или трехзубчатыми. Особо следует заметить, что третья наружная боковая лопасть *Vidrioceras* вскоре стала широкой и резко двураздельной. Именно в этой особенности намечилось новое направление развития, сохранявшееся затем у всех позднейших родов. Развитие первичной наружной боковой лопасти шло по формуле:  $L \rightarrow L_2L_1L_2 \rightarrow L_2L_1(L_{2-1}L_{2-1}) \rightarrow L_2L_1L_{2-1}(L_{2-1-1}L_{2-1-1})$  и т. д. Аналогично развивалась и внутренняя боковая лопасть. В результате общее количество лопастей увеличилось от 20 до 48. Это говорит о необычайно быстрых темпах развития видриоцератин, особенно на последнем этапе их существования. Представляет интерес тот факт, что при таком сложном преобразовании перегородки внешняя форма раковины и скульптура оставались почти неизменными. Достигнув исключительного совершенства в одностороннем развитии, последний род *Stacheoceras* вымер в конце пермского периода. Глассоцератины представлены только одним родом (с двумя под-родами), представители которого известны в Северной Америке. По имеющимся данным, род *Glassoceras* появился во второй половине артинского века и исчез в начале казанского (сицилийское время). Судя по количеству боковых лопастей, предком этого рода была *Waagenina*. В момент его обособления раковина стала более сферической, срединное седло укоротилось, а затем появились зачаточные зубчики на вентральной и примыкающей боковой лопастях. В общем здесь можно видеть неудачную попытку развития по тому направлению, которое в блестящей форме было осуществлено у следующего семейства, к рассмотрению которого мы и перейдем.

Семейство *Cyclolobidae* возникло в артинское время и закончило свое существование в самом конце пермского периода. Древнейший род *Kufengoceras* был найден в Китае. Особенности его лопастной линии явно указывают на то, что предковым родом всей группы был *Prostacheoceras*. Хорошо изучен основной филогенетический ряд циклолобид, представленный последовательностью родов: *Kufengoceras* → *Mexicoceras* → *Waagenoceras* → *Timorites* → *Cyclolobus*. Усложнение перегородки происходило таким же образом, как у видриоцератид, но с многолепестным расчленением всех лопастей постепенно до вершины седла. В результате усложнения общее количество лопастей возросло от 20 до 56, не говоря уже о необычайно изрезанном очертании всей лопастной линии (рис. 104). Это свидетельствует об исключительно быстрых темпах развития циклолобид, особенно на последних этапах их существования. В артинское время от рода *Kufengoceras* отделился *Shengoceras*, отличавшийся от предка линзовидной формой раковины. Эта боковая ветвь встречена только в Китае. В начале татарского века от рода *Timorites* произошел *Krafftoceras* с параболоидальной раковинной, необычайно широкой вентральной лопастью и разделенным первым боковым седлом. Роды *Cyclolobus* и *Krafftoceras* дожили до самого конца пермского периода, а затем вымерли, как и все дожившие до этого времени гониатиты.

XI. Надсемейство *Popanocerataceae*, представленное только одним семейством и четырьмя родами, развивалось в течение всей нижнепермской и начала верхнепермской эпох. Благодаря открытию на Южном Урале древнейших представителей и проведенным онтогенетическим исследованиям, филогения этой группы выяснена сейчас с большой достоверностью. Есть все основания предполагать, что непосредственным предком попаноцератид был род *Eoasianites* из семейства *Gastrioceratidae*. От него возник единый филогенетический ряд, представленный родами *Protopopanoceras* → *Propopanoceras* → *Popanoceras* → *Tauroceras* (рис. 105). При переходе от *Eoasianites* к *Protopopanoceras* произошло резкое изменение всей структуры: раковина стала дисковидной, совершенно инволютной, скульп-

тура — своеобразной, лопастная линия — гораздо более сложной (22 лопасти вместо 8 у предкового рода). Основной особенностью развития попанцератид было далеко идущее превращение боковых лопастей: наружной путем трехчленного деления по формуле  $L \rightarrow L_2L_1(L_{2,1}L_{2,1})$  и внутренней путем двухчленного деления по формуле  $I \rightarrow (I_{2,1}I_{2,1})I_{1,1}I_{1,2}$ . У последующих членов филогенетического ряда происходило дальнейшее двухчленное деление возникших таким образом третьей наружной и третьей внутренней боковых лопастей, а также нарастание зазубренности лопастей. В результате такого развития общее количество лопастей увеличилось от 22 до 32. Последний представитель семейства, род *Tauroceras*, достигший в пределах своего семейства наиболее высокой организации, вымер в течение казанского века (сицилийское время).

Перейдем теперь к определению главнейших особенностей развития подотряда *Goniatitina*. Длительность его существования точно соответствовала двум геологическим периодам (карбон — пермь). В течение этого времени происходили весьма различные преобразования внешней формы раковины и перегородки, и в результате группа стала необычайно разветвленной, превзойдя в этом отношении все другие подотряды палеозойских аммоноидей. Темпы эволюции, как правило, были довольно спокойными, но в отдельных филогенетических ветвях резко усиливались, особенно в артинское и верхнепермское время. Внешняя форма и скульптура изменялись в широких пределах, но в процессе эволюции возникала преимущественно эллипсоидальная или дисковидная, слабо скульптурированная, хорошо обтекаемая раковина. Перегородки испытывали большие превращения, хотя у большинства родов (у 91 из 147) количество лопастей оставалось постоянным — восемь вокруг оборота. Во всех таких случаях усложнение осуществлялось путем изменения формы и расположения сутурных элементов. В некоторых семействах, развивавшихся особенно быстрыми темпами, количество лопастей увеличивалось до 10—56. Если при этом учесть дополнительное усложнение многих лопастей, то станет понятным, какой сложности строения могли достигать некоторые представители подотряда *Goniatitina*. По высоте организации выделялись семейства *Shumarditidae*, *Marathonitidae* и *Vidrioceratidae* → *Cyclolobidae*. Несмотря на исключительное своеобразие каждой из этих групп, в развитии их перегородки была общая черта — появление сильно рассеченных многолепестных лопастей. Среди шумардитид наибольшей сложности строения достиг род *Perrinites*, среди маратонитид — род *Hyattoceras*, среди циклолобид — род *Cyclolobus*, показывающий высшую стадию развития гониатитов. На границе пермского и триасового периодов последние представители подотряда окончательно вымерли.

## ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА CLYMENIIDA

Начальная история климений еще далека от ясности. Известно только, что во франском веке они уже существовали, так как в соответствующих отложениях Северной Америки был найден единственный род *Acanthoclymenia*, который, учитывая его особенности и высоту организации, никак нельзя считать исходным для всего отряда. Значит приходится допускать, что в начале верхнедевонской эпохи жили другие пока еще не найденные климении, от которых произошли и *Acanthoclymenia* и все обширное древо фаменских групп. По всей видимости, можно согласиться с О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1955), который связывает рассматриваемый отряд с семейством *Anarcestidae*, точнее, с родом *Archoceras*. В момент отделения климений от анарцестид возникла совершенно новая особенность организации — сифон перешел с вентральной стороны на

дорсальную. Замечено на двух родах (*Acanthoclymenia* и *Cymaclymenia*), что в самом начале индивидуального развития сифон имеет вентральное положение, но на протяжении первого оборота становится дорсальным. Это связывает климений с их предками — агониатитами. Изменение в положении сифона, вследствие коррелятивных связей с другими признаками, наложило особый отпечаток на развитие данной группы. История климений весьма своеобразна и во многом отличается от истории других отрядов аммоноидей.

Подотряд *Gonioclymeniina*. Это — первый по времени возникновения подотряд, объединяющий сравнительно высокоорганизованных климений, еще не утративших вентральную лопасть. Обособился он, как можно предполагать, в начале франского века, но пышного развития достиг только в фаменское время. В таксономическом отношении этот подотряд довольно обширен, так как состоит из трех надсемейств, *Sellaclymeniaceae*, *Gonioclymeniaceae* и *Parawockklumeriaceae*, 10 семейств и 22 родов. Пути эволюции этих групп были разнообразны, но весьма неустойчивы, вследствие чего количество родов было невелико по сравнению с более высокими категориями.

1. Надсемейство *Sellaclymeniaceae* — самое большое среди климений; оно состоит из восьми семейств: *Hexaclymeniidae*, *Acanthoclymeniidae*, *Costaclymeniidae*, *Sellaclymeniidae*, *Biloclymeniidae*, *Miraclymeniidae*, *Wockklumeriidae* и *Glatziellidae*. Филогенетические взаимоотношения этих групп, так же как и составляющих их родов, еще далеки от ясности, несмотря на то, что изучению климений посвящено немало работ. Решению вопросов филогении мешают два обстоятельства: во-первых, необычайная морфологическая неустойчивость климений и, во-вторых, отсутствие капитальных онто-филогенетических исследований. Поэтому, говоря о филогении рассматриваемого надсемейства, мы можем высказывать лишь более или менее вероятные предположения.

Учитывая общий характер лопастной линии, исходной группой климений можно считать семейство *Hexaclymeniidae* (рис. 106). По имеющимся фактическим данным его представители развиты в трех верхних зонах фаменского яруса, причем в каждой из них установлено по одному роду в такой последовательности снизу вверх: *Hexaclymenia*, *Progonioclymenia*, *Soliclymenia*. Однако на нашей филогенетической схеме (рис. 126) мы начинаем гексаклимений с основания франского яруса, потому что иначе трудно понять появление рода *Acanthoclymenia*, имевшего более сложное строение. Перечисленные выше роды объединены сходством лопастных линий, имевших широкие вентральную, умбональную и дорсальную лопасти, т. е. всего четыре лопасти вокруг перегородки. По внешней форме эти роды довольно различны, причем некоторые виды последнего рода имели треугольное завивание оборотов. В конце фаменского века (время *Wockklumeria*) гексаклимений вымерли.

От исходной группы отделились более высокоорганизованные семейства *Acanthoclymeniidae*, *Costaclymeniidae* и *Sellaclymeniidae*, каждое из которых представлено пока только одним родом. Все они отличаются от гексаклимений более сложной лопастной линией, благодаря появлению внутренней боковой лопасти, и гораздо более узкими сутурными элементами (рис. 107). Род *Acanthoclymenia*, установленный во франских отложениях Северной Америки, был связан с древнейшими еще не найденными гексаклимений. Кроме лопастной линии, для него характерны сильные изгибы струек роста — наличие вентрального синуса и резких вентро-латеральных выступов. Род *Costaclymenia*, живший в климениевое время, произошел, вероятно, от *Progonioclymenia*. Род *Sellaclymenia*, связанный с *Costaclymenia*, отличался более сложной перегородкой благодаря двучленному делению вентральной лопасти; возникнув почти одновремен-

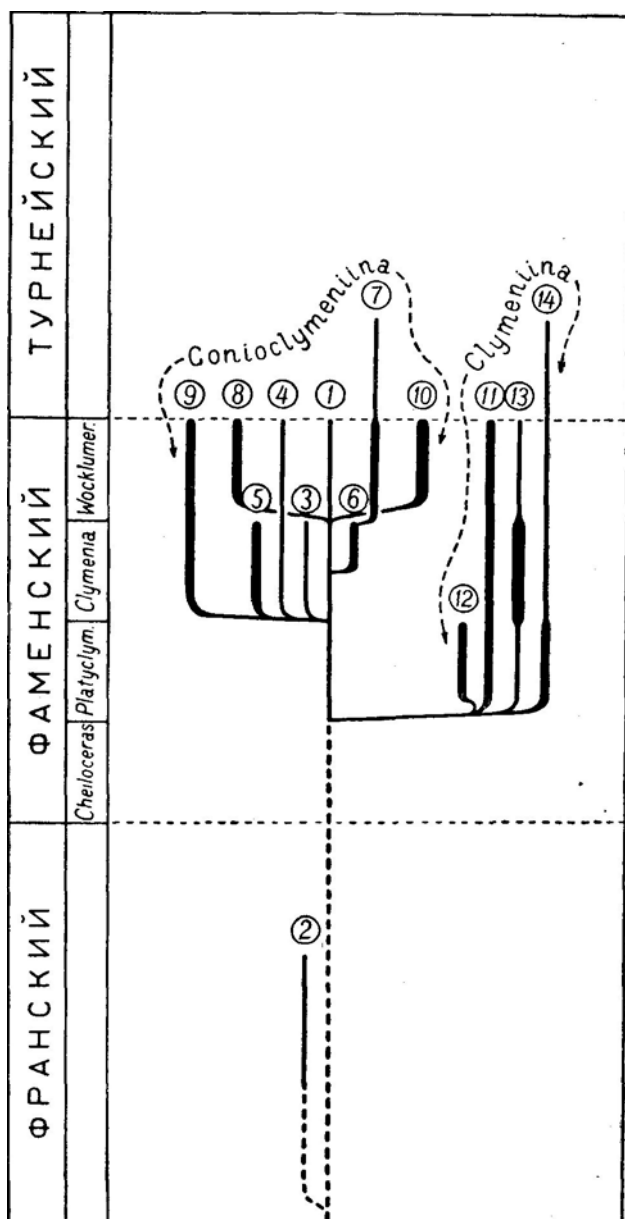


Рис. 126. Филогенетическая схема отряда Clymeniida.

Семейства: 1 — Hexaclymeniidae; 2 — Acanthoclymeniidae; 3 — Costaclymeniidae; 4 — Sellaclymeniidae; 5 — Biloclymeniidae; 6 — Miroclymeniidae; 7 — Wocklumeriidae; 8 — Glatziellidae; 9 — Goniclymeniidae; 10 — Parawocklumeriidae; 11 — Cyrtoclymeniidae; 12 — Rectoclymeniidae; 13 — Clymeniidae; 14 — Cymaclymeniidae.

но со своим предком, он дожил до конца фаменского века, после чего вымер.

Семейство *Biloclymeniidae* отличается от ранее рассмотренных групп более высокой организацией. Два связанных между собою рода билоклимений, *Kiaclymenia* → *Biloclymenia*, имели дисковидную инволютную раковину и относительно сложную перегородку с широкой двураздельной вентральной лопастью (рис. 108). Основываясь на последней особенности, предковым родом группы можно было бы считать *Sellaclymenia*; однако онтогенетическое исследование лопастной линии, показавшее наличие на ранних стадиях трех широких лопастей — вентральной, умбональной и дорсальной, говорит скорее о непосредственной связи с гексаклимениями.

Семейство *Miroclymeniidae* мало известно и совершенно недостаточно изучено. Выделенные в нем два рода Шиндewolf (1957) включил недавно в состав семейства *Wocklumeriidae*, что вряд ли целесообразно по существу и не соответствует правилам. Во всяком случае такое объединение говорит о родстве этих семейств. Мироклимений жили в клименийевое время. Простейший род *Pachyclymenia* имел еще очень примитивную лопастную линию такого очертания, которое сближает его с гексаклимениями; отличие заключается в появлении зачаточной внутренней боковой лопасти. У следующего рода *Miroclymenia* перегородка была более сложная, так как имела шесть вполне развитых лопастей, из которых умбональная (генетическая) отличалась сильным развитием.

Воклумерииды отделились, вероятно, от предыдущей группы, но пошли по особому пути развития. Они представлены последовательностью родов *Wocklumeria* → *Epiwocklumeria* → *Synwocklumeria*, для которых наиболее характерны были две особенности: треугольное завивание оборотов и дальнейшее значительное усложнение перегородки, приведшее к появлению сразу 10 лопастей (рис. 109). Основные представители этого семейства жили в конце фаменского века (время *Wocklumeria*), но последний род установлен в основании турнейского яруса на Урале.

Семейство *Glatziellidae* по очертанию и развитию лопастной линии имеет много общего с билоклимениями, но совершенно отлично от них по внешней форме. Эта группа, развивавшаяся в воклумериевое время, представлена двумя связанными между собою родами *Glatziella* → *Postglatziella*. Они имели довольно эволютную своеобразно скульптурированную раковину и лопастную линию, несколько более простую, чем у билоклимений, но тоже с широкой двураздельной вентральной лопастью (рис. 110). Характер скульптуры и некоторые другие особенности указывают на филогенетическую связь этой группы с родом *Soliclymenia* из семейства *Hexaclymeniidae*, — с теми его представителями, у которых было нормальное завивание оборотов.

II. Надсемейство *Gonioclymeniaceae* — небольшая, но очень своеобразная группа, представленная одним семейством и четырьмя родами. Эволюция их происходила в течение второй половины фаменского века (время *Clymenia* и *Wocklumeria*). По сходству внешней формы раковин можно заключить, что гониоклимений отделились от рода *Costaclymenia*. В момент их обособления произошли раннеонтогенетические изменения, результатом которых было значительное усложнение перегородки с увеличением общего количества лопастей от шести до восьми (рис. 111). Отличительной особенностью гониоклимений, выводящей эту группу за рамки других надсемейств, был совершенно новый для климений тип усложнения перегородки путем образования дополнительных наружной и внутренней боковых лопастей. Внутри семейства можно выделить два филогенетических ряда: *Gonioclymenia* → *Kalloclymenia* и *Gonioclymenia* → → *Schizoclymenia* → *Sphenoclymenia*. В первом ряду количество лопастей

оставалось постоянным (восемь), но изменялась форма раковины, во втором — количество лопастей возрастало от 8 до 12. В целом семейство *Gonioclymeniidae* можно рассматривать как наиболее высокоорганизованную группу среди всех климений. На это указывает даже внешняя форма раковины представителей рода *Sphenoclymenia*, приближающаяся к линзовидной.

III. Надсемейство *Parawocklumeriaceae* представляет столь же небольшую группу, как и ранее рассмотренная, потому что состоит из одного семейства и всего лишь трех родов. Существовало оно в самом конце фаменского века (время *Wocklumeria*). Эта группа тоже необычайно своеобразна, но совсем в другом отношении: во-первых, подобно воклумеридам, у нее происходило треугольное завивание оборотов, во-вторых, развитие перегородки протекало весьма необычно, причем иногда заканчивалось исчезновением вентральной и дорсальной лопастей (рис. 112). Вряд ли можно сомневаться в том, что паравоклумерииды произошли от поздних гексаклимений. Исходный род рассматриваемой группы — *Kamptoclymenia* — имел эволютную раковину и своеобразную лопастную линию, которая развивалась по формуле  $VU : D \rightarrow (V_1V_1)U : (D_1D_1)$ . Широкие вентральная и дорсальная лопасти в результате появления и роста срединных седел стали широкодвураздельными. От исходного рода пошли две линии развития: *Kamptoclymenia* → *Triaclymenia* и *Kamptoclymenia* → *Parawocklumeria*. В первом случае разрастание средних седел зашло так далеко, что вентральная и дорсальная лопасти исчезли совершенно; осталась только умбональная лопасть (две лопасти на всю перегородку). Во втором случае двураздельные вентральная и дорсальная лопасти сохранились, умбональная лопасть тоже испытала двучленное деление и, кроме того, раковина стала совершенно инволютной. Следовательно, можно сказать, что *Triaclymenia* и *Kamptoclymenia* развивались в разных направлениях: первая по пути упрощения, вторая по пути усложнения организации.

Наш краткий обзор подотряда *Gonioclymeniina* показывает, что его существование продолжалось от начала франского до начала турнейского века включительно. Но если говорить о массовом развитии представителей этой группы, то оно приходится на две верхние зоны фаменского яруса (время *Clymenia* и *Wocklumeria*). В морфологическом отношении подотряд был довольно разнообразным и, если учесть непродолжительность эволюционного периода, то можно сказать, что темпы эволюции были быстрыми, но они не привели к значительному повышению организации. Переход сифона с вентральной стороны на дорсальную имел определенные морфо-функциональные следствия: сифонный шнур сильно укоротился и, как можно предполагать, его газообменные свойства в той же степени усилились. Это, конечно, должно было иметь важное жизненное значение. Но перемещение сифона имело и другое следствие: в силу неизвестных пока свойств наследственной корреляции оно тормозило развитие перегородки, особенно вентральной лопасти. Поэтому пути эволюции подотряда были многообразны, но чрезвычайно неустойчивы. Раковина изменялась в широких пределах, причем на последних этапах часто приобретала необычную треугольную форму. Лопастная линия тоже испытывала различную трансформацию, но за все время количество лопастей увеличилось от 4 до 12, причем это только в одной группе, в других же — результаты были более скромные, а в одном случае (род *Triaclymenia*) количество лопастей даже уменьшилось до двух.

Подотряд *Clymeniina* отражает второй большой этап в эволюции климений. Продолжительность его существования охватывает фаменский век (начиная с платиклимениевого времени) и, возможно, самое начало турнейского века. В таксономическом отношении этот подотряд значительно меньше, чем предыдущий, так как состоит из



одного только надсемейства, четырех семейств и 11 родов. Пути эволюции этих групп были менее разнообразны, но так же неустойчивы, как и в ранне рассмотренном подотряде клименией.

Единственное надсемейство Clymeniaceae состоит из четырех семейств: Cyrtoclymeniidae, Rectoclymeniidae, Clymeniidae и Cymaclymeniidae. Учитывая характер лопастной линии и стратиграфическое положение, исходной группой следует считать первое семейство, отделившееся в начале платиклимениевого времени от гексаклимениид. В момент обособления первого рода произошло важное изменение в структуре перегородки — вентральная лопасть превратилась в широкое седло; количество лопастей вокруг перегородки уменьшилось от четырех до трех. В дальнейшем, несмотря на последующие изменения, эта особенность сохранялась у всех представителей подотряда.

В семействе Cyrtoclymeniidae известно в настоящее время четыре рода; их объединяет важная морфологическая особенность — более или менее широкое вентральное седло (рис. 113). Представители этой группы встречаются в трех зонах — *Platyclymenia*, *Clymenia* и *Wocklumeria*. Родоначальником семейства была, по всей видимости, *Platyclymenia*, от которой в качестве самостоятельных ветвей отделились другие роды — *Cyrtoclymenia* с более инволютной раковиной и немного суженным вентральным седлом и *Piricyclymenia* с еще более узким седлом и зачаточной внутренней боковой лопастью. Род *Trochoclymenia*, занимающий высокое стратиграфическое положение, возможно, произошел от *Piricyclymenia*. Надо указать, однако, что Шиндевольф (1957) считает его сомнительным.

Семейство Rectoclymeniidae представлено двумя родами, которые развивались в последовательности *Rectoclymenia* → *Falcicyclymenia*. Их распространение ограничено только зоной *Platyclymenia*. Первый из названных родов, отделившийся от циртоклимениид, вероятно, от *Platyclymenia*, сразу пошел по иному пути развития: раковина его стала более инволютной, несколько килеватой, вентральное седло — более узким, верху даже приостренным. У следующего рода вентральное седло и дорсальная лопасть стали более узкими и кроме того возникла зачаточная внутренняя боковая лопасть. Отсюда видно, что ректоклименииды пытались усложнить перегородку и при этом пошли тем же путем, как и предшествующая группа, но успеха тоже не имели.

Своеобразно шло развитие семейства Clymeniidae, которое отделилось от циртоклимениид в платиклимениевое время и затем развивалось до конца воклумериевого времени. У представителей этой группы путем онтогенетических преобразований произошло превращение вентральной лопасти в широкое угловатое вентральное седло, в котором затем возникли две дополнительные слабо развитые лопасти. По нашему представлению, клименииды включают три рода, которые морфологически должны быть расположены в такой последовательности: *Clymenia* → *Protoxyclymenia* → *Kosmoclymenia* (рис. 114, а—с). Но здесь мы сталкиваемся с одним стратиграфическим противоречием: *Clymenia* встречается в более высокой зоне, чем древнейшие представители *Protoxyclymenia*. Это затрудняет построение филогенетической схемы семейства. Поэтому можно лишь высказать надежду, что в результате последующих полевых сборов это противоречие будет ликвидировано. А пока, учитывая морфологические показатели, трудно отказаться от того взаимоотношения родов, которое показано выше.

Последнее семейство Cymaclymeniidae, судя по дисковидной довольно инволютной раковине, произошло от рода *Cyrtoclymenia*. Тип развития перегородки у представителей этой группы был в общем такой же, как у климениид, но лопастная линия была сложнее, вследствие появления внутренней боковой лопасти (рис. 114, d, e). Семейство представлено

двумя родами — *Genuclymenia* → *Cytaclymenia*. Оба они появились почти одновременно, в платиклимениевое время, но первый вскоре исчез, второй же существовал в течение всего верхнефаменского и, вероятно, в самом начале турнейского времени.

Сравнивая подотряды *Gonioclymeniina* и *Clymeniina*, можно заметить некоторые существенные различия в их развитии. Второй из них существовал сравнительно недолго — от платиклимениевого времени до начала турнейского века включительно, но массового развития достиг сразу после обособления. В морфологическом отношении он был менее разнообразным, и темпы эволюции были более спокойными. Превращение вентральной лопасти в седло наложило резкий отпечаток на всю дальнейшую историю подотряда *Clymeniina*, так как еще больше ограничило возможности эволюционных изменений перегородки. Попытка усложнения вентрального седла способом совершенно оригинальных преобразований все-таки не дала существенного результата. За все время количество лопастей увеличилось от трех до пяти, не считая двух зачаточных лопастей в вершине вентрального седла. Следовательно, общая организация представителей *Clymeniina* была значительно ниже по сравнению с *Gonioclymeniina*. На границе девона и карбона произошло массовое вымирание всех климений.

## К ФИЛОГЕНИИ ОТРЯДА CERATITIDA

Хотя филогения цератитов выходит за рамки нашей работы, мы не можем не коснуться этого вопроса, поскольку начальная история отряда совпала с концом палеозойской эры. В течение пермского этапа развития среди цератитов обособились два надсемейства, *Xenodiscaceae* и *Otocerataceae*, четыре семейства и 13 родов. Эта группа вначале терялась среди всей массы амmonoидей и только в конце пермского периода, в связи с быстрым вымиранием агониатитов и гониатитов, приобрела существенное значение. Однако настоящий расцвет цератитов начался с наступлением триасового периода.

Онтогенетические исследования показывают, что у цератитов нет наружной боковой лопасти, и рядом с вентральной расположена первичная умбональная лопасть. Отсюда со всей очевидностью следует, что цератиты филогенетически связаны с агониатитами. Первые очень редкие представители отряда появились в артинском веке. В это время или немного раньше развивались три ветви агониатитов — *Daraelitidae*, *Pronoritidae* и *Medlicottiidae*, из которых первое было наименее специализированным, самым близким по форме раковины к цератитам и, кроме того, имело цератитовую зазубренность лопастей. Необходимо отметить еще одну важную особенность поздних дарэлитид: их вентральная лопасть была широкая, по происхождению трехзубчатая, но морфологически, у вполне взрослых особей, скорее двураздельная. В отличие от дарэлитид представители двух других названных выше семейств всегда имели узкую трехзубчатую лопасть. Учитывая все эти факты, можно уверенно говорить о том, что отряд *Ceratitida* произошел от рода *Daraelites*.

Происхождение цератитов можно понять лишь в том случае, если допустить раннеонтогенетическое преобразование раковины и перегородки с общим замедлением развития при ускорении развития вентральной лопасти по формуле:  $(V_2V_1V_2)U \rightarrow (V_1V_1)U$ . Это значит, что после длительной эволюции агониатитов на основе трехчленного деления вентральной лопасти в их истории наступил решительный перелом; вентральная лопасть стала на путь двучленного деления. Этот перелом знаменовал собой появление нового отряда амmonoидей — цератитов. Переход вентральной лопасти на тот способ развития, который гораздо раньше и на

совершенно иной генетической основе был осуществлен у гониатитов, оказался в такой же степени благоприятным для новой группы. Подобно гониатитам, цератиты испытали блестящую эволюцию и на некоторое время (триасовый период) завоевали полное господство среди аммоноидей.

I. Надсемейство *Xenodiscaceae* было первой по происхождению группой цератитов. Оно представлено двумя семействами, из которых *Paraceltitidae* существовали в течение трех веков — артинского, казанского и татарского, а *Xenodiscidae* — в течение двух последних. Представители этого надсемейства были объединены такими особенностями строения, как плоская эволютная раковина и простая лопастная линия, усложнение которой происходило за счет внутренних боковых лопастей.

Если исключить слабо изученный род *Palaeolecanites*, то остальные представители семейства *Paraceltitidae* могут быть расположены в виде естественного филогенетического ряда *Paraceltites* → *Cibolites* → *Kingoceras*. Первый из них имел округленную или даже уплощенную вентральную сторону и шесть лопастей по формуле  $(V_1V_1)UI : D$ , количество которых затем, в результате появления еще одной зачаточной внутренней боковой лопасти, увеличилось до восьми (рис. 117). У рода *Cibolites* вентральная сторона стала килеватой, у *Kingoceras*, кроме того, общее количество лопастей достигло десяти, причем некоторые внутренние боковые лопасти стали двураздельными. Важно подчеркнуть, что у всех этих родов вентральная лопасть была слабо развита, а цератитовая зазубренность совершенно отсутствовала.

Семейство *Xenodiscidae* произошло от *Paraceltites*; такой вывод опирается на тот факт, что у всех представителей этой группы вентральная сторона тоже была округленная или уплощенная. Развитие семейства шло в направлении *Xenodiscites* → *Xenaspis* → *Xenodiscus*. При этом общее количество лопастей оставалось неизменным — восемь вокруг перегородки, но появилась и в ходе эволюции усиливалась цератитовая зазубренность (рис. 118). В конце пермского периода все парацельтитиды и ксенодисциды вымерли.

II. Надсемейство *Otocerataceae* состоит из трех семейств — *Anderssonoceratidae*, *Araxoceratidae* и *Otoceratidae*, из которых первые два существовали в верхнепермское, а третье — в нижнетриасовое время. Это — необычайно своеобразная группа, резко отличная от всех более ранних и более поздних цератитов, вследствие чего она и рассматривается нами в ранге надсемейства. Учитывая стратиграфическое положение, можно утверждать, что это надсемейство могло произойти только от *Xenodiscaceae*. Поскольку исходный род *Anderssonoceras* не имел цератитовой зазубренности лопастей, филогенетически его можно связать с парацельтитидами, у которых лопасти были тоже цельнокрайными.

Начальная история надсемейства выяснена еще недостаточно. Первое семейство *Anderssonoceratidae*, представленное пока лишь одним родом, известно только в Китае. По форме раковины и степени инволютности *Anderssonoceras* резко отличается от предковой группы. Отсюда можно сделать заключение, что в момент обособления этого рода произошли резкие раннеонтогенетические изменения. Вновь возникшая группа быстро развивалась. На смену первому семейству вскоре появилось новое семейство *Araxoceratidae*, известное только в Закавказье. Его представители имели разнообразной формы раковину, более сложную перегородку (14-16 лопастей) и цератитовую зазубренность (рис. 119). Все это говорит о том, что адаптивная радиация приняла широкий размах. Среди известных в настоящее время араксоцератид выделяются три обособленные группы, из которых первая представлена родами *Araxoceras* и *Rotaraxoceras*, вторая — связанными между собою родами *Prototoceras* → *Discoloceras* и третья — родом *Urartoceras*. Вероятно, эти группы произошли



моря. Только в конце среднедевонской эпохи началась трансгрессия, достигшая максимальных размеров во франском веке, после которого местами снова происходила регрессия. Во многих геосинклиналях в конце девона произошли довольно сильные тектонические движения. В связи с этими событиями нужно рассматривать и эволюцию амmonoидей.

Как уже было установлено раньше, амmonoидеи произошли от бактритоидей — небольшой, долговечной и слабо специализированной группы цефалопод. Агониатиты обособились от бактритоидей в начале девонского периода, т. е. в момент крупнейшей регрессии моря. Отсюда можно заключить, что они возникли и на первых порах обитали в геосинклинальных бассейнах. Быстрое преобразование раковины первых агониатитов в направлении все большего свертывания, нарастания инволютивности, углубления гипомиического синуса, усложнения перегородки и т. д. можно рассматривать как общее приспособление к активному плаванию и захвату морских пространств и глубин. Крупные размеры раковины (до 30 см и более у представителей рода *Agoniatites*), так же как и обтекаемая ее форма, подтверждают эту мысль.

В среднем девоне от примитивных агониатитов (*Anarcestidae*) отделился новый отряд — гониатиты. Постепенно усложняя свою организацию, агониатиты и гониатиты развивались до конца среднедевонской эпохи. В начале франского века, т. е. во время развития трансгрессии, произошла вспышка формообразования, — среди агониатитов возник подотряд *Gephuroceratina*, представители которого достигли исключительно высокой организации (*Pharacoceratidae*, *Veloceratidae*), наибольшей по сравнению не только с девонскими, но и со всеми нижнекаменноугольными группами. Масса амmonoидей, обитавших прежде в геосинклиналях, проникла в это время во внешние перитовые зоны эпиконтинентальных морей. В фаменском веке, когда наметилась регрессия, появились новые группы агониатитов и гониатитов, временами довольно сложно организованных (например, *Sporadoceratidae* среди гониатитов). Но особенно пышного расцвета достигли в это время климении, обособившиеся от примитивных агониатитов несколько раньше и развивавшиеся самыми различными путями, но в целом (за исключением *Gonioclymeniidae*) в направлении все большего упрощения структуры. По богатству и разнообразию амmonoидей фаменский век стоит на первом месте во всем девонском периоде.

На границе девона и карбона произошел первый кризис в истории амmonoидей. Наша диаграмма не отражает его в полной мере, потому что основана на суммарном числе родов в каждом ярусе и не учитывает последовательности их появления в течение турнейского века. Но и такой анализ материала показывает резкое уменьшение темпов развития: в фаменском ярусе сейчас известно 60 родов, в турнейском — только 17, из которых многие появились не в самом начале века. В конце девонского периода подавляющее большинство ранее существовавших родов вымерло. Среди агониатитов исчезли представители семейств *Prolobitidae* и *Phenacoceratidae*, среди гониатитов — *Tornoceratidae*, *Cheiloceratidae*, *Sporadoceratidae* и *Dimeroceratidae*; климении после огромного расцвета пришли в упадок и в подавляющем количестве вымерли тоже в конце фаменского века. Только две слабо специализированные ветви амmonoидей, о которых будет сказано дальше, приспособились к новым условиям жизни и породили все многообразие более поздних групп.

Каменноугольно-пермский этап. В нижнекаменноугольную эпоху началась новая трансгрессия. В турнейском веке преобладали еще мелководные моря, во многих местах переходившие в торфяники. Затем трансгрессия нарастала и наибольшего развития достигла в визейское время. На границе нижнего и среднего карбона местами происходили

тектонические движения. Более поздние каменноугольные эпохи и особенно пермский период отличались резким и все возраставшим усилением орогенеза и сокращением морей. В этих условиях наиболее жизнеспособными оказались гониатиты.

В турнейском веке аммоноидей было еще очень мало, и в целом они были гораздо примитивнее верхнедевонских. Затем, в связи с развитием трансгрессии, их количество и разнообразие все более возрастали, достигнув максимума в визейское и намюрское время (соответственно 37 и 35 родов), после чего наметился некоторый перелом в обратном направлении. Новая еще более значительная вспышка формообразования, связанная уже с резким сокращением морей, происходила в артинское и казанское время (по 47 родов), когда возникли самые сложные в морфологическом отношении типы гониатитов. Развитие каменноугольно-пермского комплекса аммоноидей началось с двух очень простых родов, из которых *Protocanites* принадлежал к агониатитам, а *Imitoceras* — к гониатитам. Первый был родоначальником длительно существовавшего подотряда *Prolesanitina*. От второго в начале карбона отделился и быстро завоевал жизненное пространство обширный подотряд *Goniatitina*. В дальнейшем развитие этих двух ветвей шло параллельно, но с постоянным значительным преобладанием гониатитов над агониатитами. В своем поступательном движении каждая из этих групп достигла наибольшего совершенства и очень высокой организации в пермское, особенно в верхнепермское время (*Medlicottiidae* среди агониатитов, *Cyclolobidae* среди гониатитов). Каменноугольно-пермские аммоноидеи обитали в геосинклинальных бассейнах, преимущественно в спокойных заливах и бухтах, а также в более удаленной от берега зоне шельфа. Они явно избегали открытых пространств эпиконтинентальных морей. В артинское время от сравнительно простых агониатитов (*Daraelitidae*) отделился отряд цератитов, представители которого на протяжении пермского периода были и малочисленны и низко организованы.

На границе перми и триаса произошел второй кризис в истории аммоноидей. Если в казанское время по имеющимся данным существовало 47 родов, то в татарское — уже только 15, из которых девять относились к цератитам. К началу мезозойской эры необычайно резко сократились морские бассейны. Платформенные и шельфовые моря исчезли, а вместе с ними прекратили существование и приспособленные к этим условиям аммоноидеи. Гониатиты вымерли полностью и бесследно, агониатиты перешли в триас (*Sageseratidae*) и, хотя имели очень высокую организацию, до конца своего существования были группой совершенно подчиненного значения. Господство перешло к цератитам.

**Т р и а с о в ы й э т а п.** Основными особенностями триасового периода были: высокое положение континентов и полное их осушение, сокращение геосинклинальных морей, относительный оргогический покой. В таких условиях начался новый этап в эволюции аммоноидей, которая шла теперь под знаком приспособления к глубоководным условиям сохранившихся геосинклинальных бассейнов.

В пермских морях цератиты не играли сколько-нибудь существенной роли. По своей организации они были несравненно ниже одновременных с ними агониатитов и гониатитов. В нижнетриасовую эпоху развитие цератитов получило необычайно бурные темпы, — из скифских отложений известно уже 120 родов. Резкое сокращение шельфовых зон оттеснило выжившие группы в более глубоководные участки геосинклинальных бассейнов, где и началось быстрое их размножение и приспособление к новым экологическим условиям. Основная масса нижнетриасовых цератитов по сложности структуры уступала многим пермским группам, но затем постепенно выделились ветви с весьма высокой организацией (*Arcestidae*,

Pinacosceratidae), существовавшие почти до конца триасового периода. В скифское время от цератитов отделился отряд аммонитов, представители которого на протяжении всего триасового периода были не только весьма малочисленны, но и сравнительно низко организованы.

На границе триаса и юры произошел третий кризис в истории аммоноидей. Если из норийских отложений известно 93 рода, то из рэтских — уже только пять. К концу триасового периода все цератиты вымерли, но сохранился небольшой подотряд *Phylloceratina* — долговечная, сравнительно слабо изменчивая группа аммонитов, исходная для всех последующих филогенетических ветвей этого отряда.

Юрско-меловой этап. История Земли в юрском и меловом периодах была сложной и многообразной. Резко выраженные геократические условия триаса после крупных орогенических движений на рубежах триаса и юры сменились талассократическими условиями. В юрском периоде происходила колоссальная трансгрессия, прерванная поднятиями и регрессивными движениями нижнемеловой эпохи. Вторая огромная трансгрессия началась в альбское время и продолжалась всю верхнемеловую эпоху. Только в самом конце мела, в связи с резким усилением поднятий, произошла новая большая регрессия.

Наступившие условия жизни оказались пригодными только для представителей подотряда *Phylloceratina*. От него в юрское время отделились два новых подотряда аммонитов — *Lytoceratina* и *Ammonitina*. В дальнейшем все три группы существовали до маастрихтского века мелового периода. Первые юрские аммониты отличались еще сравнительно низкой организацией, но затем в процессе сложной эволюции достигали временами большого совершенства. Новой и характерной чертой юрско-мелового этапа развития аммоноидей был широкий захват ими эпиконтинентальных морей, сопровождавшийся многообразным приспособлением к новым условиям жизни.

В связи с нижнемеловой регрессией в развитии аммонитов намечился временный упадок. Из юрских групп только представители надсемейств *Orpeliaceae* и *Perisphinctaceae* доживали в нижнемеловую эпоху. В это же время одна за другой возникали новые группы среди подотрядов *Lytoceratina* и *Ammonitina*, но только в альбском веке, т. е. в начале новой трансгрессии, имела место резкая вспышка формообразования (почти 160 родов); о ней красноречиво говорит высокая пика на нашей схеме. Затем наступила полоса нового еще более значительного упадка. Уже среди триасовых и юрских аммоноидей временами развивались формы с ненормальной раковиной, но там это было явлением редким; в меловом периоде количество подобных форм резко возросло (*Pictetia*, *Baculites*, *Turrilites*, *Nipponites* и многие другие). Развитие по этому пути было приспособлением, с одной стороны, к пелагическому пассивно плавающему образу жизни, а с другой — к обитанию на дне моря. В верхнемеловую эпоху, кроме того, появились аммоноидеи с цератитовой лопастной линией (*Engonoceratidae*, *Tissottiidae*) или даже с гониатитовой перегородкой (*Flickia*, *Neolobites*). Их развитие шло по пути большого упрощения организации и значительного возврата к прошлому.

На границе мела и палеогена произошел четвертый кризис в истории аммоноидей, имевший роковые последствия. После длительной и блестящей эволюции, преодолев ряд критических моментов, аммоноидеи прекратили свое существование. Внезапное их вымирание в конце мелового периода связано, по-видимому, с быстро нараставшим развитием других групп головоногих моллюсков — декапод и октопод. Аммоноидеи, не выдержав конкуренции этих необычайно хищных и подвижных животных, сначала прошли через полосу заметной деградации, а затем окончательно исчезли с лица Земли.

## ВЫВОДЫ

Исследование палеозойских аммоноидей, а также сравнение общего хода их эволюции с развитием мезозойских отрядов позволяют сделать некоторые обобщающие выводы, имеющие широкий интерес.

1. В результате ревизии палеозойских аммоноидей среди них установлено четыре отряда, 11 подотрядов (включая *Ceratitina*), 29 надсемейств, 83 семейства и 313 родов. Если исключить из рассмотрения карликовые подотряды *Timanoceratina* и *Præglyphioceratina*, а также цератиты, которые в палеозое только начали свое развитие, то в отношении остальных групп можно сделать некоторые интересные выводы, основанные на сравнении таких показателей, как длительность существования, темпы эволюции, таксономическое разнообразие и степень морфологического совершенства:

а) по длительности существования на первом месте находится подотряд *Prolescanitina* (турнейский — карнийский века), на последнем — подотряды *Gephuroceratina* и *Clymeniina*, из которых каждый существовал, можно сказать, в течение одного геологического века. Среди родов самым долговечным был *Agathiceras* (семь геологических веков); немного ему уступают *Boesites*, *Neoaganides* и *Glaphyrites*. Интересно отметить, что у *Agathiceras* и *Neoaganides* было срединное положение сифона, хотя бы только в личиночной стадии;

б) по темпам эволюции безусловно на первом месте находится подотряд *Gephuroceratina*. В течение одного франского века, и даже менее того, у представителей этой группы количество лопастей вокруг перегородки увеличилось от 4 до 54, тогда как в других группах того же возраста это количество не превышало 4—6. На следующем месте находится одно из последних семейств гониатитов — *Cyclolobidae*, существовавшее в течение трех геологических веков, от артинского до конца пермского периода. В течение этого времени количество лопастей возросло от 20 до 56 при очень сложном дополнительном расчленении всех элементов;

в) таксономическое разнообразие отдельных подотрядов можно определять общим числом родов, возникших за все время существования группы, а также средним их количеством в пересчете на один геологический век. Как и следовало ожидать, наименьшее число родов было в первом подотряде агониатитов, наибольшее — в последнем подотряде гониатитов (соответственно 7 и 147). Но если взять среднее число родов в пересчете на один геологический век, то результаты получаются совершенно иные. В этом случае на первом месте будет подотряд *Gephuroceratina*, в котором за один франский век возникло 23 рода. Следовательно, группа, выпедшая на первое место по темпам эволюции, была и в таксономическом отношении весьма разнообразной;

г) степень морфологического совершенства можно определять по разным показателям, но, главным образом, по внешней форме раковины и по очертанию лопастной линии. Самая примитивная раковина была у первого рода аммоноидей — *Anetoceras*; она представляла спиральную трубку с несоприкасающимися оборотами. Однако трудно назвать группу, представители которой имели самую совершенную раковину, потому что в различных филогенетических ветвях независимо возникали формы, внешне весьма сходные и в равной мере приспособленные для быстрого плавания. Можно лишь сказать, что самые развитые агониатиты и гониатиты имели крупную инволютную слабо скульптированную раковину, но первые — линзовидной, а вторые — эллипсоидальной или дисковидной формы. Самая примитивная лопастная линия была первично в подотряде *Agoniatitina* (VO), вторично в подотряде *Clymeniina* (U : D) и у рода *Triaclymenia* (U), самая совершенная — безусловно, в надсемействе *Cyclolobaceae*, особенно



у рода *Cyclolobus*. За все время существования палеозойских амmonoидей их перегородки прошли длинную цепь превращений — от трех лопастей весьма элементарной формы до 56 лопастей, если не больше, необычайно сложного и изрезанного очертания.

II. Морфологические изменения раковины амmonoидей были необычайно разнообразны и захватывали все ее особенности, как внешние, так и внутренние. Отсюда сам собою напрашивается вывод о большом размахе адаптивной радиации амmonoидей, которая вела к завоеванию ими самых различных морских биологических ниш. Но при всем многообразии морфологических изменений можно все-таки подметить два основных направления, которые имели прямое отношение к образу жизни амmonoидей:

а) все факты говорят о том, что генеральное направление морфогенеза во всех филогенетических стволах вело к общему возрастанию инволютивности, к уменьшению и закрытию умбо, к образованию наиболее обтекаемой (эллипсоидальной, дисковидной или линзовидной) раковины, к ослаблению и даже полному исчезновению скульптуры, к максимальному усложнению перегородки и лопастной линии. Вряд ли можно сомневаться в том, что это было приспособлением к широким условиям среды, к наиболее активному, свободному образу жизни;

б) на фоне такого преобладающего движения в истории амmonoидей часто обособлялись группы с иными направлениями морфогенеза, которые вели к возрастанию эволютивности и расширению умбо, к образованию широкой, плохо обтекаемой раковины, к появлению гетероморфизма, к резкому усилению скульптуры, к большому упрощению перегородки и лопастной линии. Такие изменения имели разное биологическое значение, но в основном их можно рассматривать как приспособление к более узким условиям среды, к более пассивному образу жизни. Ярko выраженная и разнообразная скульптура наибольшее развитие получила в юрское и меловое время, когда аммониты завоевали обширные пространства эпиконтинентальных морей.

III. С точки зрения общего направления эволюции амmonoидей резко распадаются на две группы совершенно несоизмеримого объема. В первую попадают четыре отряда: агонититы, гонититы, ператиты и аммониты, во вторую — только климении. Этим группам были присущи следующие особенности развития:

а) каждый отряд первой группы в начале своего существования был представлен небольшим числом весьма примитивных форм, но затем, развиваясь, достигал очень высокой организации и большого процветания. Исходный род каждого нового отряда по строению своей раковины, особенно перегородки, был несравненно проще наиболее совершенных представителей филогенетически предшествовавшего отряда. Но если взять последовательность исходных и конечных состояний лопастной линии, то легко заметить общее поступательное движение; как первичные, так и конечные перегородки взрослых особей испытывали в целом все возрастающее усложнение (рис. 128);

б) отряд климений составлял исключение из общего правила. Первые его представители тоже имели очень примитивное строение. В ходе последующей эволюции отдельные филогенетические ветви пытались найти путь к повышению организации, но никогда не достигали значительного успеха. В целом же, вследствие нарушения внутренних коррелятивных связей, климении развивались в направлении понижения организации.

IV. Эволюция амmonoидей шла неравномерным потоком: одни филогенетические ветви испытывали спокойную медленную и длительную эволюцию и сложности структуры, третьи изменялись по пути упрощения организации. Возникает вопрос, каково значение таких ветвей в процессе после-

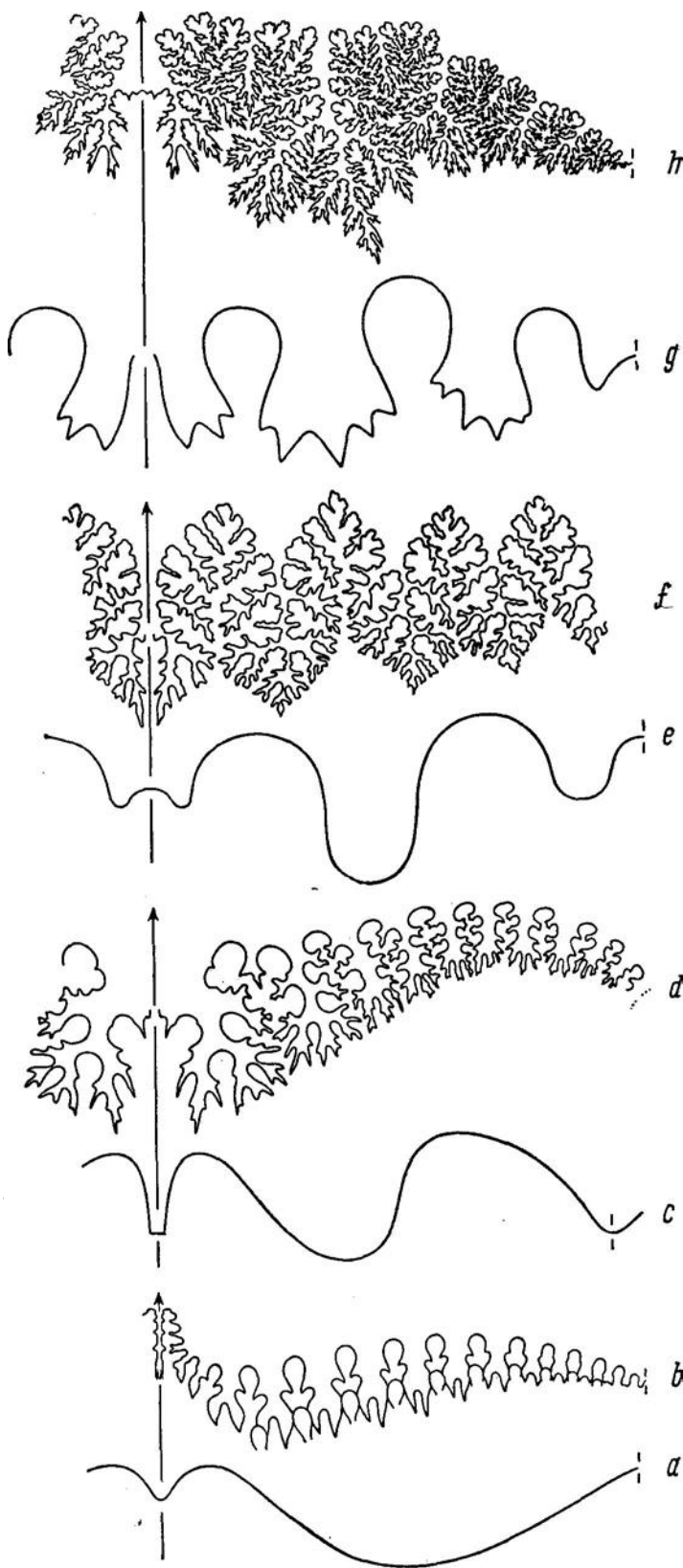


Рис. 128. Исходное и одно из конечных состояний лопастной линии в четырех отрядах аммоноидей.

Аммоноидеи: а — *Gyroseratites*; кобленцкий и эйфельский века; б — *Eumedlicottia*; артинский — татарский века. Гонимониты: с — *Tornoceras*; живетский — фаменский века; д — *Krafftoceras*; татарский век. Цератиты: е — *Paracelinites*; артинский и казанский века; ф — *Arceles*; карнийский — рэтский века. Аммониты: г — *Leiorhyllites*; скифский — анзийский века; h — *Puzosia*; сенманский век.

дующей эволюции? Наши работы позволяют ответить на этот вопрос следующим образом:

а) совершенно очевидно, что все отряды аммонойд и подавляющее большинство подчиненных таксономических групп произошли от сравнительно простых, неспециализированных предков. В подтверждение этого положения можно привести многочисленные примеры. Агониатиты отделились от медленно и длительно развивавшихся бактриитоидей, ператиты — от сравнительно низко организованного и тоже длительно существовавшего семейства дарэлитид. Крупнейший подотряд *Goniatitina* произошел от слабо специализированного семейства имитоцератид. Предком таких высокоорганизованных групп, как надсемейство *Cyclolobaceae* и семейство *Popanoceratidae*, был простой и долговечный род *Eoasianites*;

б) однако было бы ошибкой делать из высказанного выше положения абсолютное правило «неспециализированного предка», потому что известны и такие случаи, правда, редкие, когда аммонойды с принципиально новой структурой раковины произошли от таких групп, которые развивались быстро и приобрели большую специализацию. Типичным примером может служить происхождение надсемейства *Sagecerataseae* от мелликогониид, уже достигших в своем развитии кульминационного состояния. Семейство *Cyclolobidae* отделилось от видриоцератид, отличавшихся быстрыми темпами развития и высокой организацией. Но подотряд *Gerphuroceratina*, занимающий по темпам эволюции первое место, исчез, не оставив потомков;

в) группы, развивавшиеся по пути упрощения организации, а также приспособившиеся к каким-либо специфическим условиям среды, были очень чувствительны к изменению привычной обстановки. Они представляли, вероятно, тупики эволюции. Характерно, что климений, достигшие пышного развития и большого разнообразия, существовали недолго и вымерли, тоже не оставив потомков.

V. Способы перехода в процессе филогенетического развития необычайно разнообразны. Они зависят от характера онтогенетических изменений, влияющих на форму, функцию, темпы развития и местоположение отдельных частей и их комбинаций. Поскольку это положение полностью применимо и в нашем случае, возникает вопрос, путем каких онтогенетических изменений происходило зарождение и дальнейшее развитие новых групп среди аммонойд? Прежде чем перейти к ответу на этот вопрос, необходимо отметить общее свойство всех изученных нами групп — новые качества возникали у них на более или менее ранних стадиях онтогенеза (архаллаксис или девиация). Итак:

а) совершенно ясно, что в филогении аммонойд основным способом перехода от старого к новому было развитие путем медленных онтогенетических изменений, которые вызывали небольшие новые качества, проявлявшие себя в полной мере только в результате суммирования от рода к роду. Так происходило становление отряда агониатитов (*Lobobactrites* → *Anetoceras* → *Gyroceratites* → *Mimagoniatites* → *Agoniatites*), развитие многих надсемейств и семейств (*Daraelitidae*, *Somoholitidae*, *Agathiceratidae*, *Schistoceratidae* и др.). В общем, в подтверждение этого положения можно было бы привести много примеров;

б) более редким, хотя и очень важным способом перехода от старого к новому было развитие путем быстрых онтогенетических изменений, которые захватывали обычно очень ранние стадии и сразу вызывали большие новые качества. Так возник отряд климений, многие надсемейства и семейства (*Sageceratidae*, *Marathonitidae*, *Vidrioceratidae*, *Popanoceratidae* и др.). Характерно, что после внезапного возникновения новой группы дальнейшая ее эволюция протекала по первому способу в условиях постоянного ускорения развития (тахигенеза);

в) наконец, был еще один очень важный способ перехода от старого к новому, на который до сих пор обращалось мало внимания,— это способ отпадения поздних стадий при замедлении развития ранних стадий (т. е. сочетание неотении и брадигенеза). Этот способ как бы омолаживал структуру, делал ее менее специализированной и более пригодной для последующих преобразований. На форме раковины он проявлялся в виде резкого возрастания эволютивности. Так появился отряд цератитов, семейства *Phenacosceratidae*, *Nomismosceratidae*, *Gastrioceratidae*, *Paragastrioceratidae* и, возможно, некоторые другие. По мере дальнейшего изучения аммоноидей значение этого способа будет, вероятно, возрастать.

VI. Этапы процветания и моменты кризиса в развитии аммоноидей были теснейшим образом связаны с большими изменениями в палеогеографической обстановке,— с морскими трансгрессиями и регрессиями, которые, стимулируя эволюцию одних групп, вели к гибели других. Почти все отряды аммоноидей (агониатиты, гониатиты, цератиты, аммониты) зародились в условиях резкого сокращения морских бассейнов, и только климении составляют исключение из этого правила, хотя расцвет этой сравнительно кратковременной группы происходил тоже на спаде трансгрессии. Бурная эволюция цератитов точно совпала во времени с одной из самых больших в истории Земли регрессий. Наоборот, пышный расцвет подотрядов *Gerphuroceratina*, *Lytocerotina* и *Ammonitina* был связан с великими трансгрессиями. Следовательно, при отсутствии биотических барьеров захват пространства и широкая экологическая экспансия аммоноидей происходили в условиях как регрессивных, так и трансгрессивных движений моря.

## ЛИТЕРАТУРА

В список литературы вошли все работы, цитированные или указанные в тексте и в подписях к рисункам, а также работы, в которых впервые даны диагнозы или названия родов и более высоких таксономических категорий.

- Ананьев А. П. 1956. Вопросы видообразования в палеонтологии.— Учен. зап. Томск. гос. ун-та, № 27, стр. 81—94, 113, 114.
- Андрусов Н. И. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии.— Тр. СПб. об-ва естеств., отд. геол. и минер., т. XXV, стр. 1—683.
- Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VI, пермская система. 1939. ГОНТИ НКТП СССР, Л.— М., стр. 1—270, табл. I—LVI, рис. в тексте 1—113.
- Бартенев А. Н. 1926. О низших таксономических единицах.— Изв. Сов.-Кавк. гос. ун-та, т. XI, стр. 8—38.
- Берг Л. С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей.— Тр. Геогр. ин-та, т. I, стр. I—VIII + 1—306, табл. I—VII.
- Бианки В. 1916. Вид и подчиненные ему таксономические формы.— Русск. зоол. журн., т. I, вып. 9—10, стр. 287—297.
- Богословский Б. И. 1954. Новый девонский представитель семейства Pronotidae Fresh.— Докл. АН СССР, т. XCVII, № 2, стр. 323—326, рис. 1—3.
- 1955а. О семействе Pharciceratidae Hyatt, 1900.— Там же, т. 103, № 6, стр. 1103—1106, рис. 1, 2.
- 1955б. О семействе Biloclymeniidae fam. nov.— Там же, т. 104, № 1, стр. 134—137, рис. 1, 2.
- 1957а. К вопросу о классификации агониатитов.— Там же, т. 116, № 3, стр. 489—492, рис. 1—3.
- 1957б. О новых родах девонских аммоноидей.— Мат. к Основам палеонт., вып. 1, стр. 45—48, рис. 1.
- 1958. Девонские аммоноидеи Рудного Алтая.— Тр. Палеонт. ин-та, т. 64, стр. 1—155, табл. I—IX, рис. в тексте 1—45.
- Борисяк А. А. 1940. Палеонтология и дарвинизм.— Журн. общ. биол., т. I, № 1, стр. 25—36.
- 1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. Изд. АН СССР, М.— Л., стр. 1—80.
- Бочанцев В. П. и Липшиц С. Ю. 1955. К вопросу об объеме вида у высших растений.— Бот. журн., т. XL, № 4, стр. 542—547.
- Бэр К. Э. 1924. Избранные работы. Перев. с предисл. и примеч. Ю. А. Филипченко, Л., стр. 1—144.
- Владимиров В. И. 1954. О виде и видообразовании у животных.— Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4, стр. 755—768.
- Войнова Е. В. 1934. Некоторые аммоидеи из байгенджинского горизонта артинского яруса Южного Урала.— Тр. Всес. геол.-разв. объедин., вып. 352, стр. 1—60, табл. I—V, рис. 1—22.
- Воробьев В. П. 1949. Бентос Азовского моря.— Тр. Аз.-Черн. научно-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр., вып. 13, стр. 1—193.
- Геккель Э. 1940. Основной биогенетический закон. Избранные статьи, 1874—1894. В сборнике «Мюллер—Геккель. Основной биогенетический закон» под ред. И. И. Ежикова, М.— Л., стр. 167—277.
- Гольцапфель Э. 1899. Головоногие доманикового горизонта Южного Тимана.— Тр. Геол. ком., т. XII, № 3, стр. 1—56, табл. 1—10.
- Грубов В. И. 1955. К вопросу об объеме вида на примере аптечной валерианы.— Бот. журн., т. XL, № 6, стр. 813—824.
- Давишвили Л. Ш. 1940. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.— Л., стр. 1—263.

- Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л., стр. 1—575.
- Дарвин Ч. 1865. О происхождении видов. Перев. с англ. С. А. Рачинского, 2 изд., М., стр. 1—XIV + 1—399.
- 1937. Происхождение видов. Перев. К. А. Тимирязева, М.—Л., стр. 95—608.
- 1952. Происхождение видов. Гос. изд. сельхоз. лит., стр. 75—488.
- Делере Ш. 1915. Превращения животного мира. Перев. Ю. Жемчужникова. П., стр. I—IX + 1—269.
- Дубинин В. Б. 1953. Понятие о виде в зоологии.— Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6, стр. 1095—1109.
- Ежиков И. И. 1933. К теории рекапитуляции.— Там же, т. XII, вып. 4, стр. 57—76.
- 1939. Соотношение онтогенеза и филогенеза.— Усп. совр. биол., т. XI, вып. 2, стр. 217—240.
- 1940а. «Протерогенез» Шиндевольфа.— Там же, т. XIII, вып. 1, стр. 164—167.
- 1940б. Учение о рекапитуляции и его критики.— В сборнике «Мюллер — Геккель. Основной биогенетический закон» под ред. И. И. Ежикова, М.—Л., стр. 7—42.
- Зенкевич Л. А. 1939. Система и филогения.— Зоол. журн., т. XVIII, вып. 4, стр. 600—611.
- Иванов А. Н. 1945. К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции *Kosmoseratidae*.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XX (1—2), стр. 11—32.
- Иванов Н. Д. 1952. О новом учении Т. Д. Лысенко о виде.— Бот. журн., т. XXXVII, № 6, стр. 819—842.
- Иоганзен Б. Г. 1956. О соответствии видовой формы животных условиям жизни.— Учен. зап. Томск. гос. ун-та, № 27, стр. 7—40, 125—156.
- Карпинский А. П. 1885. Геологические исследования, произведенные в Южном Урале летом 1884 г.— Изв. Геол. ком., т. IV, стр. 1—323.
- 1890. Об аммониях артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. СПб, стр. 1—192, табл. I—V, рис. в тексте 1—47.
- 1891. Об аммониях артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах.— Зап. Мин. об-ва, сер. 2, ч. 27, стр. 15—195, табл. I—V, рис. в тексте 1—47.
- 1896. О находении в Азии *Prolecanites* и о развитии этого рода.— Изв. Имп. Ак. Наук, т. IV, № 2, стр. 179—194.
- 1928. О некоторых новых данных об остатках организмов, признаваемых проблематическими, о делаемых относительно их и других ископаемых выводах и о научной критике.— Ежег. Русск. палеонт. об-ва, т. VII (1927), стр. 1—24, табл. I, рис. в тексте 1—6.
- Кедров Б. М. 1955. Об отношении марксизма к дарвинизму в связи с проблемой видообразования. (По поводу статьи И. И. Презента и И. А. Халифмана).— Вопр. филос., № 6, стр. 149—166.
- Кено Л. 1914. Теория предварительной приспособленности.— Природа, ноябрь, стр. 1291—1304.
- Козо-Полянский Б. М. 1922. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Изд. «Природа и культура», Воронеж, стр. 1—167, табл. 1—VI.
- 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения.— Научно-иссл. ин-т биол. при Воронеж. гос. ун-те, сер. моногр., вып. 1, стр. 1—254, рис. в тексте 1—18.
- 1953. Вопросы нового учения о виде.— Бот. журн., т. XXXVIII, № 6, стр. 830—845.
- Комаров В. Л. 1901. Флора Маньчжурии, т. I.— Тр. Имп. СПб. бот. сада, т. XX, стр. 1—559.
- 1944. Учение о виде у растений. Изд. АН СССР, М.—Л., стр. 1—244.
- Кротов П. И. 1885. Артинский ярус. Геолого-палеонтологическая монография артинского песчаника.— Тр. об-ва естеств. при Каз. ун-те, т. XIII, вып. 5, стр. 1—314, табл. I—IV.
- 1888. Геологические исследования Чердынского и Соликамского Урала.— Тр. Геол. ком., т. VI, № 1, стр. 1—563, табл. I—II.
- Крушинский Л. В. 1939. Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма.— Усп. совр. биол., т. XI, вып. 2, стр. 362—376.
- Крыжановский С. Г. 1939. Принцип рекапитуляции и условия исторического понимания развития.— Сборник памяти акад. А. Н. Северцова, т. I, стр. 281—382, рис. в тексте 1—21.
- 1953. О видообразовании.— Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6, стр. 1084—1094.
- Куликов М. В. 1953. «Новое в науке о биологическом виде» Т. Д. Лысенко и биостратиграфия.— Бот. журн., т. XXXVIII, № 3, стр. 389—400.
- Кэйн А. 1958. Вид и его эволюция. Изд. иностр. лит., М., стр. 1—244.
- Ламарк Ж.-Б. 1835. Философия зоологии, т. I. Гос. изд. биол. и медиц. лит., М.—Л., стр. 1—330.

- Либрович Л. С. 1927. Нижне-каменноугольные головоногие из района озера Сон-Куль (Тянь-Шань).— Геол. ком., Мат. по общ. и приклад. геол., вып. 74, стр. 1—55, табл. I—VII, рис. в тексте 1—20.
- 1938а. Каменноугольные аммоени с южного острова Новой Земли.— Тр. Аркт. ин-та, т. 101, стр. 47—107, табл. I—V, рис. в тексте 1—13.
- 1938б. О границе девонской и каменноугольной систем.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 4, стр. 565—584.
- 1939а. Класс Головоногие — Cephalopoda. В «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР», т. V, Средний и верхний отделы каменноугольной системы, стр. 130—141, табл. XXXII—XXXIV, рис. в тексте 25—37.
- 1939б. Каменноугольные отложения районов р. Шартымки и верховой р. Урала.— Тр. ЦНИГРИ, вып. 114, стр. 1—43.
- 1940. Ammonoidea из каменноугольных отложений северного Казахстана.— Палеонтология СССР, т. IV, ч. 9, вып. 1, стр. 1—391, табл. I—XXV, рис. в тексте 1—78.
- 1941. Класс Cephalopoda. Цефалоподы. В «Атласе руководящих форм ископаемых фаун СССР», т. IV, Нижний отдел каменноугольной системы, стр. 132—153, табл. XXXIII—XL, рис. в тексте 13—43.
- 1946. Новая схема подразделения и корреляции карбона Донецкого бассейна (на основе распространения цефалоподовых фаун).— Мат. ВСЕГЕИ, общ. сер., сб. 7, стр. 77—90.
- 1947. Гониятитовые фауны карбона СССР и их значение для стратиграфии этих отложений.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XXII (5), стр. 51—68.
- 1957. О некоторых новых группах гониятитов из каменноугольных отложений СССР.— Ежег. Всес. палеонт. об-ва, т. XVI, стр. 246—272, табл. I—IV, рис. 1—10.
- 1958. Основные этапы развития фауны аммоноидей в раннем и среднем карбоне.— Сов. Геол., № 8, стр. 89—94.
- Личков Б. Л. 1926. К вопросу о значении сутурной линии у аммоитов.— Зап. Киев. об-ва естеств., т. XXVII, вып. 1, стр. 15—22.
- Любичев А. А. 1923. О форме естественной системы организмов.— Изв. Биол. научно-иссл. ин-та при Перм. ун-те, т. 2, вып. 3, стр. 99—110.
- 1925. Понятие эволюции и кризис эволюционизма.— Там же, т. 4, вып. 4, стр. 137—153.
- Лысенко Т. Д. 1951. Новое в науке о биологическом виде.— Вестн. АН СССР, № 3, стр. 66—75.
- 1952. Новое в науке о биологическом виде. Гос. Изд. сельхоз. лит., М., стр. 1—31.
- Ляшенко Г. П. 1956. Гониятиты основания франского яруса Тимана.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 5, стр. 87—92.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. Изд. иностр. лит., М., стр. 1—504.
- Майр Э., Линсли Э. и Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. Изд. иностр. лит., М., стр. 1—352.
- Максимова С. В. 1938. О некоторых представителях семейства Pronotitidae.— Тр. Палеонт. ин-та, т. IX, вып. 1, стр. 1—44, табл. А, В, I, рис. в тексте 1—12.
- 1940а. Новый род *Juresanites* из семейства Somoholitidae.— Докл. АН СССР, т. XXVIII, № 9, стр. 859—861, фиг. а—е.
- 1940б. Первый представитель рода *Bisatoceras* в верхнем палеозое Урала.— Там же, т. XXVIII, № 9, стр. 862—864, фиг. а—е.
- Максимова С. В. и Руженцев В. Е. 1940. О распределении аммоитов в нижнепермских отложениях Урала и вытекающих отсюда стратиграфических выводах.— Там же, т. XXVIII, № 2, стр. 159—162.
- Матвеев Б. С. 1934. Современное состояние учения о биогенетическом законе Э. Геккеля.— Под знам. маркс., № 3, стр. 68—77.
- 1937. Задачи проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза.— Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 3—42.
- 1939. Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизм.— Зоол. журн., т. XVIII, вып. 4, стр. 572—599.
- 1946. Закон Дарвина о наследственной передаче в соответствующем возрасте и его роль в эволюции.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., т. LI (6), стр. 3—18.
- 1947. Роль эмбриологии в изучении закономерностей эволюции.— Зоол. журн., т. XXVI, вып. 5, стр. 389—402.
- Милашевич К. О. 1877. Палеонтологические этюды. 1. О некоторых ископаемых меловой формации в Крыму. Изд. Моск. об-ва исп. прир., М., стр. 1—64.
- Мюллер Ф. 1940. За Дарвина. В сборнике «Мюллер — Геккель. Основной биогенетический закон» под ред. И. И. Ежикова, М.—Л., стр. 61—166.
- Наливкина А. К. 1953. Верхнедевонские гониятиты и климении Мугоджар.— Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 72, стр. 60—125, табл. 1—5, рис. в тексте 1—37.
- Неймайр М. 1919. Корни животного царства. Перев. М. В. Павловой, М., стр. 1—298, фиг. в тексте 1—28.

- Некоторые итоги дискуссии по проблеме вида и видообразования и ее дальнейшие задачи. 1954.— Бот. журн., т. XXXIX, № 2, стр. 202—223.
- Никитин С. 1881. Дарвинизм и вопрос о виде в области современной палеонтологии.— Мысль, № 8, стр. 144—170, № 9, стр. 229—245.
- Никольский Г. В. 1953. О некоторых вопросах проблемы вида.— Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5, стр. 820—826.
- Писарев Д. И. 1949. Избранные философские и общественно-политические статьи. Стр. 1—718.
- Пузанов И. И. 1954. Сальтомутации и метаморфозы.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., т. LIX (4), стр. 67—79.
- Пэрна Э. Я. 1914. Аммоны верхнего неогена восточного склона Урала.— Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 99, стр. 1—114, табл. I—IV, рис. 1—86.
- Пэрна А. 1915. Об образе жизни гониатитов.— Геол. вестн., т. I, № 1, стр. 6—14.
- Раузер-Черноусова Д. М. 1928. О некоторых каменноугольных аммонитах Ферганы.— Изв. Ассоц. иссл. ин-тов при 1 Моск. гос. ун-те, т. I, вып. 1—2, стр. 164—178, табл. 1.
- 1949. Стратиграфия верхнекаменноугольных и артинских отложений Башкирского Приуралья.— Тр. Ин-та геол. наук, вып. 105, геол. сер. (№ 35), стр. 3—21.
- 1956. О низших таксономических единицах в систематике фораминифер.— Вопр. микропалеонт., вып. 1, стр. 5—22.
- Руженцев В. Е. 1933. О некоторых нижнепермских аммоноидеях Актюбинского района.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XI (2), стр. 164—180.
- 1936а. Новые данные по стратиграфии каменноугольных и нижнепермских отложений Оренбургской и Актюбинской областей.— Пробл. сов. геол., № 6, стр. 470—506.
- 1936б. Палеонтологические заметки о каменноугольных и пермских аммонитах.— Там же, № 12, стр. 1072—1088, фиг. в тексте 1—5.
- 1937. Проблема карбона и перми.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XV (5), стр. 401—411.
- 1938. Аммоны сакмарского яруса и их стратиграфическое значение.— Пробл. палеонт., т. IV, стр. 187—285, табл. I—VII, рис. в тексте 1—19.
- 1939а. Новый род *Parashumardites* среди верхнекаменноугольных аммонитов Северной Америки.— Докл. АН СССР, т. XXIII, № 8, стр. 850—852, фиг. 1, 2.
- 1939б. Новый род *Synartinskia* из семейства *Medlicottiidae*.— Там же, т. XXV, № 5, стр. 460—463, рис. 1, 2.
- 1939в. Значение онтогенеза для естественной систематики аммонитов.— Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 13—32, рис. в тексте 1—7.
- 1940а. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов.— Тр. Палеонт. ин-та, т. XI, вып. 3, стр. 1—134, табл. 1—6, рис. в тексте 1—21.
- 1940б. О семействе *Adrianitidae* Schindewolf.— Докл. АН СССР, т. XXVI, № 8, стр. 845—848, фиг. 1—3.
- 1940в. Новый род *Aristoceras* из верхнекаменноугольных отложений Урала.— Там же, т. XXVII, № 5, стр. 524—528, фиг. 1—3.
- 1940г. К вопросу о таксономическом положении некоторых верхнепалеозойских аммонитов.— Там же, т. XXVIII, № 3, стр. 284—288.
- 1940д. Новый представитель рода *Artinskia* из артинского яруса.— Там же, т. XXVIII, № 5, стр. 474—476.
- 1941. Новый верхнекаменноугольный род *Dairites* из семейства *Medlicottiidae* Karpinsky.— Там же, т. XXX, № 9, стр. 874—877, фиг. 1, 2.
- 1946. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов.— Изв. АН СССР, сер. биол., № 6, стр. 675—706, рис. 1—12.
- 1947а. Представители семейства *Dimorphoceratidae* Huatt в каменноугольных отложениях Урала.— Докл. АН СССР, т. LVI, № 5, стр. 521—524, рис. 1, 2.
- 1947б. Систематика семейства *Medlicottiidae* Karpinsky.— Там же, т. LVI, № 6, стр. 639—642.
- 1947в. Новый род из семейства *Cheiloceratidae* в намюрских отложениях Урала.— Там же, т. LVII, № 3, стр. 281—284, рис. 1, 2.
- 1947г. Эволюция семейства *Medlicottiidae* Karpinsky.— Вестн. АН СССР, № 8, стр. 37—50, рис. 1—6.
- 1949а. Систематика и эволюция семейств *Pronoritidae* Frech и *Medlicottiidae* Karpinsky.— Тр. Палеонт. ин-та, т. XIX, стр. 1—206, табл. I—XVII, рис. 1—88.
- 1949б. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов.— Там же, т. XX, стр. 183—198, рис. 1—12.
- 1949в. Некоторые новые намюрские аммониты из Актюбинской области.— Докл. АН СССР, т. LXVII, № 4, стр. 737—740, рис. 1—3.
- 1950. Верхнекаменноугольные аммониты Урала.— Тр. Палеонт. ин-та, т. XXIX, стр. 1—220, табл. I—XV, рис. в тексте 1—84.



- Руженцев В. Е. 1951а. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса.— Там же, т. XXXIII, стр. 1—188, табл. I—XV, рис. в тексте 1—62.
- 1951б. О нахождении рода *Pseudoparalegoceras* в Актюбинской обл. Казахской ССР.— Докл. АН СССР, т. LXXVIII, № 4, стр. 769—772.
- 1952а. Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР.— Тр. Палеонт. ин-та, т. XLII, стр. 1—90, табл. I—VI, рис. в тексте 1—28.
- 1952б. Новый род *Eoschistoceras* из семейства Schistoceratidae.— Докл. АН СССР, т. LXXXIII, № 6, стр. 913—916, рис. 1, 2.
- 1952в. Первый представитель семейства Welleritidae из среднекаменноугольных отложений Урала.— Там же, т. LXXXIV, № 1, стр. 131—134, рис. 1, 2.
- 1953. Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии. Мат. Палеонт. совещ. по палеоз., Изд. АН СССР, стр. 5—36, табл. 1, рис. в тексте 1—12.
- 1955а. О семействе Cyclolobidae Zittel.— Докл. АН СССР, т. 103, № 4, стр. 701—703, рис. 1, 2.
- 1955б. К вопросу о происхождении семейства Shumarditidae.— Там же, т. 103, № 6, стр. 1107—1110, рис. 1, 2.
- 1956а. Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса.— Тр. Палеонт. ин-та, т. LX, стр. 1—274, табл. I—XXXIX, рис. 1—97.
- 1956б. О некоторых новых родах аммоноидей.— Докл. АН СССР, т. 107, № 1, стр. 158—161, рис. 1, 2.
- 1957а. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XXXII (2), стр. 49—64, рис. в тексте 1—3.
- 1957б. Процветание и кризисы в истории аммоноидей.— Докл. АН СССР, т. 115, № 4, стр. 791—794.
- 1958. Два новых рода гониатитов в нижнем намуре Южного Урала.— Там же, т. 122, № 2, стр. 293—296, рис. 1, 2.
- 1959. Классификация надсемейства Otocerataseae.— Палеонт. журн., № 2, стр. 56—67, рис. 1, 2.
- Руженцев В. Е. и Шиманский В. Н. 1954. Нижнепермские свернутые и согнутые наугилоидеи Южного Урала.— Тр. Палеонт. ин-та, т. L, стр. 1—152, табл. I—XV, рис. 1—28.
- Сарычева Т. Г. 1950. Против прагматизма некоторых американских палеонтологов и о практических задачах советской палеонтологии.— Изв. АН СССР, сер. геол., № 5, стр. 8—15.
- Северцов А. Н. 1912. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Киев, стр. I—V. + 1—300.
- 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.— Л., стр. 69—610, рис. 1—228, схемы I—XXXIX.
- Семенов-Тянь-Шанский А. 1910. Таксономические границы вида и его подразделений. Опыт точной категоризации низших систематических единиц.— Зап. Имп. Ак. Наук, сер. VIII, т. XXV, № 1, стр. 1—29.
- Серебровский П. В. 1941. Критика «теории» кругов форм. (Кризис систематики в орнитологии).— Тр. Зоол. ин-та, т. VI, вып. 4, стр. 158—190.
- Смирнов Е. С. 1923. О строении систематических категорий.— Русск. зоол. журн., т. III, вып. 3, 4, стр. 358—391.
- 1938. Конструкция вида с таксономической точки зрения.— Зоол. журн., т. XVII, вып. 3, стр. 387—418, рис. в тексте 1—4.
- Смирнов Е. С., Вермель Ю. М. и Кузин Б. С. 1924. Очерки по теории эволюции. Изд. «Красная новь», стр. 1—203, рис. 1—52.
- Соболев Д. Н. 1914. Наброски по филогении гониатитов.— Изв. Варш. политехн. ин-та, вып. 1, стр. 1—212, табл. I—IX, рис. 1—129.
- 1924. Начала исторической биогенетики. Гос. изд. Украины, стр. 1—202, рис. в тексте 1—9.
- 1927. Опыт построения ретикулярной градативно-комбинативной системы гониатитов.— Зап. Харьк. научн. ин-та, каф. биол., стр. 171—200.
- Степанов Д. Л. 1950. Биостратиграфия и брахиоподы верхнего палеозоя Урала. Автореферат. ВНИГРИ, стр. 1—23.
- 1952. Некоторые вопросы палеонтологической систематики.— Вестн. Ленингр. ун-та, № 10, стр. 121—131.
- 1953. Некоторые важные вопросы палеонтологии.— Там же, № 7, стр. 137—151.
- Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений.— Научн. тр. Ереван. гос. ун-та, т. XXII, стр. 71—176, рис. в тексте 1—10.
- 1947. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., т. LII (5), стр. 95—120.
- 1955. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений.— Бот. журн., т. XL, № 6, стр. 789—796.

- Тимирязев К. А. 1942. Исторический метод в биологии. Изд. АН СССР, М.—Л., стр. 1—255, рис. 1—16.
- Токин Б. П. и Айзупет М. И. 1936. Примечания в хрестоматии «Маркс, Энгельс, Ленин о биологии», 2 изд., Партиздат, М., стр. 1—349.
- Толмачев А. И. 1953. О некоторых вопросах теории видообразования.— Бот. журн., т. XXXVIII, № 4, стр. 530—555.
- Туманская О. Г. 1931. Пермо-карбоновые отложения Крыма. Часть I. Cephalopoda, Ammonoidea. М.—Л., стр. 1—117, табл. I—VIII.
- 1937а. Горизонты перми Крыма.— Пробл. сов. геол., № 5—6, стр. 470—472.
- 1937б. О представителях нового рода *Crimites* в пермских отложениях.— Ежег. Всеросс. палеонт. об-ва, т. XI, стр. 146, 147.
- 1937в. О представителях семейства *Adrianitidae* Schindewolf.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XV (4), стр. 375—378, рис. в тексте 1—7.
- 1937г. Стратиграфия пермской системы по аммонейм.— Междунар. XVII геол. конгр., Тезисы докл., стр. 92, 93.
- 1938а. О некоторых новых родах семейства *Poranoceratidae* Nyatt.— Сов. геол., № 12, стр. 106—108, рис. в тексте 1—6.
- 1938б. О новом роде *Taurogeras* из пермских отложений Крыма и Сицилии.— Там же, № 12, стр. 145, 146, рис. в тексте 1—4.
- 1939. К вопросу о параллелизации пермских отложений СССР с отложениями других стран.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XVII (2—3), стр. 17—27.
- 1941. К стратиграфии пермских отложений Крыма.— Докл. АН СССР, т. XXXII, № 4, стр. 259—262.
- 1949. О пермских аммонеймах Средней Азии.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. геол., т. XXIV (6), стр. 49—84, табл. I—VI, рис. в тексте 1—40.
- Туманская О. Г. и Борнеман Б. А. 1937. О пермских аммонеймах Дарваза.— Там же, отд. геол., т. XV (2), стр. 104—118, табл. I, рис. в тексте 1—3.
- Филиппченко Ю. А. 1926. Эволюционная идея в биологии. Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М., стр. 1—244.
- Фредерикс Г. Н. 1926. Таблица для определения родов семейства *Spiriferidae* King.— Изв. АН СССР, стр. 393—422.
- Циттель К. 1934. Основы Палеонтологии (Палеозоология). Часть I. Беспозвоночные. Гос. научно-техн. горно-геол.-нефт. изд., стр. 1—1056, рис. в тексте 2001.
- Чернов А. А. 1907. Артинский ярус. I. Аммоней бассейнов Яйвы, Косьвы и Чусовой. Вып. 1-й. Введение. Обзор исследованной местности. *Prolesanitidae*.— Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., нов. сер., т. XX, № 3, 4, стр. 270—401, табл. I, рис. в тексте 1—14 (1906).
- Чулоч С. Д. 1926. Теория эволюции (Учение Чарльза Дарвина). М.—Л., стр. 1—424, рис. в тексте 1—74.
- Шиманский В. Н. 1954. Прямые наугилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала.— Тр. Палеонт. ин-та, т. XLIV, стр. 1—154, табл. I—XII.
- Юзельчук С. В. 1939. Проблема вида в свете учения Дарвина.— Сов. ботан., № 6—7, стр. 12—34.
- Agassiz L. 1848—49. Twelve lectures on comparative embryology. Boston.
- Anderson K. M. et al. 1923. The genus debased.— *Auk*, vol. 60, p. 179, 180.
- Ansted D. T. 1838. On a new genus of fossil multilocular shells, found in the slate — rocks of Cornwall.— *Trans. Camb. Philos. Soc.*, vol. 6, p. 415—422, pl. 8.
- Arkell W. J. 1957a. Introduction to Mesozoic Ammonoidea.— In «*Treatise on Invertebrate Paleontology*», part L, p. 81—129, text-figs. 124—161.
- 1957b. Sutures and septa in Jurassic ammonite systematics.— *Geol. Mag.*, vol. XCIV, No. 3, p. 235—248, text-figs. 1—4.
- Arkell W. J. and Moy—Thomas J. A. 1940. Palaeontology and the taxonomic problem.— In «*The New Systematics*» edited by J. Huxley, Oxford, p. 395—410.
- Arthaber G. 1911. Die Trias von Albanien.— *Beitr. zur Paläont. u. Geol. Österreich-Ungarns*, Bd. XXIV, S. 169—277, Taf. XVII—XXIV.
- Baer K. E. [Бэр К. Э.]. 1828. Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Erster Teil. Königsberg, S. 1—271.
- Basse É. 1952. Sous-classe des Ammonoidea. Caractère généraux. In «*Traité de Paléontologie*», t. II, p. 522—555, text-figs. 1—13.
- Bather F. A. 1927a. Quo vadis? A question from a palaeontologist to the systematist.— *C. R. X Congr. Intern. Zool.*, p. 95.
- 1927b. Biological classification: past and future.— *Quart. Journ. Geol. Soc. London*, vol. 83, p. LXII—CIV.
- Belli S. 1901. Observations critiques sur la réalité des espèces en nature au point de vue de la systématique de végétaux. Turin, p. 1—87.
- Besairie H. 1930. Recherches géologiques à Madagascar. Part 5. Fossiles permien.— *Soc. Hist. natur. Toulouse, Bull.* 59, p. 529, 530.
- Beyrich E. 1837. Beiträge zur Kenntnis der Versteinerungen des rheinischen Übergangsgebirges. Berlin, S. 1—44, Taf. 1, 2.

- Bisat W. S. 1924. The Carboniferous goniatites of the north of England and their zones.—Proc. Yorksh. Geol. Soc., new ser., vol. XX, part 1, p. 40—124, pls. 1—10.
- 1928. The Carboniferous goniatite zones of England and their continental equivalents.—C. R. Congr. Stratigr. Carb. (Heerlen, 1927), p. 117—133, pls. 6. 6A.
- 1934. The goniatites of the *Beyrichoceras* zone in the north of England.—Proc. Yorksh. Geol. Soc., vol. XXII, part 4, p. 280—309, pls. XVII—XXIV, text-figs. 1—27.
- 1936. The faunal stratigraphy and goniatite phylogeny of the Carboniferous of Western Europe, with notes on the connecting links with North America.—Rep. XVI Intern. Geol. Congr., 1933, vol. I, p. 529—537, pls. 1, 2.
- 1950. The junction faunas of the Viséan and Namurian.—Trans. Leeds Geol. Assoc., vol. 6, part III, p. 10.
- 1952. The goniatite succession at Cowdale Clough, Barnoldswick, Yorkshire.—Ibid., vol. 6, p. 155—181, pls. 1—3.
- Böhmers J. C. A. 1936. Bau und Struktur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea. Apeldoorn, S. 1—125, Taf. 1, 2, Abb. 1—67.
- Böse E. 1917. The Permo-Carboniferous ammonoids of the Glass Mountains, West Texas, and their stratigraphical significance.—Univ. Texas Bull., No. 1762, p. 1—241, pls. I—XI.
- Branco W. 1879—1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Theil I: Die Ammoniten.—Palaeontographica, Bd. 26, S. 15—51, Taf. IV—XIII.
- 1880—1881. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Theil II: Die Goniatiten u. s. w.—Ibid., Bd. 27, S. 13—81, Taf. IV—XI.
- Brown T. 1841. Description of some new species of fossil shells, found chiefly in the Vale of Todmorden, Yorkshire.—Trans. Manch. Geol. Soc., vol. I, p. 212—229, pl. VII.
- Brüning K. 1923. Beiträge zur Kenntnis des rheinisch—westfälischen Unterkarbons.—Geol. Archiv, Bd. I, H. 5, S. 263—266.
- Buch L. 1832a. Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten vorkommen, und über Goniatiten insbesondere. Zwei Vorträge in der Akad. der Wissensch., S. 1—56.
- 1832b. Über Goniatiten.—Abhandl. Berl. Akad. Wissensch., S. 159—187, Taf. 1—5.
- 1849. Über Ceratiten.—Ibid., S. 1—33.
- Buckman S. S. 1909—1930. Type ammonites, vol. 1—7, text and 790 pls., London: (vol. 3, p. 11, 1920).
- Cain A. J. 1954. Animal species and their evolution. Hutchinson's Univ. Library, London, p. 1—190.
- Carruthers R. G. 1910. On the evolution of *Zaphrentis Delanouei* in the Lower Carboniferous time.—Quart. Journ. Geol. Soc., vol. LXVI, p. 523—538.
- Chang A. C. 1958. The discovery of the Clymenia faunas from Great Khingan and their stratigraphical significance.—Sci. Record, new ser., vol. II, No. 9, p. 320—322.
- Chao King-koo. 1954. Permian cephalopods from Tanchiashan, Hunan.—Acta Palaeont. Sinica, vol. II, No. 1, p. 1—58, pls. I—VII, text-figs. 1—4.
- 1955. Some Permian ammonoids from Kwangsi and their significance.—Ibid., vol. III, No. 2, p. 135—158, pls. 1, 2, text-figs. 1—4.
- Clarke J. M. 1897. The stratigraphic and faunal relations of the Oneonta sandstones and shales, the Ithaca and the Portage groups in central New York.—N. Y. State Geologist, Ann. Rep. 15, p. 11, 12, 27—81.
- 1899. The Naples fauna (fauna with *Manticoceras intumescens*) in western New York.—Ibid., Ann. Rep. 16, p. 29—161, pls. 1—9.
- Cope E. D. 1868. The origin of genera.—Proc. Philad. Acad. Nat. Sci., p. 242—300.
- 1887. The origin of the fittest. Essays on evolution. London and New York, p. 1—467.
- Crow W. B. 1926. Phylogeny and the natural system.—Journ. Genet., vol. XVII, No. 2, p. 85—155.
- Cuénot L. 1914. Théorie de la préadaptation.—Scientia, vol. XVI, p. 60—73.
- 1932. La genèse des espèces animales. Paris, p. I—VIII + 1—822, figs. 1—162.
- 1936. L'espèce. Paris, p. 1—310, figs. 1—42.
- Currie E. D. 1954. Scottish Carboniferous goniatites.—Trans. Roy. Soc. Edinburgh, vol. 62, part 2, p. 527—602, pls. I—IV, text-figs. 1—9.
- Dacqué E. 1911. Paläontologie, Systematik und Deszendenzlehre. Die Abstammungslehre, 12 Vorträge, Jena, S. 169—197.
- Danser B. H. 1942. Aussprache über die Grundfragen der Abstammungslehre. I. Typologische und phylogenetische Systematik.—Physis, H. 1, S. 52—63.
- Darwin Ch. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, p. I—IX + 1—502.
- Davis H. F. C. 1941. Taxonomic Categories.—Austr. Journ. Sci., vol. IV, p. 49—52.
- De Beer G. R. 1930. Embryology and evolution. Oxford, p. I—VIII + 1—116, figs. 1—7.
- 1940. Embryology and taxonomy.—In «The New Systematics» edited by J. Huxley, Oxford, p. 365—393.

- Delépine G. 1939. Goniaticites nouvelles du Carbonifère des confins algéro-marocains du Sud.—Ann. Soc. géol. Nord, t. LXIV, p. 28—38, pl. 1, figs. 1—3.
- 1952. Sous-ordre des Goniaticitina.—In «Traité de Paléontologie», t. II, p. 559—581, text-figs. 16—41.
- De Marez Oyens F. A. H. W. 1938. Preliminary note on the occurrence of a new ammonoid fauna of Permian age on the island of Timor.—Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch., vol. XLI, No. 10, p. 3—7.
- Depéret Ch. 1907. Les transformations du monde animal. Paris, p. 1—360.
- De Vries H. 1906. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin, S. I—XII + 1—530, Abb. 1—53.
- Diener C. 1895. Triadische Cephalopodenfaunen der ostsibirischen Küstenprovinz.—Mém. Com. géol. St. Pétersbourg, t. XIV, p. 1—59, pls. I—V.
- 1897. The Permocarboniferous fauna of Chitichun, No. 1.—Mem. Geol. Surv. India, Palaeont. Indica, Ser. XV, Himalayan fossils, vol. I, part 3, p. 1—105, pls. I—XIII.
- 1903. Permian fossils of the Central Himalayas.—Ibid., ser. XV, Himalayan fossils, vol. I, part 5, p. 1—204, pls. I—IX.
- 1910. Paläontologie und Abstammungslehre. Leipzig, S. 1—140, Fig. 1—9.
- 1915. Über Ammoniten mit Adventivloben.—Denkschr. k. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturwissensch. Kl., Bd. 93, S. 139—199, 2 Taf.
- 1916a. Bemerkungen über die Inzisionen der Suturlinie als Grundlage einer natürlichen Klassifikation der Ammoniten.—Centralbl. Min., Geol., Paläont., Nr. 15, S. 374—381.
- 1916b. Einiges über Terminologie und Entwicklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur.—Ibid., Nr. 23, S. 553—568; Nr. 24, S. 578—592, Abb. 1—12.
- 1916c. Untersuchungen über die Wohnkammerlänge als Grundlage einer natürlichen Systematik der Ammoniten.—Sitzungsber. k. Akad. Wissensch. Wien, Math.-naturwissensch. Kl., Abt. I, 125, S. 253—309.
- Dollo L. 1893. Les lois de l'évolution.—Bull. Soc. Belge géol., t. VII, p. 164—166.
- 1909. La paléontologie éthologique.—Bull. Soc. Belge géol., paléont., hydrol., t. XXXIII, p. 377—421.
- Driesch H. 1899. Von der Methode der Morphologie.—Biol. Centralbl., Bd. XIX, Nr. 2, S. 33—58.
- 1911. Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft und das System der Biologie (Ein Beitrag zur Logik der Naturwissenschaften). Zweite Aufl., Leipzig, S. I—V + 1—59.
- Dunbar C. O. 1950. The species concept: further discussion.—Evolution, vol. 4, p. 195, 196.
- Du Rietz G. E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy.—Svensk. Botan. Tidskrift, Bd. 24, H. 3, S. 333—428.
- Dybczynski T. 1913. Amonity gornego Dewony Kilec, Wiadomość tymczasowa (Les ammonites du Dévonien supérieur de Kielce en Pologne, Note préliminaire).—Kosmos, rocz. 38, p. 510—525, pls. 1, 2.
- Edwards F. E. 1849. A monograph of the Eocene Mollusca. Part I. Cephalopoda.—Trans. Palaeontograph. Soc., vol. 2, p. 1—56, pls. 1—9.
- Eichenberg W. 1930. Die Fauna Zоргensiskalkes im Unterdevon von Schönau, Kellerwald.—Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 51, S. 376—391, Taf. 56.
- 1931. Die Schichtenfolge des Herzberg—Andreasberger Sattelzuges.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Palaeont., Bl.—Bd. 65, Abt. B, S. 141—196, Taf. VII—XII.
- Elias M. K. 1938. Studies of Late Paleozoic ammonoids.—Journ. Paleont., vol. 12, No. 1, p. 86—105, pls. 19, 20.
- 1950. Paleontologic versus neontologic species and genera.—Evolution, vol. 4, p. 176, 177.
- 1956. Upper Mississippian and Lower Pennsylvanian formations of South-Central Oklahoma.—Petroleum geology of Southern Oklahoma, vol. I, p. 56—134.
- Erben H. K. 1953. Goniaticitaceae (Ceph.) aus dem Unterdevon und dem Unteren Mitteldevon.—Neu. Jahrb. Geol., Paläont., Abhandl., Bd. 98, Nr. 2, S. 175—225, Taf. 17—19, Abb. 1—14.
- Fischer P. 1887. Manuel de conchyliologie et de paléontologie conchyliologique ou histoire naturelle des mollusques vivants et fossiles. Paris, p. I—XXIV + 1—1369.
- Foord A. H. 1897—1903. Monograph of the Carboniferous Cephalopoda of Ireland.—Palaeont. Soc., p. 1—234, pls. 1—49 (part 1, p. 1—22, pls. 1—7, 1897; part 2, p. 23—48, pls. 8—17, 1898; part 3, p. 49—126, pls. 18—32, 1900; part 4, p. 127—146, pls. 33—39, 1901; part 5, p. 147—234, pls. 40—49, 1903).
- Foord A. H. and Crick G. C. H. 1897. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History), Part III, Bactritidae, and part of the suborder Ammonoidea. London, p. I—XXXIII + 1—303, text-figs. 1—145.
- Ford E. 1923. Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth.—Journ. Mar. Biol. Assoc., vol. XIII, No. 1, p. 164.

- Franz V. 1927. Ontogenie und Phylogenie. Das sogenannte biogenetische Grundgesetz und die biometabolischen Modi.—Abhandl. Theorie organisch. Entwickl., H. 3, S. 1—60.
- Frebold H. 1932. Marines Unterperm in Ostgrönland und die Frage der Grenzziehung zwischen dem pelagischen Oberkarbon und Unterperm.—Meddelelser om Grönland, Bd. 84, Nr. 4, S. 1—35, Taf. I.
- Frech F. 1897—1902. Lethaea geognostica. I. Lethaea palaeozoica, Bd. 2, S. I—XXIV + 1—788, Taf. 1—35; Lief. 1 (Praecambrium-Devon), 1897; Lief. 2 (Carbon), 1899; Lief. 3 (Dyas bis S. 578), 1901; Lief. 4 (Dyas, Schluss), 1902.
- 1902. Über devonische Ammonoiten.—Beitr. Palaeont., Geol. Oesterr.-Ungarns u. Orients, Bd. XIV, S. 27—111, Taf. II—V.
- Garstang W. 1922. The theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law.—Journ. Linn. Soc. London, Zool., vol. XXXV, p. 81—101.
- Gemmellaro G. G. 1887. La fauna dei calcari con Fusulina della valle del fiume Sosio (nella provincia di Palermo).—Giorn. Scienze Natur. ed Econom. Palermo, vol. XIX, p. 1—106, tav. I—X.
- 1890. La fauna dei calcari con Fusulina della valle del fiume Sosio (nella provincia di Palermo). Appendice.—Ibid., vol. XX, p. 9—36, tav. A—D.
- George T. N. 1933. Palingenesis and palaeontology.—Biol. Reviews, vol. VIII, No. 2, p. 107—135, text-figs. 8.
- 1954. Fossil species.—Science Progress, vol. 42, p. 220—228.
- Gerth H. 1950. Die Ammonoiten des Perms von Timor und ihre Bedeutung für die stratigraphische Gliederung der Permoformation.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Abhandl. Abt. B, Bd. 91, H. 2, S. 233—320.
- Gilmour J. S. L. 1940. Taxonomy and Philosophy.—In «The New Systematics» edited by J. Huxley, Oxford, p. 461—474.
- Girty G. H. 1908. The Guadalupean fauna.—U. S. Geol. Surv., Profess. Paper No. 58, p. 1—651, pls. I—XXXI.
- 1909. The fauna of the Caney shale of Oklahoma.—Ibid., Bull. 377, p. 1—106, pls. I—XIII.
- Glenister B. F. 1958. Upper Devonian ammonoids from the *Manticoceras* zone, Fitzroy basin, Western Australia.—Journ. Paleont., vol. 32, No. 1, p. 58—96, pls. 5—15, text-figs. 1—17.
- Goldschmidt R. 1944. The material basis of evolution. New Haven, p. I—XI + 1—436, figs. 1—83.
- Gordon M. 1957. Mississippian cephalopods of northern and eastern Alaska.—Geol. Surv. Profess. Paper 283, p. 1—61, pls. 1—6, text-figs. 1—26.
- Grabau A. W. 1910. Palaeontology and ontogeny.—Palaeont. Record, p. 10.
- 1923—1924. Stratigraphy of China, Part 1, Palaeozoic and older.—China Geol. Surv., p. 1—528, pls. 1—6.
- Griesbach C. L. 1880. Notes on the Lower Trias of the Himalayas.—Rec. Geol. Surv. India, vol. XIII, p. 106, pl. I.
- Gümbel C. W. 1863. Über Clymenien in den Übergangsgebilden des Fichtelgebirges.—Palaeontographica, Bd. XI, S. 85—165, Taf. 15—21.
- Gürich G. 1896. Das Palaeozoicum im Polnischen Mittelgebirge.—Verh. russ.-kais. mineral. Gesellsch., 2 ser., Bd. 32, S. 1—539, Taf. 1—15.
- 1909. Leitfossilien. Ein Hilfsbuch zum Bestimmen von Versteinerungen bei geologischen Arbeiten in der Sammlung und im Felde. Lief. 2, Devon, S. 97—199, Taf. 29—52, Abb. 16—48.
- Haan G. 1825. Monographie ammoniteorum et goniatiteorum, p. 1—168.
- Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, S. I—CLX + 1—462.
- 1874. Antropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. (Keimes- und Stammesgeschichte). Leipzig, S. I—XVIII + 1—732.
- 1894. Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. I, S. I—XVI + 1—400.
- Haniel C. A. 1915. Die Cephalopoden der Dyas von Timor.—Paläont. von Timor, Lief. III, S. 1—153, Taf. XLVI(1)—LXI(11), Abb. 1—38.
- Haug E. 1898. Études sur les goniatites.—Mém. Soc. géol. France, Paléontologie, t. VII, fasc. IV (2<sup>me</sup> partie), Mém. 18, p. 1—112, pl. XX, figs. 1—13.
- Hayata B. 1921. The natural classification of plants according to the dynamic system.—Icones Plant. Formos., t. X, p. 97—234, fig. 1.
- 1931. Ueber das «Dynamische System» der Pflanzen.—Ber. Deutsch. botan. Gesellsch., Bd. XLIX, S. 328—348.
- Holmes S. J. 1944. Recapitulation and its supposed causes.—Quart. Review Biol., vol. 19, No. 4, p. 319—331.
- Holzappel E. 1895. Das obere Mitteldevon (Schichten mit *Stringocephalus burtini* und *Maeneceras terebratum*) im rheinischen Gebirge.—Abhandl. k. Preuss. geol. Landesanst., N. F., H. 16, S. 1—459, Taf. I—XIX.
- Hubbs C. L. 1944. Concepts of homology and analogy.—Amer. Natur., vol. LXXVIII, No. 777, p. 289—307.

- Hudson R. G. S. 1944. The Mirk Fell beds (Namurian, E<sub>2</sub>) of Tan Hill, Yorkshire.— Proc. Yorksh. Geol. Soc., vol. XXIV, part 4, p. 259—289, text-figs. 1—6.
- Huxley J. S. 1940. Towards the new systematics.— In «The New Systematics» edited by J. Huxley, Oxford, p. 1—46.
- Hyatt A. 1866—1869. On the parallelism between the different stages of life in the individual and those in the entire group of the molluscous order Tetrabranchiata.— Mem. Boston Soc. Nat. Hist., vol. I, p. 193—209.
- 1884. Genera of fossil cephalopods.— Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. XXII, p. 253—338 (1882—1883).
- 1889. Genesis of the Arietidae.— Smithson. Contrib. Knowl., vol. XXVI, No. 673, p. VII—XI + 1—238, fold. tab. G, pl. 14.
- 1894. Phylogeny of an acquired characteristic.— Proc. Amer. Phil. Soc., vol. XXXII, No. 143, p. 349—647, pls. I—XIV, text-figs. 1—19.
- 1897. Cycle in the life of the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny).— Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., vol. XXXII, No. 10, p. 209—224.
- 1900. Cephalopoda. In Zittel—Eastman «Text-book of Palaeontology», vol. I, p. 502—604, text-figs. 1049—1259.
- Hyatt A. and Smith J. P. 1905. The Triassic cephalopod genera of America.— U. S. Geol. Surv., Profess. Paper 40, p. 1—214, pls. I—LXXXV.
- Jeffrey E. 1924. The present status of the biogenetic law.— Science, vol. LX, No. 1563, p. 531—536.
- Karny H. H. 1925. Die Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung.— In Abderhalden's Handbuch der biolog. Arbeitsmeth., Abt. IX, Teil 3, H. 2, S. 211—500, Fig. 12—51.
- Karpinsky A. [Карпинский A.] 1889. Über die Ammonoiten der Artinsk — Stufe und einige mit denselben verwandte carbonische Formen.— Mém. Acad. Impér. Sci. St.—Pétersb., VII sér., t. XXXVII, No. 2, p. 1—104, pls. 1—5.
- 1926. On a new species of ammonoid of the family Medlicottinae; on the relationship between genera of this family, and on the ontogeny and phylogeny of Prolecanitidae.— Ежег. Русск. палеонт. об-ва, т. IV (1922—1924), стр. 1—19, фиг. в тексте 1—13.
- Kielmeyer L. F. 1930. Ueber die Verhältnisse der organischen Kräfte unter einander in der Reihe der verschiedenen Organisationen, die Gesetze und Folgen dieser Verhältnisse.— In Sudhoff's «Arch. Gesch. Med.», Bd. 23, S. 247—267.
- Kittl E. 1903. Die Cephalopoden der oberen Werfener Schichten von Muc in Dalmatien sowie von anderen dalmatinischen, bosnischherzegowinischen und alpinen Lokalitäten.— Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien, Bd. 20, S. 1—77, Taf. 1—11.
- 1904a. Geologie der Umgebung von Sarajevo.— Jahrb. k.-k. geol. Reichsanst. f. 1903, Bd. LIII, S. 545—748, Taf. XXI—XXIII, Fig. 1—47.
- 1904b. *Entogonites*, eine Cephalopodengattung aus dem bosnischen Kulm.— Verh. k.-k. geol. Reichsanst., Nr. 14, S. 322.
- Knopp L. 1931. Über die unterkarbonischen Goniatiten des Ost-Sudeten (Czechoslovakia).— Naturwissensch. Zeitschr. Lotos, Bd. 79, Nr. 1, S. 8—33.
- Kowalevsky W. 1874. Monographie der Gattung *Anthracotherium* Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Huftiere.— Palaeontographica, Bd. XXII, Lief. 3—5, S. 131—346.
- Krafft A. 1902. General Report, Geol. Surv. India (1901—1902), p. 5.
- Kummel B. 1952. A classification of the Triassic ammonoids.— Journ. Paleont., vol. 26, No. 5, p. 847—853, text-figs. 1—3.
- Kummel B. and Lloyd R. M. 1955. Experiments on relative streamlining of coiled cephalopod shells.— Ibid., vol. 29, No. 1, p. 159—170, text-figs. 1—5.
- Lam H. J. 1938. Studies in phylogeny. I. On the relation of taxonomy, phylogeny and biogeography.— Blumea, vol. III, No. 1, p. 114—125.
- Lamarck J. B. P. A. 1809. Philosophie zoologique, t. I, p. I—XXV + 1—428.
- Lang W. D. 1919. The evolution of ammonites.— Proc. Geol. Assoc., vol. XXX, p. 49.
- Lange W. 1929. Zur Kenntnis der Oberdevons am Enkeberg und bei Balve (Sauerland).— Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., N. F., H. 119, S. 1—132, Taf. 1—3.
- Linnaeus Carolus. 1758. Sistema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Editio decima, reformata. Tomus I, Stockholm, p. 1—824.
- Lotsy J. P. 1916. Evolution by means of hybridization. The Hague Martinus Nijhoff, p. I—VIII + 1—166.
- Matern H. 1929. Die Gliederung der Adorf-Stufe, zugleich ein Beitrag zur Nomenklatur von *Gephuroceras* Hyatt (Ceph.).— Senckenberg., Bd. XI, S. 142—152.
- 1931. Das Oberdevon der Dill-Mulde.— Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., N. F., H. 134, S. 1—139, Taf. 1—4, Abb. 1—6.
- Mayr E. [Майр Э.] 1944. Systematics and the origin of species from the viewpoint of zoologist.— Columbia Biol. Ser., No. XIII, p. 1—334, figs. 1—29.
- Mayr E., Linsley E. G. et Usinger R. L. 1953. Methods and principles of systematic zoology. New York, Toronto, London, p. I—X + 1—328, figs. 1—45.

- McKerrow W. S. 1952. Notes on the species and subspecies in paleontology.—*Geol. Mag.*, vol. LXXXIX, p. 148—151.
- Meckel J. F. 1821. *System der vergleichenden Anatomie*. Teil I. Allgemeine Anatomie. Halle, S. I—XX + 1—474.
- Meek F. B. 1877. *Palaentology*. U. S. Geol. Exploration Forthieth Parallel (King), vol. IV, p. 1—197, pls. I—XVII.
- Mehnert E. 1897. Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Jena, S. 1—165, Taf. I—III, Textabb. 21.
- 1898. *Biomechanik erschlossen aus dem Prinzip der Organogenese*. Jena, S. I—VIII + 1—177.
- Meyer H. 1831. Beschreibung des *Orthoceratites striolatus*, und über den Bau und das Vorkommen einiger vielkammerigen fossilen Cephalopoden; nebst der Beschreibung von *Calymene aequalis*.—*Nova acta phys.-medica Acad. caes. Leop.—Carol.*, vol. XV, part 2, p. 57—112, tab. XV, XVI.
- Miller A. K. 1930. A new ammonoid fauna of Late Paleozoic age from Western Texas.—*Journ. Paleont.*, vol. 4, No. 4, p. 383—412, pls. 38, 39.
- 1931. Two new genera of Late Paleozoic cephalopods from Central Asia.—*Amer. Journ. Sci.*, vol. XXII, p. 417—425, text-figs. 1—7.
- 1932a. A Pennsylvanian cephalopod fauna from South—Central New Mexico.—*Journ. Paleont.*, vol. 6, No. 1, p. 59—93, pls. 12, 13, text-fig. 1.
- 1932b. New names for Devonian cephalopod homonyms.—*Amer. Journ. Sci.*, vol. XXIV, p. 330, 331.
- 1933. Age of the Permian limestones of Sicily.—*Ibid.*, vol. XXVI, p. 409—427.
- 1934. *Pseudoparalegoceras*, a new genus of Carboniferous ammonoids.—*Journ. Paleont.*, vol. 8, No. 1, p. 18—20, pl. 2.
- 1938. Devonian ammonoids of America.—*Geol. Soc. Amer.*, Spec. Papers, No. 14, p. 1—262, pls. 1—39, text-figs. 1—41.
- 1944. Permian cephalopods.—In «*Geology and paleontology of the Permian area northwest of Las Delicias, Southernwestern Coahuila, Mexico*».—*Ibid.*, Spec. Papers, No. 52, p. 71—130, pls. 20—45, text-figs. 6—29.
- Miller A. K. and Cline L. M. 1934. The cephalopod fauna of the Pennsylvanian Nellie Bly formation of Oklahoma.—*Journ. Paleont.*, vol. 8, No. 2, p. 171—185, pl. 28.
- Miller A. K. and Collinson C. H. 1951. Lower Mississippian ammonoids of Missouri.—*Ibid.*, vol. 25, No. 4, p. 454—487, pls. 68—71, text-figs. 1—14.
- Miller A. K. and Downs H. R. 1948. A cephalopod fauna from the type section of the Pennsylvanian «Winslow formation» of Arkansas.—*Ibid.*, vol. 22, No. 6, p. 672—680, pls. 101—103, text-figs. 1—3.
- 1950. Ammonoids of the Pennsylvanian Finis shale of Texas.—*Ibid.*, vol. 24, No. 2, p. 185—218, pls. 31—35, text-figs. 1—11.
- Miller A. K. and Furnish W. M. 1940a. Permian ammonoids of the Guadalupe Mountain region and adjacent areas.—*Geol. Soc. Amer.*, Spec. Papers, No. 26, p. 1—242, pls. 1—44, text-figs. 1—59.
- 1940b. Studies of Carboniferous ammonoids: Parts 1—4.—*Journ. Paleont.*, vol. 14, No. 4, p. 356—377, pls. 45—49, text-figs. 1—17.
- 1940c. Studies of Carboniferous ammonoids: Parts 5—7.—*Ibid.*, vol. 14, No. 6, p. 524—543, pls. 62—65, text-figs. 1—7.
- 1954. The classification of the Paleozoic ammonoids.—*Ibid.*, vol. 28, No. 5, p. 685—692, text-figs. 1, 2.
- 1957a. Paleozoic Ammonoidea (Anarcestina, Goniatitina, Prolecanitina). In «*Treatise on Invertebrate Paleontology*», part L, p. 11—36, 47—79.
- 1957b. Permian ammonoids from Southern Arabia.—*Journ. Paleont.*, vol. 31, No. 6, p. 1043—1051, pls. 131, 132, text-figs. 1—6.
- 1957c. Ammonoids of the basal Word formation, Glass Mountains, West Texas.—*Ibid.*, vol. 31, No. 6, p. 1052—1056, text-figs. 1, 2.
- 1958a. Middle Pennsylvanian Schistoceratidae (Ammonoidea).—*Ibid.*, vol. 32, No. 2, p. 253—268, pls. 33, 34, text-figs. 1—9.
- 1958b. The goniatite genus *Anthracoceras*.—*Ibid.*, vol. 32, No. 4, p. 684—686, pl. 94, text-figs. 1, 2.
- Miller A. K., Furnish W. M. and Clark D. L. 1957. Permian ammonoids from Western United States.—*Ibid.*, vol. 31, No. 6, p. 1057—1068, pls. 133, 134, text-figs. 1—6.
- Miller A. K. and Moore C. A. 1938. Cephalopods from the Carboniferous Morrow group of northern Arkansas and Oklahoma.—*Ibid.*, vol. 12, No. 4, p. 341—354, pls. 43, 44, text-figs. 1—4.
- Miller A. K. and Owen J. B. 1937. A new Pennsylvanian cephalopod fauna from Oklahoma.—*Ibid.*, vol. 11, No. 5, p. 403—422, pls. 50—52, text-figs. 1—5.
- 1939. An ammonoid fauna from the Lower Pennsylvanian Cherokee formation of Missouri.—*Ibid.*, vol. 13, No. 2, p. 141—162, pls. 17—20, text-figs. 1—9.
- Miller A. K. and Parizek E. J. 1948. A Lower Permian ammonoid fauna from New Mexico.—*Ibid.*, vol. 22, No. 3, p. 350—358, pls. 56—58, text-figs. 1—4.

- Miller A. K. and Unklesbay A. G. 1942. The cephalopod fauna of the Conemaugh series in Western Pennsylvania.—Ann. Carnegie Mus., vol. XXIX, p. 127—174, pls. I—VIII, figs. 1—5.
- Miller A. K. and Youngquist W. 1948. The cephalopod fauna of the Mississippian Barnett formation of central Texas.—Journ. Paleont., vol. 22, No. 6, p. 649—671, pls. 94—100.
- Mojsisovics E. 1873—1902. Das Gebirge um Hallstatt. Abt. 1. Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke.—Abhandl. Geol. Reichsanst. Wien, Ed. VI, H. 1, S. 1—82, Taf. 1—32, 1873; H. 2, S. 83—174, Taf. 33—70, 1875; Suppl. H., S. 175—356, Taf. 1—23, 1902.
- 1882. Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz.—Ibid., Bd. X, S. 1—322, Taf. 1—94.
- Montfort P. D. 1808. Conchyliologie systématique et classification méthodique des coquilles, vol. I. Paris, p. 1—409, pls. 1—100.
- Moore E. W. J. 1930. Species of the genus *Dimorphoceras* in the Bowland shales.—Geol. Mag., vol. LXVII, part 3, No. 9, p. 162—168, text-figs. 1, 2.
- 1939. The goniatite genus *Dimorphoceras* and its development in the British Carboniferous.—Proc. Yorksh. Geol. Soc., vol. XXIV, part 2, p. 103—128, pl. 15, text-figs. 1—21.
- 1946. The Carboniferous goniatite genera *Girtyoceras* and *Eumorphoceras*.—Ibid., vol. XXV, part 6, p. 387—445, pls. 22—27.
- 1958. Dimorphoceratidae from the Upper Viséan shales of County Leitrim, Eire.—Ibid., vol. XXXI, part 3, No. 9, p. 219—226, pl. 14, text-figs. 1, 2.
- Moore E. W. J. and Hodson F. 1958. Goniatites from the Upper Viséan shales of county Leitrim, Eire.—Liverp. and Manchest. Geol. Journ., vol. 2, part 1, p. 86—105, pls. 3—10, text-figs. 1—21.
- Müller F. 1864. Für Darwin. Leipzig, S. 1—91.
- Münster G. 1832. Über die Planuliten und Goniatiten im Übergangs-Kalk des Fichtelgebirges. Bayreuth (Birner), S. 1—38, Taf. 1—6.
- 1834. Mémoire sur les Clymènes et les Goniatites du calcaire de transition du Fichtelgebirge.—Ann. Sci. Natur., t. 2, Zool., p. 65—99, pls. 1—6.
- 1835. Mittheilung an Professor Bronn.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., S. 330—334.
- Nägeli C. 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig, S. I—XI + 1—552.
- Naef A. 1919. Idealistische Morphologie und Phylogenetik. Jena.
- 1922. Die fossilen Tintenfische. Eine paläozoologische Monographie. Jena, S. 1—322, Textfig. 1—101.
- Neumayr M. 1889. Die Stämme des Tierreiches. Wien u. Prag, S. I—VI + 1—603.
- Neumayr M. and Paul C. M. 1875. Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens und deren Faunen. Ein Beitrag zur Descendenz-Theorie.—Abhandl. k.-k. geol. Reichsanst., Bd. VII, H. 3, S. 1—IV + 1—113, Taf. I—X.
- Newell N. 1948. Intraspecific categories in invertebrate paleontology.—Journ. Paleont., vol. 22, No. 2, p. 225—232.
- Noetling F. 1904. Ueber *Medlicottia* Waag. und *Episageceras* n. g. aus den permischen und triadischen Schichten Indiens.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Bl.—Bd. XIX, S. 334—376, Taf. XVII—XX.
- 1905a. Untersuchungen über den Bau der Lobenlinie von *Pseudosageceras multilobatum* Noetling.—Paleontographica, Bd. LI, S. 155—260, Taf. 19—27.
- 1905b. Über die Ontogenie von *Indoceras baluchistanense* Noetling.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., 1, S. 1—14, Taf. 1, Abb. 1.
- 1906. Die Entwicklung von *Indoceras baluchistanense* Noetling. Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten.—Geol. u. Palaeont. Abhandl., N. F., Bd. VIII, H. 1, S. 1—96, Taf. 1—VII, Abb. 1—22.
- Osborn H. F. 1923. Linnæan classification and phylogenetic classification of the Proboscidae.—Paleont. Hungarica, vol. I, p. 35—54, text-figs. 1—5 (1921—1923).
- 1927. The origin of species, V: Speciation and mutation.—Amer. Natur., vol. LXI, No. 672, p. 5—42, figs. 1—6.
- Paeckelmann W. 1922. Ueber das Oberdevon und Untercarbon des Südlügels der Herzkammer Mulde auf Blatt Elberfeld.—Jahrb. Preuss. geol. Landesanst. für 1921, Bd. XLII, H. 1, S. 257—306.
- Parkinson J. 1822. Introduction to the study of fossil organic remains. London, p. I—VII + 1—346, pls. 1—10.
- Patteisky K. 1929. Die Geologie und Fossilführung der mährisch-schlesischen Dachschiefer- und Grauwackenformation.—Naturwissensch. Verein., Troppau, S. I—XI + 1—354, Taf. I—XXVI.
- Pavlov A. [Павлов А.] 1901. Le crétacé inférieur de la Russie et sa faune.—Nouv. mém. Soc. imp. natur. Moscou, t. XVI, livr. 3, p. 1—87, tab. I—VIII.
- Pereira de Sousa F. L. 1924. Sur un nouveau genre de goniatite: *Lusitanoceras*.—Bull. Soc. géol. France, sér. 4, t. 23, p. 304, pl. 9.



- Perrier E. et Gravier Ch. 1902. La tachygénèse ou accélération embryogénique, son importance dans les modifications des phénomènes embryogéniques; son rôle dans la transformation des organismes.— Ann. Sci. Natur., Zool. et Paléont., ser. 8, t. XVI, p. 133—371, figs. 1—119.
- Peterson C. J. 1915. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak, etc.— Rept. XXIII, Danish Biol. Stn.
- Phillips J. 1836. Illustrations of the geology of Yorkshire, or a description of the strata and organic remains. Pt. II. The Mountain Limestone District. London, p. 1—253, pls. I—XXV.
- Pia J. 1923. Einige Ergebnisse neuerer Untersuchungen über die Geschichte der Siphonaeae verticillatae.— Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre, Bd. XXX, H. 1/2, S. 63—98.
- Plate L. 1914. Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. In Hinneberg's «Die Kultur der Gegenwart», Teil III, Abt. IV, Bd. 4, S. 92—161.
- Plummer F. B. 1950. The Carboniferous rocks of the Llano region of Central Texas.— Univ. Texas Bull., No. 4329, p. 1—170, pls. 1—22, text-figs. 1—14.
- Plummer F. B. and Hornberger J. 1935. Geology of Palo Pinto county, Texas.— Ibid., No. 3534, p. 1—240.
- Plummer F. B. and Scott G. 1937. Upper Palaeozoic ammonites in Texas. The Geology of Texas, vol. III, part 1.— Ibid., No. 3701, p. 1—516, pls. 1—43, text-figs. 1—87.
- Reed F. R. C. 1944. Brachiopoda and Mollusca from the Productus limestones of the Salt Range.— Palaeont. Indica, new ser., vol. 23, mem. 2, p. I—XIV + 1—678.
- Renz C. 1910. Stratigraphische Untersuchungen im griechischen Mesozoikum und Paläozoikum.— Jahrb. k.-k. geol. Reichsanst., Bd. 60, H. 3, S. 421—636, Taf. 18—22.
- 1914. Neue Fossilfunde aus dem Ebersdorfer Devonkalk.— Iber. schles. Gesellsch. vaterl. Cultur, Bd. 91 (1913), 1, Abt. VI, c, Sekt. Geol. usw., S. 1—21, Abb. 1—13.
- Renz C. u. O. 1948. Eine untertriadische Ammonitenfauna von der griechischen Insel Chios.— Schweizer. palaeont. Abhandl., Bd. 66, S. 1—98, Taf. 1—16.
- Robson G. C. 1928. The species problem. An introduction to the study of evolutionary divergence in natural populations. Edinburgh—London, p. I—VII + 1—283.
- Rollier L. 1922. Phylogénie des ammonoides.— Eclogae Geol. Helvet., t. XVII, p. 358—360, pls. 20—22.
- Sandberger G. und Sandberger F. 1850—56. Die Versteinerungen des rheinischen Schichtensystems in Nassau, Wiesbaden, S. 1—564, Taf. 1—39. (Lief. 1, 2, S. 1—72, Taf. 1—8, 1850; Lief. 3, S. 73—104, Taf. 9—13, 1951; Lief. 4, S. 105—136, Taf. 14—18, 1952).
- Schindewolf O. H. 1920. Neue Beiträge zur Kenntnis der Stratigraphie und Paläontologie des deutschen Oberdevons.— Senckenberg., Bd. II, H. 3/4, S. 114—129, Abb. 1, 2.
- 1922a. Über eine Unterkarbonfauna aus Ostthüringen.— Ibid., Bd. IV, H. 1/2, S. 8—20, Fig. 1, 2.
- 1922b. Einige Randbemerkungen zu E. Perna's Abhandlung «Die Ammonoiten des oberen Neodevon vom Ostabhang des Südrums».— Ibid., Bd. IV, H. 6, S. 185—196.
- 1923a. Beiträge zur Kenntnis des Paläozoicums in Oberfranken, Ostthüringen und dem Sächsischen Vortlande. I. Stratigraphie und Ammonoitenfauna des Oberdevons von Hof a. S.— Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Bl.— Bd. XLIX, S. 250—357, 393—509, Taf. 14—18.
- 1923b. Entwurf einer natürlichen Systematik der Clymenoidea.— Centralbl. Min., Geol., Paläont., S. 23—30, 59—64, Abb. 5.
- 1924. Bemerkungen zur Stratigraphie und Ammonoitenfauna des Saalfelder Oberdevons.— Senckenberg., Bd. VI, H. 3/4, S. 95—113, Fig. 1.
- 1925. Entwurf einer Systematik der Perisphinkten.— Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Bl.— Bd. LII, Abt. B, S. 309—343.
- 1926a. Beiträge zur Kenntnis der Cephalopodenfauna des oberfränkisch-ostthüringischen Unterkarbons.— Senckenberg., Bd. VIII, S. 63—96, Abb. 1—11.
- 1926b. Zur Kenntnis der Devon-Karbon-Grenze in Deutschland.— Zeitschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 78, Abhandl., S. 88—133.
- 1928a. Bemerkungen zu einigen mitteldevonischen Goniatiten von Baufe und Fischelbach.— Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Refer., 3, S. 310, 311.
- 1928b. Prinzipienfragen der biologischen Systematik.— Palaeont. Zeitschr., Bd. IX, H. 1/3, S. 122—169, Abb. 1—2, Tab. 1—4 (1927).
- 1928c. Zur Terminologie der Lobenlinie.— Ibid., Bd. IX, H. 1/3, S. 181—186, Abb. 1—6 (1927).
- 1929a. Ontogenie und Phylogenie.— Ibid., Bd. XI, S. 54—67.
- 1929b. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlobenlinie.— Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., N. F., H. 115, S. 1—102, Taf. 1, Abb. 1—40.
- 1931. Über den Ammonitensiphon.— Sitzungsber. Preuss. geol. Landesanst., H. 6, S. 197—209, Taf. 5.

- Schindewolf O. H. 1932. Zur Stammesgeschichte der Ammoneen.— *Palaeont. Zeitschr.*, Bd. XIV, H. 3, S. 164—181.
- 1933. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden.— *Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., N. F., H. 148*, S. 1—122, Taf. 1—4, Textabb. 1—34.
- 1934a. Über eine oberdevonische Ammoneen—Fauna aus den Rocky Mountains.— *Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Bl.—Bd. LXXII, Abt. B*, S. 331—350, Abb. 1—10.
- 1934b. Über zwei jungpaläozoische Cephalopodenfaunen von Menorca.— *Abhandl. Gesellsch. Wissensch. Göttingen, Math.-physik. Kl., F. III, H. 10*, S. 159—191, Taf. 6, Abb. 1—4.
- 1934c. Zur Stammesgeschichte der Cephalopoden.— *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 55*, S. 258—283, Taf. 19—22, Textabb. 1—7.
- 1936a. Neue Gattungen tieferdevonischer Goniatiten.— *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesellsch., Bd. 88*, S. 689—691.
- 1936b. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik. Kritik und Synthese. Berlin, S. I—VII + 1—108, Fig. 1—34.
- 1937. Zur Stratigraphie und Palaeontologie der Wocklumer Schichten.— *Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., N. F., H. 178*, S. 1—132, Taf. 1—4, Abb. 1—27.
- 1938. Zwei neue, bemerkenswerte Goniatiten-Gattungen des rheinischen Oberdevons.— *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 58*, S. 242—255, Abb. 1—7.
- 1939a. Paläozoische Ammonoidea.— *Fortschr. Paläont., Bd. 2 (1937/1938)*, S. 192—203.
- 1939b. Zur Kenntnis von *Pericleites* Renz und verwandter paläozoischer Ammoneen.— *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. 59*, S. 423—455, Abb. 1—17.
- 1940. «Konvergenzen» bei Korallen und bei Ammoneen.— *Fortschr. Geol., Palaeont., Bd. XII, Fasc. 41*, S. I—VII + 1—104, Abb. 33.
- 1949. Zur Nomenklatur der Clymenien (Cephalop., Ammon.).— *Neu. Jahrb. Min., Geol., Paläont., Abt. B, H. 1—3*, S. 64—76, Abb. 1.
- 1950. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, S. 1—506, Abb. 1—331.
- 1951a. Über ein neues Vorkommen unterkarbonischer *Pericyclus*-Schichten im Oberharz.— *Neu. Jahrb. Geol., Paläont., Abhandl., Bd. 93, H. 1*, S. 23—116, Taf. 3—7, Abb. 1—32.
- 1951b. Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen-Lobenlinie.— *Palaeont. Zeitschr.*, Bd. XXV, Nr. 1/2, S. 11—34, Taf. 1, Abb. 1—19.
- 1953. Über *Strenoceras* und andere Dogger-Ammoniten.— *Neu. Jahrb. Geol., Paläont., Monatsh.*, 3, S. 119—130.
- 1954a. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line.— *Bull. Mus. Comp. Zool.*, vol. 112, No. 3, p. 217—237.
- 1954b. Über die Lobenlinie der Ammonoidea.— *Neu. Jahrb. Geol., Paläont., Nr. 3*, S. 123—140, Abb. 1—9.
- 1955. Zur Taxonomie und Nomenklatur der Clymenien. Ein Epilog.— *Ibid., Monatsh., Abt. B, H. 10*, S. 417—429, Abb. 1, 2.
- 1957. Paleozoic Ammonoidea (Clymeniina). In «*Treatise on Invertebrate Paleontology*», part L, p. 37—47.
- Schmidt H. 1921. Über Goniatiten — eine Revision ihrer Systematik mit Beifügung neuer Beobachtungen.— *Centralbl. Min., Geol., Paläont., Jahrg. 1921*, S. 538—544, Abb. 1.
- 1922. Das Oberdevon-Culm-Gebiet von Warstein i. W. und Belecke.— *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. XLI, Teil I*, S. 254—339, Fig. 1—7.
- 1924. Zwei Cephalopodenfaunen an der Devon-Carbongrenze im Sauerland.— *Ibid.*, Bd. XLIV, S. 98—171, Taf. VI—VIII.
- 1925. Die carbonischen Goniatiten Deutschlands.— *Ibid.*, Bd. XLV, S. 489—609, Taf. 19—26, Abb. 1, 2.
- 1929. Tierische Leitfossilien des Karbon. Gürich's Leitfossilien, Lief. 6, Berlin, S. 1—107, Taf. I—XXIII.
- 1934. Cephalopodenfaunen des älteren Namur aus der Umgegend von Arnberg in Westfalen.— *Jahrb. Preuss. geol. Landesanst., Bd. LIV*, S. 440—461, Abb. 1—86.
- 1938. Die marinen Fossilien im Oberkarbon Nordwestdeutschlands, S. 120. In Springer's «*Geologie des niederrheinisch — westfälischen Steinkohlengebietes*», Berlin.
- 1952. *Prolobites* und die Lobenentwicklung bei Goniatiten.— *Paläont. Zeitschr.*, Bd. XXVI, S. 205—217, Abb. 1—4, Taf. 13.
- Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals.— *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, vol. 85, p. I—XVI + 1—350.
- 1951. The species concept.— *Evolution*, vol. 5, p. 285—298.
- Smirnov E. 1924. Probleme der exakten Systematik und Wege zu ihrer Lösung.— *Zool. Anzeig.*, Bd. LXI, S. 1—14.
- 1925. The theory of type and the natural system.— *Zeitschr. induct. Abstammungs- u. Vererbungslehre*, Bd. XXXVII, H. 1/2, S. 28—66, Taf. 1—3.
- Smith J. P. 1899. Larval stages of *Schloenbachia*.— *Journ. Morphol.*, vol. XVI, No. 1, p. 237—268, pl. A—E.

- Smith J. P. 1903. The Carboniferous ammonoids of America.—Monogr. U. S. Geol. Surv., vol. XLII, p. 1—211, pls. 1—XXIX.
- 1913. Ammonoidea. In Zittel-Eastman «Text Book of Paleontology», ed. 2, vol. 1, p. 617—677, figs. 1138—1312.
- 1927. Permian ammonoids of Timor.—Jaarboek Mijnwezen Ned.—Indië, Verhandel. I (1926), p. 58, pls. I—XVI.
- 1927. Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America.—U. S. Geol. Surv., Profess. Papers, No. 141, p. 1—262, pls. 1—121.
- 1929. The transitional Permian ammonoid fauna of Texas.—Amer. Journ. Sci., vol. XVII, p. 63—80, text-figs A—C.
- Smith J. P. and Weller S. 1901. *Prodromites*, a new ammonite genus from the Lower Carboniferous.—Journ. Geol., vol. IX, No. 3, p. 255—266, pls. VI—VIII.
- Smith H. J. 1938. The cephalopod fauna of the Buckhorn asphalt. Univ. Chicago Libraries, p. 1—40, pls. 1, 2.
- Spath L. F. 1930. The Eotriassic invertebrate fauna of East Greenland.—Meddelelser om Grønland, Bd. 83, Nr. 4, p. 1—90, pls. I—XII.
- 1931. Revision of the Jurassic cephalopod faunas of Kachh (Cutch), part IV.—Palaeont. Indica (N. S.), vol. IX, mem. 2, p. 279.
- 1933. The evolution of the Cephalopoda.—Biol. Reviews, vol. VIII, No. 4, p. 418—462, figs. 1—13.
- 1934. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History), Part IV, The Ammonoidea of the Trias, London, p. 1—521, pls. 1—18.
- Steinmann G. 1927. Die Methoden der Ammoniten-Phylogenie.—Paläont. Zeitschr., Bd. IX, S. 187—191.
- Steinmann G. und Döderlein L. 1890. Elemente der Paläontologie. Leipzig, S. I—XIX + 1—848, Abb. 1—1030.
- Strand E. 1929. Zoological and palaeontological nomenclatorial notes.—Acta Univ. Latviensis, t. XX, p. 3—29.
- Suess E. 1863. Über die Verschiedenheit und Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in der Niederung von Wien.—Sitzungsber. math.-naturwissensch. Kl. Akad. Wissensch., Bd. XLVII, Abt. 1, S. 306—331.
- 1865. Über Ammoniten.—Ibid., Bd. LII, Abt. 1, S. 71—89.
- Sun Y. C. 1939, 1947. The uppermost Permian ammonoids from Kwangsi and their stratigraphical significance.—Fortieth Anniv. Papers Nation. Univ. Peking (1939); Contr. Geol. Inst. Nation. Univ. Peking, No. 28, p. 35—49, pls. 1, 2 (1947).
- Sylvester-Bradley P. C., edit. 1956. The species concept in palaeontology. A symposium. London, p. I—VI + 1—145.
- Teichert C. 1944. Two new ammonoids from the Permian of Western Australia.—Journ. Paleont., vol. 18, No. 1, p. 83—89, pl. 17, text-figs 1—4.
- Thorpe W. H. 1940. Ecology and the future of systematics. In «The New Systematics» edited by J. Huxley, Oxford, p. 341—364.
- Trueman A. E. 1944. The ammonite body-chamber, with special reference to buoyancy and mode of life of the living ammonites.—Quart. Journ. Geol. Soc., vol. 96, part 4, No. 384, p. 339—378, text-figs. 1—17.
- Turner J. S. 1948. Mid-Dinartian reef limestones of Dublin and Cork.—Trans. Leeds Geol. Assoc., vol. 6, II (1946—1948), p. 44—56.
- Waagen W. 1869. Die Formenreihe des *Ammonites subradiatus*.—In Benecke's «Geogn.-palaeont. Beiträge», Bd. II, S. 179—259.
- 1879. Productus-limestone fossils. I. Pisces — Cephalopoda.—Mem. Geol. Surv. India, Paleont. Indica, ser. XIII, Salt-range fossils, vol. I, p. 1—72, pls. I—VI.
- 1880. Productus-limestone fossils. I. Pisces — Cephalopoda, Supplement. Specimens from the Trans-Indus continuation of the Salt-range. Ibid., ser. XIII, Salt-range fossils, vol. I, p. 73—85, pls. VII—VIII.
- 1895. Fossils from the Ceratite formation.—Ibid., ser. XIII, Salt-range fossils, vol. II, p. 1—323, pls. 1—40.
- Wanner J. 1932. Beiträge zur Paläontologie des Ostindischen Archipels. III. Zur Kenntnis der permischen Ammonoideenfauna von Timor.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Palaeont., Bl.—Bd. LXVII, S. 257—278.
- Wedekind R. 1908. Die Cephalopodenfauna des Oberdevon am Enkeberge.—Ibid., Bd. XXVI, S. 565—639.
- 1910. *Posttornoceras balvei* n. g. et n. sp., ein neuer Fall von Konvergenz bei Goniatiten.—Centralbl. Min., Geol., Paläont., Jahrg. 1910, S. 768—771, Abb. 1, 2.
- 1913a. Beiträge zur Kenntnis des Oberdevon am Nordrande des Rheinischen Gebirges. 2. Zur Kenntnis der Prolobitiden.—Neu. Jahrb. Min., Geol., Palaeont., Jahrg. 1913, Bd. I, S. 78—95, Taf. I—VIII, Abb. 1—5.
- 1913b. Die Goniatitenkalke des unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf.—Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin, Jahrg. 1913, S. 23—77, Taf. IV—VII, Abb. 1—14.
- 1914a. Beiträge zur Kenntnis der oberkarbonischen Coniatiten.—Mitteil. Mus. Stadt Essen, H. 1, S. 1—23, Taf. I, Abb. 1—6.

- Wedekind R. 19146. Monographie der Clymenien des Rheinischen Gebirges.—  
Abhandl. k. Gesellsch. Wissensch. Göttingen, N. F., Bd. 10, Nr. 1, S. 1—73.
- 1916a. Über Lobus, Suturallobus und Inzision.—Centralbl. Min., Geol., Palaont.,  
Nr. 8, S. 185—195, Abb. 1—6.
19166. Zur Systematik der Ammonoidea.—Ibid., Nr. 22, S. 529—538, Abb. 1—4
- 1918. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten).—Palaeontographica, Bd. LXII,  
Lief. 3, 4, S. 85—184, Taf. XIV—XXII, Abb. 1—54.
- Weller J. M. 1949. Paleontologic classification.—Journ. Paleont., vol. 23, No. 6,  
p. 680—690, text-figs. 1—4.
- Welter O. A. 1915. Die Ammoniten und Nautiliden der ladinischen und anisichen  
Trias von Timor.—Paläont. von Timor, Lief. V, S. 71—136, Taf. 83—95.
- 1922. Die Ammoniten der unteren Trias von Timor.—Ibid., Lief. XI, S. 83—160,  
Taf. CLV(1) — CLXXI(17), Text-fig. 1—21.
- Wolff C. F. 1759. Theoria generationis. Übers. und herausgeg. von Dr. Paul Samassa;  
Leipzig, Theil 1, S. 1—95, Theil 2, S. 1—98, 1896.
- Woodward A. S. 1938. Palaeontology and the Linnaean classification.—Proc. Linn.  
Soc. London, 150th Sess., part 4, p. 238—241.
- Württemberg L. 1880. Studien über die Stammesgeschichte der Ammoniten. Ein  
geologischer Beweis für die Darwin'sche Theorie. Leipzig, S. I—IX + 1—110, Stam-  
mtaf. I—IV.
- Yabe H. 1928. Notes on some interesting fossils from South China.—Japan. Journ.  
Geol., Geogr., Trans., vol. 6, p. 19—25, pl. 6.
- Yin T. H. 1935. Upper Paleozoic ammonoids of China.—Paleont. Sinica, ser. B, vol.  
XI, fasc. 4, p. 1—44, pls. 1—5.
- Zimmermann W. 1931. Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik und anderer  
Gruppierungswissenschaften. In Abderhalden's «Handbuch der biolog. Arbeits-  
meth.», Abt. IX, Teil 3, H. 6, S. 941—1053.
- Zittel K. A. [Циттель К.] 1895. Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie), ed. 1,  
S. 386—435.
- 1903. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), Abt. 1, Invertebrata, ed. 2,  
S. 398—468.
-

## УКАЗАТЕЛЬ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ НАЗВАНИЙ

Прямым шрифтом набраны названия, признанные действительными, курсивом — синонимы, младшие гомонимы и названия, признанные по разным соображениям недействительными. Стоящие после названия числа указывают: набранные прямым шрифтом — страницу, на которой соответствующая таксономическая единица описана, набранные курсивом — порядковый номер рода в таблице стратиграфического распространения.

- Abichia*, 226  
*Acanthoclymenia*, 233, 45  
*Acanthoclymeniidae*, 236  
*Acroceras*, 185, 112  
*Acutimitoceras*, 197, 113  
*Adelphoceras*, 204  
*Adelphoceratidae*, 204  
*Adrianitaceae*, 228  
*Adrianites*, 229, 287  
*Adrianitidae*, 228  
*Aganides*, 197, 249  
*Aganididae*, 196  
*Agastrioceras*, 214, 175  
*Agathiceras*, 216, 203  
*Agathicerataceae*, 215  
*Agathiceratidae*, 215  
*Agoniatitaceae*, 169  
*Agoniatites*, 169, 12  
*Agoniatitida*, 167  
*Agoniatitidae*, 169  
*Agoniatitina*, 167  
*Akmlilleria*, 189, 234  
*Aktubinskia*, 189, 247  
*Aktubites*, 225, 200  
*Almites*, 226  
*Altudoceras*, 221, 268  
*Ambiguites*, 249  
*Ammonellipsites*, 202, 128  
*Anabeloceras*, 178  
*Anarcestaceae*, 170  
*Anarcestes*, 170, 6  
*Anarcestidae*, 170  
*Anarcestina*, 169  
*Anatsabites*, 221, 281  
*Anderssonoceras*, 248, 300  
*Anderssonoceratidae*, 247  
*Anetoceras*, 168, 1  
*Anetoceratidae*, 167  
*Annulites*, 242  
*Anotoceras*, 249  
*Anthracoceras*, 209, 146  
*Anthracoceratidae*, 209  
*Aphyllites*, 169  
*Aphyllitidae*, 168  
*Araxoceras*, 248, 309  
*Araxoceratidae*, 248  
*Archoceras*, 171, 46  
*Aricoceras*, 229, 271  
*Aristoceras*, 206, 212  
*Aristoceratoides*, 206, 280  
*Artinskia*, 189, 226  
*Artioceras*, 188, 246  
*Asianites*, 222  
*Atratoceras*, 208  
*Atsabites*, 221, 252  
*Aulatornoceras*, 194, 47  
  
*Balvia*, 197  
*Balvites*, 173  
*Baschkirites*, 204, 164  
*Baschkiritinae*, 204  
*Basleoceras*, 229, 289  
*Beloceras*, 180, 43  
*Belocerataceae*, 178  
*Beloceratidae*, 178  
*Bendites*, 224  
*Bendoceras*, 219  
*Bendoceratidae*, 219  
*Berkhoceras*, 208  
*Berkhoceratidae*, 208  
*Beyrichoceras*, 201, 125  
*Beyrichoceratoides*, 201, 126  
*Bilinguites*, 214, 174  
*Biloclymenia*, 238, 78  
*Biloclymeniidae*, 237  
*Bisatoceras*, 213, 196  
*Bisatoceratinae*, 213  
*Boesites*, 186, 202  
*Bollandites*, 201, 124  
*Bollandoceras*, 201  
*Brancoceras*, 197  
*Branneroceras*, 217, 178  
*Branneroceratidae*, 216  
*Bransonoceras*, 222  
  
*Cabrieroceras*, 171, 17  
*Caenocyclus*, 249  
*Centroceras*, 195

- Centroceratos*, 195  
 Ceratitida, 244  
 Cheiloceras, 195, 59  
 Cheilocerataceae, 194  
 Cheiloceratidae, 194  
 Cheiloceratinae, 194  
*Cheilocerotes*, 195  
*Choneclymenia*, 242  
 Cibolites, 247, 298  
*Cibolitidae*, 246  
*Clarkeoceras*, 170  
 Clinolobidae, 229  
 Clinolobus, 230, 293  
 Cluthoceras, 201, 152  
 Clymenia, 243, 98  
 Clymeniaceae, 242  
 Clymeniida, 235  
 Clymeniidae, 243  
 Clymeniina, 242  
*Clymenites*, 243  
 Clymenoceras, 173, 50  
*Clymenoceratidae*, 173  
 Cordillerites, 192  
 Costaclymenia, 237, 75  
 Costaclymeniidae, 236  
*Cowdaleoceras*, 201  
*Cravenites*, 201  
 Cravenoceras, 212, 158  
 Cravenoceratinae, 212  
 Cravenoceratoides, 212  
 Crickites, 175, 29  
*Crickitinae*, 174  
 Crimites, 228, 236  
*Cryptoclymenia*, 196  
 Cycloclymenia, 173, 51  
 Cyclobaceae, 230  
 Cyclobidae, 232  
 Cyclobus, 233, 305  
 Cymaclymenia, 244, 102  
 Cymaclymeniidae, 244  
 Cyrtoclymenia, 243, 93  
 Cyrtoclymeniidae, 242
- Daixites, 188, 225  
 Daraelites, 186, 264  
 Daraelitidae, 185  
 Delepinoceras, 211, 157  
 Delepinoceratidae, 211  
 Demarezites, 226, 258  
 Devonopronorites, 178, 39  
 Devonopronoritidae, 177  
 Diabloceras, 219, 191  
 Dimeroceras, 196, 69  
 Dimeroceratidae, 196  
 Dimorphoceras, 205, 131  
 Dimorphocerataceae, 202  
 Dimorphoceratidae, 204  
 Discoclymenia, 196, 66  
 Discotoceras, 249, 312  
*Dodecalegoceras*, 222  
 Dobarites, 216, 162  
 Dobarocanites, 185, 148  
 Donetzoceras, 217, 182  
 Doryceras, 229, 285  
*Dryochoceras*, 204  
 Dunbarites, 229, 222  
 Dunbaritidae, 229  
 Dyscheiloceras, 195, 61
- Edmooroceras*, 204  
 Emilites, 228, 221  
*Endosiphonites*, 244  
 Entogonites, 202, 130  
*Entogonoceras*, 210  
 Eoasianites, 217, 201  
 Eobeloceras, 180, 41  
 Eocanites, 185, 106  
*Eoglyphioceras*, 201  
 Eogonioloboceras, 208, 132  
 Eoparalegoceras, 219, 189  
 Eoschistoceras, 219, 193  
 Eothalassoceras, 206, 147  
 Eothinites, 223, 255  
 Eothinitidae, 223  
 Eowellerites, 224, 194  
 Epadrianites, 229, 288  
 Epicanites, 186, 121  
 Epiglyphioceras, 223, 283  
*Epilegoceras*, 222  
*Epipronorites*, 187  
 Episageceras, 189, 301  
 Episageceratidae, 189  
 Epithalassoceras, 206, 279  
*Epitornoceras*, 193  
 Epiwocklumeria, 239, 82  
*Eucheiloceras*, 195  
*Eudissoceras*, 208  
 Eumedlicottia, 189, 274  
 Eumorphoceras, 204, 153  
 Eupleuroceras, 221, 206  
 Eupleuroceratidae, 220  
*Eurycyclus*, 202
- Falcicyclenia, 243, 97  
 Fascipericyclus, 202, 127  
 Ferganoceras, 203, 138  
 Ferganoceratinae, 203  
 Foordites, 171, 10  
*Frechiceras*, 192
- Gaetanoceras, 216, 251  
 Gastrioceras, 217, 177  
 Gastriocerataceae, 216  
 Gastrioceratidae, 216  
 Gattendorfia, 197, 108  
*Gemmellaroceras*, 234  
 Genuclymenia, 244, 101  
 Gephuroceras, 174, 24  
 Gephuroceratidae, 174  
 Gephuroceratina, 173  
*Gephyroceras*, 174  
*Gephyroceratidae*, 174  
*Girtyites*, 221  
 Girtyoceras, 204, 139  
 Girtyoceratidae, 204  
 Girtyoceratinae, 204  
 Glaphyrites, 212, 170  
 Glassoceras, 231, 272  
 Glassoceratinae, 231  
 Glatziella, 240, 83  
 Glatziellidae, 239  
 Gleboceras, 207, 204  
*Glyphioceras*, 211  
*Glyphioceratidae*, 210  
*Glyphioceratoides*, 211  
*Godthaabites*, 233  
 Goniatitaceae, 209  
 Goniatites, 211, 133

Goniatitida, 192  
Goniatitidae, 210  
Goniatitina, 199  
Gonioclymenia, 240, 85  
Gonioclymeniaceae, 240  
Gonioclymeniidae, 240  
Gonioclymeniina, 235  
Gonioglyphioceras, 208, 186  
Gonioloboceras, 208, 169  
Gonioloboceratidae, 207  
Gordonites, 209, 188  
Grabauites, 221  
Grioceras, 231  
Gurleyoceras, 208  
Gyroceratites, 169, 4  
Gyroceratitidae, 168

Hammatocyclus, 201  
Hanieloceras, 233  
Helicocyclus, 201  
Heminautilus, 195, 60  
Hexaclymenia, 236, 72  
Hexaclymeniidae, 235  
Hibernioceras, 211, 134  
Hoeninghausia, 175, 26  
Hoffmannia, 229, 292  
Hoffmanniidae, 229  
Holzapfeloceras, 171  
Homoceras, 213, 160  
Homoceratidae, 211  
Homoceratinae, 213  
Homoceratoides, 213, 165  
Hudsonoceras, 204, 154  
Hunanites, 198  
Hyatloceras, 226, 284  
Hyatloceratinae, 226

Ibergiceras, 186  
Ibergiceratidae, 185  
Imitoceras, 197, 103  
Imitoceratidae, 196  
Irinoceras, 197, 151  
Juresanites, 222, 230

Kaloclymenia, 240, 86  
Kamptoclymenia, 242, 89  
Karagandoceras, 199, 110  
Karagandoceratidae, 199  
Karakoramoceras, 201  
Kargalites, 226, 218  
Kargalitinae, 226  
Kaypericyclus, 202  
Kazakhoceras, 208, 143  
Kazakhstania, 197, 109  
Kiaclymenia, 238, 77  
Kingoceras, 247, 307  
Kittliella, 202  
Koenenites, 174, 25  
Komioceras, 175, 30  
Kosmoclymenia, 244, 100  
Krafftoceras, 233, 306  
Kufengoceras, 233, 261

Laevigites, 244  
Lagowites, 199, 70  
Latanarcestes, 171, 7

Latisageceras, 189  
Lenticlymenia, 243  
Lobotornoceras, 194, 56  
Lusitanoceras, 210  
Lyrogoniatites, 210, 145

Maenceras, 196, 65  
Maeneceras, 194  
Maenioceras, 194, 19  
Maenioceratidae, 194  
Manticoceras, 174  
Manticoceratinae, 174  
Marathonitaceae, 225  
Marathonites, 226, 227  
Marathonitidae, 225  
Marathonitinae, 226  
Marianoceras, 249  
Martites, 226  
Martoceras, 231  
Maximites, 197, 184  
Maximitidae, 197  
Medlicottia, 189, 244  
Medlicottiaceae, 186  
Medlicottiidae, 188  
Medlicottiinae, 189  
Megapronorites, 187, 149  
Merocanites, 185, 119  
Mesobeloceras, 180, 42  
Metacanites, 185, 136  
Metacrimites, 228  
Metadaraelites, 186  
Metadimorphoceras, 205  
Metalegoceras, 222, 243  
Metalegoceratidae, 222  
Metaperrinites, 225, 256  
Metapronorites, 186, 216  
Metaricoceras, 229  
Metasageceras, 192  
Metaschistoceras, 219  
Metotoceras, 249  
Mexioceras, 233, 294  
Milleroceras, 208  
Mimagoniatites, 169, 5  
Mimagoniatitidae, 169  
Mimoceras, 169  
Mimocerataceae, 167  
Mimoceratidae, 168  
Mimoceratinae, 169  
Mimosphinctes, 168, 2  
Mimosphinctinae, 168  
Miroclymenia, 238, 80  
Miroclymeniidae, 238  
Muensteroceras, 201, 114  
Muensteroceratidae, 201

Nautellipsites, 201, 116  
Neoaganides, 197, 219  
Neoaricoceras, 229  
Neocrimites, 228, 270  
Neodimorphoceras, 209, 199  
Neogoceras, 189, 276  
Neoglyphyrites, 212, 224  
Neoglyphioceras, 210, 144  
Neoglyphioceratidae, 210  
Neoicoceras, 249  
Neoicoceratidae, 216  
Neomanticoceras, 178, 40  
Neomaronites, 226

*Neopharciceras*, 177, 37  
*Neopopanoceras*, 234  
*Neopronorites*, 187, 217  
*Neoshumardites*, 215, 250  
*Neostacheoceras*, 231  
*Neostacheoceratinae*, 230  
*Nodosageceras*, 189, 277  
*Nomismoceras*, 202, 129  
*Nomismoceratidae*, 202  
*Nomismoceratinae*, 202  
*Nordiceras*, 177, 38  
*Nuculoceras*, 213, 168  
*Nuculoceratinae*, 213  
  
*Orthoclymenia*, 244  
*Osmanoceras*, 249  
*Otoceras*, 249  
*Otocerataceae*, 247  
*Otoceratidae*, 249  
*Otoclymenia*, 240  
*Owenoceras*, 215, 197  
*Oxyclymenia*, 244  
  
*Pachyclymenia*, 238, 79  
*Palaeogoniatites*, 168, 3  
*Palaeolecanites*, 247, 308  
*Palermites*, 229, 286  
*Pamirites*, 231  
*Pamiritinae*, 230  
*Paraceltites*, 246, 273  
*Paraceltitidae*, 246  
*Paradimeroceras*, 196, 68  
*Paradimorphoceras*, 205, 142  
*Paragastrioceras*, 221, 235  
*Paragastrioceratidae*, 221  
*Paragathiceras*, 216  
*Paragattendorfia*, 197, 107  
*Paraglyphioceras*, 211  
*Paragoniatites*, 210  
*Paralecanites*, 246  
*Paralecanitidae*, 246  
*Paralegoceras*, 219, 192  
*Paralytoceras*, 173, 52  
*Paraperrinites*, 225  
*Paraphyllites*, 169, 13  
*Paraprolecanites*, 185  
*Parapronorites*, 187, 265  
*Parasageceras*, 192  
*Paraschistoceras*, 219, 210  
*Parashumardites*, 225, 207  
*Paratorleyoceras*, 195, 63  
*Parawocklumeria*, 242, 91  
*Parawocklumeriaceae*, 241  
*Parawocklumeriidae*, 241  
*Parodiceras*, 193  
*Parodiceras*, 171  
*Parodicerellum*, 171, 14  
*Parodoceras*, 193  
*Pennoceras*, 213, 205  
*Pericleites*, 216, 163  
*Pericyclaceae*, 200  
*Pericyclidae*, 201  
*Pericyclus*, 201, 117  
*Peritrochia*, 227, 259  
*Pernoceras*, 193  
*Perrinites*, 225, 257  
*Perrinitidae*, 224  
*Phanroceras*, 219, 183

*Pharciceras*, 177, 35  
*Pharcicerataceae*, 174  
*Pharciceratidae*, 176  
*Phenacoceras*, 173  
*Phenacoceratidae*, 173  
*Pinacites*, 171, 11  
*Pinacitidae*, 171  
*Pinnacites*, 171  
*Pinnacitidae*, 171  
*Pinoceras*, 209  
*Pintoceras*, 249  
*Pirielymenia*, 243, 94  
*Planulites*, 243  
*Platyclymenia*, 242, 92  
*Platyclymeniidae*, 242  
*Platygoniatites*, 211, 156  
*Pleuroclymenia*, 242  
*Plummerites*, 228  
*Policeras*, 226  
*Politiceras*, 205, 185  
*Polonites*, 196, 67  
*Polonoceras*, 194, 54  
*Ponticeras*, 174, 22  
*Popanoceras*, 234, 263  
*Popanocerataceae*, 233  
*Popanoceratidae*, 233  
*Postaktubites*, 225  
*Postclymenia*, 244  
*Postglatziella*, 240, 84  
*Postprolobites*, 172  
*Posttornoceras*, 194, 57  
*Praedaraelites*, 186, 137  
*Praeglyphioceras*, 199, 71  
*Praeglyphiocerataceae*, 198  
*Praeglyphioceratidae*, 198  
*Praeglyphioceratina*, 198  
*Prehoffmannia*, 249  
*Preshumardites*, 215, 215  
*Prionoceras*, 172, 49  
*Probeloceras*, 175, 28  
*Proceratites*, 247  
*Procycolobus*, 233  
*Procdaraelites*, 186  
*Prodromites*, 180, 104  
*Prodromitidae*, 180  
*Progonioclymenia*, 236, 73  
*Prohyattoceras*, 226  
*Prolecanitaceae*, 184  
*Prolecanites*, 185, 120  
*Prolecanitidae*, 185  
*Prolecanitina*, 182  
*Prolobitaceae*, 172  
*Prolobites*, 172, 48  
*Prolobitidae*, 172  
*Promedlicottia*, 189  
*Prometalegoceras*, 217  
*Pronoceras*, 217  
*Pronorites*, 186, 122  
*Pronoritidae*, 186  
*Properrinites*, 225, 231  
*Propinacoceras*, 189, 266  
*Propinacoceratidae*, 188  
*Propopanoceras*, 234, 241  
*Prosageceras*, 189  
*Proshumardites*, 216, 166  
*Prosicanites*, 189  
*Prostacheoceras*, 231, 237  
*Protactoclymenia*, 243  
*Prothalassoceras*, 206, 213  
*Protimanites*, 175



Protocanites, 185, 105  
 Protopanoceras, 234, 229  
 Protornoceras, 193, 20  
 Prototoceras, 249, 311  
 Protoxyclymenia, 244, 99  
 Prouddenites, 188, 198  
 Pseudagathiceras, 229, 290  
 Pseudarietites, 176, 53  
*Pseudoarietites*, 176  
 Pseudobisatoceras, 213, 172  
 Pseudoclymenia, 194, 55  
 Pseudogastrioceras, 221, 304  
 Pseudohalorites, 198, 248  
 Pseudohaloritidae, 198  
*Pseudohomoceras*, 249  
*Pseudonomismoceras*, 249  
 Pseudoparalegoceras, 219, 190  
 Pseudoparalegoceratidae, 218  
 Pseudosagecceras, 192  
 Pseudoschistoceras, 222, 254  
 Pseudovidrioceras, 227, 269

Raymondiceras, 194, 58  
 Raymondiceratinae, 194  
 Rectoclymenia, 243, 96  
 Rectoclymeniidae, 243  
 Reticuloceras, 214, 161  
 Reticuloceratidae, 213  
 Rhipacocanites, 185  
*Rhiphaeites*, 223  
 Rhymmoceras, 210, 155  
*Richardsonites*, 212  
 Rotaraxoceras, 248, 310  
 Rotopericyclus, 201, 118

Sagecceras, 192  
 Sageccerataceae, 191  
 Sagecceratidae, 192  
 Sagittoceras, 204, 140  
 Sakmarites, 187, 233  
 Sandbergeroceras, 176, 32  
*Sandbergeroceratinae*, 175  
 Scharthymites, 213, 173  
 Schindewolfoceras, 176, 33  
 Schistoceras, 219, 211  
 Schistoceratidae, 219  
 Schizoelymenia, 240, 87  
*Schizocyclus*, 202  
*Sedgwickoceras*, 196  
 Sellaelymenia, 237, 76  
 Sellaelymeniaceae, 235  
 Sellaelymeniidae, 237  
 Sellanarcestes, 171, 8  
 Shengoceras, 233, 262  
 Shikhanites, 191, 228  
 Shikhanitidae, 190  
 Shuichengoceras, 209, 171  
 Shumarditaceae, 224  
 Shumardites, 225, 220  
 Shumarditidae, 224  
 Sicanites, 188, 267  
 Sicanitinae, 188  
*Sinoclymenia*, 249  
 Sizilites, 229, 291  
 Sobolewia, 172, 15  
 Solicymenia, 236, 74  
 Somoholites, 215, 214

Somoholitidae, 214  
 Sosiocrimites, 228  
 Sphaeropharciceras, 177, 34  
*Sphenoceras*, 211  
 Sphenoclymenia, 240, 88  
 Spirolegoceras, 222, 253  
 Sporadoceras, 196, 64  
 Sporadoceratidae, 195  
 Stacheoceras, 231, 275  
 Staffites, 195  
*Stenoclymenia*, 242  
 Stenocyclus, 202  
 Stenopronorites, 186, 167  
*Strawnoceras*, 219  
*Striatoclymenia*, 244  
*Striatoclymenidae*, 244  
 Strigogoniatites, 221, 282  
 Subanarcestes, 170, 9  
 Subglassoceras, 232  
 Subkargalites, 226  
*Subpronorites*, 186  
*Subshumardites*, 225  
 Sudeticeras, 211, 135  
 Sulcogirtyoceras, 204  
 Sundaites, 191, 278  
 Sundaitidae, 191  
*Sunoclymenia*, 249  
 Synartinskia, 188, 239  
 Syngastrioceras, 212, 181  
 Synpharciceras, 177, 36  
 Synuraloceras, 221, 240  
 Synwocklumeria, 239, 111

Tabantalites, 226, 232  
 Tauroceras, 234, 297  
*Tauroceratinae*, 233  
 Terektytes, 201, 115  
*Tetragonites*, 202  
*Texites*, 209  
 Texoceras, 229, 260  
 Thalassoceras, 206, 245  
 Thalassoceratidae, 205  
 Thalassoceratinae, 206  
 Timanites, 175, 27  
 Timanoceras, 182, 44  
 Timanocerataceae, 182  
 Timanoceratidae, 182  
 Timanoceratina, 181  
 Timorites, 233, 296  
*Timoritidae*, 232  
 Torleyoceras, 195, 62  
 Tornoceras, 193, 21  
 Tornocerataceae, 193  
 Tornoceratidae, 193  
 Tornoceratina, 193  
*Trapezocyclus*, 201  
 Triaclymenia, 242, 90  
*Triaenoceras*, 176  
 Triainoceras, 176, 31  
 Triainoceratidae, 175  
 Tridentites, 187, 123  
 Trigonoclymenia, 242  
 Trigonogastrioceras, 219, 179  
 Trizonoceras, 205, 141  
*Trochilioceras*, 217  
*Tschungkuoceras*, 217  
 Trochoclymenia, 243, 95  
 Tympanoceras, 212, 159  
 Uchtites, 174, 23

Uddenites, 188, 208  
Uddenitinae, 188  
Uddenoceras, 188, 209  
*Uralites*, 206, 223  
Uraloceras, 221, 242  
Uralopronorites, 187, 159  
Urartoceras, 249, 313

*Varioclymenia*, 242  
Verneuilites, 214, 176  
Vidrioceras, 231, 223  
Vidrioceratidae, 230  
Vidrioceratinae, 231  
Virginoceras, 178

*Waagenia*, 231  
Waagenina, 231, 238  
Waagenoceras, 233, 295  
*Walkerites*, 224  
Wanneroceras, 233

Wedekindella, 171, 18  
*Wedekindoceras*, 196  
Welleritaceae, 223  
Wellerites, 224, 195  
Welleritidae, 223  
Werneroceras, 171, 16  
Wiedeyoceras, 208, 187  
Winslowoceras, 224, 180  
Wocklumeria, 239, 81  
Wocklumeriidae, 239

Xenaspis, 247, 302  
Xenodiscaceae, 246  
Xenodiscidae, 247  
Xenodiscites, 247, 299  
Xenodiscus, 247, 303

*Yakutoceras*, 249  
Yinoceras, 207, 249  
Yinoceratinae, 207

---

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение . . . . .	3
--------------------	---

### *Часть первая*

#### ТЕОРИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Глава I. Истоки учения о системе органического мира . . . . .	7
Глава II. Типы систем . . . . .	14
Типологические, или «естественные», системы . . . . .	14
Филогенетическая система . . . . .	20
Глава III. Проблема взаимоотношения онтогенеза и филогенеза . . . . .	26
Индивидуальное развитие, или онтогенез . . . . .	30
Онтогенетическая рекапитуляция . . . . .	36
Модусы онто-филогенетических изменений и порядки рекапитуляции . . . . .	45
Онтогенетическое ускорение, или концентрация . . . . .	51
Глава IV. Некоторые теоретические вопросы филогенетической систематики . . . . .	64
Взаимоотношение систематики и филогении . . . . .	64
О реальности таксономических категорий . . . . .	65
О признаках таксономических категорий . . . . .	70
Проблема перехода в систематике . . . . .	75
Глава V. Принципы филогении и систематики . . . . .	85
Хронологический принцип . . . . .	86
Принцип гомологий . . . . .	88
Онтогенетический принцип . . . . .	94
Принцип основного звена . . . . .	98
Хорологический принцип . . . . .	104
Глава VI. Таксономические категории, или таксоны . . . . .	107
О тождестве таксономических категорий в неонтологии и палеонтологии . . . . .	109
Таксономические категории отрядной группы . . . . .	112
Таксономические категории семейственной группы . . . . .	114
Род . . . . .	120
Вид . . . . .	126
Внутривидовые таксономические категории . . . . .	134

### *Часть вторая*

#### СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ПАЛЕЗОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Глава VII. Об основах построения системы аммоноидей . . . . .	139
Таксономическое значение разных признаков . . . . .	139
Генетическая терминология элементов лопастной линии . . . . .	150
Эволюция начальных стадий онтогенетического развития лопастной линии как основа построения системы аммоноидей . . . . .	155
Материалы по классификации аммоноидей . . . . .	159
Глава VIII. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей . . . . .	166
Отряд Agoniatitida . . . . .	167
Отряд Goniatitida . . . . .	192
Отряд Clymeniida . . . . .	235
Отряд Ceratitida . . . . .	244

Глава IX. Филогения палеозойских аммонойд . . . . .	258
Происхождение надотряда аммонойд . . . . .	258
Общий ход эволюции аммонойд . . . . .	260
Филогения отряда Agoniatitida . . . . .	263
Филогения отряда Goniatitida . . . . .	275
Филогения отряда Clymeniida . . . . .	291
К филогении отряда Ceratitida . . . . .	297
Процветание и кризисы в истории аммонойд . . . . .	299
Выводы . . . . .	303
Литература . . . . .	308
Указатель таксономических названий . . . . .	324

---

*Руженцев Василий Ермолаевич*

**Принципы систематики, система и филогения  
палеозойских амmonoидей**

Труды Палеонтологического института, том 83

\*

*Утверждено к печати  
Палеонтологическим Институтом  
Академии наук СССР*

\*

Редактор издательства Т. А. Матвеевко  
Технический редактор Л. А. Лебедева

РИСО АН СССР № 96-60В. Сдано в набор 17/XII 1960 г.  
Подписано к печати 6/V 1960 г. Формат 70×108<sup>1/16</sup>, 20,75 печ. л.;  
28,43 усл. печ. л.; 27,8 уч.-пзд. л. + 2 вклейки.  
Тираж 1700 экз. Т-05185. Изд. № 4081. Тип. зак. 2546

Цена 20 руб. 75 коп.

---

Издательство Академии наук СССР,  
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21  
2-я типография Издательства АН СССР.  
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Опечатки

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
35	10,11 стр.	нелпрерывно	непрерывно
49	13 св.	вентральной	с вентральной
53	14 св.	Коп	Коп
84	17 стр.	онтогнеза	онтогенеза
143	13 стр.	вентральными	вентральным
160	2, 3 св.	Simplicos	Simplices
196	10 св.	VL <sub>1</sub> LU : ID	VL <sup>1</sup> LU : ID
219	11 св.	Castrioceras	Gastrioceras