



С.С.Лазарев

Эволюция и система продуктид

«НАУКА»



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Основаны в 1932 г.
Том 242

С.С.Лазарев

Эволюция и система продуктид

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Г.А. АФАНАСЬЕВА



МОСКВА
"НАУКА" 1990

Эволюция и система продуктид/С.С. Лазарев — М.: Наука, 1990. — 173 с. — ISBN 5-02-004698-1

В монографии описаны эволюционные линии большой группы (300 родов) продуктид, реконструированные автором. Анализ морфогенеза признаков, с которыми связаны наиболее важные моменты эволюции продуктидин, послужил основой для построения и объяснения их новой системы. Использование принципа историзма обусловило существенные отличия системы от ранее принятой. В книге описаны все таксоны семейственной группы, приведена таблица стратиграфического распространения ее родов.

Для палеонтологов и биологов-эволюционистов.

Табл. 40. Ил. 48. Библиогр. 272 назв.

Evolution and System of Productids / S.S. Lazarev

The principal evolutionary lines of a large group of productids (about 300 genera) united in the Productidina suborder have been reconstructed. The rest of productids have been distinguished in the new suborder Strophalosiidina isolated at the very start of productids' appearance. The succession of principal events in the Productidina evolution has been watched which helped to find numerous parallels, and found a new system of this group. Certain nottrivial regularities of the evolution and method questions of building up systems are discussed. There are described all the taxa of the family group. There is given a table of the stratigraphic range of the productid genera.

For palaeontologists and biologists interested in the problems of evolution.

Рецензенты: Л.А. Невеская, Е.Е. Павлова

Л 1904000000-434 528-90, II
042(02)-90

© Издательство «Наука», 1990

ISBN 5-02-004698-1

ISSN 0376—1444

ВВЕДЕНИЕ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ГРУППЕ

Работа посвящена системе продуктид — группе замковых брахиопод, возникших в девоне, но получивших необычайно широкое распространение в морях карбона и перми. Обилие и разнообразие продуктид в бентосе морей карбона и перми настолько велико, что в 50—60-е годы каменноугольные моря нередко называли "продуктусовыми", и это определение попало в отечественные "Основы палеонтологии" (Лихарев, 1960). Всего известно более 450 родов продуктид.

Продуктиды, как и остальные замковые брахиоподы, относятся к одному и тому же экологическому типу фауны: все они эпибионты-фильтраторы. В этом отношении продуктиды — хороший объект для изучения закономерностей морфологической эволюции, поскольку огромное разнообразие этой группы появилось в пределах единого экологического типа. Понятно, что большое разнообразие продуктид на уровне родов и таксонов семейственной группы обеспечивалось не столько появлением все новых и новых особенностей строения, сколько процессами параллельного возникновения одних и тех же диагностических признаков в независимо развивавшихся филумах. Это приводило к появлению таксонов с различными комбинациями диагностических признаков, что чрезвычайно осложнило задачу филогенетических реконструкций и построения хорошей системы продуктид. Еще в 1918 г. Янишевский писал: "Группа продуктид представляет может быть наиболее сложную группу брахиопод, для которой дать ясную картину генетических отношений в настоящее время является делом неосуществимым" (1918, с. 21). По словам Т. Хуана (Huang, 1932, с. 7), "классификация *Producti* всегда была одной из загадочных проблем, стоящих перед исследователем палеонтологии беспозвоночных". Эти слова были написаны тогда, когда общее число известных родов продуктид составляло около 60. С тех пор это число увеличилось в семь раз и продолжает расти. С одной стороны, такой процесс вполне закономерен, поскольку отражает рост наших знаний о морфологии и разнообразии группы. С другой стороны, он привел к существенному усложнению задачи построения системы продуктид на семейственном уровне и к трудности ориентироваться в постоянно растущем разнообразии родов. Последняя работа, посвященная синтезу всех данных по системе группы, — классическая монография Э. Мюр-Вуд и Г. Купера (Mur-Wood, Cooper, 1960), опубликованная более четверти века назад, при всех ее несомненных достоинствах не объясняет сколько-нибудь удовлетворительно систему продуктид. Она явилась прежде всего прекрасно иллюстрированным справочником всех известных тогда родов продуктид. Этим и объясняется ее популярность. Системой пользуются до сих пор, но ее не понимают. Распределение родов по таксонам семейственных групп вызвало и вызывает массу безответных вопросов. Например, почему представители *Marginiferidae* и *Productidae* — два, а не одно семейство; характернейшая особенность обоих семейств — развитие маргинальных образо-

ваний и серия шлейфов спинной створки. И почему Retagiinae отнесены к маргиниферидам, а не к продуктидам или диктиоклостидам? И зачем нужно было выделять подсемейство Proboloniinae, представители которого отличаются от Kozlowskia лишь большим числом шлейфов? Или — почему в подсемейство Marginiferinae объединены роды с низкой и высокой полостью раковины, причем низкополостные формы появляются только в среднем и позднем карбоне. Значит ли это, что авторы допускали происхождение низкополостных форм от высокополостных, т.е. обратный процесс развития (первоначально до фамена существовали только низкополостные формы)? Подобным вопросам нет конца. Ответ на них нельзя извлечь ни из текста монографии Мюр-Вуд и Купера, ни из их филогенетической схемы (она слишком общая и не учитывает важнейшего, девонского этапа развития группы). Логика построения системы осталась неясной (даже если считать несущественным исторический фактор в ее обосновании). А между тем система — это разновидность теории и, как таковая, она должна обладать свойством фальсифицируемости (в смысле К. Поппера).

Итак, система продуктид, предложенная Мюр-Вуд и Купером, остается необъясненной. Ориентироваться в ней было сложно еще в 60-е годы. С тех пор число родов продуктид увеличилось более чем в два раза. Все изложенное свидетельствует об актуальности данной работы. В ней будет рассмотрена эволюция и система основного из двух подотрядов продуктид — Productidina, насчитывающего более 310 родовых названий.

МЕТОДИЧЕСКИЙ ПОДХОД

Элементарный таксон, который использовался в настоящей работе, — род. Лишь когда возникали номенклатурные проблемы, приходилось обращаться к видам (главным образом типовым). Возникает вопрос, следовало ли, по существу, пересматривать систему продуктид, предложенную Мюр-Вуд и Купером? Не достаточно ли просто дополнить (расширить) систему путем формального включения в ее состав новых таксонов, появившихся за последнюю четверть века? Эти вопросы правомерны потому, что среди палеонтологов-стратиграфов бытует такое мнение: совершенно не важно, каким образом мы будем распределять роды по таксонам более высокого ранга, поскольку операционными единицами в стратиграфии являются только виды и роды.

С подобной точкой зрения я не могу согласиться по следующим причинам. Во-первых, если нам непонятна иерархия таксонов выше родового уровня, то неизбежно возникают трудности и в определении родов. Примером служит парадоксальная ситуация, сложившаяся после 1960 г.: наиболее детальная система продуктид была принята, но не понята (хотя почти все роды в ней были прекрасно охарактеризованы); в результате биостратиграфам, изучавшим продуктид из разных регионов, было гораздо легче общаться между собой на языке видовых, а не родовых названий. Определение родовой принадлежности старых и новых видов вызывало трудности даже у такого опытного специалиста по продуктидам, каким была Т.Г. Сарычева. Между тем положение любой формы в хорошей системе проще определяется "сверху вниз", а не наоборот.

Второе возражение тесно связано с первым. Число родов разных групп постоянно растет. Ориентироваться в этом обилии родов без хорошей системы может только специалист с большим опытом работы. Неискушенному в данной группе специалисту очень трудно освоить большое разнообразие без обоснованной и понятной системы.

В-третьих, хорошая система позволяет иногда предсказать существование еще неизвестных родов с определенными признаками. Если система хороша, выделение

новых родов работает не на ее разрушение, а на ее достраивание (дополнение). Иными словами, одним из признаков хорошей системы является определенный "запас прочности": накопление новых данных не приводит к ее существенной перестройке.

В-четвертых, стратиграфам иногда полезно работать не только с видами и родами, но и с более крупными таксонами, возникновение которых было связано с какими-то значительными событиями в эволюции соответствующей группы. Тем самым использование надродовых таксонов имеет значение в связи с развитием "событийной стратиграфии". Важно при этом, чтобы надродовые таксоны не просто были все более крупными группировками родов, а отражали все более существенные этапы эволюции соответствующих групп.

И наконец, теоретики-эволюционисты в своих расчетах обычно оперируют таксонами более высокого ранга, чем роды. Понятно, что такие таксоны не могут быть формальными, а должны отражать существенные особенности эволюционного процесса.

Следующий вопрос, почему я надеюсь, что новая система окажется лучше той, которую предложили Мюр-Вуд и Купер. Дело в том, что последняя была основана преимущественно на анализе многообразия, которое возникло в карбоне и перми. Исторической основы построения системы почти не существовало. Филогенетическая схема (Muir-Wood, Cooper, 1960, рис. 8) была слишком общей и представляла скорее следствие, чем основу системы. Девонские продуктиды учитывались, но им не придавалось существенного значения в построениях этих авторов. Между тем, как теперь выяснилось, основа огромного многообразия, возникшего в карбоне, была заложена еще в девоне. Анализ исходных эволюционных процессов позволил выявить параллелизмы, которые стали особенно многочисленными в карбоне и перми. Именно реконструкции филогенезов и выявление последовательности основных апоморфий позволили обосновать новую систему продуктидин. Таким образом, новая система получила историческое обоснование, и тем самым дальнейшее ее совершенствование будет уже невозможно без обсуждения филогенезов соответствующих групп.

Общий подход к вопросам эволюции и системы продуктид определялся концепцией дарвинизма. Парадигма эволюционного процесса, в основе которой находится филогенетическое древо, представляется мне полезной, удобной и методически оправданной.

Наиболее обоснованной и непротиворечивой выглядит последняя версия дарвинизма, которая в наиболее полном виде сформулирована недавно в статьях М.А. Шишкина (1984 и др.) и получила название эпигенетической теории эволюции.

Для палеонтологов в эпигенетической теории эволюции наиболее важны, по-видимому, три момента: признание большой роли определенной изменчивости, невозможность скачкообразной эволюции (на основе девиаций и педогенеза) и объяснение закономерности (канализированности) эволюционного процесса. При реконструкции разных филетических линий продуктид я широко пользовался положением эпигенетической теории, согласно которому новые признаки возникают на последней стадии онтогенеза и только потом "спускаются" на более ранние стадии роста. Поэтому, например, радиально-ребристая форма, но с гладкой примакушечной частью не может выводиться из форм, у которых радиальная ребристость захватывает и примакушечную часть.

В систематике относительный вес признаков обосновывается эпигенетической теорией следующим образом: признаки, наиболее устойчивые в онтогенезе и филогенезе, имеют наибольшее систематическое значение. Отсюда ясно, что разделять признаки с точки зрения их систематической значимости на внешние и внутренние бессмысленно (обычно считается, что особенности внутреннего

строения у брахиопод имеют большой вес). Например, отрядная принадлежность раковин-продуктид легко определяется по внешнему виду без обращения к элементам внутреннего строения. Отчасти поэтому в работе не используется термин "гомеоморфия" — незаслуженно возникшее общее внешнее сходство. Разумеется, это явление очень распространено среди продуктид. Однако более важно, что процессы независимого приобретения сходства в равной степени затрагивают и элементы внутреннего строения и все они основаны на канализированности морфогенетических процессов. Термин "гомеоморфия", возможно, был бы удобным, но только если не относить к гомеоморфии и унаследованное сходство, как это предлагала недавно Г.А. Афанасьева (1984).

Исторический подход к построению системы сочетается в работе со структурным подходом. Однако выявленная структура в системе продуктидин (периодическое повторение диагностических особенностей у представителей разных семейств) рассматривается не как имманентное свойство системы, а как результат канализированности филогенетических процессов.

Из общих вопросов, имеющих отношение к данной работе, наибольший интерес представляет проблема соотношения параллелизмов и принципа монофилии. Эта проблема обсуждалась в недавно опубликованной статье (Лазарев, 1988) и поэтому здесь рассматривается очень кратко. Другие проблемы обсуждаются в главе "Общие вопросы систематики".

В работе использовалась обычная методика препаровки и изучения брахиопод. Новым является только метод выявления внутренних структур, возникающих на ранних стадиях роста путем протравливания кислотой наружной поверхности примакушечной части створок (Лазарев, 1985а).

При обсуждении вопросов эволюции продуктид и при построении филогенетических схем использовались общепринятые ярусы Международной стратиграфической шкалы. Поскольку к общей шкале привязывались материалы из разных регионов Земли, точность соответствующих стратиграфических корреляций в разных случаях была разной. По-видимому, наиболее спорными, а следовательно, наименее точными являются корреляции пермских отложений. Для этой части шкалы точность стратиграфического распространения таксонов может уменьшаться до яруса.

Использовалась общепринятая терминология (Палеонтологический словарь, 1965; Сарычева, 1970; Muir-Wood, Cooper, 1960; Muir-Wood, 1965). Некоторые добавления и изменения обсуждаются в главе "Вопросы морфологии".

На рисунках приняты следующие обозначения терминов: а — аррея, аг — аурикулярные гребни, бв — брахиальные валики, бс — брюшная створка, вп — висцеральная полость, д — диафрагма, з — зуб, зг — зигидий, зо — замочный отросток, зя — зубные ямки, и — иглы (или место их прикрепления), ка — краевая аррея, кв — кардинальный валик, л — лофидий, м — миофор, мв — маргинальный валик, мп — мантийная полость, мп — мускульное поле, оза — отпечатки задних аддукторов, оп — опорные пластины, опа — отпечатки передних аддукторов, пб — протегулярный бугорок, пз — пластинчатая зона, с — сосочки, сс — срединная септа, сш — серия шлейфов, у — ушки, ш — шипы.

ФАКТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

Работа была бы невозможной без наличия большого коллекционного материала.

В Палеонтологическом институте АН СССР продуктиды интенсивно изучались с самого начала его основания такими известными учеными, как Т.Г. Сарычева, Е.А. Иванова, А.Н. Сокольская, а потому к настоящему времени накоплен обширный материал практически из всех регионов СССР и всех стратиграфических интервалов распространения группы. В этом принимали участие все

сотрудники лаборатории брахиопод и другие палеонтологи. Начиная с 1967 г. в пополнении коллекционного фонда принимал участие и автор.

Использовались также небольшие сравнительные коллекции по продуктидам из некоторых регионов зарубежных стран, хранящиеся в Палеонтологическом институте. Кроме того, в разные годы я познакомился с многочисленными коллекциями в различных учреждениях Москвы, Ленинграда, Киева, Казани, Магадана, Минска, а также с некоторыми зарубежными коллекциями, хранящимися в музеях Варшавы и Кракова.

Из 52 таксонов семейственного ранга всех продуктид, рассмотренных в американских "Treatise..." (последнем справочнике по брахиоподам), в коллекционном материале, доступном автору, отсутствовало всего 10 таксонов. Доля таксонов родового ранга, представленная в доступных мне коллекциях, существенно меньшая — менее половины всех известных родов. В этой связи важно отметить, что большинство описаний родов в зарубежных работах достаточно полные, а главное, они иллюстрированы прекрасными фотоизображениями внешнего и внутреннего строения раковины. И лишь сравнительно немногие работы, особенно большинство работ китайских палеонтологов, опубликованные в последние годы, составляют досадное исключение.

Я благодарю всех коллег из различных организаций, которые предоставили мне возможность познакомиться с их коллекциями. Выражаю благодарность сотрудникам лаборатории брахиопод, а среди них особенно — Т.Г. Сарычевой и Е.А. Ивановой за многолетние сборы хорошего коллекционного материала. Работе во многом способствовала доброжелательность заведующего лабораторией брахиопод Г.А. Афанасьевой. За обсуждение общих вопросов систематики я благодарен А.П. Расницыну, М.А. Шишкину и В.Ю. Дмитриеву.

Очень важной для работы была постоянная техническая помощь моей жены М.К. Емельяновой.

Рисунки выполнены автором, а наиболее сложные — художником В.Д. Калгановым; фотографии — В.Т. Антоновой.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКТИД

История изучения группы до начала 60-х годов текущего столетия достаточно полно изложена в монографии Э. Мюр-Вуд и А. Купера (Muir-Wood, Cooreg, 1960). Поэтому я отмечу лишь основные моменты изучения продуктид до выхода в свет этого капитального труда, а затем более подробно продолжу историю изучения группы с 1960 г. до настоящего времени.

Началом истории изучения продуктид, по-видимому, можно считать 1814 г., когда Дж. Соверби (Sowerby, 1814) выделил род *Productus*, на котором теперь основано название отряда. Первоначально род включал семь видов, выделенных тем же автором: *P. longispinus*, *P. flemingi*, *P. spinulosus*, *P. aculeatus*, *P. scabriculus*, *P. spinosus* и *P. scoticus*. Прошло немногим более 20 лет, и в системе Дж. Филлипса (Phillips, 1836) уже насчитывалось 28 видов рода *Productus*, разделенных им на две группы: с радиальной скульптурой (ребра, струйки) и с концентрической скульптурой.

В 1840 г. Дж. Грей (Gray, 1840) поднял ранг группы до семейства, а позже (Gray, 1848) дал диагноз, определив *Productidae* как группу ископаемых раковин, которые были обычно иглистые и часто прикреплялись к субстрату поверхностью брюшной створки. Следует отметить, что в этот период изучения в состав группы иногда включали брахиопод, которые теперь относятся к разным отрядам. В частности, Грей (Gray, 1848) наряду с *Productus* и *Strophalosia*

включил в свое семейство *Chonetes*, *Leptaena*, *Strophomena*, *Orthis* и даже коралл *Calceola*. В то время (середина прошлого столетия) продуктиды делились чаще не на роды, а на группы и подгруппы главным образом по особенностям скульптуры. Наиболее детальные классификации такого свойства были опубликованы Э. Вернейлем (*Verneuil*, 1845) и Л. Конинком (*Koninck*, 1847). Хотя позже подразделения, основанные исключительно на особенностях скульптуры, были признаны явно сборными группами, до сих пор в обиходе используются некоторые из введенных тогда названий, особенно — "семиретикулярные продуктиды". Однако уже в 40-х годах прошлого века при классификации продуктид, кроме скульптуры, исследователи обращали внимание на форму раковины, а У. Кинг (*King*, 1846) указал в качестве классификационного признака форму брахиальных валиков. Начиная с работы В. Ваагена (*Waagen*, 1884), продуктиды стали обычно делить на два подсемейства или семейства — *Productidae* и *Chonetidae*. Кроме того, Вааген выделил группу своеобразных продуктид в семейство *Richthofeniidae*. Среди работ второй половины прошлого столетия следует отметить работы американского палеонтолога Дж. Холла (*Hall*, 1857, 1858, 1867) с прекрасными описаниями и изображениями внутреннего строения некоторых продуктид (в последней из них выделен важный род девонских продуктид — *Productella*), а также работы Дж. Холла и Дж. Кларка (*Hall, Clarke*, 1893, 1894).

В конце прошлого и начале XX столетия все меньше использовались формальные названия, основанные на скульптуре (*Lineati*, *Semireticulati*, *Spinosi* и т.д.), и все чаще — таксономические. Для классификации продуктид использовалось все большее число признаков, в том числе признаков внутреннего строения. В этом отношении хорошим примером может служить монография Ф.Н. Чернышева (1902), посвященная описанию брахиопод (и среди них продуктид) из нижнепермских отложений Урала и Тимана (тогда эти отложения считались верхнекаменноугольными). Интересно отметить, что Чернышев не выделил ни одного нового рода продуктид, хотя прекрасно ориентировался в их многообразии. Описанные продуктиды он разделил на 20 групп (не считая хонетид), каждая из которых соответствует сейчас одному, двум, редко трем родам. Чернышев не выделял надвидовых таксонов потому, что считал имевшиеся тогда системы продуктид неудовлетворительными, а предложить систему, основанную на генетических связях, не мог, поскольку считал, что имевшихся в то время знаний о продуктидах недостаточно для построения такой (естественной) системы.

В 1910 г. в литературе появилось два новых рода продуктид, основанных исключительно на особенностях внутреннего строения, — *Diaphragmus* (*Girty*, 1910) и *Tschernyschewia* (*Stoyanow*, 1910). В 1913 г. Ч. Шухерт (*Schuchert*, 1913) выделил среди продуктид еще одну группу, отличавшуюся тем, что их раковины прикреплялись к посторонним объектам своими иглами или большей частью брюшной створки, — подсемейство *Strophalosiinae*.

Работу И. Томаса (*Thomas*, 1914) по каменноугольным продуктидам Англии Мюр-Вуд и Купер (*Muir-Wood, Cooper*, 1960, с. 54) считают "искрой, которая зажгла современную мысль по продуктидам". Причиной этого, вероятно, можно считать то обстоятельство, что Томас указал на некоторые классификационные признаки, которым Мюр-Вуд и Купер придавали первостепенное значение в своей системе, в частности — ориентация брахиальных валиков. По-моему, Томас был более прозорлив, указав на систематическое значение другого признака — коленчатого перегиба раковины. В той же работе Томас установил четыре новых рода, на которых позже были основаны семейства (*Avonia*, *Pustula*, *Vuxtonia*, *Overtonia*), и указал на перспективы дальнейшего деления некоторых родов, в частности *Productus*, *Avonia* и *Pustula*.

Две системы продуктид, предложенные русским брахиоподчиком Г. Фредерик-

сом (1915, 1928), были отрицательно оценены Мюр-Вуд и Купером. По их мнению, первая из них искусственна, поскольку игнорирует многие важные особенности (внутреннее строение и скульптуру), а вторая основана только на внешней скульптуре. Другого мнения придерживался в своей неопубликованной докторской диссертации Д.Л. Степанов, который наибольшую заслугу Фредерикса видел в том, что он большое внимание уделял внутреннему строению и "в этой области явился подлинным новатором и пионером", Фредерикс, конечно, не был первым исследователем, обратившим внимание на особенности внутреннего строения, но он одним из первых использовал для системы продуктид различия в способе роста раковины у разных групп и указал на систематическое значение высоты внутренней полости раковины. К сожалению, эти идеи не получили должного развития в работах других исследователей, в том числе и в монографии Мюр-Вуд и Купера.

В конце 20-х годов появились хорошие работы Я. Чао (Chao, 1927, 1928), посвященные продуктидам Китая. Чао выделил такие известные и широко распространенные роды, как *Lipoproductus*, *Striatifera*, *Plicatifera*, *Waagenoconcha* и *Hogridonia*. В своих исследованиях Чао большое внимание уделил морфологии и функциональному анализу, а в разработке системы опирался на филогенетические представления. Чао не стремился противопоставить внешние и внутренние особенности раковины и правильно отметил, что некоторые внешние особенности продуктид обладают большой стабильностью на всем протяжении их развития.

В эти же годы Мюр-Вуд продолжила и дополнила работу Томаса по изучению каменноугольных продуктид Англии (Muir-Wood, 1928, 1930). В 1930 г. она выделила из состава *Productus* новые роды *Dictyoclostus* и *Eomarginifera*, ограничив род *Productus* видами с диафрагмой внутри спинной створки; важно также, что этот род был типифицирован видом *P. productus* (Martin). Тогда же в каталоге Ч. Шухерта и К. Левен (Schuchert, Le Vene, 1929) появилось новое и важное подсемейство *Productellinae*.

В работе Р. Кинга (King, 1931) по пермским брахиоподам Скалистых Гор хонетиды и продуктиды отделены друг от друга на уровне семейств. Интересно подчеркнуть, что *Productidae* разделены на две группы по наличию или отсутствию ареи. Дальнейшее деление основывалось на внутреннем строении (наличие-отсутствие срединной септы, маргинального валика), а затем — на скульптуре.

В. Пекельман (Paesckelmann, 1931) в работе, посвященной нижнекаменноугольным продуктидам Германии, не выделял новых родов, а распределил описываемые виды по условным группам.

В работе К. Данбара и Г. Кондры (Dunbar, Condra, 1932) по пенсильванским брахиоподам штата Небраска заслуживает внимания использование для классификации образа жизни продуктид — прикрепленного или свободнолежащего.

Т. Хуан (Huang, 1932) при описании позднепермских брахиопод Юго-Западного Китая подчеркнул чрезвычайное значение скульптуры для систематики продуктид, но игнорировал использование внутренних особенностей строения, которые считал сходными у всех родов и малопригодными для систематики. Он делил продуктиды на два подсемейства — *Chonetinae* и *Productinae*. Две последующие стадии деления на группы основывались на особенностях скульптуры.

А. Сэттон (Sutton, 1938) в работе по раннекаменноугольным продуктидам Америки вновь привлек особое внимание к размеру и глубине висцеральной полости как наиболее важному классификационному признаку. Продуктид он разделил на два подсемейства: *Productellinae* — с низкой висцеральной полостью и *Productinae* — с высокой висцеральной полостью. Первое подсемейство объединило такие далекие роды, как *Strophalosia*, *Productella* и *Gigantella*

(теперь — *Gigantoproductus*). Эта ошибка в схеме очень прозорливого систематика была вызвана тем, что автор не знал начального девонского этапа формирования продуктид (на его филогенетической схеме не показано ни одного девонского рода). Следующими по значению признаками в системе продуктид Сэттон считал способ прикрепления к субстрату и характер ребристости. Сэттон пытался, хотя и не совсем успешно, выявить корреляции между разными морфологическими особенностями: типом замочного отростка с формой полости тела, глубины висцеральной полости с типом игл и скульптурой, типа игл с их распределением на раковине и т.д.

Начиная с 20-40-х годов появляются работы известных советских брахиоподчиков, в которых описываются продуктиды и обсуждаются вопросы морфологии этой группы (Фредерикс, 1924а, 1925, 1928 и др.; Лихарев, 1925, 1928, 1937, 1938 и др.; Лихарев, Эйно́р, 1939; Степанов, 1934, 1948; Наливкин, 1930, 1937; Сарычева, 1937, 1948, 1949 и др.; Эйно́р, 1939; Сокольская, 1948; Иванов, 1935; Иванов и Иванова, 1936; Иванова, 1949 и др.; Ротай, 1952). До сих пор описания продуктид во многих работах этих исследователей поражают сочетанием краткости с глубокой интуицией. Для всех работ советских брахиоподчиков этого периода (кроме, пожалуй, работ Г. Фредерикса) характерно весьма сдержанное отношение к усложнению системы продуктид и постоянному росту числа новых родов. Это, возможно, является традицией, унаследованной еще от Чернышева. Наряду с этим некоторые из советских исследователей — Лихарев, Наливкин — неоправданно выделяли излишнее число видов, игнорируя внутривидовую изменчивость. Консерватизм советских брахиоподчиков тех лет в отношении роста числа таксонов надвидового ранга с точки зрения современного состояния системы продуктид может показаться неоправданным. Однако сейчас, когда число родов продуктид увеличилось во много раз по сравнению с 40-ми годами и когда система продуктид действительно стала громоздкой и непонятной, высказывание Лихарева (1949, с. 91) выглядит пророческим: "Число устанавливаемых палеонтологами новых родов, выделяемых за счет представителей старого обширного рода *Productus* Sow., продолжает в последнее время непрерывно расти, угрожая в ближайшем будущем сделаться обременительным даже для специалиста".

Большинство работ советских авторов, в частности монография Т.Г. Сарычевой (1949), даже не упомянуты в историческом обзоре Мюр-Вуд и Купера, очевидно, потому, что там нет ни одного нового таксона надвидового ранга. Эта книга посвящена детальному морфологическому изучению 35 раннекаменноугольных видов Московской синеклизы, которые относились к трем родам продуктацей — *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*. Далеко не со всеми морфогенетическими интерпретациями автора можно согласиться, особенно в отношении принципиального вопроса — способа роста раковины продуктид (Лихарев, 1949; Лазарев, 1984, 6). Однако эта большая работа заслуживает упоминания именно потому, что морфология занимает в ней центральное место. Нельзя не упомянуть также монографию А.Н. Сокольской (1948) по описанию позднедевонских и раннекаменноугольных продуктид Русской платформы, в которой было выделено два новых рода — *Agramatia* и *Praewaagenosoncha*.

В 1940 г. ранг продуктид без обоснования был поднят до подотряда (*Mailleux*, 1940) — подотряд *Productoidea*. Из зарубежных исследований 40-х годов интерес представляют работы М. Штейнбрука по изучению девонских продуктид США (*Stainbrook*, 1945, 1947, 1950). Штейнбрук в 1947 г. делил продуктид на три подсемейства по особенностям скульптуры. *Productellinae* включало роды с гладкими раковинами — *Leioproductus*, *Productella* и *Avonia*. В состав *Strophalosiinae* автор, кроме настоящих строфалозин, включил роды, которые теперь относятся к букстонидам и ехиноконхидам, а также род *Krotovia*. *Productinae*, по автору, характеризуются ребристыми раковинами и происходят

от *Devonoproductus*: роды *Productus*, *Dictyoclostus*, *Marginifera*, *Buxtonia*. Эта относительно недавняя и явно неоправданная система — пример того, как можно исказить систему, выдвинув на первое место второстепенный признак.

В 50-е годы весьма существенной работой по систематике продуктид явилась монография Ф. Стели (Stehli, 1954) по брахиоподам из нижнего Лэнерда Техаса. В ней Стели установил шесть новых родов продуктид и четыре таксона семейственного ранга: *Echinonchidae*, *Dictyoclostidae* (причем в состав последнего, кроме номинального, вошли новые подсемейства) *Linoproductinae* и *Marginiferinae*. Стели настолько удачно распределил роды по таксонам семейственного ранга, что в дальнейшем это распределение менялось в основном за счет детализации (выделения новых семейственных групп), а не за счет их перераспределения.

До появления работы Э. Мюр-Вуд и А. Купера (1960) историю изучения продуктид трудно разделить на сколько-нибудь четкие этапы. Постепенно накапливались знания о морфологии продуктид, постепенно увеличивалось число таксонов, не было сколько-нибудь общепринятой системы всей группы, а хонетиды часто рассматривались как одна из групп продуктид. Даже выделение тех немногочисленных родов, которые описывались в 40-50-х годах, всем советским брахиоподчикам и некоторым зарубежным казалось неоправданным. Подводя итог изучению продуктид до 1960 г., следует отметить общую особенность предлагавшихся тогда систем — все они основаны главным образом на изучении регионального материала, т.е. не учитывали всего разнообразия группы.

Работы Мюр-Вуд и Купера (Muir-Wood, Cooper, 1960) синтезировала все имеющиеся в то время данные о продуктидах, так что ее можно назвать этапной работой по изучению продуктид. Но кроме этого, в ней сделан большой шаг вперед по увеличению числа надвидовых таксонов. Выделено 10 новых семейств (при общем числе — 19), 29 новых подсемейств (всего 39) и 66 новых родов (из 167, признанных валидными). Эта огромная волна новых таксонов окончательно захлестнула преграды, которые сооружались в ряде работ, особенно отечественных, на пути усложнения системы продуктид.

Безусловно, монография Мюр-Вуд и Купера была и остается прекрасным и хорошо иллюстрированным справочником всех известных в то время родов продуктид. Она до сих пор является руководством №1 по морфологии и разнообразию продуктид. Система была потом повторена в американских "Treatise..." (Muir-Wood, 1965). Тем не менее, как и любая работа, она имеет свои недочеты, которые стали особенно сказываться сейчас, спустя четверть века после ее опубликования. Эти недочеты были обусловлены главным образом тем, что морфологические особенности продуктид почти не рассматривались в историческом развитии. Эволюция группы в девоне вообще не обсуждалась, а на филогенетической схеме семейств продуктид (Muir-Wood, Cooper, 1960, рис. 8) показано, что в основе всех продуктацей находится единственное семейство *Productellidae* (средний девон—средний карбон). Поскольку все остальные семейства продуктацей, кроме *Leiorproductidae*, появляются, согласно филогенетической схеме авторов, в раннем и среднем карбоне, получается, что основные морфологические различия, обусловившие разнообразие группы, сложились только в раннем и среднем карбоне. В настоящее время ошибочность таких представлений очевидна. Вообще систематическая ценность признаков в системе Мюр-Вуд и Купера постулировалась вне зависимости от их истории. Авторы подчеркнули, что существенным отличием их системы от ранее существовавших было использование не одного или двух-трех, а возможно большего числа признаков. Действительно, систематическая часть сопровождалась по возможности полной характеристикой таксонов, однако все признаки не были, да и не могли быть равными в качестве диагностических. Авторы, по-види-

тому, переоценили таксономическое значение таких признаков, как строение замочного отростка и наклон брахиальных валиков относительно замочного края. И хотя система продуктид, предложенная Мюр-Вуд и Купером, уже в 60-е годы казалось не вполне обоснованной (Григорьева, 1962), она все же лучше, чем другие системы, отражала многообразие продуктид и до сих пор используется в работах, где обсуждаются или описываются продуктиды.

Система продуктид, опубликованная в том же году в отечественных "Основах палеонтологии" (Сарычева, Лихарев, Сокольская, 1960), гораздо проще, что, однако, не дает ее более понятной и приемлемой. В "Основах палеонтологии" продуктиды были подняты до ранга отряда. В дальнейшем это получило признание среди советских брахиоподчиков, которые вместе с тем пользовались системой продуктид, предложенной Мюр-Вуд и Купером.

Таким образом, с 1960 г. система продуктид, обоснованная Мюр-Вуд и Купером, получила всеобщее признание. Многочисленные работы по описанию продуктид из различных регионов и по ревизии отдельных групп лишь дополняли и уточняли общепринятую систему, но не подвергали ее существенному пересмотру. И все же уже в 60-е годы появились работы, содержащие критику морфологических основ принятой системы продуктид. В частности, подвергалось сомнению высокое таксономическое значение строения замочного отростка (Fagerstrom, Voellstorff, 1964; Brunton, 1966; Biernat, 1966). Особый интерес представляет работа Брантона (Brunton, 1966) по изучению онтогенеза раковин нижнекаменноугольных продуктацей Ирландии. Брантон убедительно показал, что все разнообразие в строении замочного отростка обусловлено степенью слияния его долей, число которых всегда равно двум. Брантон отметил, что ювенильные раковины ряда родов продуктацей обладают ножной оболочкой и маленькими загнутыми к центру иглами вокруг макушки. Первая пара таких игл окружала продольную срединную бороздку в макушке брюшной створки. Эта срединная бороздка представляла собой, по Брантону, либо наружный отпечаток якорного объекта, либо (что более вероятно) отражала ювенильное развитие мускулатуры. На основании этого Брантон делает вывод, что раковины продуктид во время брэфической стадии закоривались ножкой, а позже — маленькими иглами, сгруппированными вокруг макушки. Во взрослом состоянии большинство продуктид переходило к свободному лежанию на дне.

Очень интересна также работа Р. Гранта (Grant, 1968) по морфофункциональному анализу раковин *Marginifera* и *Echinaugia*. Грант обсудил функциональное значение разного типа игл у продуктид в связи с ориентацией раковины относительно субстрата. Аурикулярные полости Грант рассматривает как фильтры и отстойники на пути входящих потоков воды. Зубчатые латеральные валики обеих створок, смыкаясь друг с другом, образовывали узкие зигзагообразные отверстия и тоже выполняли функцию защиты, наподобие той, которая описана М. Радвиком (Rudwick, 1964) в отношении переднего края складчатой раковины брахиопод. Той же функции, по Гранту, служили шипы, располагавшиеся в ряд перед маргинальным валиком. Кроме того, защита от нежелательных частиц обеспечивалась многочисленными ресничками (или щетинками?), следы которых на внутренней поверхности створок представлены бугорками (сосочками). К последним приурочены талеолы, трактующиеся как места прикрепления мускульных волокон. Реснички (или щетинки) не только выполняли защитную функцию, но и помогали аппарату фильтрации.

Весьма важной для понимания места продуктид в системе брахиопод была статья Гранта (Grant, 1972) о лофофоре и механизме питания продуктид. На основе находок новых представителей строфалоэицеи из низов верхней перми о-ва Идра (Эгейское море) с сохранившимися известковыми поддержками лофофора Грант обосновал птихолофный тип лофофора не только для

Strophalosiacea, но также для Richthofeniacea и Littoniacea. Он отверг принятую до этого точку зрения о спиральном лофофоре у Productacea (Williams, Rowell, 1965) и распространил птихолофный тип строения лофофора на всех продуктид.

Большинство работ после 1960 г. посвящено описанию брахиопод, в том числе продуктид, из различных регионов. Эти работы существенно не меняли систему продуктид, однако накопление новых данных по морфологии и системе продуктид делало принятую систему все более неясной и противоречивой. Отмечу лишь основные региональные работы. В СССР: по девону Казахстана (Мартынова, 1961; Литвинович, Аксенова, Мартынова, 1975), по карбону и перми Казахстана (Сарычева, Григорьева, Насиканова, 1968), по карбону Средней Азии (Волгин, 1960, 1965; Тюляндина, 1975; Сергунькова, Жишло, 1975; Галицкая, 1977), по нижнему карбону Кузбасса (Сарычева, 1963), по нижнему карбону Рудного Алтая (Гречишников, 1966; Бубличенко, 1971), по верхнему палеозою Тимана (Бархатова, 1970), по верхнему палеозою Сибири и Арктики (Устрицкий, Черняк, 1963; Абрамов, 1970; Абрамов, Григорьева, 1984, 1986; Калашников, 1974, 1980), по верхнему карбону и нижней перми Самарской Луки (Прокофьев, 1975), по верхнему палеозою Забайкалья (Котляр, Попеко, 1967), по перми Приморья (Лихарев, Котляр, 1978), по казанскому ярусу Русской платформы (Григорьева, 1962).

В 1979 г. Д.В. Наливкин в работе, посвященной турнейским брахиоподам Урала, предложил новую схему классификации среднепалеозойских продуктид, которая по сравнению с классификациями, опубликованными в "Основах..." и "Treatise...", как пишет сам автор, "представляет только небольшие изменения и дополнения" (с. 197). Наиболее крупный новый таксон, введенный Наливкиным, объединяет девонопродуктид, линопродуктид, семипландид и гигантопродуктид в одно надсемейство Striatacea. Это название противоречит статье 23 с. d МКЗН (1966): надсемейство, объединяющее эти семейства, должно было бы называться Linoproductacea.

За рубежом наибольшее число работ после 1960 г. по описанию продуктид издано в США (Hoar, 1961; Stevens, 1962; Gordon, 1966, 1971, 1975; Sturgeon, Hoar, 1968; Sutherland, Harlow, 1973; Carter, 1972, 1987; Cooper, Grant, 1970, 1974, 1975; Cooper, Dutro, 1982 и др.). Среди них наиболее крупным вкладом является серия работ А. Купера и Р. Гранта по описанию пермских брахиопод Техаса, в которой продуктиды описаны в двух томах (во втором и третьем). Первый из них целиком посвящен Productidina, которые по обилию составляют почти половину всех пермских брахиопод Техаса. Во втором ревидована система Oldhaminidina, рассмотрены вопросы морфологии и развития этой группы, введены новые термины, выделено несколько новых родов.

Хорошо изученными являются также австралийские продуктиды. Работа по их изучению началась еще в 40-х, 50-х годах (Prendergast, 1943; Maxwell, 1951; Coleman, 1957; Veevers, 1959). Более поздние работы написаны с учетом системы Мюр-Вуд и Купера, причем в эту систему внесены значительные дополнения: выделено много таксонов родового и даже семейственного ранга (McKellar, 1965, 1970; Roberts, 1971, 1976; Waterhouse, 1970; Archbold, 1983).

Интенсивность изучения продуктид Западной Европы после 1960 г. снизилась. Кроме отмеченных работ Брантона, следует отметить статьи К. Шилза (Shiells, 1966, 1969) по морфологии каменноугольных брахиопод Англии. Интерес представляют также работы по неизученным до этого каменноугольным брахиоподам (среди них — и продуктидам) Испании (Winkler Prins, 1968; Martinez Chacón, Winkler Prins, 1977; Martinez Chacón, 1979).

В 70-е и 80-е годы появилась серия статей по описанию пермских продуктид Японии (Nakamura, 1972, 1979; Tazawa, 1974, 1975, 1976, 1979, 1980; и др.).

Большое количество описательных работ по брахиоподам (в том числе и продуктидам) стало публиковаться начиная с 70-х годов в Китае (Ching, 1974; Ching, Liao, 1974; Ching, Liao, Fang, 1974; Ching, Zhu, 1978; Liao, 1979; Yang, 1977; Jing, Hu, 1978; и др.). К сожалению, многие китайские работы не имеют даже аннотации на каком-либо другом языке, что затрудняет их оценку и использование.

С середины 70-х годов публикуется много работ по каменноугольным и пермским брахиоподам Индии, Непала, Тайланда (Grant, 1976; Waterhouse, Gupta, 1978, 1979; Waterhouse, 1975, 1981, 1982, 1983; и др.). Относительно слабо изученными остаются продуктиды Африки и Южной Америки. В последние годы известны лишь единичные статьи с описанием продуктид из этих регионов (Brous-miche, 1975; Legrand-Blain, 1973; Massa, G. Termier, H. Termier, 1974; Samtleben, 1971).

Таким образом, начиная с 60-х годов продуктиды описывались по системе, разработанной Мюр-Вуд и Купером (причем эти описания охватывали самые разные регионы земного шара). Однако многие из описанных таксонов заняли весьма неопределенное место в общепринятой системе. Да и сама система вызывала все большее недоверие среди специалистов. В этой связи любопытно высказывание Д. Эгера (Ager, 1971) в работе, посвященной анализу распределения брахиопод в пространстве и времени. Эгер считает, что брахиоподы малопригодны для анализа распределения их в карбоне, когда продуктиды занимали доминирующее положение среди брахиопод. Причину этого Эгер видит в неясности и запутанности их системы.

Таким образом, необходимость нового синтеза очевидна. Ясно также, что этот синтез невозможен без внимательного рассмотрения наиболее раннего, девонского этапа развития группы, когда наметились основные пути эволюции продуктид. Без этого невозможно разобраться в том громадном разнообразии группы, которое появилось в раннем карбоне.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БРАХИОПОД
ПОДОТРЯДА PRODUCTIDINA

ГЛАВА I
ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ

Полное описание всех морфологических особенностей и терминологии продуктид здесь не приводится, поскольку этот вопрос освещен в справочной литературе, в том числе в относительно недавних публикациях (Палеонтологический словарь, 1965; Лазарев, 1986б; Muir-Wood, Cooper, 1960). Наиболее детальные объяснения терминов приведены Т.Г. Сарычевой (1970) в специальной публикации "Словарь терминов по морфологии продуктид". Таким образом, ранее известные сведения о морфологии группы, которые можно найти в упомянутых публикациях, приводиться не будут. Ниже разбираются лишь те морфологические особенности, которые послужили основой для построения системы продуктидин. Некоторые из них затрагивались в более ранних публикациях автора (Лазарев, 1981а, 1984б, 1985б и др.). По возможности я буду избегать повторения ранее опубликованных данных, однако наиболее существенные из них придется повторить хотя бы в реферативной форме. Основное внимание будет уделено эволюционному аспекту морфологии продуктид. С большинством рассматриваемых морфологических особенностей была связана дивергенция таксонов семейственной группы. Сюда относятся: наиболее общие особенности скульптуры, в том числе характер иглистости; высота полости раковины; признаки, обусловленные положением висцеральной полости внутри полости раковины; маргинальные образования, т.е. рельефные структуры, развивающиеся на границе основной полости раковины с маргинальной и аурикулярными полостями; серия тонких шлейфов на спинной створке; замковое сочленение створок.

Несколько забегая вперед отмечу, что большинство диагностических признаков периодически и независимо возникало в разных эволюционных ветвях, которым затем придавался таксономический ранг семейственной группы (реже — родовой и видовой). Тем самым эти повторяющиеся диагностические признаки составили каркас (структурную основу) системы и поэтому названы структурными признаками.

История развития этих морфологических особенностей, а иногда и их функциональное значение освещаются по-новому. Систематическое значение каждого из признаков не рассматривается из чисто структурных соображений, т.е. не определяется как заранее заданное. Оно выявлялось апостериорно после прослеживания палеонтологических рядов и реконструкции филогенезов. Поэтому любой структурный признак, многократно и независимо появляясь в филогенезе, не может иметь одинаковое таксономическое значение для разных групп продуктидин. Часто первое появление в эволюции структурного признака обособляет большую группу с более длительной историей существования и морфологически более разнообразную. Соответственно с первым появлением в эволюции каждого структурного признака обычно связывается появление таксона более крупного ранга, чем с повторным и более поздним появлением того же признака в параллельных ветвях. В этом отношении особое положение занимает признак "редукция замкового сочленения створок" (Лазарев, 1986а). Признак появился в конце девона во всех ветвях продуктидин и сохранялся до конца

их истории. Его можно рассматривать, с одной стороны, как признак, почти общий для продуктидин (почти подотрядный признак), а с другой стороны (ретроспективно), начальные и небольшие филетические ветви продуктид в девоне, унаследовавшие замок от хонетид, могут быть обособлены по этому признаку в качестве подсемейства.

Более серьезное исключение составляют признаки специфические и уникальные, которые появлялись один-два раза у относительно небольших групп, существовавших сравнительно недолго. Такие признаки обособляют небольшие или монотипные таксоны и вносят наибольший элемент неопределенности в процедуру таксономического взвешивания признаков. Обычно таксономический вес признаков оценивается интуитивно. В свое время автор (Лазарев, 1969) пытался придать этой процедуре объективный характер. Предлагалось оценивать относительный вес признака по результатам эволюции (по результатам естественного отбора): чем в большем числе филогенетических ветвей непрерывно распространяется признак после своего возникновения, тем относительно больший таксономический вес он имеет. Подобный подход получает теперь обоснование, если принять эпигенетическую теорию эволюции: мы вправе придавать относительно большее значение тем признакам, которые глубже вошли в систему морфогенетических корреляций и, следовательно, морфологическая устойчивость которых выше. И тем не менее редким, уникальным признакам, появлявшимся у относительно небольших групп, существовавших часто в небольшом стратиграфическом интервале, мы (опять же интуитивно) придаем непропорционально больший таксономический вес. Эта проблема до сих пор еще не разрешена. Пока можно только сказать, что уникальные признаки появлялись в периоды, оптимальные для развития группы, когда уже были пущены в ход все основные резервы (структурные признаки). Это на первый взгляд противоречит тому, что максимальное вскрытие резервов (максимальная изменчивость) наблюдается в моменты относительно неблагоприятных (необычных) условий существования. Именно так, очевидно, происходило и с продуктидинами. Однако носители уникальных признаков могли дойти до нас в ископаемом состоянии только после того, как стабилизирующий отбор сделал соответствующий признак устойчивым. Большинство уникальных признаков продуктидин более распространено у представителей параллельного ствола — строфалозиидин, и очевидно, там они рассматривались бы как структурные.

Таким образом, анализ распределения признаков в эволюции продуктидин, который приводится ниже, является основанием для обособления и ранжировки таксонов семейственной группы.

Кроме перечисленных морфологических особенностей, будут рассмотрены два признака, которым в системе Э. Мюр-Вуд и А. Купера придавалось преувеличенно большое значение: строение замочного отростка и ориентация брахиальных валиков. Однако последний признак удобнее рассмотреть не отдельно, а вместе с признаком "высота полости раковины", поскольку оба они связаны со строением лофофора. Необходимо также обсудить признак, с которым, как уже отмечалось, была связана дивергенция продуктид на два крупнейших ствола (подотряда), а именно строение ареи. Рассмотрение морфологии продуктид удобнее начать именно с этого признака.

АРЕЯ ПРОДУКТИД — СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК ПОДОТРАДНОГО РАНГА

Подзаголовок отражает вывод, к которому я пришел, анализируя сотни продольных шлифовок раковин, относящихся к различным группам продуктид разного возраста. Зарисовки некоторых из них приведены в этой работе. Эти же зарисовки дают представление о характере сочленения створок в районе

замочного края, а иногда также о строении замочного отростка и других структур.

Серии продольных шлифовок делались главным образом с целью уточнить границу между понятиями "арея", "краевая арея" и "отсутствие ареи". Понятие "арея" ("интерарея") стало более определенным после работы М. Радвика (Rudwick, 1959), который подчеркнул необходимость различать две модели роста раковины в районе замочного края: замочная линия совпадала с осью вращения створок, и в результате ее перемещения во время роста образовывалась арея (интерарея), либо замочная линия была изогнута и при ее перемещении возникал палинтроп. Первый способ роста назван Радвиком строфическим. Он характерен для всех без исключения продуктид. Тем не менее у большинства продуктид внешне арея не наблюдается, у других она заметно в виде низкой площадки вдоль замочной линии одной или обеих створок, а у третьих хорошо или даже гипертрофированно выражена. Отсутствие хорошо выраженной ареи у многих продуктид Радвик объяснял очень медленной скоростью роста на смычной линии. По Э. Мюр-Вуд и А. Куперу (Muir-Wood, Cooper, 1960, с. 6), краевая арея (*ginglimus*) — "более или менее широкая и обычно слегка изогнутая поверхность в брюшной створке, похожая на арею, вдоль которой задний край спинной створки (обычно это — кардинальный валик) вращался при открывании и закрывании раковины. Она могла, однако, служить только для закрывания заднего пробела (щели) вдоль замочного края". В другом месте эти авторы называют краевую арею вторичной ареей. Они отмечают, что в ряде случаев трудно выяснить, какая арея имеется, настоящая или краевая, но что обычно вопрос решается, если имеются экземпляры с обеими створками. Краевая арея, согласно этим авторам, закрывает задний пробел (щель) между двумя створками и может быть почти незаметной, когда створки соединены. Тут же они пишут, что краевая арея хорошо видна у *Reticulatia* и что она может также помогать сочленению раковины и соединяется с кардинальными валиками спинной створки.

Кажется нецелесообразным связывать с понятием краевой ареи поверхности сочленения створок, которые имеются у всех продуктид. В этом случае невозможно дать однозначное определение краевой ареи. Лучше ареей (любой ареей) называть только такие площадки на заднем крае брюшной или обеих створок, на которых выклиниваются торцы раковинных наслоений в процессе роста раковины. Тогда внешний облик таких площадок будет всегда сходен, поскольку торцы раковинных слоев на них образуют характерную поперечную штриховку. В этом случае два понятия — "арея" и "краевая арея" — будут отличаться тем, что в первом случае слои раковинного вещества при выходе на "дневную поверхность" будут расходиться под некоторым углом — отгибаться внутрь (рис. 1, а, б), а во втором случае они будут почти параллельными (рис. 1, в, г) либо даже сходящимися (рис. 1, д). Если же схождение раковинных слоев будет сильным, то никакой ареи вообще не образуется. Степень расхождения или схождения раковинных слоев у задних краев створок бывает очень разной, так что между понятиями "арея", "краевая арея" и "отсутствие ареи" нет резко выраженных границ. Однако краевая арея при таком подходе легко определяется следующим образом: краевая арея — это площадка на заднем крае одной из створок, образованная перемещением замочной линии в процессе роста и утолщения раковины, причем слои раковинного вещества при подходе к этой площадке почти не расходятся (не отгибаются внутрь), а параллельны друг другу или даже сходятся. Это демонстрирует схема на рис. 1. Понятно, что при параллельной ориентировке слоев раковинного вещества высота краевой ареи будет зависеть в основном от толщины раковины. Поэтому краевая арея некоторых гигантопродуктид (см. рис. 45) может по высоте превосходить настоящую арею, которая свойственна строфалоэицеям.

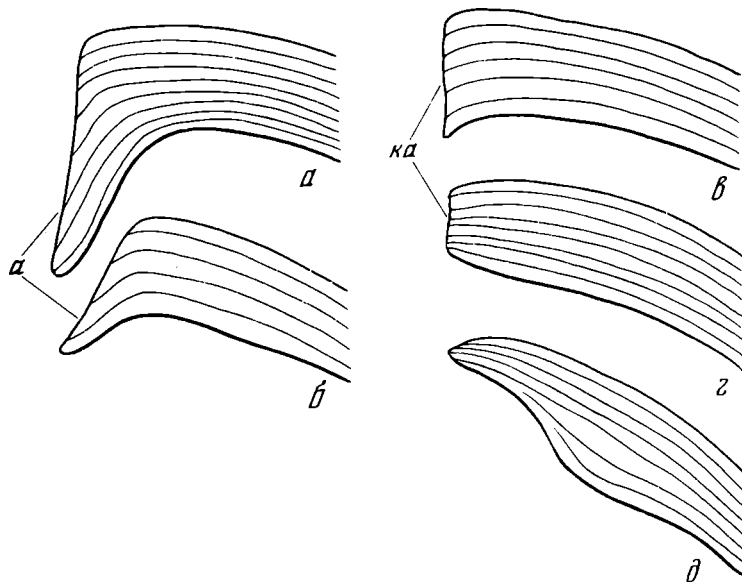


Рис. 1. Схематические продольные разрезы заднего края брюшной створки (с линиями роста) продуктид с настоящей ареей (а, б), краевой ареей (в, г) и без ареей (д)

Настоящая ареея (интерареея) образуется при миксопериферическом росте раковины. На краевой ареее, как и на настоящей, видны линии роста, параллельные замочному краю. Однако направление компонентов роста при формировании краевой арееи было ограничено полукругом, а при формировании настоящей арееи компоненты роста не ограничивались полукругом, т.е. были направлены во все стороны плоскости от исходной точки (протегулюма). В этом и состоит принципиальное отличие краевой арееи от настоящей арееи, хотя трансформация последней в краевую ареею может быть очень постепенной. Краевая ареея справедливо считается вторичной (Muir-Wood, Cooper, 1960), поскольку предки продуктид имели настоящую ареею, а появление краевой арееи отвечало замене миксопериферического способа роста брюшной створки на гемипериферический, что соответствует схеме на рис. 1.

Последнее случилось только с продуктацеями, ранг которых поднят здесь до подотряда. Самые ранние строфалоэциеи имели хорошо выраженную настоящую ареею (табл. I, фиг. 1), в то время как наиболее древние представители продуктацей (здесь — продуктидин) характеризовались краевой арееей брюшной створки. Для большинства девонских продуктидин характерно присутствие краевой арееи. У большинства каменноугольных и пермских продуктидин краевая ареея исчезла или почти не выражена, что соответствовало выклиниванию раковинных слоев у заднего края брюшной створки (см. рис. 1, д).

Утоньшение замочного края брюшной створки (исчезновение краевой арееи) наводит на мысль о коррелятивной связи этого явления с редукцией зубов, которые располагались по краю створки. Однако такая морфогенетическая корреляция слишком гипотетична и не объясняет, почему у аулостегид, сохранивших ареею (причем настоящую), зубы тоже редуцировались.

Таким образом, ареея брюшной створки как признаку придается наибольший таксономический ранг в масштабе всех продуктид, поскольку этот признак в одной из наиболее крупных групп продуктид — *Strophalosiidina* — зафиксирован у самых ранних ее представителей и сохранялся на протяжении всей истории развития этой группы, а возникновение другой наиболее крупной группы

(ствола) продуктид — Productidina — было связано с редукцией настоящей ареи уже у наиболее ранних (раннедевонских) ее представителей. Хотя степень развития настоящей ареи у строфалозиидин может сильно различаться (пример — разные виды рода *Aulosteges*), ни одного достоверного примера полной редукции настоящей ареи брюшной створки у каких-либо строфалозиидин нет. В качестве такового обычно приводился род *Spyridiophora*. Однако этот род по целому комплексу признаков, в том числе отсутствию ареи, очень хорошо выводится из типично продуктидного рода *Alexenia* (Лазарев, 1981б) и не должен относиться к строфалозиидинам.

Изложенное объясняет, почему представители подсемейства *Chonoprestinae* Muir-Wood et Cooper, 1960, обладавшие настоящей ареей, не рассматриваются здесь в составе подотряда Productidina. То же самое относится к семейству *Chonetellidae* Licharew, 1960 и некоторым родам, имеющим настоящую арею и до сих пор относимым к продуктаеям. Например, настоящая арея выявлена у рода *Plicatiferina* Kalashnikov, 1980, который по характеру скульптуры аналогичен продуктаеям рода *Plicatifera* Chao, 1927. Некоторые представители строфалозиидин, относившиеся ранее к продуктаеям, изображены на табл. XL.

СТРОЕНИЕ ЗАМОЧНОГО (КАРДИНАЛЬНОГО) ОТРОСТКА

Замочный отросток брахиопод — выступ у заднего края спинной створки в плоскости симметрии, к дистальным концам которого прикреплялись мускулы открыватели (дидукторы). Замочный отросток обеспечивал рычажный способ открывания раковины. У подавляющего большинства продуктид месту прикрепления пары дидукторов соответствовали два вытянутых углубления, дно и борта которых были рубчатыми (миофор замочного отростка). Боковые и срединные борты этих углублений называют лопастями замочного отростка. Наиболее ранние продуктиды (ранне- и среднедевонские) имели V-образный замочный отросток с двумя расходящимися и дистально разобщенными долями (рис. 2, а; табл. I, фиг. 6, 10; табл. XXIV, фиг. 2, 5, 11). Такой наиболее примитивный замочный отросток Э. Мюр-Вуд и А. Купер (1960) назвали продуктеллидным типом замочного отростка. Форма его традиционно считается двухлопастной. Между тем с дорсальной стороны каждая V-образного замочного отростка разделена срединной бороздкой, т.е., строго говоря, его следовало бы считать четырехлопастным (две лопасти на каждой доле). По существу, это уже предлагалось А.Н. Сокольской (1948) и Т.Г. Сарычевой (1970). Хотя они демонстрировали четырехлопастность замочного в основном на представителях строфалозиидной группы (*Productella multispinosa* Sok. теперь является типовым видом строфалозиидного рода *Donalosisia*), их рассуждения применимы и к замочному отростку *Productella*. В этом смысле замочные отростки почти всех продуктид можно считать четырехлопастными. Редко происходила редукция боковых лопастей, и таким образом появлялся однолопастный замочный отросток (рис. 2, з) — стриатиферидный тип замочного отростка (Muir-Wood, Cooper, 1960).

Таким образом, после работы Мюр-Вуд и Купера исходным для всех продуктид типом замочного отростка обычно считался двухлопастный замочный отросток. Это произошло из-за смешения понятий "двураздельный" и "двухлопастный". Исходный тип замочного отростка продуктид — двураздельный с дистально разобщенными долями, каждая из которых с дорсальной стороны разделена посередине углублением, соответствующим центральной части поверхности прикрепления дидуктора. Чтобы избежать недоразумений, будем условно, следуя традиции, называть исходный тип замочного отростка двухлопастным, а не четырехлопастным.

Брантон (Brunton, 1966), изучив онтогенез разных видов продуктид из нижнего карбона Ирландии, пришел к выводу, что все они основаны на двухлопастной

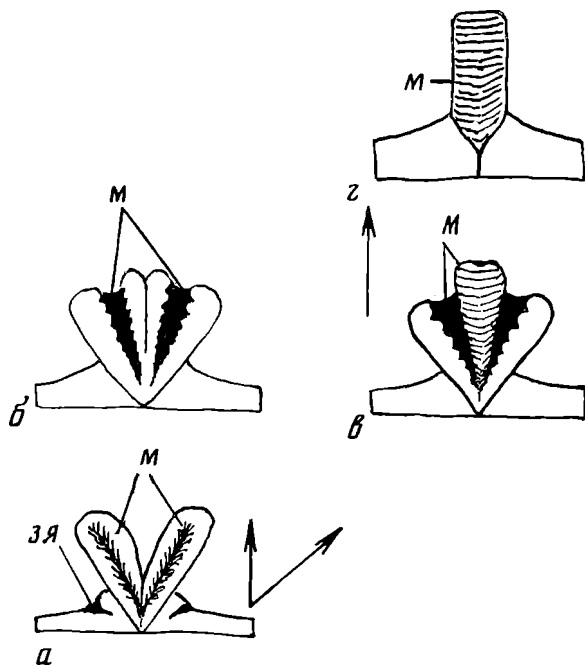


Рис. 2. Схема строения основных типов замочных отростков продуктид; вид сзади:

а — двулопастной (исходный), б — четырехлопастной, в — трехлопастной, г — однолопастной

форме, соответствующей парным основаниям дидукторов. С этим выводом можно согласиться, если учесть только что обсужденную поправку. Все остальные типы замочного отростка, по Брантону, появились в результате различной степени слияния двух основных долей. Полное слияние срединных долей (без бороздки между ними) приводило к появлению трехлопастного замочного отростка (рис. 2 в), неполное срединное слияние — к появлению четырехлопастного замочного отростка (рис. 2 б).

Основываясь на этих представлениях, кажется более целесообразным отказаться от сложной

терминологии замочных отростков, предложенной Мюр-Вуд и Купером: продуктеллидный, лейопродуктидный, диктиоклостидный, костиспиниферидный, линопродуктидный, ехиноконхидный, гетералозиидный, аулостегидный и стриатиферидный типы замочных отростков. Основывать терминологические названия на названиях таксонов, в данном случае — семейств, вообще нецелесообразно, поскольку понимание и состав семейств меняются, примером чему является и эта работа. Кроме того, между выделенными Мюр-Вуд и Купером типами замочного отростка имеются переходы (которые отмечались еще самими авторами), а с другой стороны, один и тот же тип замочного отростка возникал независимо в разных ветвях. Поэтому терминологию и описание замочных отростков лучше вести на чисто морфологическом языке, как это делала Т.Г. Сарычева (1970).

Названия типов замочных отростков по семействам отражают то обстоятельство, что Мюр-Вуд и Купер сильно переоценили их значение для реконструкции филогенезов и системы продуктид. Об этом свидетельствует хотя бы следующая цитата из их главы "Происхождение продуктид" (Muir-Wood, Cooper, 1960, с. 50): "Путем сжатия разделенных долей миофора продуктеллиды трансформировались в лейопродуктид. Последние сужением и удлинением срединной лопасти замочного отростка дали начало Overtoniidae и Marginiferidae..." (и т.д.). На самом деле соответствие изменения замочного отростка филогенетическим связям было другим и не столь однозначным. Значение замочного отростка для системы определяется в разных группах по-разному. Продуктиды дивергировали на основные группы (подотряды и надсемейства) в раннем и среднем девоне, т.е. тогда, когда у всех продуктид был двураздельный, V-образный замочный отросток. В ходе дальнейшей эволюции, с одной стороны, происходило усложнение замочного отростка (сопровождаящееся дивергенцией на уровне семейств и подсемейств), а с другой — в разных группах формировались иногда сходные по форме замочные отростки (параллелизмы в строении замочного отростка). Наиболее распространенным типом, возникавшим неза-

висимо в разных подсемействах, был замочный отросток с относительно коротким стволом: двураздельный с вентральной стороны (но со слившимися долями) и трехлопастной с дорсальной стороны. Такого типа замочный отросток независимо появлялся у столь филогенетически далеких родов, как, например, *Eomarginifera*, *Sentosia*, *Hystriaculina* и *Dictyoclostus*. Это не означает, что строение замочного отростка вообще нельзя использовать для характеристики таксонов выше рода. Например, подавляющее большинство представителей *Echinoposonchidae* и *Juresaniidae* имели сходный по форме замочный отросток с длинным стволом и с дорсально отогнутым дистальным концом. Следует, однако, иметь в виду, что подобный по форме замочный отросток развивался независимо у форм, имевших сходный с ехиноконхацеями габитус раковины — у *Vuxtonia* или у *Kochiproductus*. Низкий сидячий замочный отросток, обычно двураздельный изнутри и трехлопастной снаружи, характеризует большинство каменноугольных и пермских родов, объединенных здесь в надсемейство *Linoproductacea*. Однако среди линопродуктацев есть роды с однолопастным замочным отростком: семейство *Striatiferidae* или род *Titanagia* (семейство *Gigantoproductidae*). Иными словами, морфологические различия в строении замочных отростков, наблюдающиеся между разными представителями линопродуктацев, гораздо больше, чем морфологические отличия у таких филогенетически далеких групп, как, например, *Linoproductus* и *Dictyoclostus*.

Скептическое отношение к большой систематической ценности строения замочного отростка уже высказывалось исследователями, которые на большом материале продемонстрировали его изменчивость у некоторых продуктид (Biermat, 1966; Fagerstrom, Boellstorff, 1964). Изменчивость в строении замочного отростка отмечена и в других публикациях. Например, двух- и трехлопастной замочный отросток показан на табл. 24, фиг. 6, 8 Дж. Робертсом (Roberts, 1971) у выделенного им нового рода и вида *Acanthocosta teichertii* (подсемейство *Semiproductinae*) из турне Австралии. В работе А. Купера и Р. Гранта (Cooper, Grant, 1969) на табл. 324, фиг. 2, 5, 8 показана поразительная изменчивость замочного отростка у выделенного ими вида *Oncosarina spinicostata* (подсемейство *Costispiniiferae*) из перми Техаса. Работа Брантона не только продемонстрировала онтогенез и изменчивость замочных отростков разных продуктид, но и по-новому осветила пути формирования разных типов замочного отростка. Приведенные здесь изображения замочного отростка лишней раз показывают его изменчивость на видовом уровне у разных продуктид (табл. III, фиг. 4—11; табл. VI, фиг. 1—8; табл. VII, фиг. 1—12). Это служит дополнительным аргументом против таксономической типификации замочных отростков.

Систематическое значение особенностей строения замочного отростка, так же как и любых других признаков, неодинаково для разных семейств продуктид и всякий раз определяется степенью устойчивости соответствующего признака на онтогенезе и филогенезе.

СКУЛЬПТУРА РАКОВИН ПРОДУКТИДИН

Иглы на поверхности брюшной створки продуктид (помимо игл вдоль замочного края) — единственный признак, позволяющий надежно отличить древнейших (дозейфельских) продуктид от хонетид. Таким образом, иглы брюшной створки — наиболее характерная особенность продуктид, характеризующая отряд в целом (кроме немногих позднепалеозойских форм, вторично утративших иглистость). Радиальная и концентрическая скульптура свойственна далеко не всем группам продуктид, и наряду с особенностями распределения игл на раковине их наличие и характер использовались с самого начала изучения продуктид в качестве основных диагностических особенностей, различающих основные группы продуктид. Впрочем, концентрические линии приостановки роста

в какой-то степени всегда развиты на поверхности раковин. Когда говорят "раковина гладкая", имеется в виду отсутствие хорошо заметных радиальных и концентрических элементов скульптуры; однако тонкие линии роста, в той или иной степени выраженные, всегда имеются на поверхности раковины.

Радиальная и концентрическая скульптура

Наиболее ранние представители продуктидин, так же как и строфало-зиидин, характеризовались струйчатой поверхностью раковин. Не вызывает сомнений, что эта тонкая радиальная скульптура по всей поверхности раковины была унаследована древнейшими продуктидами от хонетид. Возможно, появление в эмском веке рода *Chattertonia*, т.е. первого представителя гладкораковинных продуктидин, было обусловлено пороговыми морфогенетическими реакциями, как это предполагалось в отношении чередования гладких и ребристых форм в эволюции хонетид (Афанасьева, 1984). В дальнейшей эволюции *Productacea* пороговые эффекты, приводящие к повторному появлению радиальной струйчатости, уже не проявлялись либо проявлялись в сильноослабленной форме: струйчатость, едва заметная, захватывала обычно только спинную створку и была изменчива по степени своего проявления. Такое появление чуждой для продуктацей скульптуры наблюдается у позднефаменского рода *Acanthoplecta* (подсемейство *Semiproductinae*), у визейских родов *Plicatifera* и *Levitusia* и у пермских родов *Tyloplecta* и *Araxilevis*. Иногда слабая радиальная струйчатость имеет как будто иную обусловленность: наличие струек на ободранной поверхности брюшной створки у представителей рода *Kavesia* (подсемейство *Leioproductinae*) коррелируется с радиальным расположением тонких сосочков на внутренней поверхности шлейфов. Реже известен обратный феномен — исчезновение радиальной струйчатости у некоторых пермских *Linoproductacea*. Например, пермский род *Grandaurispina* характеризуется исчезающей струйчатостью, а у рода *Holotricharina* следы радиальной струйчатости лишь иногда сохранялись на спинной створке. Род *Undellaria* Купер и Грант (Cooper, Grant, 1975) считали принадлежащим, несомненно, к линопродуктидам, хотя у него полностью отсутствовали даже следы струйчатости. Принадлежность *Undellaria* к линопродуктидам они мотивировали преимущественно строением замочного отростка, однако V-образный замочный отросток этого рода скорее напоминает двухлопастной замочный отросток продуктеллид. Здесь этот род условно отнесен к подсемейству *Jiguliconchinae*.

В отличие от тонкой радиальной ребристости или струйчатости линопродуктацей гораздо более грубые радиальные ребра первых представителей продуктацей — *Chattertonia* и *Spinulicosta* — не захватывали висцеральный диск и, очевидно, были унаследованы от наиболее древних продуктидин — рода *Eoproductella*, у которого грубые радиальные ребра (складки) были выражены в меньшей степени и сочетались с тонкой радиальной струйчатостью (табл. I, фиг. 5). Таким образом, уже среди ранних продуктидин различались два типа радиальной ребристости: очень тонкие и слабовыраженные в рельефе струйки, унаследованные от хонетид и покрывающие всю поверхность раковины, и грубые радиальные ребра — складки, развитые в передней части раковины. Появление последних, по-видимому, было коррелятивно связано с появлением игл, хотя грубые ребра-складки возникали и у хонетид (*Plicochonetes*), т.е. их возникновение могло происходить независимо от наличия игл. Все же у продуктид связь появляющихся радиальных ребер с иглами очевидна: основания игл по направлению к переднему краю становятся все более вытянутыми и, наконец, переходят у переднего края раковины в радиальные ребра (например, *Spinulicosta*).

Оба типа радиальной скульптуры имели тенденцию к ослаблению у живетских и франских форм, а затем, начиная с середины фамена, эта тенденция меняет свой знак на противоположный, так что в конце фамена появились формы с хорошо выраженной тонкой радиальной ребристостью (хонетидного типа) — *Ovatia*, а кроме того, формы с более грубой радиальной ребристостью, которая уже захватывала часть висцерального диска. В последнем случае радиальная ребристость все больше приближалась к макушечной части раковины, а в турнейский век иногда уже захватывала целиком висцеральный диск. Это происходило параллельно в двух линиях развития: одна из них вела от *Nigerinoplica* к *Spinocarinfifera* к *Avonia*, а вторая — от *Margaritiproductus* к *Semiproductus* и далее по нескольким направлениям к *Buxtonia*, *Tolmatchoffia* и *Dictyoclostus*. Обе линии, характеризовавшиеся относительно грубой ребристостью, дали начало большинству форм так называемых семиретикулятных продуктид, т.е. продуктид с ретикулятной скульптурой висцерального диска. Прослеживание этих линий развития позволило отделить роды *Buxtonia*, *Kochiproductus* и еще несколько раннекаменноугольных родов с радиальной скульптурой висцерального диска от основной массы остальных "букстониид", преимущественно позднепалеозойских, которые теперь обособлены в семейство *Jugesaniidae* и у которых никогда не было следов непрерывной радиальной ребристости на висцеральной части раковины. Следы перехода от скульптуры, свойственной семипродуктидам, к скульптуре настоящих букстоний хорошо видны на материале К. Брусмиш (*Brousmitche*, 1975) из фамена Марокко. На экземплярах, изображенных ею на табл. 5, фиг. 15—17, видны разные стадии перемещения непрерывных радиальных ребер от переднего края к средней части раковины. Макушечная часть раковины оставалась еще покрытой прерывистыми основаниями игл. Этот признак, а также отсутствие игл на спинной створке (они в этой линии развития появились позже) противоречат отнесению данных форм к *Buxtonia*, а тем более к *V. scabricila* (*Sowerby*, 1814), как это сделала Брусмиш.

Возможно, цикличность (перемена знака) в направлении развития радиальной струйчатости продуктацей продолжалась и дальше. Об этом свидетельствует появление сглаженной радиальной ребристости на шлейфе некоторых диктиоклоустид, наблюдавшейся уже у башкирских форм. На основе только этого признака их иногда (*Winkler Prins*, 1968) неправильно относят к роду *Chaoiella*, настоящие представители которых существовали в перми (табл. 14, фиг. 1—4). Для рода *Chaoiella* характерно полное сглаживание (исчезновение) радиальной ребристости шлейфа. Однако ни у *Chaoiella*, ни у какого-либо другого рода продуктацей процесс редукции радиальной ребристости не захватывал более ранних стадий онтогенеза, т.е. ребра на висцеральном диске всегда сохранялись. Иными словами, появившаяся в турнейский век (а у отдельных видов еще в позднем фамене) радиальная ребристость всего висцерального диска раковины уже не исчезала до самого конца развития соответствующих подсемейств продуктацей. Колебаниям подвергалась лишь ребристость передней части раковины, соответствующей более поздней стадии онтогенеза. Учет онтогенеза данного признака помогает избежать ошибок в реконструкциях филогенезов, а соответственно и в построении системы. Например, у некоторых представителей *Horridoniinae* развивалась радиальная ребристость, не свойственная для этого подсемейства. Однако она в этом случае не захватывала макушечную часть раковины, что свидетельствует о недавнем возникновении радиальных ребер, в отличие от внешне сходных диктиоклоустид, у предков которых висцеральный диск был радиально ребристым уже в турнейский век. На том же основании *Tyloplectinae* выводятся не из диктиоклоустид, а из *Horridoniinae*.

Вероятно, максимальная тенденция к усилению радиальной ребристости коррелировалась с фазами общего расцвета продуктид (с фазами, наиболее оптимальными для группы): первая фаза — ранний девон и эйфель, вторая фаза —

турне, визе, серпухов, третья фаза — середина перми. К последней фазе приурочено появление резко выраженной радиальной скульптуры у некоторых представителей *Productellidae*, для которых вообще более характерна слабовыраженная радиальная скульптура. Особенно ярким примером служит род *Transennatia* (= *Gratiosina*).

Остается добавить, что если на первом этапе эволюции продуктидин тонкая радиальная скульптура, унаследованная от хонетид, легко отличалась от более грубой радиальной ребристости, появлявшейся среди продуктацей, то позже, особенно в карбоне и перми, эта граница становится исчезающей. Это произошло за счет того, что, во-первых, в карбоне радиальная ребристость у многих продуктацей захватила весь висцеральный диск (что для линопродуктацей с тонкой радиальной ребристостью было свойственно с самого начала их возникновения); во-вторых, степень грубости ребер в карбоне становилась изменчивой как среди линопродуктацей, так и среди продуктацей. Это привело к тому, что систематическое положение некоторых родов или даже групп родов остается спорным. Например, род *Marginirugus* с некоторым сомнением отнесен здесь к *Dictyoclostinae*. Семейство *Yakovleviidae*, традиционно сближавшееся с линопродуктацей, отнесено здесь к продуктацям. В аналогичных случаях при решении систематической задачи в расчет принимались и другие важные морфологические особенности соответствующих форм, а также анализ и распределения в геологической летописи. Например, у турнейского рода *Marginirugus* тонкие радиальные ребра неравномерно развиты, а появление маргинальных образований не вписывается в общую эволюцию линопродуктацей, у которых маргинальные структуры возникли только в конце карбона, а наиболее характерны для среднепермских форм. Поэтому данный род отнесен к продуктацям (подсемейство *Dictyoclostinae*).

В заключение я хотел бы отметить, что нет принципиальной разницы между понятиями "ребра" и "складки" ни в смысле их генезиса, ни в смысле морфологических отличий. Генезис их единый, а морфологические отличия обусловлены двумя составляющими: интенсивностью (высотой) ребра-складки и толщиной вторичного слоя, отложения которого могут в разной степени сглаживать ребристость с внутренней стороны створок. Принципиально отличаются по генезису тонкая радиальная ребристость (струйчатость), унаследованная от хонетид, и более грубая радиальная ребристость, возникавшая вторично у продуктацей на передней части раковины и смещавшаяся в эволюции онтогенеза некоторых групп к макушке; линии, ведущие от *Avoniinae* к разным *Productidae*, а от *Semiproductinae* к *Dictyoclostinae* и к разным *Vuxtoniidae*.

Очевидно, радиальная ребристость возникла в ходе эволюции продуктацей не один раз. Поэтому можно было бы различать радиальную ребристость, которая возникла раньше у относительно более продвинутых групп и которая уже к началу или середине турне достигла макушечной части (*Vuxtoniidae*, *Dictyoclostidae*, *Productidae*). В более консервативной (продуктеллидной) ветви радиальная ребристость формировалась значительно позже, о чем свидетельствует характер радиальной ребристости представителей пермского подсемейства *Costispiniferinae sensu nov.*: радиальные ребра у них еще не достигли макушечной части.

Концентрическая скульптура для системы продуктидин имеет существенно меньшее значение. Это преимущественно признак родового ранга. Развитие концентрической скульптуры на висцеральном диске в сочетании с радиальной скульптурой создавало ретикулятную скульптуру висцерального диска, характеризующую большие группы — семейства *Dictyoclostidae*, *Productidae* и др. Хорошо развитая концентрическая скульптура (без радиальной) характеризует только одно подсемейство — *Plicatiferinae*. Развитие концентрической скульптуры спинной створки иногда сопровождалось появлением серии шлейфов — признака, который будет рассмотрен ниже.

Первые известные представители продуктид из нижнего девона Средней Азии и Монголии характеризуются довольно многочисленными длинными полыми иглами (их длина превышала размер самой раковины) по всей поверхности брюшной створки (табл. I, фиг. 3).

По-видимому, возникновение игл на всей поверхности брюшной створки у первых продуктид было связано с изменением модели их формирования. У самых первых продуктид формирование игл уже не ограничивалось двумя точками растущего края, как это имело место у хонетид, у которых каждая очередная игла возникала вдоль линии, отделявшей арею от поверхности брюшной створки. Иглы стали формироваться не только в этих двух точках, но и в других точках боковых и передних краев растущего края. Эти новые точки возникновения игл не должны были бы сразу быть частыми, как это наблюдается у известных нам древнейших продуктид. Поэтому можно надеяться на находки еще более древних представителей продуктид, обладавших редкими иглами на брюшной створке. Если иглы захватывали всю поверхность брюшной створки, то они обычно равномерно распределялись на ней.

Иглы продуктид несут две основные функции: стабилизация раковины (иглы прямые или отходящие от поверхности под большим углом) и защита приоткрытого края раковины от попадания внутрь нежелательных частиц (лежащие иглы). Иглы хонетид, располагаясь вдоль замочного края раковины, могли выполнять только функцию стабилизации¹. Поэтому естественно, что иглы брюшной створки первых продуктид тоже несли исключительно эту функцию.

Стабилизационный механизм действия игл бывает различным: прикрепление к посторонним объектам на дне, создание опоры для предотвращения перевертывания раковины спинной створкой вниз, препятствие погружению в осадок. На юных стадиях роста продуктиды, как было показано Брантоном (Branton, 1966), закоривались кардинальными иглами (кольцеобразно растущими) за мелкие цилиндрические объекты. Это способ стабилизации был, несомненно, унаследован от хонетид, хотя иглы последних и не были кольцеобразно изогнутыми. На более поздних стадиях роста функцию стабилизации обычно брали на себя более крупные иглы, которые появлялись позже не только вдоль замочного края, как у хонетид, но и на остальной поверхности брюшной створки. Впрочем, иногда среди линопродуктей хонетидный способ фиксации раковины сохранялся и на взрослых стадиях роста: почти все кардинальные иглы отгибаются в середину, образуя кольцо (Grant, 1963; Cooper, Grant, 1975). У таких форм иглы на поверхности брюшной створки становились ненужными и редуцировались.

Известны противоположные случаи, когда у разных продуктидин независимо редуцировались кардинальные иглы брюшной створки: у *Acanthocosta* (подсемейство *Semiproductinae*), у *Vibatiola* (подсемейство *Paramarginiferinae*), у *Marginifera* (подсемейство *Marginiferinae*), у *Burovia* (подсемейство *Horridopinnae*) и др. Интересно, что в последнем случае сохранялись кардинальные иглы на спинной створке. По всей вероятности, в этих случаях самые первые тонкие (и потому незаметные) кардинальные иглы у макушки все же были.

До сих пор иглы брюшной створки продуктид, обеспечивавшие раковине устойчивое положение, называют опорными (*halteroid spines*). Между тем эти иглы довольно разнообразны по толщине, длине и густоте, и поэтому заслуживает внимание предложение Дж. Уотерхауза (Waterhouse, 1981) различать три вида опорных игл: а) поддерживающие иглы (*holding spines*) — наиболее распро-

¹ М. Радвик (Rudwick, 1970) предполагал, что иглы, в частности иглы хонетид, несли также осязательную функцию. Эта функция игл достаточно гипотетична. Более вероятно, что чувствительные клетки у концов игл могли иметь значение для регуляции их роста.

страненный вид относительно толстых игл, разбросанных по всей поверхности брюшной створки и расположенных рядами вдоль замочного края и в основании боковых склонов; б) собственно опорные иглы (*strut spines*) — наиболее толстые иглы, число которых обычно не более 10 (часто 6); присутствуют, например, у *Paucispinifera* и *Muirwoodia*; в) ворсовые иглы (*mat spines*) — густо расположенные тонкие иглы, причем стабилизационный эффект был обусловлен густотой игл (например, *Waagenosoncha*). Развитие последних связано с существованием на мягком субстрате (Grant, 1966). Граница между этими тремя видами игл очень подвижна, тем не менее во многих случаях соответствующие различия хорошо выражены. У наиболее древних представителей продуктидин (*Eoproductella*) присутствовали иглы первого вида. В ходе дальнейшей эволюции у некоторых групп наблюдается увеличение густоты игл, а у некоторых других — олигомеризация игл. Наибольшую длину, в несколько раз превосходящую длину самой раковины, имеют толстые опорные иглы. Ворсовые иглы могут лишь немного превышать размер раковины. Центральная полость игл после прекращения их роста постепенно замуровывалась. Поэтому принципиальной разницы между кардинальными иглами у макушки и всеми другими иглами, о которой писала Т.Г. Сарычева (1946), не существует.

Появление игл на поверхности брюшной створки продуктид было существенным эволюционным событием, по-видимому, имевшим в условиях морей девонской эпохи большое селективное значение, поскольку на протяжении всего девона (кроме франа) происходило увеличение разнообразия продуктид, в то время как разнообразие хонетид и других брахиопод после раннего девона и до начала карбона неуклонно сокращалось.

Иглы на брюшной створке первых продуктидин были расположены беспорядочно и более или менее равномерно по всей ее поверхности. Но уже в живете наблюдается тенденция к более упорядоченному расположению игл и их дифференциация по размеру. Это выражалось в появлении ряда игл вдоль плоскости симметрии у некоторых *Productella* и особенно у *Stelckia*. Срединный ряд игл на брюшной створке (с этим коррелировалась тенденция появления срединного ребра) — распространенный признак среди позднедевонских, турнейских и визейских продуктацей. Он зафиксирован даже среди линопродуктацей — у формы из Морроу Нью-Мексико, описанной П. Сатерлендом и Ф. Харлоу (Sutherland, Harlow, 1973) как *Lino-productus nodosus* (Newberry). Брантон (Brunton, 1966, 1982) считает, что раковины со срединным рядом игл, в частности *Levitusia*, были приспособлены к жизни на мягком субстрате, а срединные иглы предотвращали поворот форм с сильноизогнутыми раковинами в процессе роста относительно поверхности дна.

В фамене у некоторых продуктацей появляется ряд игл, приуроченный к основанию боковых склонов. Эти иглы были более крупные и, по-видимому, обеспечивали симметричное положение раковины относительно субстрата. Их присутствие у продуктацей часто коррелирует с формированием аурикулярных гребней. У некоторых продуктацей (например, *Alexenia*) ряд игл в основании бокового склона располагался на ребре (складке).

Более густое расположение игл на ушках и обычно более крупные размеры этих игл тоже способствовали симметричной стабилизации раковины относительно субстрата. Появление группы более толстых игл (по три-четыре иглы) на ушках наблюдается уже у девонского рода *Sinoproductella*.

В конце фамена появились первые признаки дифференцировки игл по размеру в концентрических рядах — род *Laminatia*. В карбоне этот признак стал характерным для большинства представителей семейств *Echinoconchidae* и *Juresaniidae*. В серпуховский век он независимо развился у *Vuxtonia*.

Впервые иглы на спинной створке появились у продуктидин в среднем девоне, примерно в начале эйфеля. С этим событием было связано появление

первых представителей надсемейства Echinopachacea, которые описываются ниже как новый род *Caucasiproductus*. Важно отметить, что появлению игл на спинной створке всегда предшествовало усиление иглистости (густоты игл) брюшной створки. Возможно, что первое появление игл на спинной створке сопровождалось быстрым захватом иглами всей ее поверхности. Первые представители ехиноконхацей эйфельских отложений Монголии характеризуются почти сплошь иглистой спинной створкой. Подобные формы были описаны как *Productella?* sp. из эйфельских отложений Бирмы (Anderson, Boucot, Johnson, 1969). Из аналогов эйфельских отложений Закавказья, обн. 19, слой 29 (Гречишников и др., 1983), известны формы с очень густой сетью игл на брюшной створке, что соответствовало предшествующей эволюционной стадии ("подготовительной" стадии возникновения дорсальных игл). Напротив, вторичное возникновение игл на спинной створке у продуктацей из более молодых отложений (каменноугольных и пермских) фиксируется на палеонтологическом материале постепенным перемещением игл (первоначально возникших у переднего края спинной створки) все ближе к макушке. Впервые дорсальные иглы среди продуктацей возникли у переднего края створки в раннем киндерхуке. Этому, однако, предшествовало общее усиление иглистости брюшной створки в позднем фамене у некоторых представителей низкополостных продуктацей (*Rugaurinae*) и высокополостных продуктацей (*Semiproductinae*). Процесс мог заходить очень далеко на все более молодые стадии роста, так что вся спинная створка (до макушки) оказывалась покрытой густой сетью игл. Это случилось у *Vuxtoniidae*, в состав которых теперь включены *Vuxtoniinae* s. str. (без позднепалеозойских групп, традиционно относившихся к букстонидам), *Tolmatchoffiinae* и *Kochiproductinae*. Кроме того, дорсальные иглы, захватившие всю поверхность висцерального диска, независимо появились у некоторых пликатиферид — подсемейство *Levipustulinae*. Общий габитус раковины, скульптура, особенности внутреннего строения (замочный отросток, опорные пластины, мускульное поле) этих групп показывают поразительное сходство с представителями ехиноконхацей, особенно с *Juresaniidae*. Это независимо возникшее сходство было установлено благодаря прослеживанию признаков в палеонтологических рядах. Первые представители *Kochiproductinae* (Shiells, 1968, 1969) очень сходны с некоторыми *Tolmatchoffiinae*, причем у последних иглистость спинной створки еще не захватывала весь висцеральный диск. В параллельном ряду, ведущим от *Semiproductinae* к *Vuxtoniinae* s. str., радиальная ребристость на протяжении позднего фамена постепенно захватывала весь висцеральный диск (см. выше), а иглистость спинной створки появилась только у раннекаменноугольных форм; у позднефаменских форм, описанных К. Брусмиш как *Vuxtonia scabrigula*, иглы на спинной створке еще отсутствовали. Наоборот, у всех настоящих ехиноконхацей, в том числе представителей *Juresaniidae*, радиальная ребристость не развивалась, а висцеральный диск спинной створки полностью (до макушки) покрыт густой сетью игл.

Среди линопродуктацей иглы на спинной створке впервые появились в раннем карбоне у гигантопродуктид (например, род *Semiplanus*). Затем независимо еще раз иглистость возникла у целой группы пермских родов, обособленных здесь в подсемейство *Grandaurispininae*.

Иглы на спинной створке продуктид почти всегда тоньше и короче, чем иглы на брюшной створке. Это и понятно, поскольку эти иглы не выполняли опорной функции. Только у *Horridonia*, как известно, вдоль замочного края спинной створки расположены в ряд крупные основания игл типа опорных, а пара наиболее крупных игл приурочена к ушкам. Иногда видно, что крупные иглы спинной створки хорридоний изгибаются в стороны, а затем вентрально (Dunbar, 1955, табл. 11—14). Возможно, что они в несколько видоизмененной форме выполняли опорную функцию: при открывании створок опора пере-

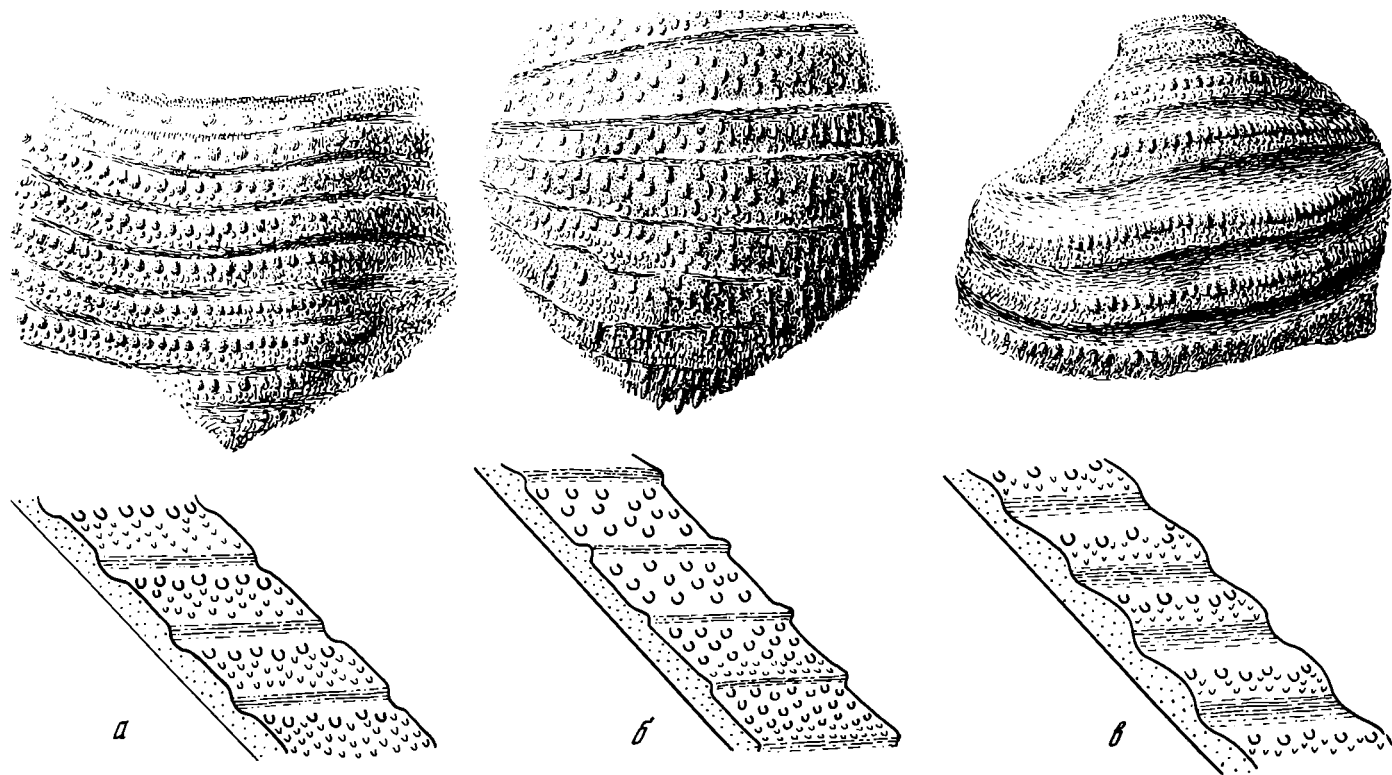


Рис. 3. Скульптура поверхности брюшной створки у разных подсемейств ехиноконхид [схема]:
a — Echinonchinae, *b* — Calliprotoniinae, *v* — Karavankininae

носились на эти дорсальные иглы, так что, возможно, раковина даже могла немного приподниматься относительно субстрата.

Таким образом, уже в девоне у продуктидин появилось почти все разнообразие игл и моделей их распределения на поверхности раковин. Наиболее важное исключение представляет первое появление в раннем карбоне собственно опорных игл у *Marginiferinae*; олигомеризация игл привела к появлению форм с тремя—шестью иглами (*Eomarginiferina*, *Eomarginifera*, *Alitaria*). Другие исключения: появление в перми опорных игл на спинной створке у *Hoggridonia*; появление монтикул, т.е. бугорков на поверхности створок (подсемейство *Monticuliferinae*).

В целом увеличение степени иглистости в эволюции продуктидин шло следующим образом: увеличение густоты игл на брюшной створке — появление игл на передней части спинной створки → вся раковина до макушки становилась иглистой. Некоторые колебания в изменении знака развития могли нарушать эту схему, но они, по-видимому, не имели существенного значения в эволюции: от форм с густой сетью игл на брюшной створке могли возникать относительно менее густоиглистые формы; не исключены также случаи редукции дорсальных игл, но только если они недавно возникли (т.е. еще не были развиты по всему висцеральному диску). Однако не известно ни одного случая редукции игл после того как ими уже были покрыты целиком обе створки; об этом свидетельствует отсутствие форм, у которых примакушечная часть раковины была иглистой, а передняя часть — без игл. Сложнее обстоит дело с интерпретацией монтикул — бугорков, которые не служили местами прикрепления игл, но которые, по-видимому, являются следами игл, существовавших у предков. Среди строфалозиидин подобные монтикулам образования известны у *Agramatia Sokolskaja* и *Araksalosia Lazarev*.

Интересно отметить цикличность в эволюции иглистости продуктид. Первая вспышка иглистости была именно той апоморфией, с которой связано возникновение продуктид, — появление игл на поверхности брюшной створки. Этот этап закончился в начале среднего девона появлением дорсальных игл у некоторых продуктид, т.е. возникновением первых ехиноконхацей. Вторая вспышка иглистости приходится на поздний фамен (пик — генозона *Wocklumeria*). В этот период среди продуктид получили распространение формы, у которых иглы становились все более многочисленными и более тонкими. Эта вторая вспышка иглистости закончилась у некоторых представителей продуктацей появлением дорсальных игл в начале киндерхука. Третья вспышка иглистости была менее интенсивной и приурочена к позднему визе. Она затронула в основном относительно консервативные группы продуктацей (некоторые пликатифериды) и отдельные роды линопродуктацей (некоторые гигантопродуктиды). Дальнейшая цикличность в эволюции иглистости (в перми) была не столь заметной, а этапы развития иглистых форм — растянуты во времени.

Характер игл (толщина, длина, угол наклона) и модель их распределения на створках имеют у разных групп разное систематическое значение. Например, наличие четырех—шести опорных игл на брюшной створке — видовой признак для представителей рода *Kozłowska* (Лазарев, 1984а), но этот же признак является диагностическим для всего семейства *Yakovleviidae*. Незначительные различия в распределении игл по концентрическим рядам (рис. 3) позволяют легко диагностировать разные подсемейства *Echinoconchidae* (Лазарев, 1985а), поскольку эти различия выдерживаются на протяжении всей эволюции соответствующих подсемейств.

ВЫСОТА ПОЛОСТИ РАКОВИНЫ И СТРОЕНИЕ ЛОФОФОРА БРАХИАЛЬНЫЕ ВАЛИКИ

Некоторые исследователи уже давно обращали внимание на высоту полости раковины как на важный признак для построения системы продуктид. Чтобы конкретизировать и обосновать значение этого признака, необходимо проследить его эволюционную судьбу.

Первые продуктиды (*Eoproductella*, *Ralia*), как и хонетиды, имели низкую полость между створками: спинная створка была вогнутой и почти повторяла изгиб брюшной створки. До начала фамена у всех продуктид полость раковины оставалась низкой. Начиная с фамена среди продуктидин появлялось все больше форм, обладавших высокой полостью раковины. Формирование высокой полости раковины происходило постепенно, так что разграничение раннефаменных продуктеллид (*Productella*) и первых представителей "высокополостных" продуктацей (*Ardiviscus* и *Margaritiproductus*) вызывает трудности и возможно только при наличии экземпляров, находящихся на самых последних стадиях роста. Понятие "высокая полость раковины" будет использоваться в дальнейшем для раковин, у которых отношение высоты к длине (без маргинальной части раковины) превышает 0,3. Разумеется, эта величина условная. В промежуточных случаях принимается во внимание также степень обособленности (резкость перехода) основной полости раковины (где располагались внутренние органы и лофофор) от маргинальной полости (где створки параллельны и сближены друг с другом).

Трудности в разграничении понятий "умеренно низкая полость раковины" и "высокая полость раковины" особенно велики у тех немногих групп, которые характеризуются слабой выпуклостью (приплюснутостью) висцеральной части брюшной створки, которая затем коленчато переходит в шлейф. У таких групп интенсивное увеличение высоты полости начинается поздно в онтогенезе (после появления коленчатого прогиба), причем максимальная высота полости приурочена не к задней или средней части висцерального диска, а к ее передней части. Наиболее характерна такая форма полости для представителей *Yakovleviidae* (см. рис. 18, 19). Поскольку становление высокой полости раковины у яковлевиид происходило поздно в онтогенезе, не смещаясь в историческом развитии на более ранние стадии онтогенеза, у них существенно упрощалась возможность обратного развития. Поэтому и таксономическое значение данного признака здесь меньше по сравнению с таковым у групп, имеющих обычную конфигурацию полости раковины. Эволюционно продвинутые *Muirwoodia* имеют высокую полость раковины, а ранние представители семейства (*Sajakella* и первые *Muirwoodia*), так же как и его последние представители (*Yakovlevia*), — низкую или промежуточную.

Первоначально высокая полость раковины формировалась в двух линиях развития, представители которых различались размером и деталями скульптуры раковины. Так возникли два подсемейства — *Semiproductinae* и *Avoniinae*, которые дали начало почти всем остальным продуктацеям, обладавшим высокой полостью раковины. Параллельно продолжали существовать продуктацеи с низкой полостью раковины — семейство *Productellidae*, которое в позднем палеозое представлено группами, ранее относившимися преимущественно к маргиниферидам. В отличие от настоящих представителей *Marginiferinae* они, помимо прочего, имели низкую полость раковины.

В развитии двух других надсемейств продуктидин формы с высокой полостью раковины появились позже: первые представители ехиноконхацей с высокой полостью раковины появились в турне, а линопродуктацей — вероятно, в визе.

Productellidae, развивавшиеся в позднем палеозое параллельно с "высокополостными" семействами продуктацей, повторно в перми явились источником

возникновения форм с высокой полостью раковины. Соответствующей группе придается ранг подсемейства — *Costispiniiferae*, представители которого существовали до конца татарского века. Повторное возникновение форм с высокой полостью раковины неизвестно среди ехиноконхацей (кроме, может быть, *Calliprotoniinae*), но оно возможно среди линопродуктацей (появление в ранней перми *Grandaurispiniinae*), филогенез которых остается не совсем ясным.

У продуктацей и линопродуктацей формирование высокой полости раковины обычно сопровождалось хорошо выраженной дифференциацией ее на две части — основную (высокую) полость, соответствующую висцеральному диску, и маргинальную полость, переходящую по бокам в аурикулярную полость (узкая полость, заключенная между сближенными, почти соприкасающимися створками; соответствует шлейфу). У низкостенных форм переход к шлейфу очень постепенный, а у высокополостных форм он фиксируется линией перегиба (точкой на продольном профиле) на спинной створке. Часто этот перегиб бывает крутой, коленчатый. Он соответствует определенному (переломному) моменту роста раковины, который предположительно связывается с наступлением половозрелости (Лазарев, 1981а). Вероятно, с этим же моментом было связано начало формирования птилолофного лофофора. Резкому перегибу спинной створки нередко соответствует менее заметный перегиб брюшной створки. Причем оба перегиба находятся на одинаковом расстоянии по прямой оси вращения створок, поскольку сформировались в один и тот же момент онтогенеза. Перегиб на брюшной створке был хорошо выражен у форм с развитыми маргинальными структурами. Этот случай демонстрируется здесь на рис. 4, заимствованном из моих более ранних публикаций (Лазарев, 1981а, 1984б), где подробно обсуждается соотношение разных частей обеих створок в онтогенезе. Крутой перегиб мог формироваться и у форм с низкой полостью раковины — приспособление для поднятия переднего края раковины над субстратом. Возможно, появление крутого перегиба спинной створки было предпосылкой для появления форм с высокой полостью раковины.

У высокополостных представителей ехиноконхацей, а иногда и у продуктацей (некоторые *Buxtoniidae*) маргинальная полость почти не развивалась. Для всех них характерны уплощенные спинные створки с очень коротким шлейфом.

Среди некоторых линопродуктацей появились формы с очень низкой полостью раковины, настолько низкой, что трудно представить, где же размещалось мягкое тело животного.

Таким образом, для продуктидин можно выделить четыре типа раковин, отличающихся по форме (рис. 5). Первый, исходный тип — раковины с низкой полостью и необособленной маргинальной частью. До начала фанерозного века этот тип раковины оставался единственным. Следующий тип — полость раковины высокая, маргинальная полость и соответственно шлейф хорошо развиты; на шлейфе иногда развивались специфические структуры, выполнявшие защитные функции — раструбы, ободки. Этот тип раковины был наиболее распространенным в карбоне и перми. Третий тип — полость раковины высокая, но маргинальная полость и шлейф почти не развивались. Характерен для семейств *Echinonchidae*, *Juresanidae* и для некоторых *Buxtoniidae*. Четвертый тип — раковины с очень низкой полостью. Характерен для семейств *Gigantoproductidae* и *Striatiferidae*, существовавших в раннем карбоне. Г.А. Афанасьев (1984) для хонетид с маленьким объемом внутренней полости предположила существование их с приоткрытой раковиной. Однако объяснить существование с зияющей раковиной только потому, что при сомкнутых створках оставалось очень мало места для внутренних органов, значит допускать появление какой-то несогласованности в онтогенезе, характеризовавшей не отдельные особи, а целые таксоны.

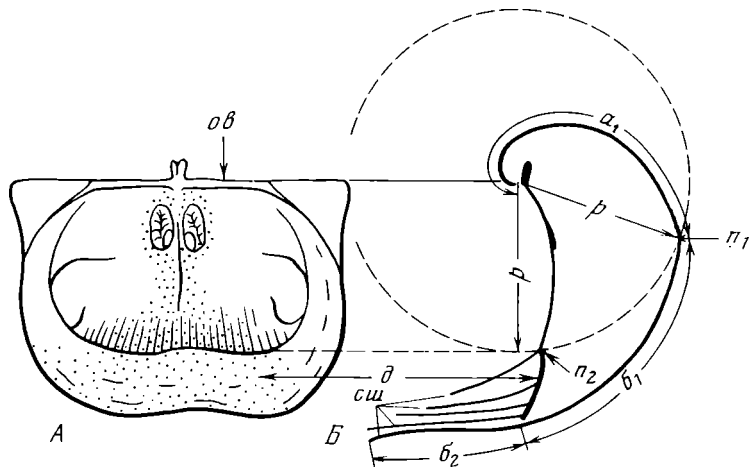


Рис. 4. Схема, поясняющая соотношение частей спинной и брюшной створок раковины *Productus*.

А — спинная створка с внутренней стороны; *Б* — продольный профиль раковины (спинная створка слева). *а₁* — брюшная створка от макушки до перегиба, соответствует стадии формирования висцерального диска спинной створки без диафрагмы; *б* — часть брюшной створки, соответствующая всей стадии формирования шлейфа (кумулятивное понятие шлейфа); *б₁* — шлейф предыдущих стадий роста; *б₂* — шлейф последней стадии роста; *ов* — ось вращения створок (замочный край); *п₁* — точка перегиба брюшной створки, разделяющая онтогенетические стадии роста (половозрелую от неполовозрелой); *п₂* — точка перегиба спинной створки, соответствующая точке *п₁* брюшной створки; *р* — расстояние от оси вращения до точек перегиба обеих створок, остальное — см. вводную часть

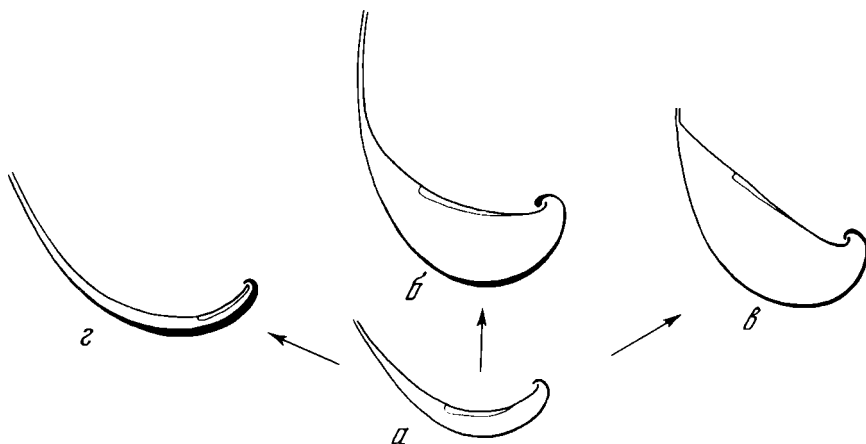


Рис. 5. Типы раковин, различающиеся по высоте полости и развитию шлейфа:

а — раковина с умеренно низкой полостью (исходный тип); *б* — раковина с высокой основной полостью и хорошо развитой маргинальной полостью (шлейф длинный); *в* — раковина с высокой полостью, маргинальная полость и шлейф не развиты; *г* — раковина с очень низкой полостью

Брахиальные конусы, известные у групп с очень низкой полостью раковины, трудно трактовать как места расположения спиралей лофофора хотя бы потому, что для этой спирали попросту не было места. К тому же иногда у некоторых *Gigantoproductus* появлялся третий непарный конус в плоскости симметрии. Таким образом, низкая полость раковины могла соответствовать только плоскостному типу лофофора — шизолофу или трохолофу.

Брахиальные валики (отпечатки) продуктид — отпечатки лофофора — всегда начинаются у границ передних (срединных) и задних (боковых) аддукторных отпечатков, а заканчиваются у переднего конца срединной септы. Это видно в тех случаях, когда брахиальные валики отпечатывались почти по всей своей длине (табл. VIII, фиг. 1). У ранних продуктид брахиальные валики образуют почти кольцо с парой незначительных изгибов внутрь у переднего края. У более поздних продуктид (как продуктидин, так и строфалозиидин) наблюдается отчетливая двухлопастность брахиальных отпечатков. Эти лопасти сначала широкие, но затем (особенно у пермских продуктид) становятся очень узкими, маленькими и места их соединений с передними концами септы обычно не прослеживаются. Но иногда они бывают отчетливыми, и Брантон (Brunton, 1982) назвал их висцеральными валиками, ошибочно полагая, что эти структуры сформировались на границе висцеральной (целомической) и мантийной полостей.

Обычно брахиальные валики отпечатываются не по всей длине. Лучше всего заметны отпечатки в виде двух петель. Но даже при самой хорошей степени выраженности брахиальных валиков, если они имеют двулопастную форму (а не форму кольца), всегда наблюдается пара симметрично расположенных перерывов: хорошо видны отпечатки, отходящие от границ передних и задних отпечатков аддукторов, и могут быть видны отпечатки у переднего конца септы, но в промежутке никаких следов отпечатков нет. Эти перерывы в брахиальных отпечатках вполне понятны, если принять функциональную реконструкцию лофофора продуктид, предложенную Р. Грантом. Грант (Grant, 1972) обнаружил в верхнепермских отложениях Греции представителей трех родов строфалозиидин с известковистыми поддержками лофофора, которые соответствовали птихолофному лофофору. Этот тип лофофора Грант распространил на всех продуктид с высокой полостью раковины.

Симметрично расположенная пара перерывов брахиальных валиков соответствует месту отрыва лофофора от поверхности створки. Возможно, что небольшой отрыв лофофора имел место уже у продуктид с низкой полостью раковины. Однако развитие настоящего (объемного) птихолофного лофофора, у которого все доли, кроме первой, располагались в плоскости, почти перпендикулярной плоскости спинной створки, требовало высокой полости внутри раковины.

В системе Э. Мюр-Вуд и А. Купера большое значение придавалось ориентации брахиальных петель относительно замочной линии, т.е. углу наклона валиков, отходящих от мускульного поля. Анализ материала и литературных данных показывает, что угол наклона брахиальных петель хорошо коррелируется с очертанием висцерального диска: у форм с широким висцеральным диском брахиальный валик идет от мускульного поля примерно параллельно замочной линии, а у форм с продольно вытянутым висцеральным диском он отклоняется вперед. В частности, это наблюдалось у разных видов рода *Kozłowska* с разным очертанием висцерального диска. Например, у продольно вытянутых раковин *K. ivanovi* Laz. (табл. XX, фиг. 18) брахиальные валики сильно скошены по сравнению с брахиальными валиками *K. borealiformis* Laz., характеризующейся поперечными очертаниями раковины (табл. XXI, фиг. 1—6).

Таким образом, большое таксономическое значение следует придавать не наклону брахиальных валиков относительно замочного края, а высоте полости раковины, поскольку появление высокой полости раковины означало, что лофофор из плоскостного, шизолафа или трохолофа, превращался в объемный, а именно в птихолоф, у которого только первая лопасть изгибалась вдоль плоскости спинной створки, а остальные лопасти располагались в плоскости, почти перпендикулярной плоскости спинной створки. Птихолофный лофофор — более сложный и совершенный тип лофофора. По-видимому, развитие лофофора у продуктид

шло в одном направлении. Во всяком случае, у продуктацей и ехиноконхацей, филогенез которых лучше известен, нет явных примеров трансформации форм с птихолофным лофофором в формы с шизолофом (или трохолофом). Филогенез линопродуктацей изучен меньше, но можно надеяться, что то же самое справедливо и в отношении этой группы. Реконструкции филогенезов и построение системы осложняются тем, что даже в пределе одного надсемейства формы с высокой полостью раковины могли неоднократно возникать в процессе эволюции.

**ПОЛОЖЕНИЕ ВИСЦЕРАЛЬНОЙ (ЦЕЛОМИЧЕСКОЙ) ПОЛОСТИ.
СРЕДИННАЯ СЕПТА, ОПОРНЫЕ ПЛАСТИНЫ, МУСКУЛЬНЫЕ ГРЕБНИ,
АНТРОН, АЛЬВЕОЛА, ЗИГИДИЙ**

Срединная септа, опорные пластины, мускульные гребни и, возможно, зигидий — морфологические особенности, тесным образом связанные с положением висцеральной (целомической) полости внутри полости раковины. Этому вопросу была посвящена специальная статья (Лазарев, 1985б).

Основой для реконструкции положения висцеральной полости внутри полости раковины послужил анализ внутренней поверхности обеих створок. Бугорки (сосочки) на поверхности створок (табл. X, фиг. 5; табл. XVII, фиг. 5) трактовались вслед за Р. Грантом (Grant, 1968) как места прикрепления щетинок или ресничек, колебания которых обеспечивали токи воды внутри мантийной полости. Иногда в этих же местах наблюдаются овариальные ямки. Поэтому внутренняя поверхность створок, занятая сосочками и ямками, — шагреновая поверхность — это поверхность, к которой примыкала мантийная полость. Висцеральной полости (имеется в виду целомическая полость) на внутренней поверхности створок соответствуют места прикрепления мускулов и совершенно гладкая (без сосочков и ямок) поверхность примакушечной части обеих створок. Гладкую площадку между основанием замочного отростка и мускульным полем спинной створки иногда называют задней платформой (*posterior platform*). Иногда в этом месте имеется хорошо выраженная септа или опорные пластины. Исключение составляет гладкая поверхность, находящаяся между отпечатками брахиальных петель, которая лишь относительно редко бывает покрыта сосочками. Безусловно, эта поверхность между отпечатками лофофора соответствовала мантийной полости.

У некоторых продуктид шагреновая поверхность, соответствующая местам прилегания мантийной полости, заходит в макушечную часть одной или обеих створок. В этих случаях оказывается, что у самой макушки к дну створки прилегала не висцеральная полость (как у всех брахиопод), а мантийная. Таким образом, нарушается традиционная схема взаимного положения висцеральной и мантийной полостей. Особенно ярко это демонстрировалось на примере *Thamnosia*, у которой макушечная часть брюшной створки сплошь занята шагреновой поверхностью (табл. XIX, фиг. 9), а в макушечной части спинной створки шагреновая поверхность разделена узкой перемычкой в плоскости симметрии — срединной септой. Местам прилегания висцеральной полости к дну створок соответствовали только отпечатки мускулов.

Поскольку висцеральной полости в этом случае вообще нет места у дна створок, кроме мест прикрепления мускулов, оставалось допустить, что она в основном располагалась внутри полости раковины. При этом ряд особенностей внутреннего строения спинной створки получает совершенно новое функциональное объяснение. В первую очередь это относится к срединной септе и опорным пластинам.

Срединная септа продуктид (такая же постоянная особенность продуктид, как и наличие игл на брюшной створке) трактуется как опора поднимающегося

от дна створки эпителия. Внутренний эпителий затем раскрывался (расходился), образуя висцеральную (целомическую) полость (рис. 6, 7). Первоначально у продуктид с низкой полостью раковины септа впереди мускульного поля почти перегораживала мантийную полость пополам (как у хонетид). Высоту перегородки могла увеличивать складка нераскрывшегося эпителия. Более вероятно, что у продуктид с высотой полостью раковины эта двойная складка эпителия в той или иной степени раскрывалась, т.е. висцеральная (целомическая) полость внедрялась далеко вперед относительно мускульного поля, возможно до переднего конца септы. В этом месте срединная септа обычно имеет максимальную высоту, а у *Muirwoodia* конец септы настолько сильно килеобразно вздернут, что достигает дна брюшной створки (см. рис. 18).

Если эпителий расходился недалеко от гребня септы, то могли образовываться антрон и опорные пластины, опирающиеся не на дно створки, а на септу, как это наблюдается у *Gemmulicosta* (табл. XXIII, фиг. 5). Эти опорные пластины возникали поздно в онтогенезе (гораздо позже септы) и поэтому не выявляются протравливанием кислотой наружной поверхности макушечной части спинной створки, тогда как обычные опорные пластины, развитые у *Juresaniidae* и *Vuxtoniidae*, возникали рано в онтогенезе и легко выявляются протравливанием.

Опорными пластинами иногда неоправданно называют пару утолщений, разделенных антроном, — признак, свойственный многим линопродуктацеям, лейопродуктидам, толмачевиинам и семикостеллинам. Действительно, по положению и по функции эти структуры сходны с опорными пластинами. Однако подобные утолщения на последней стадии роста раковины я рассматриваю как образование, предшествующее появлению настоящих опорных пластин. У перечисленных групп этот признак еще не "спустился" на ранние стадии роста раковины, т.е. морфологически у них не было еще узких пластин, возникших по бокам протегулярного бугорка — настоящих опорных пластин. Соответственно эти структуры не выявляются протравливанием наружной поверхности спинной створки у макушки.

Таким образом, опорные пластины тоже трактуются как поддержки поднимавшегося от дна спинной створки эпителия. Между опорными пластинами, возникавшими на ранней стадии роста раковины (после образования протегулярного бугорка), к дну створки примыкала висцеральная полость. Это — хороший диагностический признак, отличавший всех *Echinocoelocoridae* от каменноугольных *Juresaniidae* и *Vuxtoniidae*. Однако к концу карбона наметилась редукция опорных пластин: их передние концы сближаются, причем точка слияния перемещается (назад) антрон сокращается). В перми произошла окончательная редукция опорных пластин, т.е. у пермских юрезаниид висцеральная полость между основанием замочного отростка и мускульным полем не касалась дна створки.

Опорные пластины юрезаниид и букстониид не имели отношения к местам прикрепления аддукторов. Они служили лишь опорой для прикрепления поднимающегося со дна створки эпителия. Иное дело мускульные гребни ехиноконхид. По положению (один из основных критериев гомологии) они гомологичны опорным пластинам. Однако возникали мускульные гребни иначе. Лучше этот процесс наблюдается у представителей *Echinocoelocoridae* в линии *Echinaria*—*Stapanocoelocorina*. У средне- и позднекаменноугольных *Echinaria* передние концы аддукторов становились сильно вздернутыми — начальная стадия возникновения мускульных гребней. У пермских форм мускульные гребни начинали формироваться очень рано в онтогенезе, т.е. их следы сместились назад и прослеживаются почти до замочного края. На ранних стадиях онтогенеза раковины они уже служили местами прикрепления аддукторов; на более поздних стадиях онтогенеза основания аддукторов перемещались вперед, а задние концы

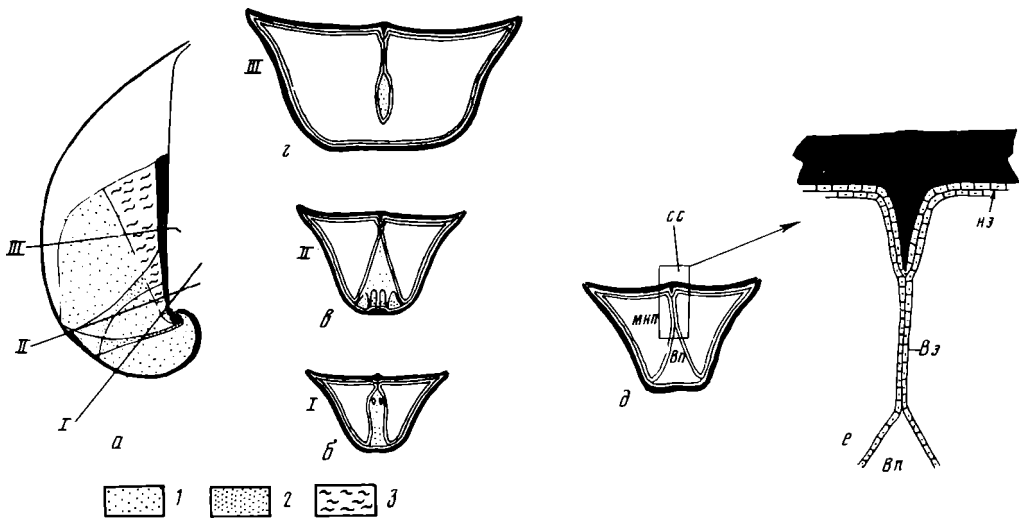


Рис. 6. Реконструкция положения висцеральной (целомической) полости у ехиноконхид (схема): *а* — продольный разрез, на который спроецированы мускулы; *б-г* — поперечные разрезы по линиям *I, II, III*; *д* — поперечный разрез макушечной части раковины; *е* — то же, фрагмент. *1* — висцеральная (целомическая) полость (вл); *2* — мускулы; *3* — два слоя внутреннего эпителия, соединенных друг с другом; *вэ* — внутренний эпителий; *нэ* — наружный эпителий; остальные обозначения здесь и в других рисунках см. "Введение"

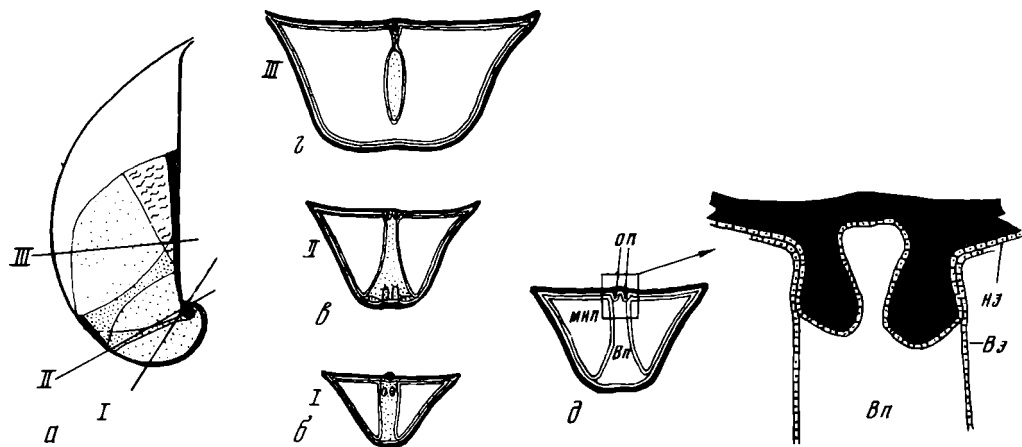


Рис. 7. Реконструкция положения висцеральной (целомической) полости у юрезаниид (схема): *а* — продольный разрез, на который спроецированы мускулы; *б-г* — поперечные разрезы по линиям *I, II, III*; *д* — поперечный разрез макушечной части раковины; *е* — то же, фрагмент. Обозначения те же, что и на рис. 6; *оп* — опорные пластины

мускульных гребней выполняли ту же функцию, что и опорные пластины юрезаниид, разграничивая участки прилегания к створке мантийной и висцеральной полостей.

Мускульные гребни (мускульная платформа) появлялись только в двух семействах продуктидин — у некоторых *Productidae* (Лазарев, 1981б) и у большинства представителей *Echinonchidae*. Поэтому данный признак имеет для характеристики структуры системы продуктидин относительно небольшое значение. Интересно, что он появляется также среди строфалозиинид — род *Vilotina*

Reed, 1944. Для представителей семейства Echinoconchidae формирование мускульных гребней — основное звено развития. Исключение составляет подсемейство Calliprotoniinae, развитие которого не сопровождалось появлением мускульных гребней. На этом основании можно было бы предположить, что Calliprotoniinae ответвились от сентозиид независимо и позже остальных ехиноконхид, а соответственно можно обособить группу в качестве самостоятельного подсемейства в семействе Sentosiidae либо выделить самостоятельное семейство Calliprotoniidae. Однако палеонтологических данных для этого пока нет. Кроме того, это усложнило бы диагностику всех высокополостных ехиноконхид, поскольку в других отношениях Calliprotoniinae очень сходны с остальными ехиноконхидами.

Сопоставление мускульных гребней и опорных пластин — любопытный пример, показывающий сложность разграничения аналогий и гомологий. По положению задние концы мускульных гребней гомологичны опорным пластинам; к тому же, выполняя одну и ту же функцию, они были одновременно и аналогичными структурами. Передние концы мускульных гребней лишь с некоторой условностью можно считать гомологичными опорным пластинам, поскольку по положению эти структуры несколько отличаются: опорные пластины не касались мускульных полей. Мало того, некоторая условность появляется при гомологизации по положению мускульных гребней Echinoconchinae и Karavanikininae: у первых мускульные отпечатки размещались на внутренних сторонах гребней (см. рис. 38), а у вторых — на наружных (Лазарев, 1985а, рис. 4). В целом мускульные гребни аналогичны опорным пластинам в том смысле, что по ним поднимался эпителий, разграничивавший висцеральную и мантийную полости; однако эти структуры вместе с тем нельзя считать аналогичными, потому что мускульные гребни, кроме того, служили местом прикрепления аддукторов. По положению опорные пластины и мускульные гребни — гомологи (с упомянутой оговоркой), но по критерию непрерывности их нельзя считать гомологами, поскольку мускульные гребни начинали возникать не от замочного края, как опорные пластины, а от передних краев мускульного поля.

Раздвоенное основание септы — пара широких валиков, — напоминающее опорные пластины с антроном, впервые появилось в фауне у некоторых Nigelinoplica. Несколько позже этот признак становился характерным для многих Leioproductinae, в частности Leioproductus (табл. VII, фиг. 1). Признак характерен также для многих Semiproductinae, является диагностичным для Tolmatchoffiinae, широко распространен среди линопродуктацей. В отличие от опорных пластин юрезаниид и букстониид эти валики с бороздкой посередине (антроном) очень широкие и расплывчатые. Они появлялись поздно в онтогенезе и поэтому не выявлялись слабым протравливанием кислотой на наружной поверхности примакушечной части. По всей вероятности, на их основе и развились опорные пластины. Самый древний род Juresaniidae из турне Австралии — Spinauris — с некоторой условностью отнесен к этому семейству, поскольку у него еще нет настоящих опорных пластин, но расплывчатые широкие валики с антроном иногда присутствуют (Roberts, 1971, табл. 20, фиг. 6). Нетрудно представить, как эти валики, появление которых смещалось на все более ранние стадии онтогенеза, превратились в настоящие опорные пластины юрезаниид. Итак, антрон можно считать признаком, существовавшим иногда независимо от настоящих опорных пластин. Антрон появился раньше настоящих опорных пластин — пары узких перегородок, возникших на ранних стадиях онтогенеза (Лазарев, 1985а, б). Этому состоянию предшествовало появление пары широких, расплывчатых валиков с бороздкой посередине — антрона. По всей вероятности, предтечей антрона была альвеола в основании замочного отростка.

Существует явная путаница в понимании термина "альвеола" У Э. Мюрвуд и А. Купера (Muir-Wood, Cooper, 1960, р. 4) альвеола — "ямка, нахо-

дющаяся или на вентральной (внутренней) стороне ствола замочного отростка, или непосредственно впереди его". Такая же неопределенность в понимании альвеолы осталась в "Словаре терминов..." у Т.Г. Сарычевой (1970): в первом абзаце дается определение альвеолы как ямки в основании замочного отростка, отделяющей последний от срединной септы (как у *Productella*), а далее говорится, что альвеола возникает "при неполном слиянии первичных складок миофора". Ямка на дне створки у основания замочного отростка и ямка (иногда даже — сквозное отверстие) между не полностью сросшимися двумя долями замочного отростка — безусловно, разные образования. Здесь принимается определение альвеолы как ямки на дне спинной створки в основании замочного отростка. Такое же понимание альвеолы приведено в американском "Treatise...".

Альвеола была спорадически развита среди девонских и раннекаменноугольных продуктеллид (причем отсутствует у наиболее древнего рода *Chattertonia*), присутствовала у ранних ехиноконхацей, обособленных здесь в качестве нового подсемейства *Caucasiproductinae*, а также спорадически встречалась у более поздних ехиноконхацей, обладавших низкой полостью раковины, например у раннепермских родов *Tubersulculus* и *Strictozoster*. Образование альвеолы у хонетид Г.А. Афанасьева (1984) предположительно объясняет прилеганием к этому месту изгиба кишечника. Если альвеола действительно как-то связана с местоположением кишечника, то, возможно, она соответствовала окончанию слепой кишки, и тогда антрон (бороздка между валиками) мог соответствовать месту прилегания кишки.

Возможно, что зигидий — поясok в основании замочного отростка — тоже имел отношение к распределению висцеральной и мантийной полостей внутри полости раковины. Зигидий располагался внутри полости раковины, так что между ним и краями створок оставалась небольшая полость (рис. 8), которая предположительно трактуется как мантийная. О самой возможности распространения мантийной полости до основания замочного отростка свидетельствует шагреневая поверхность в этом месте у некоторых *Gigantoproductus* (табл. XXXVII, фиг. 1а). Зигидий — характерная особенность позднепалеозойских представителей *Marginiferinae* — присутствовал также у некоторых родов подсемейства *Costispiniferinae* (*Paucispinifera*, *Anemopagia*), иногда также среди линопродуктацей, как низкополостных (*Liragia*), так и высокополостных (некоторые *Lino-productus*). Образование, близкое к зигидию, наблюдается у *Sowerbina dudis Dunbar* (Dunbar, 1955, табл. 15, фиг. 2).

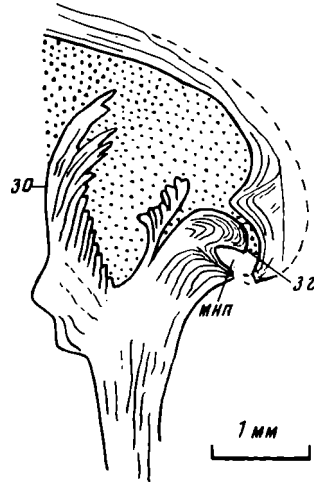
Возможность того, что целомическая полость у продуктид могла выпячиваться вперед к концу септы, предполагалась Брантоном (Brunton, 1982) применительно к *Levitusia*. Однако реконструкция Брантона принципиально иная: он считал, что эпителий, ограничивающий висцеральную полость, не подвешивался к срединной септе, а прилегал к обширному участку дна по бокам от срединной септы. При этом концы брахиальных валиков, отходящие от конца септы в заднебоковом направлении, Брантон трактовал как границу висцеральной полости и предложил называть их висцеральными валиками. С этим, однако, трудно согласиться, поскольку у некоторых девонских форм эти валики направлены в стороны и, переходя в обычные брахиальные валики, образуют два полукольца. У всех более поздних продуктид в этом месте образуются все более выраженные изгибы, которые более естественно трактовать (см. выше) как первые лопасти, а возникающий разрыв в этих лопастях — как место, около которого лофофор приподнимался над поверхностью створки.

Данные по современным брахиоподам подтверждают принципиальную возможность выдвижения висцеральной полости далеко вперед относительно рта. Такие инвагинации описаны Д. Аткинсом (Atkins, 1960) среди представителей семейства *Megathyridae*. Так, целомические инвагинации располагались между

септами и подстилали (поддерживали) лопасти лофофора. Нет никаких данных для реконструкции местоположения рта у продуктид. Основания брахиальных валиков начинаются у границ передних и задних аддукторов. Вероятно, лофофор в этом месте поднимался от дна створки, но в каком месте основания лофофора подходили к ротовому отверстию, судить трудно.

Реконструкция положения висцеральной полости позволяет лучше понять и оценить дивергенцию ряда групп продуктидин. Это помогает, например, диагностике Retariinae которые внешне сходны с Dictyoclostinae. У последних,

Рис. 8. Продольный разрез макушки *Marginifera ornata* Waagen, рисунок шлифа, изображенного в работе Р. Гранта (Grant, 1968, табл. 2, фиг. 2). Обозначения — см. "Введение"



однако, мантийная полость никогда не прорывалась в макушечную часть брюшной створки и в гораздо меньшей степени проникала в участки между замочным краем и мускульным полем (у ретариид с этим проникновением связано заметное перемещение мускульного поля вперед от замочного края). Каменноугольные букстонииды и юрезанииды отличались от ехиноконхид тем, что у первых висцеральная полость соприкасалась с дном створки вдоль узкой полоски, ограниченной опорными пластинами (Лазарев, 1985а, б).

МАРГИНАЛЬНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ

"Маргинальные образования — различные морфологические структуры, приуроченные к периферии висцерального диска преимущественно спинной створки (диафрагма, маргинальный валик, маргинальные шипы и др.)" (Сарычева, 1970, с. 42). Лазарев (1984б) в разряд "других" предлагал относить также шлейфы и пластинчатую зону, поскольку они морфологически связаны с диафрагмой или маргинальным валиком, а все эти структуры, вместе взятые, имели отношение к функции защиты приоткрытого края раковины. Однако сейчас мне кажется нецелесообразным и неудобным столь широкое понимание термина "маргинальные образования". Полезнее ограничить понятие "маргинальные образования", которое в отечественной литературе до 60-х годов называли маргиниферовыми признаками, понятием "рельефные образования", развитыми по краям висцерального диска: кардинальные и латеральные валики, аурикулярные гребни, маргинальный валик и диафрагма. Ряд или ряды шипов, находящиеся позади маргинального валика (как, например, у *Kozlowskia*) — это уже не маргинальные образования, поскольку они находились не на границе основной и маргинальной полостей. Таким образом, маргинальные образования — это струк-

туры, способствовавшие лучшему обособлению основной полости раковины от маргинальных или аурикулярных полостей.

В этой связи особое место занимают кардинальные валики: они находятся на краю основной полости раковины, но за ними никакой полости быть не может; здесь край основной полости совпадает с краем раковины. Однако, судя по многочисленным описаниям, строгого различия между кардинальными и латеральными валиками в зарубежной литературе не делается. Это понятно, поскольку степень отклонения валика от заднего края бывает разной. Кардинальный валик, если он почти не отклоняется от замочного края, т.е. если за ним нет никакой полости, не входит в понятие "маргинальные образования". Это всегда подразумевается в описательных работах, но специально как будто нигде не оговаривалось. Вдоль маргинальных образований при раскрытой раковине была щель (зияние), чего нельзя сказать о кардинальном валике. Кардинальный валик главным образом способствовал лучшему сочленению створок при открывании и закрывании раковины. Возможно, его появление в фамене в какой-то степени коррелировалось с редукцией зубов, но более конкретно об этой связи говорить пока трудно. Латеральные и маргинальные валики выполняли главным образом функцию защиты приоткрытого края раковины.

Интересно, что латеральные валики появились в эволюции продуктидин раньше, чем кардинальные валики. В среднем девоне латеральные валики известны в обеих створках у представителей двух стволов продуктидин: у *Devonoproductidae* и у нового рода *Caucasiproductus* — наиболее древнего рода ехиноконхачей.

Девонопродуктиды вымерли в турне, а у каменноугольных и пермских потомков *Caucasiproductus* латеральные валики (?аурикулярные гребни) спинной створки, перемещаясь назад, становились кардинальными валиками (например, табл. XXVII, фиг. 2, 5). Латеральные валики брюшной створки при этом сильно редуцировались. Сильносмещенные назад латеральные валики — уже почти кардинальные валики — наблюдаются у *Stegacanthia* (Muir-Wood, Cooper, 1960, табл. 48, фиг. 8, 10, 12). Это один из хороших признаков, отличающих настоящих *Stegacanthia* от эволюционно более продвинутых ехиноконхид, например форм, изображенных там же на табл. 52, фиг. 1—6 как *Stegacanthia ? biseriata* (Hall). У всех *Echinoconchidae* и *Juresaniidae* развиты типично выраженные кардинальные валики, почти не отклоняющиеся от замочного края. Исключения составляют *Calliprotonia* и *Vediproductus*, у которых наблюдается вторичное отклонение кардинальных валиков от замочного края и их превращение в латеральные валики. Все это показывает подвижность границы между понятиями "кардинальный" и "латеральный валик". В монографии Э. Мюр-Вуд и А. Купера эти понятия вообще не разделялись, использовался один термин — "латеральные валики". Т.Г. Сарычева (1970) использовала оба термина.

У продуктацей в отличие от ехиноконхачей валики на заднем крае спинной створки с самого начала (в раннем фамене) появились как типично выраженные кардинальные валики, т.е. валики, заметно не отклонявшиеся от замочного края. Их появлению предшествовала слабая изогнутость спинной створки вдоль замочного края, которую можно наблюдать у франских *Productella*.

Для линопродуктацей развитие кардинальных валиков вообще не характерно, у большинства родов они не выражены или очень короткие.

Насколько неопределенна граница между понятиями "кардинальные" и "латеральные валики", настолько же неопределенной является граница между понятиями "латеральные валики", и "аурикулярные гребни" (ear baffles). Отношение к этим терминам было обратным: Мюр-Вуд и Купер принимали оба

термина, а Сарычева считала их синонимами и использовала один термин — "латеральные валики".

В своем типичном выражении аурикулярные гребни отличаются тем, что они хорошо выражены (высокие) и отделяют сравнительно обширные аурикулярные полости, т.е. расположены далеко от края створки (см. табл. XVII, фиг. 2—4). Латеральные валики располагаются близко от края створки. Например, у нового рода *Nudymia* (подсемейство *Horridoniinae*) или у *Tyloplecta* валики, развитые недалеко от края спинной створки, можно считать латеральными валиками, а у рода *Marginifera* или *Tabagia* развиты типичные аурикулярные гребни. Среди диктиоклостид латеральные валики появились уже в раннем карбоне, например у рода *Pugilis*, а типичные аурикулярные гребни появились только в середине перми — у рода *Costiferina*.

Развитие аурикулярных гребней — признак, возникавший независимо во всех семействах продуктидин, т.е. это хороший признак для характеристики структурных особенностей системы продуктидин (см. гл. "Структура системы подотряда *Productidina*").

Упомянутые первые продуктидины, обладавшие маргинальными образованиями, — *Devonoproductus* и *Caucasiproductus* — имели латеральные валики, которые, может быть, лучше называть аурикулярными гребнями. Особенно это относится к валикам, развитым у представителей этих родов на брюшной створке. Недавно П.Е. Морозов (1985) описал "кардинальные валики", отделяющие область ушек у рода *Serbarinia* из семейства *Gigantoproductidae*, т.е. у группы, для которой нехарактерно развитие кардинальных валиков. Это свидетельствует о том, что у некоторых групп продуктидин валики, отделявшие ушки, возникали сразу, минуя стадию типично выраженных кардинальных валиков. Сюда относятся *Devonoproductidae* и первые представители ехиноконхацей. То же самое имело место среди линопродуктацей: кроме *Serbarinia*, недоразвитые, но ясно выраженные аурикулярные гребни имелись у среднепермского рода *Liragia*. Авторы последнего (Cooper, Grant, 1975) называют соответствующие структуры этого рода латеральными валиками. По всей вероятности, таким же путем возникали валики, отделявшие ушки, у *Anidanthinae*.

Иной была история возникновения подобных валиков у представителей *Productacea* (sensu nov.): появлению валиков, отделявших ушки, предшествовал этап формирования типично выраженных кардинальных валиков, т.е. валиков, не отклонявшихся от замочного края. Кардинальные валики вдоль замочного края начинали формироваться у продуктацей в раннем фанерозое, а валики, отделявшие ушки, возникали как продолжения кардинальных валиков, отклонявшихся от замочного края. Это хорошо наблюдается в развитии разных подсемейств продуктацей. Например, у *Alexenia* и *Kutorginella* от замочного отростка начинаются валики, которые идут строго горизонтально (вдоль замочного края), а затем перед ушками отклоняются от первоначального положения, образуя аурикулярные гребни (табл. XVII, фиг. 2—4, 11). В этих валиках хорошо выделяется "кардинальная" часть и "аурикулярная" часть. У более позднего пермского рода *Retagia*, который, несомненно, принадлежит к этой же линии развития, соответствующие части валиков уже не обособляются сколько-нибудь отчетливо, поскольку точка отклонения валика от замочного края сместилась на более ранние стадии онтогенеза (к макушке). Аналогичная картина наблюдается в линиях развития *Productus*—*Companteris*—*Alexenia* и *Eomarginifera*—*Kozlowskia*—*Marginifera*. Быстрее процесс отклонения валиков от замочного края проходил в линии развития низкостворчатых продуктацей: уже в среднем карбоне валики отклонялись от замочного края вблизи замочного отростка.

Таким образом, если учитывать историю возникновения валиков, отделяв-

ших аурикулярные полости от основной, можно выделить два типа аурикулярных валиков: валики, которые возникали сразу как аурикулярные, т.е. первично отклонявшиеся от замочного края, и валики, которые возникли на базе типично кардинальных валиков. Оба типа аурикулярных валиков становятся неразличимыми, если точка отклонения аурикулярной части валика второго типа смещена к основанию замочного отростка. Первоначально валики первого типа возникали как продолжение прямочных валиков, отделявших спереди зубные ямки. Однако у каменноугольных и пермских линопродуктацей, лишенных следов зубных ямок, аурикулярные валики независимы в этом смысле. Можно, правда, предположить, что в морфогенезе валики первого типа наследовали складку, первоначально служившую для ограничения зубной ямки. О первоначальной негомологичности аурикулярных валиков двух типов косвенно свидетельствует еще одно обстоятельство — морфогенетические корреляции. Ряд игл в основании боковых склонов, соответствующий месту расположения аурикулярного валика, обычно сопровождается аурикулярными валиками продуктацей¹. Эти два признака довольно жестко скоррелированы; даже у некоторых *Reticulatia* (род без аурикулярного валика), у которых наблюдается зачаточное, слабое развитие валика, отклоняющегося от замочного края, уже появляется ряд игл в основании боковых склонов.

С другой стороны, ряд игл в основании боковых склонов никогда не сопровождается аурикулярными валиками линопродуктацей. Это обстоятельство можно использовать для диагностики группы. Например, род *Haydenella* Reed, 1944 P. Grant (Grant, 1976) отнес к линопродуктидам. Между тем у этого рода имеется ряд игл в основании боковых склонов. Более вероятно поэтому, что либо род относится к *Productellidae*, либо вообще не относится к продуктидинам. Окончательно вопрос будет решен после того, как выяснится, какая арча у представителей этого рода — краевая или настоящая. Пока этот род не включается в состав *Productidina*.

Аналогичным образом можно выделить два типа кардинальных валиков: первый тип (у продуктацей) — валики изначально были параллельны замочному краю; второй тип (у ехиноконхацей) — валики первоначально возникли как аурикулярные (сразу отклонялись от замочного отростка) и только потом в раннем карбоне приблизились к замочному краю и стали выглядеть как типично выраженные кардинальные валики. Однако эти различия не морфологического, а исторического характера. Поэтому они не получили отражения в терминологии. Точно так же два типа валиков, отделяющих аурикулярные полости, обозначаются здесь одним термином — "аурикулярные гребни".

СЕРИЯ ШЛЕЙФОВ СПИННОЙ СТВОРКИ

Строение и формирование серии шлейфов спинной створки, связанных с маргинальными образованиями (маргинальным валиком и диафрагмой), обсуждались недавно (Лазарев, 1984б). Эта статья обобщила данные по строению маргинальных образований и серии шлейфов у каменноугольных и пермских продуктидин. Было установлено, что формирование серии шлейфов приурочено к заключительной стадии онтогенеза и обычно связано с началом формирования маргинального валика или диафрагмы. Только у диктиоклостидного рода *Pugilis* маргинальный валик обычно не развивался, а серия шлейфов представляет собой расщепленный передний край спинной створки. Сходным образом выглядит передний край спинной створки у некоторых *Eomarginifera* (рис. 9,А). Таким образом, передний край спинной створки *Pugilis* соответст-

¹ Только у продуктацей, характеризующихся маленьким размером раковины и редкими иглами (например, *Kozłowska*), ряд игл в основании боковых склонов часто не развивается, несмотря на присутствие хорошо выраженных аурикулярных гребней.

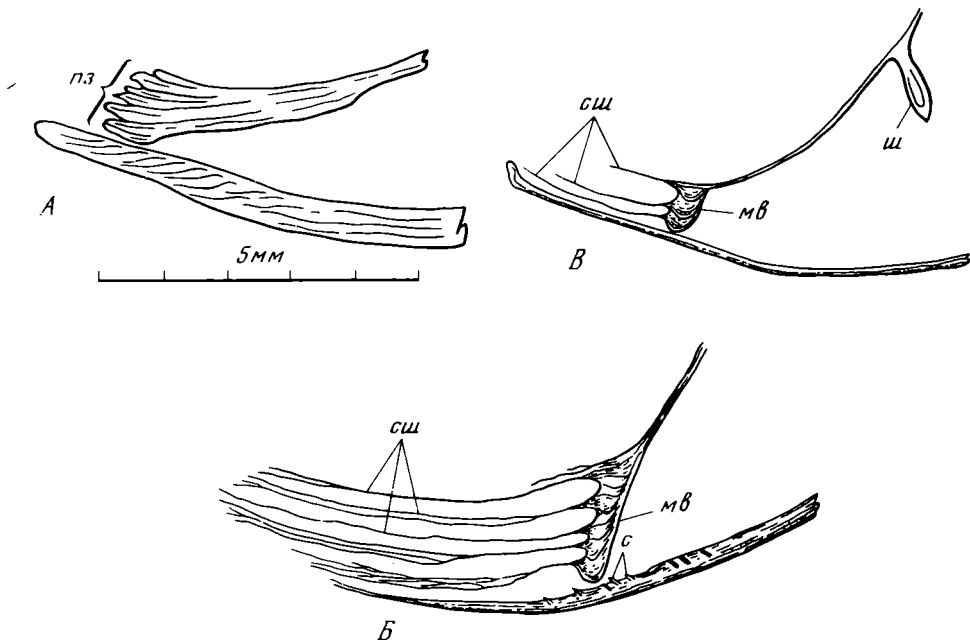


Рис. 9. Строение маргинального валика, пластинчатой зоны и шлейфов в продольном разрезе.

А — *Eomarginifera longispina* (Sow.), экз. N 2223/410, спинная створка сверху; маргинальный валик почти не выражен; пластинчатая зона с несохранившимися шлейфами выглядит как расщепленный конец висцерального диска; Подмосковье, д. Заборье; нижний карбон, стешевский горизонт. Б — *Kozłowska subcarbonica* (Lebedev), экз. N 3847/211, маргинальный валик слегка отклоняется от направления роста висцерального диска; Донбасс, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; нижний карбон, желваковый горизонт. В — *Kozłowska spiroso* (Ivanov), экз. N 3542/774, маргинальный валик резко отклоняется от направления роста висцерального диска; г. Касимов, Баишевский карьер; средний карбон, мячковский горизонт

ует первой стадии формирования серии шлейфов у представителей Marginiferae. Хорошо выраженный маргинальный валик сформировался несколько позже, у *Eomarginifera* серпуховского века маргинальный валик был еще изменчиво развит. У филетически смежного рода *Kozłowska*, возникшего у рубежа раннего и среднего карбона, маргинальный валик уже хорошо развит (рис. 9, Б, В), и в его функцию входило не только лучшее обособление основной полости раковины от маргинальной, но и поддержка последовательно отходящих тонких (0,01—0,02 мм) пластин шлейфа.

Функция серии тончайших пластин остается не совсем ясной: казалось бы, лучше иметь один более массивный шлейф, чем серию тончайших шлейфов. Животное с такими тонкими шлейфами, скорее всего, могло существовать преимущественно в затишных гидродинамических условиях. Однако некоторые *Kozłowska*, в частности *K. ivanovi* Laz., приурочены к фации органогенно-обломочного известняка (Иванова, 1958; Лазарев, 1984а). Вероятно, несколько тончайших шлейфов, заполненных водой (жидкость несжимаема), могли выдерживать большие равномерно распределенные по их поверхности нагрузки, вызванные волнением воды. Было подчеркнuto (Лазарев, 1981а, 1984б), что серия шлейфов начала формироваться в определенный момент онтогенеза, когда раковина была уже довольно большой и к которому приурочено изменение целого комплекса признаков: перелом в направлении роста обеих (особенно спинной) створок, начало формирования маргинальных полостей, изменение характера скульптуры. Можно добавить, что с этого момента начинался

более быстрый рост высоты полости раковины, т.е. формирование птихолофного лофофора. Все это наводило на мысль, что отмеченный переломный момент в онтогенезе соответствовал началу половозрелости особи. Далее было предположено, что циклическое образование шлейфов связано с циклами размножения, а возникавшие каждый раз "заливы" между пластинами шлейфов могли служить в качестве выводковых камер, в которых яйца развивались до стадии свободноплавающей личинки. Таким образом, предполагалось, что серия шлейфов могла служить приспособлением для защиты личинок. Это позволяло производить меньше яиц по сравнению с другими брахиоподами (Rickwood, 1968). Современная *Gwynia capsula* (Jeffreyi) — очень мелкая форма (до 1 мм во взрослом состоянии), за один раз вынашивает в выводковых сумках всего два зародыша (Swedmark, 1967).

Каждый шлейф в спинной створке мог неоднократно ветвиться. Иногда небольшое ветвление наблюдается и по краю шлейфа брюшной створки. Это отмечено, например, Мюр-Вуд и Купером в отношении переднего края брюшной створки рода *Peniculauris* (Muir-Wood, Cooper, 1960).

Обсуждались только формы с ярко выраженной серией шлейфов. На самом деле небольшие ветвления шлейфов, по-видимому, довольно распространенное явление среди продуктид, см., например, рис. 47 — ветвление шлейфа спинной створки у *Globiella hemisphaeria* (Kutorga, 1844). У продуктид хорошо выраженная серия шлейфов приурочена к спинной створке, так что появление этих шлейфов никак нельзя связывать с функцией опоры раковины.

В настоящее время установлено, что серия шлейфов на спинной створке — диагностический признак семейства *Devonoproductidae* (Biemat, Lazarev, 1988). Концентрические пластины у представителей этого семейства (по крайней мере частично) являются основанием шлейфов. Таким образом, впервые этот признак появился у продуктид еще в эйфеле. В отличие от каменноугольных и пермских продуктидин пластинчатость спинной створки у *Devonoproductus* начинается не у заднего края створки, а захватывает всю створку. Продольные шлифовки хорошо сохранившегося экземпляра *Devonoproductus* sp. из франского яруса (ветлосанская свита) района г. Ухты показали, что шлейфы отходят только от передней части створки. Трудно сказать, связано ли это с сохранностью материала или пластинчатость макушечной части еще не служила основанием длинных шлейфов.

Нужно отметить тесную корреляцию между развитием серии шлейфов на спинной створке продуктидин и развитием маргинальных образований. Эта корреляция, однако, имеет односторонний характер: у продуктидин, обладавших серией шлейфов спинной створки, по-видимому, всегда были развиты маргинальные образования; но далеко не у всех продуктидин, имевших маргинальные образования, развивалась серия шлейфов спинной створки (например, у представителей *Retariinae* хорошо выражены маргинальные образования, но серия шлейфов среди них никогда не развивалась). Поэтому этот признак рассматривается как самостоятельный и независимый от маргинального валика. Впервые серия шлейфов спинной створки появилась у *Devonoproductinae*; в карбоне и перми этот признак был характерен для многих *Marginiferinae* и *Productinae*; в перми он появлялся у некоторых линопродуктид (*Anidanthinae*). Не совсем ясно, служила ли пластинчатость спинной створки *Fimbrinia* (= *Fimbriaria*) основанием для шлейфовых пластин. По-видимому, если у *Fimbrinia* и была серия шлейфов спинной створки, то эти шлейфы были короткими. Во всяком случае, Брантон (Brunton, 1966), имевший хороший материал по раннекаменноугольным *Overtonia*, спинная створка которой очень сходна с таковой *Fimbrinia*, не отмечал развития длинных пластин. Развитию длинных пластин шлейфа у этих и других ехиноконхацей препятствовало наличие игл на спинной створке.

Интересно, что серии шлейфов были развиты также среди строфалозиидин: их основания хорошо видны, например, у вида, описанного как *Strophalosia pulchella* Dunbar (Dunbar, 1955, табл. 7, фиг. 20). Этот вид позже стал типовым для позднепермского рода *Craspedalosia* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие серии шлейфов известно не только у продуктид. Пластинчатые ответвления шлейфов характерны для атрипид и некоторых атириид. Они известны даже среди пентамерид: Н.П. Кульков (1968) описал серию шлейфов у выделенного им вида *Lamelliconchidium tchergense* из лудловских отложений Горного Алтая. Шлейфы у этих групп могли нести другие функции нежели серия шлейфов продуктид. Вместе с тем любая пластинчатость увеличивала ругофильность раковины, что, вероятно, было общим для всех групп, обладавших сериями шлейфов.

ЗАМКОВОЕ СОЧЛЕНЕНИЕ СТВОРОК [ЗУБЫ И ЗУБНЫЕ ЯМКИ]

Среди замковых брахиопод только в эволюции продуктид происходила редукция замкового сочленения створок — диагностического признака класса *Articulata*. У продуктидин редукция зубов и зубных ямок произошла в конце фамена (Лазарев, 1986а). Наиболее интересными в этом эволюционном феномене были два момента.

Во-первых, на палеонтологическом материале наблюдалась стадия дестабилизации такого, казалось бы, устойчивого признака (явление довольно редкое). В раннемунарское время (верхняя часть гониатитовой зоны *Platyclymenia*) признак из разряда классового переходит в разряд внутривидовых: зубы и зубные ямки становятся очень маленькими, а у некоторых экземпляров полностью редуцируются. В более высоких отложениях, отвечающих зоне *Clumenia*, у всех продуктидин уже не остается следов зубов и зубных ямок.

Во-вторых, в отличие от других морфологических новшеств, которые появлялись у разных групп продуктид в самое разное время, редукция замка у всех *Productidina* произошла в геологическом смысле одновременно или почти одновременно (Лазарев, 1986а).

Синхронная редукция замка в различных филогенетических ветвях продуктидин, некоторые из которых разошлись еще в эмсе и эйфеле, свидетельствует о наличии какого-то мощного внешнего фактора, действие которого на сходные эпигенетические ландшафты приводило одновременно к одинаковым результатам. Однако тот же фактор не затронул представителей строфалозиидин, некоторые из них утратили замковое сочленение створок гораздо позже. Косвенно это может служить дополнительным свидетельством существования разных предков среди хонетид для *Productidina*, с одной стороны, и *Strophalosiidina* — с другой.

Таким образом, на уровне, примерно соответствующем основанию зоны *Clumenia*, у всех продуктидин исчезли зубы и зубные ямки. Таксономически это отражено полной сменой родового состава продуктидин. Для некоторых групп этот же феномен положен в основу разграничения филетически смежных подсемейств. Разграничены на подсемейства линии развития, первые представители которых обособились от других продуктидин еще в раннем и среднем девоне и которые после редукции замка развивались в течение длительного времени: *Eoproductellinae* — *Ovatiinae*, *Productellinae* — *Rugaurinae*, *Caucasiproductinae* — *Sentosiinae*. Другие линии развития, которые возникли только в фамене, по данному признаку не разделены на подсемейства, чтобы не слишком перегружать систему. Точно так же не разделены на подсемейства девонопродуктиды с замком и без замка, поскольку выше основания зоны *Clumenia* известны только один-два турнейских рода девонопродуктид. Таким образом, не все филетические ветви разделены на две группы (подсемейства) по призна-

ку "наличие-отсутствие замка". В этом на первый взгляд проявляется моя непоследовательность как систематика: казалось бы, во всех случаях нужно было бы либо выделять, либо не выделять подсемейства. Однако если не разделять никакие филетические ветви на две части, то тогда некоторые подсемейства, например *Sentosiinae*, будут иметь огромный стратиграфический диапазон от среднего девона до конца перми, хотя девонские роды хорошо отличаются от каменноугольных и пермских по наличию зубов и зубных ямок. Если же все филетические ветви разделить на два филетически смежных подсемейства, то получится явная диспропорция в системе, поскольку небольшие по объему подсемейства, обособившиеся в фамене, а вымершие уже в визе, — *Leiorproductinae*, *Semiproductinae* и *Avoniinae* — пришлось бы тоже разделить на две части. Поэтому, чтобы избежать излишнего дробления, я выбрал промежуточный вариант: разделил на две части только большие, длительно существовавшие группы. В остальных случаях редукция замка служит основным диагностическим признаком, разделяющим филетически смежные роды (Лазарев, 1986а).

Утрата замкового сочленения створок — признак, занимающий особое место среди других важных признаков продуктидин. В отличие от других структурных признаков, возникавших независимо в разных семействах продуктидин (у некоторых подсемейств), этот признак захватил все группы продуктидин. Уникальность признака состоит в том, что это единственный признак, характеризующий два архетипа — архетип девонских продуктидин и архетип каменноугольно-пермских продуктидин (точнее, продуктидин выше основания зоны *Cluemenia*). Если бы здесь использовался чисто структурный (типологический) подход к построению системы (см. гл. "Общие вопросы систематики"), то признак "редукция замка" был бы удобен для разделения продуктидин на два таксона.

ГЛАВА II

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПРОДУКТИД И ЭВОЛЮЦИЯ *PRODUCTIDINA* В ДЕВОНЕ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПРОДУКТИД И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОДТРЯДА *PRODUCTIDINA*

С тех пор как в 1840 г. Дж. Грей (*Gray*, 1840) выделил семейство *Productidae*, хонетиды обычно включались в состав продуктид в качестве подчиненного таксона (от подрода до подсемейства). Тем самым в явной или неявной форме предполагалось близкое родство этих групп, т.е. происхождение продуктид от хонетид. Таким образом, в прошлом веке хонетиды не отделялись от продуктид, но иногда уже рассматривались как самостоятельное семейство (*Bronn*, 1862; *Hall*, *Clarke*, 1894).

В 1914 г. И. Томас (*Thomas*, 1914) еще относил род *Chonetes* к продуктидам, но высказал предположение о близости некоторых продуктид к строфоменидам. В дальнейшем точка зрения о строфонидных предках большинства продуктид становилась все более распространенной. Я. Чао (*Chao*, 1928) допускал полифилетическое происхождение продуктид, считая, что группа *giganteus* (гигантопродуктиды) произошла от хонетид, происхождение группы *soqa* (линопродуктиды) неясно, а все остальные продуктиды произошли от рода *Productella*, который, в свою очередь, возник от строфоменидного предка.

Э. Мюр-Вуд и А. Купер (*Muir-Wood*, *Cooper*, 1960) в своей сводке по продуктидам допускали полифилетическое происхождение продуктид: *Productellidae* и *Strophalosiidae* возникли от каких-то лептенисцид, шухертеллиды могли быть

прародительской группой по крайней мере одной из ветвей продуктид, характеризующейся высокой ареей (как у *Aulosteges*), а сходство *Gigantoproductus* и *Kansuella* с крупными хонетидами рода *Daviesiella* наводит на мысль об их филетическом родстве. Тем не менее на филогенетической схеме этих авторов (см. рис. 8) показано монофилетическое происхождение продуктид от рода *Leptaenisca*.

Концепция хонетидного происхождения продуктид, а точнее, только продуктацей возродилась в статьях Б. Чаттертона (*Chatterton*, 1973) и Дж. Джонсона (*Johnson*, 1976). Джонсон выделил новый род *Chattertonia* с типовым видом *Ch. campbelli* (*Chatterton*) из верхней части нижнедевонских отложений Австралии. Этот вид ранее относился к *Spinulicosta* (семейство *Productellidae*), но Джонсон обнаружил у него андеридий (латеральные септы) — наиболее характерную особенность внутреннего строения хонетид. Таким образом, Джонсон доказал происхождение от хонетид основного ствола продуктид — *Productacea* или по крайней мере части продуктацей. Вместе с тем Джонсон отрицал монофилетическое происхождение продуктид и подчеркивал основное морфологическое отличие ранних *Productacea* от *Strophalosiaceae* — присутствие андеридия (боковых септ), унаследованного от хонетид. Действительно, это очень важное отличие, но все дело в том, что возраст известных до сих пор самых ранних продуктацей и строфалозиаций неодинаков. Самые ранние продуктацеи, известные к настоящему времени, представители рода *Chattertonia*, найдены в нижнем девоне (*Johnson*, 1976). Эти формы обладают андеридием. Их среднедевонские потомки, относящиеся к роду *Spinulicosta*, уже утратили этот архаичный признак¹. Возможное исключение — вид *S. mutocosta* *Imbric*, у которого как будто наблюдается андеридий (*Imbric*, 1959, табл. 66, фиг. 10), но выражен он гораздо слабее, чем у хонетид и раннедевонских продуктид. Строфалозиации до сих пор не были известны из отложений нижнего девона. Поэтому не совсем корректно отрицать монофилетическое происхождение продуктид, указывая на морфологическое различие между раннедевонскими продуктацеями и среднедевонскими строфалозиациями: последние могли утратить архаичный признак, как это случилось со среднедевонскими продуктацеями.

В этой связи большое значение имеют находки раннедевонских строфалозиаций, которые недавно были описаны автором (*Лазарев*, 1987) как новый род и вид *Ralia primigenia*. Находки этого вида приурочены к верхней части табулятовой зоны *Oculipora angulata* эмского яруса.

Выяснилось, что эти строфалозиации (*Ralia* *Lazarev*, 1987), так же как и раннедевонские (докувенские) продуктацеи, обладают андеридием. Если учесть, что все раннедевонские представители продуктид, как продуктацей (*Chattertonia* и *Eoproductella*), так и строфалозиацией (*Ralia*), обладают андеридием, т.е. характернейшим признаком хонетид, то нет оснований выводить каких-либо продуктид от строфоменид. Монофилетическое происхождение продуктид от хонетид теперь не может вызывать сомнений. Имеется в виду, однако, широкое понимание монофилии (происхождение от предкового таксона более чем одним стволом). По всей вероятности, строфалозиации и продуктацеи произошли от разных хонетид. Об этом свидетельствует большое различие в форме раковин раннедевонских представителей этих групп: у продуктацей брюшная створка сильно изогнута и лишена настоящей ареи, а у строфалозиаций она сильно уплощена и имеет довольно большую настоящую арею (табл. I, фиг. 1—7).

Дальнейший анализ эволюционных событий ограничен продуктидинами. В раннем девоне сейчас известны два рода продуктидин — *Eoproductella* и *Chattertonia*. Типовой вид первого из них — *E. menakovae* *Ržonsnickaja*

¹ Позже Джонсон (*Johnson*, 1986) обнаружил первые формы без андеридия в эмсе (конодонтонная зона *gronbergi*). Это значит, что в эмсе существовали оба рода — *Chattertonia* и *Spinulicosta*.

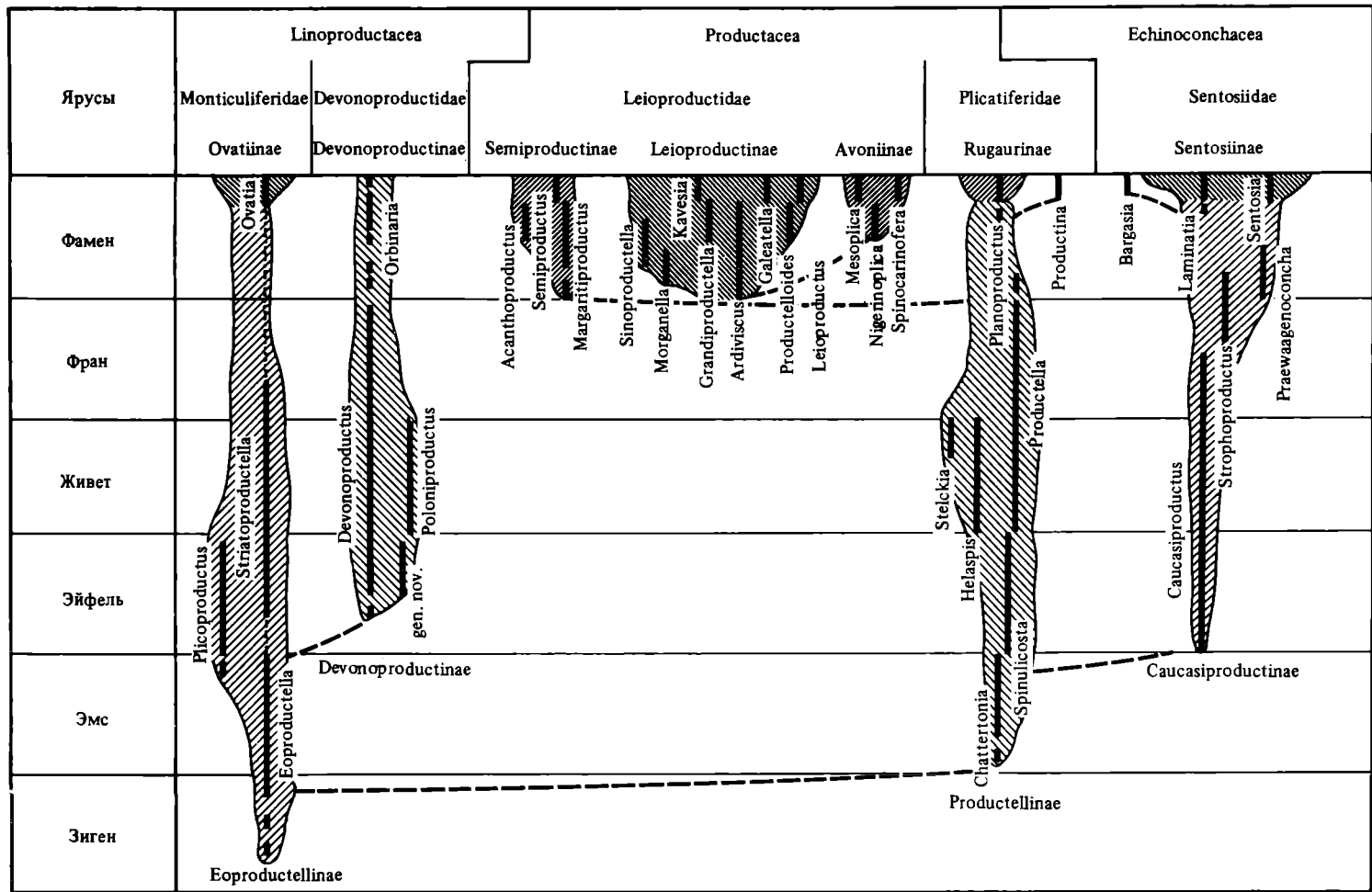


Рис. 10. Филогенез продуктидин в девоне

описан из панджрутского горизонта (пражский ярус) Средней Азии (Ржонсницкая, 1980). О внутреннем строении этого вида, а главное, о наличии андеридия стало известно только теперь. Автор рода, основываясь исключительно на признаке "радиальная струйчатость", включила в состав рода, кроме типового, еще два вида — *E. salairica* Ržons. из салаиркинского горизонта Салаира и *Productus* (*Thomasina*) *demaneti* Maillieux, 1938 из среднего кувена Арденн. Включение последнего вида в состав *Eoproductella* вызывает очень большое сомнение, поскольку в двух других параллельных линиях развития продуктид, ведущих начало от *Chattertonia* и *Ralia*, происходит редукция андеридия. Поэтому более вероятно, что и у кувенского вида, отнесенного М.А. Ржонсницкой к *Eoproductella*, андеридий тоже полностью редуцировался. Иными словами, наиболее вероятно, что все раннедевонские (докувенские) продуктиды отличаются от среднедевонских наличием андеридия. Кроме того, кувенский вид из Арденн обладает более грубой радиальной скульптурой брюшной створки по сравнению с двумя другими видами.

Анализ палеонтологического материала позволяет с большей вероятностью предполагать, что у всех продуктидин был один общий корень. Поскольку *Eoproductella* древнее *Chattertonia*, исходными следует считать формы со струйчатой раковиной. Интересно, что известные в настоящее время древнейшие продуктидины имели, кроме струйчатости, слабовыраженные складки в передней части раковины и довольно густую сеть игл на брюшной створке. Если струйчатость можно считать признаком, унаследованным от хонетид, то радиальные складки появились независимо и не исключено, что их появление связано с возникновением игл на поверхности створки (единственный признак, отличающий раковины древнейших продуктид от хонетид). Можно поэтому надеяться на находки еще более древних продуктацей, которые имеют редкие (впервые появившиеся) иглы на поверхности брюшной створки и, возможно, лишены следов складчатости.

Филогенез продуктидин в девоне показан на рис. 10. Наиболее консервативная линия развития продуктидин, которая начинается от древнейшего рода *Eoproductella*, была представлена в среднем девоне родами *Striatoproductella* Krylova, 1962 (= *Hanaeproductus* Ficner et Havlíček, 1978) и *Plicoproductus* Ljaschenko, 1969. У этих среднедевонских родов по сравнению с исходным родом наблюдается редукция струйчатости на брюшной створке. Спинная створка остается струйчатой. Не совсем ясна судьба этой линии развития в позднем девоне. Во франском ярусе продуктацей со струйчатой раковиной неизвестны (кроме специфичных девонопродуктид). В фамене М.В. Мартыновой (1970) описан род *Acanthoproductus* со струйчатостью на спинной створке. Однако более вероятно, что этот род, имевший высокую полость раковины и особенности скульптуры семипродуктин, независимо приобрел струйчатость спинной створки. В этой связи стоит отметить, что струйчатость одной из створок раковины иногда появлялась среди далеких друг от друга групп продуктацей. Этот признак может возникать как на внутренних слоях одной из створок (например, *Axathilevis*), так и на наружной поверхности (например, *Tyloplecta*). Остается до конца невыясненным, окончилась ли линия развития, характеризующаяся струйчатой скульптурой, родом *Striatoproductella* в среднем девоне или продолжалась дальше. Возможно, к началу позднего девона струйчатость у представителей этой линии развития полностью редуцировалась, т.е. ее франские потомки сделали неотличимыми от продуктеллид. Известно, что в фамене возродилась и все более увеличивалась тенденция к развитию радиальной скульптуры (ребристости) среди продуктацей. Эта же тенденция могла захватить и параллельную линию развития, в которой радиальная скульптура представлена струйчатостью, но до конца фамена этот признак находился в латентном состоянии. Другими словами, очень вероятно, что этренские и камен-

ноугольные линопродуктаеи (наиболее ранний известный род *Ovatia*) являются потомками филетической линии *Eoproductella* — *Striatoproductella*. Последняя обособлена здесь в качестве нового подсемейства *Eoproductellinae*.

Другая линия развития струйчатых продуктид в девоне — семейство *Devonoproductidae*. Ее представители имеют некоторые продвинутые особенности строения, хорошо отличающие их от других девонских продуктаеи. Своеобразие группы заключалось в сильном обособлении основной полости раковины (Лазарев, 1985а) от маргинальной и аурикулярных полостей. Это выразилось в появлении сильноразвитых аурикулярных гребней внутри брюшной створки, отделявших аурикулярные полости, а в спинной створке появлялась серия последовательных шлейфов, каждый из которых в соответствующий момент роста на всем протяжении примыкал к краю брюшной створки, ограничивая таким образом узкую маргинальную полость. По краю висцерального диска спинной створки развивались слабовыраженные валики, усаженные многочисленными, относительно грубыми сосочками. Все эти особенности обеспечивали лучшую защиту приоткрытого края раковины, а серия последовательных пластинчатых шлейфов ограничивала камеры (заливы), которые, возможно, использовались для созревания личинок (Лазарев, 1984б).

Группа с комплексом столь продвинутых особенностей не могла быть предковой для линопродуктид, как считал Д.В. Наливкин (1979) на основании наличия струйчатой скульптуры у представителей обеих групп. Эта линия развития закончила свое существование в турне родом *Productina*.

Третья линия развития продуктаеи, наиболее распространенная и известная, дала начало основному разнообразию продуктидин. Ее возникновение было связано с полным исчезновением струйчатости, а радиальная скульптура здесь была представлена в виде ребер (складок). Ребристость выражена в разной степени у разных видов *Spinulicosta*, особенно хорошо — у раннеживетских спинуликоств (Johnson, 1971). Граница родов *Spinulicosta* и *Productella* по этому признаку очень условная. Некоторые формы с едва развитой радиальной ребристостью относят то к *Productella*, то к *Spinulicosta*. В целом для живетских и франских форм этой группы более характерна гладкая (не ребристая) раковина (*Productella*, *Helaspis*, *Stelckia*). В фамене вновь возрождается тенденция усиления радиальной ребристости (*Nigerinoplica*).

Дж. Джонсон (Johnson, 1976) считает, что *Devonoproductus* ответвился от этой линии и связан с *Chattertonia* через переходный, еще не описанный род из кувена Канады (Perry et al., 1974). Почти не вызывает сомнения, что последний относится к девонопродуктидам. Сомнение вызывает другое — является ли гладкая (неструйчатая) раковина этого рода первичным признаком? По сообщению И.А. Гречишниковой, единичные раковины девонопродуктусов со струйчатостью были найдены ею в эйфельских отложениях (зона *Dagnachonetes saucasicus*) Закавказья. Если действительно струйчатые девонопродуктусы существовали еще в эйфеле, то, пожалуй, более вероятно, что гладкие раковины девонопродуктид были не первичными, а вторичными. А это, в свою очередь, означает, что девонопродуктиды принадлежат к филетической ветви, берущей начало от линии развития *Eoproductella* — *Striatoproductella* (т.е. струйчатых форм), а не от линии развития, характеризующейся гладкими раковинами. В пользу такого предположения свидетельствует тенденция к редукции радиальной скульптуры в среднем девоне среди представителей двух других ветвей (редукция ребер в линии *Spinulicosta*—*Productella* и редукция струйчатости брюшной створки в линии *Eoproductella*—*Striatoproductella*). Такая тенденция, по-видимому, была характерна для всех ранних продуктаеи.

И, наконец, четвертая ветвь продуктаеи возникла, вероятно, в начале эйфеля и характеризовалась развитием густой сети мелких игл на всей спинной створке. Наиболее ранние ее представители известны из аналогов эйфеля

Монголии (пока не описанные формы) и Бирмы (Anderson et al., 1969), описанные как *Productella?* sp. В этой работе они отнесены к новому роду *Caucasiproductus* с типовым видом *C. gretchishnikovae* Laz. из живета Закавказья. Подобные формы известны и из более древних отложений Закавказья — зоны *M. dilivianoides* — *R. irregularis*, слой 39 разреза Данзик (Гречишникова и др., 1983). Эта филетическая линия хорошо обособилась и легко диагностируется по сплошь иглистой спинной створке. Она выделена в качестве подсемейства *Caucasiproductinae*, которое в конце фамена сменяется филетически смежным подсемейством (без замка) *Sentosiinae sensu nov.* Последнее в раннем карбоне дает начало, с одной стороны, семейству *Juresaniidae*, а с другой — семейству *Echinoconchidae*. Все эти группы образуют единую большую филогенетическую ветвь, первые представители которой возникли в начале эйфеля.

В соответствии с направлениями развития продуктацей, сформировавшимися на раннем этапе эволюции (в раннем и среднем девоне), следовало бы выделить среди них четыре крупные группы. Поскольку три из них объединяют по несколько широко распространенных семейств, принимается надсемейственный ранг этих групп. Названия этих трех надсемейств в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (1966) будут следующими: *Linoproductacea* Stehli, 1954 (= *Striatacea* Nalivkin, 1979), *Productacea* Gray, 1840 и *Echinoconchacea* Stehli, 1954. Наиболее обширным из них является надсемейство *Productacea* (в новом, более узком смысле), которое в раннем и среднем девоне представлено семейством *Productellidae* Schuchert, 1929.

Оставшаяся группа, известная до сих пор как подсемейство *Devonoproductinae* Muir-Wood et Cooper, 1960, состояла всего из трех-четырех родов. До сих пор девонопродуктины относили к семейству *Leioproducidae* (Johnson, 1978; Muir-Wood, Cooper, 1960; Muir-Wood, Williams, 1965). Теперь стало ясно, что девонопродуктины имеют вполне самостоятельную эволюционную судьбу, никак не связанную с лейкопродуктидами. Но даже и морфологически эти группы не имеют между собой ничего общего, кроме, пожалуй, некоторого сходства в строении замочного отростка.

Филетически девонопродуктины — группа вполне равноправная с остальными тремя группами, но только в том смысле, что точка, с которой связана ее дивергенция, находится очень низко, в низах среднего девона. Однако если остальные три группы в ходе дальнейшей эволюции, особенно в карбоне и перми, процветали и привели к появлению многочисленных родов, подсемейств и даже семейств, то девонопродуктины явно несопоставимы с ними в этом отношении. Все же, учитывая раннее филетическое обособление и морфологическое своеобразие этой ветви, целесообразно рассматривать ее в ранге семейства. Морфологически *Devonoproductidae* ближе к *Linoproductacea*, а потому они включены в состав последних.

Таким образом, в девоне произошли два основных эволюционных события, определивших дивергенцию продуктидин на три ствола, которые таксономически соответствовали надсемействам. Первое из них — появление форм с гладкими раковинами в эмсе, что соответствовало обособлению *Productacea* (исходным считается надсемейство *Linoproductacea*). Второе событие — появление форм с иглистой спинной створкой в эйфеле, что таксономически соответствовало обособлению *Echinoconchacea*. Менее важное по эволюционным последствиям событие — обособление маргинальной и аурикулярной полостей (появление маргинальных образований) и появление серии шлейфов на спинной створке — соответствовало появлению семейства *Devonoproductidae*.

Еще три эволюционных события приурочены к фамену. Первое из них — возникновение форм с высокой полостью раковины у рубежа франского и фаменского веков. Таксономически это связывается здесь с появлением первых представителей *Leioproducidae* (род *Ardiviscus*). Второе — появление радиальной

ребристости у высокополостных форм в конце раннего фамена и перемещение радиальной ребристости на более ранние стадии онтогенеза: в позднем фамене радиальная ребристость у продуктацей впервые переместилась на висцеральный диск (полностью до макушки висцеральный диск у некоторых продуктацей стал ребристым только к позднетурнейскому времени). Появление радиальной ребристости у высокополостных продуктацей таксономически связывается здесь с появлением подсемейства *Avoniinae*. Третье важное событие в фамене — редукция замкового сочленения створок у всех продуктидин — приурочено к основанию геонозы *Cluemenia*. Редукцию замка можно было бы использовать как событие, разделяющее два этапа первого порядка в эволюции продуктидин: с одной стороны, это появление нового существенного признака (что характерно для девонского этапа эволюции продуктидин), а с другой — это признак, захвативший все филогенетические ветви (параллелизмы особенно характерны были для каменноугольно-пермского этапа эволюции продуктидин).

На девонском этапе эволюции процессы параллелизма имели меньшее значение. Последовательность параллелизмов, затронувших основные морфологические особенности в девоне, была следующей: исчезновение андеридия, вероятно в самом начале кувена (у ранних продуктацей и линопродуктацей); обособление аурикулярных полостей (возникновение маргинальных образований) не только у девонопродуктид, но и у ранних ехиноконхацей (по другим признакам эти две группы легко различаются); предполагаемое появление во фране линопродуктацей с гладкой раковиной, неотличимой от одновозрастных представителей *Productacea*; упомянутая выше редукция замка.

Выделенные три крупные группы — надсемейства *Linoproductacea*, *Productacea* и *Echinopconchacea*, — по всей вероятности, имеют общий корень среди ранних представителей *Eoproductellinae*. Но даже если это и не так (т.е. даже если общий предок трех надсемейств окажется глубже — среди хонетид), все равно морфологически они хорошо противопоставляются ранним строфалоэциеям, имеющим, безусловно, других предков среди хонетид. Поэтому необходим общий таксон, объединяющий *Linoproductacea*, *Productacea* и *Echinopconchacea*. Название этому таксону уже есть — подотряд *Productidina* Waagen, 1883 (nom. correct. Muir-Wood, 1965)¹, но только теперь он противопоставляется в этом ранге не хонетидам и строфоменидам, а новому подотряду *Strophalosiidina*, включающему и литтониацей.

ПРОДУКТИДЫ В ЭВОЛЮЦИИ И СИСТЕМЕ БРАХИПОД

В предыдущем разделе обосновано выделение двух подотрядов продуктид — *Productidina* и *Strophalosiidina*, соответствующих двум самым крупным эволюционным стволам. Эти два ствола, сформировавшиеся в самом начале девона, объединены здесь в таксон отрядного ранга — *Productida* Sarytcheva et Sokolskaja, 1959. Однако понимание и объем отряда теперь изменены. Если первоначально (Сарычева, Лихарев, Сокольская, 1960; Сарычева, Сокольская, 1959) название *Productida* использовалось для таксона, в состав которого входили и хонетиды, то теперь, после того как ранг хонетид поднят до отрядного уровня (Афанасьева, 1984; Наливкин, 1979), оно объединяет брахиопод, которые в "Основах палеонтологии" отнесены к *Productacea* и *Lyttoniaceae*, а в американских "Treatise..." — к *Productidina* и *Oldhaminidina*.

Поднятие рангов крупнейших таксонов продуктид и выделение хонетид

¹ В. Вааген в 1883 г. установил подотряд *Aphaneropogmata*, sive *Productacea*, включающий семейства *Strophomenida* и *Productidae* (название подотряда и его состав были указаны Ваагеном в скобке), но этот подотряд не использовался в системах брахиопод до 1965 г., когда Э. Мюр-Вуд (Muir-Wood, 1965) исправил его название на *Productidina*. Однако *Productidina* в системе Мюр-Вуд не включает в свой состав ни хонетид ни строфоменид.

в качестве самостоятельного отряда неизбежно приводит к целесообразности выделения большого таксона, объединяющего три крупных ствола — *Strophomenida*, *Chonetida* и *Productida*. Теперь уже не вызывает сомнения, что эти три отряда филетически связаны друг с другом. В американском "Treatise..." они вполне оправданно выделены в единый общий таксон — отряд *Strophomenida*. Советские палеонтологи до сих пор высказывались против объединения этих трех крупных групп в единый таксон. И только недавно Г.А. Афанасьева (1984) допустила возможность выделения их в единую группу в ранге подкласса. Это логически следовало из того, что она поддержала предложение Наливкина о поднятии ранга хонетид до уровня отряда. Общий таксон, объединяющий три отряда, стал действительно необходим, если не игнорировать исторический принцип при построении системы. То, что до сих пор не был сделан последний шаг, объясняется, очевидно, трудностью диагностики общего таксона. Действительно, приведенный для него А. Уильямсом диагноз в американском "Treatise..." более громоздкий, чем диагноз соподчиненных таксонов. Наиболее существенные и общие для всех трех групп особенности, указанные в этом диагнозе, следующие: форма раковины, отсутствие прикрепления ножкой на взрослой стадии и псевдопористая структура раковины. Все эти и другие признаки еще раньше обсуждались в статье Т.Г. Сарычевой и А.Н. Сокольской (1959) в связи с вопросом о том, насколько однородной является группа ложнопористых брахиопод. Авторы не решились выделить общий таксон и подчеркнули специфичность морфологии строфоменид (в узком смысле) и продуктид (вместе с хонетидами). Действительно, ни один из признаков, отдельно взятый, не может служить хорошим дискриминантом, поскольку среди строфоменид (в узком смысле) имеются целые группы семейственного ранга, диагноз которых не соответствует или признаку "псевдопористая раковина", или признаку "ножка не функционировала на взрослой стадии роста", или признаку "раковина вогнуто-выпуклая или плоско-выпуклая". Например, среди строфоменид ортотетины имеют более выпуклую спинную створку.

В этих работах не было отдано должного еще одному очень важному признаку, который, по-видимому, является общим для всех настоящих строфоменид (в широком смысле) без исключения. Имеется в виду тип лофофора. Уильям Muir-Wood, (Williams, 1965) в диагнозе *Strophomenida* (в широком смысле) отмечал, что лофофор у них может быть шизолофом, спиролофом и плектолофом. Столь широкое разнообразие лофофоров в характеристике *Strophomenida* s.l. объясняется, во-первых, тем, что Уильямс реконструировал спиролоф для продуктид на том основании, что у некоторых из них имеются конические площадки (*Gigantoproductus*, *Levitusia*), которые он интерпретировал как место для навивания спиралей, а во-вторых, тем, что в состав строфоменид были включены формы с обызвествленными спиральными (*Davidsonia*, *Thecospira*). К настоящему времени положение существенно изменилось. В 1972 г. появилась важная работа Р. Гранта (Grant, 1972), в которой он на основе находок строфалоэциев с обызвествленными подержками, свидетельствующими о птихолофном лофофоре, экстраполировал эти данные на всех *Productidina* и даже предположил, что птихолофный лофофор был у всех *Strophomenida* s.l. Имеется в виду конечная стадия развития лофофора после шизолофа или трохолофа; формы, имеющие низкую полость раковины, останавливались в своем развитии на стадии шизолофа (или трохолофа) — плоскостного лофофора. Что касается групп с обызвествленными спиральными подержками, то в последнее время появились очень убедительные доводы в пользу принадлежности этих групп к другим отрядам замковых брахиопод. Два рода из трех, которые в американском "Treatise..." были включены в состав *Davidsoniidae*, теперь уже без всяких возражений включены в атри-

пидное семейство Carinatidae (Johnson, 1982). Что касается самого рода *Davidsonia*, то существуют еще разногласия по поводу его систематического положения (Cooper, 1979; Johnson, 1982). Полное обсуждение этого вопроса (в дискуссии упоминалось семь особенностей строения группы) здесь не вполне уместно. Остановлюсь лишь на вопросе, касающемся спирального брахидия. Дж. Джонсон (Johnson, 1982), защищающий принадлежность *Davidsonia* к строфоменидам, ссылается на прецедент наличия известковых спиралей у несомненной строфомениды *Thecospira*. Это не совсем корректно, так как уже давно существуют разногласия по поводу систематического положения текоспирид (обзор литературы см.: (Смирнова, 1984)), причем в последней работе П. Бакера (Baker, 1984) приведены новые данные в пользу происхождения текоспирид и тецидеидин от спириферид. И наконец, род *Cadomella*, у представителя которого — *C. davidsoni* — был открыт спиральный брахидий (Cowen, Rudwick, 1966), позже по комплексу важнейших признаков был отнесен в составе семейства Koninckinidae к спириферадам (Brunton, MacKinnon, 1972). А.С. Дагис (1974) считает, что вид *C. davidsoni* относится к роду *Koninckella*, а у настоящих представителей *Cadomella* — единственного рода кадомеллид — известковые поддержки неизвестны. Дагис считает возможным относить конинкиид к строфоменидам. Как бы то ни было, в настоящее время нет ни одного рода со спиральным брахидием, который бы несомненно относился к *Strophomenida* s.l.

Таким образом, более вероятной выглядит точка зрения, согласно которой обсуждавшиеся группы с обызвествленными спиральными поддержками не имеют непосредственных филогенетических связей со строфоменидами. Это, в свою очередь, означает, что лофофоры спирального типа, по всей вероятности, не появлялись ни среди строфоменид, ни среди их потомков, т.е. хонетид и продуктид. После стадии шизолофа (или трохолофа) развитие лофофора у представителей этих групп шло только в направлении птихолофа. Последний неизбежно появляется у форм с высокой полостью раковины. Я думаю, что такая онтогенетическая канализованность, предопределявшая появление птихолофа как наиболее сложного типа лофофора среди этих групп, была коррелятивно связана с резко выраженной диспропорцией компонентов роста между двумя створками, что определяло резко выраженное различие в форме створок. У форм с высокой полостью раковины лофофор свешивался от вогнутой или уплощенной спинной створки вниз в сторону выпуклой брюшной створки, как это реконструировано Грантом (Grant, 1972, рис. 6). То же самое в принципе наблюдается и у форм с конической раковиной (Grant, 1972, рис. 8). На первый взгляд этому как будто противоречит существование довольно распространенных строфоменид с высокой полостью раковины, которые отклонились от основного направления эволюции и пошли по пути большего увеличения выпуклости спинной створки (например, ортотетины). Однако данное противоречие легко устранимо, если учесть, что у тех строфоменид, у которых развивалась высокая полость внутри раковины, коррелятивно развивались высокие прямочные отростки, концы которых — места, наиболее приподнятые над дном спинной створки (Мананков, 1979). Концы этих отростков И.Н. Мананков справедливо связывал с местами поддержки основания лофофора. В результате получается, что, несмотря на появление в эволюции строфоменид форм с гораздо более выпуклой спинной створкой (т.е. с формой раковины, как бы противоположной таковой у хонетид, продуктид и большинства строфоменид), ориентация лофофора относительно субстрата и относительно положения створок оставалась такой же (лофофор свешивался вниз, в сторону более выпуклой створки).

Таким образом, без особого риска можно использовать тип лофофора в качестве признака, характеризующего три большие группы — строфомениды,

хонетиды и продуктиды. Такой признак формулируется следующим образом: у перечисленных групп развитие лофофора после стадии шизолафа (или трохолофа) может идти только по пути формирования птихолофа. Разумеется, этот признак недостаточен для характеристики всей группы хотя бы потому, что на подавляющем большинстве форм он не наблюдается (экстраполяционный признак). Поэтому в характеристику группы должны входить и другие признаки, которые уже ранее использовались для ее характеристики (Сарычева, Сокольская, 1959; Muir-Wood, Williams, 1965). Эти признаки, как уже отмечалось, характеризуют самые общие тенденции развития. Поэтому они имеют немало исключений, оговорок, но зато их можно непосредственно наблюдать на материале, т.е. использовать для диагностики. Это прежде всего — форма и структура раковины, а также отсутствие функционирующей ножки (отсутствие отверстия для ее выхода) на взрослой стадии онтогенеза. В этой связи уместно отметить, что, возможно, вообще не бывает признаков, имеющих абсолютное значение. Такое положение обусловлено не только "правилом Кренке" или "принципом исключения основного признака" (Лебедев, 1984), но и особенностями построения систем с использованием принципа историзма. Таксоны в таких системах (особенно семейственного ранга и выше) могут определяться не статичными признаками, а признаками, характеризующими тенденцию в развитии. В результате получается, что соподчиненные таксоны, соответствующие разным эволюционным уровням данного таксона, иногда не имеют между собой ни одного общего (статичного) признака.

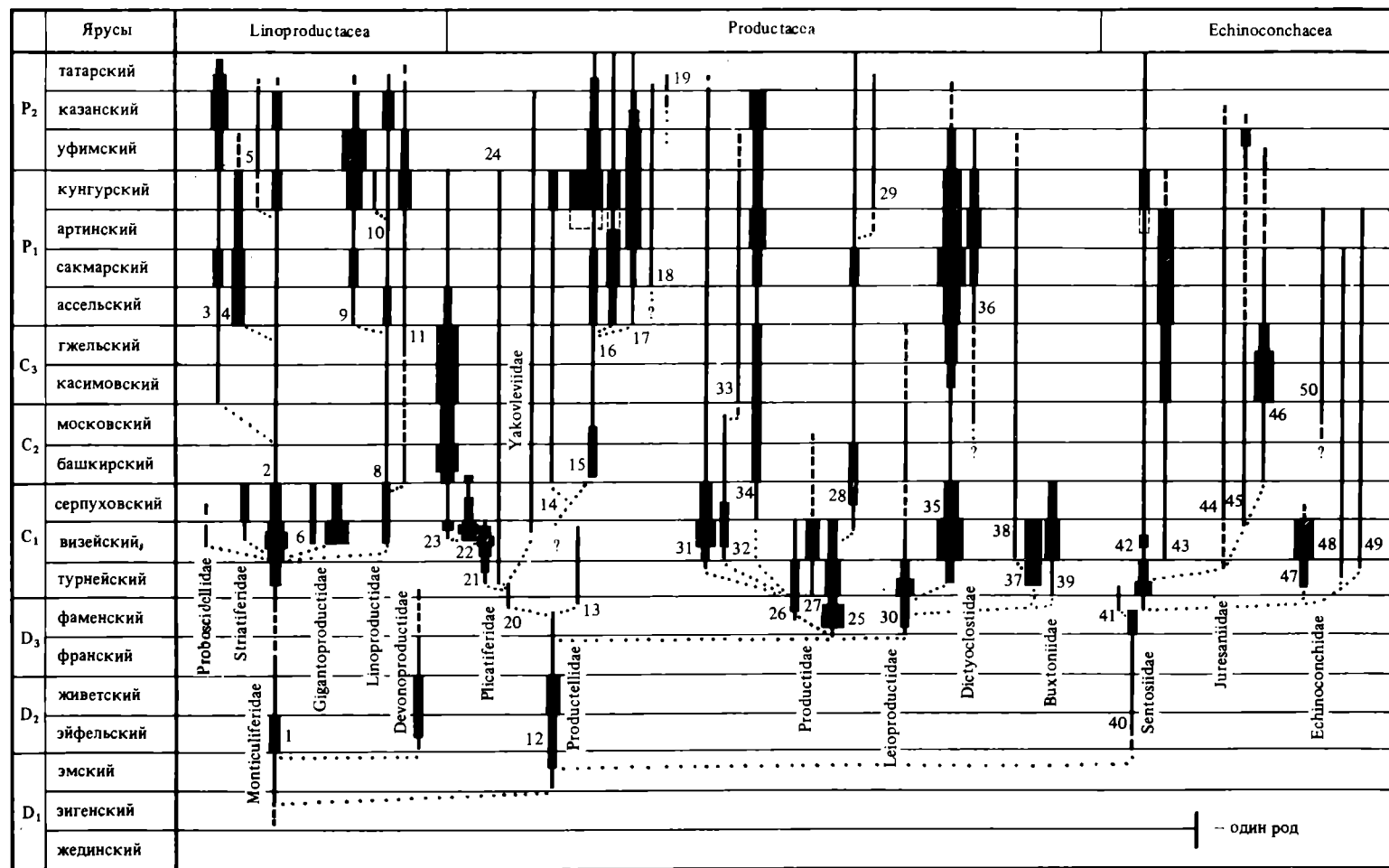
Все изложенное приводит нас к целесообразности выделения трех филетически связанных отрядов — Strophomenida, Chonetida и Productida — в единую группу подклассового ранга. Для этого подкласса предложено (Лазарев, 1987) название *Сопсавосопвеха* по явному преобладанию в его составе форм с сильно-выраженным различием в профиле створок (обычно вогнуто-выпуклого или плоско-выпуклого). Остальные отряды замковых брахиопод образуют другую, более крупную филогенетическую ветвь, которую можно было бы назвать *Висопвеха*. Однако последняя морфологически гораздо разнообразнее, чем *Сопсавосопвеха*, так что, по-видимому, заслуживает разделения не менее чем на два или три крупных таксона (надотряда или подкласса). Этот вопрос остается открытым и здесь не рассматривается.

ГЛАВА III

ЭВОЛЮЦИЯ PRODUCTIDINA В КАРБОНЕ И ПЕРМИ

В главе "Вопросы морфологии" было показано, что почти все основные диагностические признаки семейственной группы (кроме редких, уникальных) возникли еще в девоне. Таким образом, в девоне эволюция продуктидин имела преимущественно дивергентный характер, причем дивергенция была связана с первичным появлением новых признаков. Этот процесс описан в предыдущей главе.

Эволюция продуктидин в карбоне и перми имела существенно другой характер. Особенность этой эволюции состояла в том, что принципиально новых признаков семейственной группы почти не возникало, не считая специфических уникальных признаков (характеризующих одну-две небольшие группы). Возникновение новых таксонов семейственного ранга происходило в основном за счет вторичного появления известных уже признаков в параллельных линиях развития.



Филогенетические отношения таксонов семейственной группы реконструированы на основе данных, изложенных в двух предыдущих главах, и представлены на филогенетической схеме (рис. 11). Новые линии развития (таксоны семейственной группы), которые, согласно этой схеме, начинались в раннем карбоне или позже, возникали преимущественно за счет комбинации ранее возникших морфологических особенностей. Так, высокая полость раковины независимо (вторично) возникает в турне у ехиноконхацей (семейства Echinopconchidae и Juresaniidae), а в висте у линопродуктацей (семейства Linoproductidae). Маргинальные образования независимо (вторично) возникли в карбоне среди разных продуктацей, как высокополостных (у всех подсемейств Productidae и у некоторых Plicatiferidae — Plicatiferinae и Semicostellinae), так и низкополостных (Hystriculiniinae); среди ехиноконхацей, как у низкополостных (Tubersulculinae), так и у высокополостных (Calliprotoniinae); среди линопродуктацей — сначала у низкополостных (Proboscidellidae и единственный род гигантопродуктиды Serbarinia), а позже у высокополостных (Anidanthinae). Нет необходимости продолжать этот перечень, поскольку ниже, в главе "Структура системы подотряда Productidina", будут даны символами формализованные диагнозы всех таксонов семейственной группы и, написанные подряд, они дают наглядное представление о частоте повторов разных диагностических признаков.

В раннем карбоне, особенно в визейском веке, наряду с возникновением новых таксонов семейственной группы, характеризующихся различными комбинациями ранее известных признаков, появлялись группы разного таксономического ранга, обладавшие необычными, редкими новыми признаками: группы с узким замочным краем и сильной продольной вытянутостью висцеральной части раковины (Striatiferidae и Proboscidellidae), с однолопастным замочным отростком (Striatiferidae и некоторые представители Gigantoproductinae), с септой в макушечной части брюшной створки (род Septaria из подсемейства Overtoniinae), с окаймляющими иглами (род Cinctifera из подсемейства Institiferinae). Эти признаки, локально приуроченные к одной-двум филогенетическим ветвям, т.е. признаки уникальные, противопоставляются здесь структурным признакам. Следует оговориться, что такое разделение признаков достаточно условно.

Таким образом, к раннему карбону, особенно к визейскому веку, приурочен процесс максимального развертывания таксономического разнообразия продуктидин как на родовом уровне, так и на уровне таксонов семейственной группы. Образно говоря, это время можно назвать периодом таксономического пересыщения группы в том смысле, что в это время в большинстве групп уже был использован (пущен в ход) весь запас обычных морфологических потенций (повторяющиеся признаки) и начали использоваться более глубинные морфологические резервы, т.е. в это время стали появляться также группы с редкими и уникальными признаками. Очевидно, наступление этого периода в эволюции продуктидин не было имманентно обусловлено, а связано с периодами оптимально благоприятных внешних условий. Об этом может свидетель-

Рис. 11. Филогенез подотряда Productidina

1 — Eoproductellinae, 2 — Ovatiinae, 3 — Schrenkiellinae, 4 — Monticuliferinae, 5 — Compressoproductinae, 6 — Semiplaninae, 7 — Gigantoproductinae, 8 — Linoproductinae, 9 — Grandaurispininae, 10 — Siphonosinae, 11 — Anidanthinae, 12 — Productellinae, 13 — Productininae, 14 — Jiguliconchinae, 15 — Hystriculiniinae, 16 — Paramarginiferinae, 17 — Costispiniferinae, 18 — Incisiinae, 19 — Loczyellinae, 20 — Rugaurinae, 21 — Levitusiinae, 22 — Plicatiferinae, 23 — Levipustulinae, 24 — Semicostellinae, 25 — Leioproductinae, 26 — Avoniinae, 27 — Institiferinae, 28 — Horridoniinae, 29 — Tyloplectinae, 30 — Semiproductinae, 31 — Marginiferinae, 32 — Productinae, 33 — Spyridiophorinae, 34 — Retariinae, 35 — Dictyoclostinae, 36 — Spinifronsinae, 37 — Tolmatchoffiinae, 38 — Kochiproductinae, 39 — Buxtoniinae, 40 — Caucasiproductinae, 41 — Bagrasiinae, 42 — Sentosiinae, 43 — Tubersulculinae, 44 — Waagenoconchinae, 45 — Bathymyoniinae, 46 — Juresaniinae, 47 — Overtoniinae, 48 — Echinoconchinae, 49 — Karavankininae, 50 — Calliprotoniinae

ствовать совпадению в раннем карбоне периода расцвета многих групп брахиопод. Кроме того, к этому же времени приурочен гигантизм различных групп брахиопод: у ортид — самые крупные *Schizophogia*, необыкновенно крупные хонетиды — роды *Delepinea* и *Daviesiella*, крупные спирифериды рода *Davidsonina* и др.

Гигантизм среди продуктидин приурочен к раннему карбону и ранней перми, т.е. к периодам максимального таксономического разнообразия группы. Особенно ярко он проявился в визейский и серпуховский века — среди линопродуктацей, когда представители одной из распространенных групп *Gigantoproductinae* достигали размера 35—45 см. В двух других надсемействах продуктидин раковины обычно не превышали размера 15 см. Наиболее крупными и массивными раковинами среди продуктацей обладали представители *Levitusiidae*, *Dictyoclostidae*, *Horridoniinae*, *Tyloplectinae* и *Tolmatchoffiinae*, а среди ехиноконхацей — представители *Echinocochinae*. Принято считать, что гигантизм обычно развивается на заключительном этапе развития какой-либо группы, накануне ее вымирания. С этим положением в какой-то степени согласуется только эволюция подсемейства *Echinocochinae*: самые крупные ее представители — это род *Stepanocochus*, который завершает данную цепь развития. Однако следует оговориться, что представители всей этой линии развития (начиная с раннего карбона) характеризуются крупными размерами. Поэтому более важно установить закономерность возникновения крупных форм. Положение о том, что гигантизм приурочен к кануну вымирания группы, справедливо только в том смысле, что мы не знаем достоверных потомков очень крупных форм, обладавших мелким размером. По-видимому, гигантизм действительно приводил к тупиковым формам. С учетом этого обстоятельства вопрос о времени возникновения гигантизма решается не столь тривиально. История развития продуктидин показывает, что наиболее крупные формы среди разных групп появлялись в раннем карбоне. Их появление приурочено ко времени наступления максимального морфологического, а соответственно и таксономического разнообразия группы, которое, в свою очередь, было обусловлено, по-видимому, оптимальными условиями существования.

К началу среднего карбона сократилось число родов продуктид, а большинство таксонов, обладавших специфическими особенностями строения, вымерло. Поэтому средний и поздний карбон характеризуются уменьшением таксономического разнообразия. Однако сам характер эволюционного процесса принципиально не изменился (значительно снизилась только его интенсивность): с одной стороны, продолжался процесс дублирования (комбинирования) ранее известных морфологических особенностей (таким путем возникли подсемейства *Huystriulininae*, *Spinifronsinae*, *Calliprotoniinae*, *Anidanthinae*), а с другой — появилось подсемейство *Schrenkiellinae*, характеризующееся столь необычным для продуктид признаком, как исчезновение игл на поверхности брюшной створки (у одного из пермских родов этого подсемейства исчезли даже иглы вдоль замочного края брюшной створки).

Тот же характер эволюционного процесса сохранялся в перми. Однако темп эволюции в начале перми увеличился на уровне таксонов семейственной группы, а в середине перми — на уровне родов. Интересно отметить, что эта вторая вспышка таксономического разнообразия происходила главным образом за счет групп, которые на более раннем (каменноугольном) этапе развития стали относиться относительно инертными. Большинство таксонов семейственной группы возникло от низкополостных (т.е. более консервативных) групп. Среди продуктацей только одно подсемейство *Tyloplectinae*, возникшее в перми, имело предков среди высокополостных форм, но эти предки относились к относительно малопродвинутому семейству *Leiorproductidae*. Исключение составляют линопродуктацеи подсемейства *Grandaurispiniinae*, которые, согласно филогене-

тической схеме (см. рис. 11), связаны с высокополостными линопродуктацеями. Однако в данном случае эта филогенетическая связь основана только на том, что высокополостное подсемейство *Grandaurispiniinae* легче выводить из группы, которая тоже характеризуется высокой полостью раковины. Не исключено, что в дальнейшем будут получены палеонтологические данные, которые позволят выводить это подсемейство из *Ovatiinae* (низкополостного подсемейства). Тогда *Grandaurispiniinae* окажется аналогом подсемейства *Costispiniferinae* среди продуктацей не только по особенностям строения, но и по эволюционной судьбе (оба они возникли в перми от низкополостных групп).

Пик таксономического разнообразия родов продуктидин в перми несколько запаздывал (был смещен) относительно пика разнообразия таксонов семейственной группы. Точная фиксация числа родов в разные интервалы перми затруднена из-за неясности стратиграфических корреляций¹.

В перми у продуктидин возникло еще несколько уникальных морфологических признаков, что соответствовало появлению новых подсемейств: крупные (опорные) иглы вдоль замочного края спинной створки (*Horridoniinae*), сильная двулопастность раковины (*Incisiinae*), монтикулы (*Monticuliferinae*).

Заслуживает внимания также итеративное появление в перми специфических групп среди линопродуктацей, сходных с раннекаменноугольными линопродуктацеями: *Compressoproductinae* и *Siphonosiinae*, которым по некоторым характерным особенностям соответствуют раннекаменноугольные семейства *Striatiferidae* и *Proboscidellidae*.

Вымирание продуктид происходило постепенно. Еще до начала поздней перми вымерли, по-видимому, все ветви (подсемейства) ехиноконхид, единственная позднепалеозойская ветвь букстониид — *Kochiproductinae*, сентозииды с маргинальными образованиями — *Semicostellinae*. В конце уфимского века исчезли *Spinifronsinae*, *Spyridiophorinae* и, вероятно, *Monticuliferinae*. В казанский век вымирают представители еще четырех ветвей (подсемейств) продуктидин; особенно примечательным было вымирание *Grandaurispiniinae* и *Retariinae*. К концу татарского века остаются лишь пять родов: четыре рода продуктацей (*Burovia*, *Parachonetella*, *Paraphella*, *Spinomarginifera*), *Strigospira* и единственный представитель сентозиид, фигурирующий под родовым названием *Krotovia*. Достоверные находки продуктидин в триасе неизвестны.

Существующие разногласия в стратиграфических корреляциях, в частности в корреляциях отложений, из которых Б.К. Лихарев (1937) описал представительный комплекс продуктидин, затрудняют точную фиксацию темпа вымирания. Как бы то ни было, интенсивность вымирания в конце перми сопоставима с интенсивностью роста разнообразия таксонов в начале карбона.

¹ Дело в том, что часть появлявшихся родов описана из пермских отложений Южного Таиланда (Grant, 1976; Waterhouse, 1982). Р. Грант считал соответствующие отложения (Rat Buri Limestone) верхнеартинскими, а Дж. Уотерхауз — кунгурскими. Неясно также палео-биогеографическое положение этой фауны: в последние годы ее считают гондванской (Nakamura, Shimizu, Liao Zhou-ting, 1985).

ЭТАПЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ PRODUCTIDINA

Две предыдущие главы, по существу, уже отразили два крупных этапа в эволюции продуктидин. На первом, девонском этапе процессы дивергенции были связаны преимущественно с первичным появлением новых морфологических особенностей группы. Параллелизмы здесь не играли существенной роли, что и помогло реконструировать основные эволюционные линии развития. На втором, каменноугольно-пермском этапе эволюции, процессы дивергенции были связаны преимущественно с повторным появлением важнейших особенностей строения, которые впервые возникли еще в девоне у какой-то одной группы. Наряду с дублированием ранее известных морфологических структур (процессами, приводящими к многочисленным параллелизмам) на этом же этапе эволюции происходило вскрытие более глубинных резервов морфологического разнообразия, что соответствовало появлению таксонов со специфическими, редкими особенностями строения.

Таким образом, история развития продуктидин по характеру эволюционного процесса делится на два этапа первого порядка.

Этапы эволюции более низкого порядка можно выделить, анализируя темпы эволюции продуктидин. Общее представление о темпах эволюции *Productidina* дают графики на рис. 12.

В девоне выделяются четыре этапа второго порядка. Первый и важнейший из них — раннедевонский этап, когда появились первые представители группы и сформировались три основных ствола продуктидин, таксономически соответствующие трем надсемействам (понятно, что на графике нет смысла показывать динамику численности всех трех надсемейств). Следующий этап второго порядка охватывает весь средний девон, на котором не возникали сколько-нибудь существенные морфологические новшества, а соответственно не появлялись новые таксоны семейственной группы, но наблюдался рост числа родов и широкое географическое распространение продуктидин (раннедевонские продуктиды известны только в Средней Азии, на Урале, в Монголии и Австралии). Далее можно выделить франкский век (третий этап), когда сократилось число родов продуктидин, но число таксонов семейственной группы сохранялось. Четвертый этап — этап нового роста таксономического разнообразия — начинается в фаменский век и характеризуется ростом таксонов родовой и семейственной групп. К фамену приурочено появление ряда важнейших новых признаков: первое возникновение высокопоястных форм, редукция замка и появление радиальных ребер на висцеральном диске. Рост таксонов родовой и семейственной групп продолжался в начале карбона, причем пик таксономического разнообразия приходится на визейский век.

Пятый этап начинается в серпуховский век и характеризуется падением таксономического разнообразия. Шестой этап охватывает средний и поздний карбон, на протяжении которых таксономическое разнообразие почти не менялось.

Седьмой этап начинается с ассельского века и продолжается всю раннюю пермь. Он характеризуется новым ростом таксономического разнообразия, так что к концу ранней перми приурочен второй пик таксономического разнообразия на уровне родов. Этот второй, крупный пик таксономического разнообразия в перми на уровне родов несколько запаздывает по сравнению с пиком разнообразия на уровне таксонов семейственной группы, хотя степень смещения пиков, как уже отмечалось, не совсем ясна из-за неясности стратиграфических корреляций.

Последний, восьмой этап — этап угасания группы, первые признаки ко-

того появились в середине перми, но особенно быстро процесс вымирания шел в казанский и татарский века.

Все изложенное позволяет сформулировать некоторые закономерности эволюции продуктидин.

1. В эволюции продуктидин выделяются два крупных этапа. На первом (девонском) этапе явно преобладал процесс появления новых признаков, причем, как правило, чем раньше появлялись эти новые признаки, тем более крупные эволюционные ветви (а соответственно таксоны) они маркировали. Темпы морфологической эволюции продуктидин в то время были максимальными. Второй (каменноугольно-пермский) этап эволюции продуктидин был связан преимущественно с дублированием (комбинированием) ранее возникших признаков. Хотя на этом этапе глубоких морфологических изменений (кроме возникновения специфических особенностей) не происходило, число родов и таксонов семейственной группы здесь было наибольшим, т.е. темпы таксономической эволюции преобладали над темпами морфологической эволюции. Повидимому, эта закономерность выходит за рамки эволюции данной группы и даже брахиопод. Подобная последовательность эволюционных этапов и приуроченность максимального таксономического разнообразия к этапу комбинирования морфологических признаков была ранее отмечена в отношении правильных археоциат (Розанов, 1973).

Многочисленное и независимое появление одних и тех же морфологических признаков в разных эволюционных ветвях является следствием канализированности эволюционного процесса и, в свою очередь, служит основой появления закономерности (структуры) в системе, которая будет обсуждена в главе "Структура системы подотряда Productidina".

2. К этапу комбинирования ранее возникших морфологических особенностей приурочено появление редких специфических признаков. Вероятно, эта эволюционная закономерность тоже выходит за рамки продуктидин, поскольку очевидно, что появление необычных признаков должно происходить тогда, когда исчерпывается основной запас морфологических потенций.

3. Ко времени максимального таксономического разнообразия приурочено появление гигантизма. Возможно, однако, что правильнее говорить о приуроченности гигантизма к наступлению в раннем карбоне оптимально благоприятных условий существования, с которыми, в свою очередь, коррелировалось время увеличения таксономического разнообразия у продуктидин и других групп брахиопод.

4. В эволюции Productidina два крупных пика таксономического разнообразия соответствуют вспышкам двух эволюционно неравноценных групп. С первым пиком в большей степени связано интенсивное формообразование морфологически более продвинутых групп. Второй пик формообразования (в перми) был связан главным образом с группами, которые до перми оставались относительно консервативными (преимущественно группы с низкой полостью раковины). Насколько эта закономерность имеет общий характер, судить пока трудно. Во всяком случае, в эволюции энтелетаций (Лазарев, 1976) тоже отмечалось два пика формообразования, причем ко второму пику приурочен расцвет мистрофорин, которые, как предполагается, произошли от исходного (наиболее консервативного) семейства Dalmanellidae.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

СИСТЕМА БРАХИОПОД ПОДОТРЯДА PRODUCTIDINA

ГЛАВА I

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

1. СТРУКТУРНЫЙ И ИСТОРИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ В СИСТЕМАТИКЕ

Система продуктидин, которая предложена в данной работе, базируется прежде всего на прослеживании морфологических рядов в историческом развитии. Ее особенность состоит в том, что выбор инвариантов (радикалов) надсемейств, семейств и подсемейств определен главным образом после анализа изучения наиболее раннего (девонского) этапа диверсификации групп, когда наметились основные направления эволюции группы. Если бы система основывалась просто на анализе многообразия, то соответствующие радикалы (диагностические особенности таксонов семейственного ранга) были бы совершенно другими. Например, на первом этапе можно было бы всех продуктидин разделить на две группы — с замком и без замка, или с маргинальными образованиями и без них, или использовать комбинации скульптурных особенностей, как это предлагал для всех брахиопод Г.Н. Фредерикс (1924б), и т.д.

Таким образом, проблема состоит в том, какая из двух типов систем — основанная на историзме или на чисто типологическом (структурном) подходе — более приемлема. Типологический подход (принцип) в данном контексте связывается с понятием "типология" — учение о разнообразии, которое подразделяется на таксономию и мерономию (Мейен, 1978). Следует сразу оговориться, что типологический принцип — основополагающий принцип систематики и любой анализ сходств и различий означает использование типологического принципа. Поэтому речь будет идти не о том, чтобы использовать или не использовать типологический подход при построении системы, а о том, как сочетать типологический (структурный) подход с историческим и уместен ли вообще последний.

Под историческим принципом понимается такой подход к построению системы, при котором особое значение придается сходству, обусловленному родством, а в качестве парадигмы эволюционного процесса принимается модель эволюции в виде филогенетического древа. Общеизвестно обвинение в адрес сторонников систем, основанных на изучении филогенезов; филогенетические отношения, в свою очередь, основываются на данных систематики, и таким образом, имеет место порочный круг при доказательстве филогенезов. Однако это обвинение не проходит, если в распоряжении систематика имеется предостительный палеонтологический материал с хронологической привязкой, поскольку в этом случае исследователь анализирует не только совокупности морфологических данных, но и распределение их во времени.

Роль исторического принципа при построении систем разного типа может быть очень различной, так что граница между разными типами систем становится неопределенной. На одном полюсе находятся системы, построенные на основе чисто типологического подхода (параметрические системы в понимании А.А. Любищева и фенетические системы, основанные исключительно

на изучении сходств и различий), а на другом полюсе — системы, точно отражающие филогенетическое древо (кладистские системы). Никаких определенных границ между этими полюсами нет. Дело в том, что многие кладисты пренебрегают важнейшими методами филогенетики, в частности палеонтологическим методом. В результате их филогенетическая схема в значительной степени становится производной типологических методов (анализа сходств и различий). С другой стороны, поскольку исторический подход в чистом виде практически невозможен, то построение даже самых "рафинированных" филогенетических систем (эволюционных или тем более кладистских) неизбежно включает в себя элементы типологического подхода. Поэтому можно, очевидно, согласиться с С.В. Мейеном (1978), который рассматривает исторический подход как один из аспектов типологического подхода.

А.П. Расницын (1983) считает, что соответствие системы филогенезу возникает произвольно, в результате изучения только сходств и различий, и у высших организмов система в определенной степени изоморфна филогенезу. По Расницыну, вопрос состоит в том, следует ли увеличить эту степень и каким образом. Он считает невозможной ситуацию, при которой две группы организмов по совокупности своих признаков стали бы более сходными, чем их предки. Если под совокупностью признаков иметь в виду те диагностические особенности, которыми мы пользуемся для характеристики родов и таксонов семейственного ранга, а их в каждом конкретном случае немного, это конечные по содержанию абстракции (Шишкин, 1973), то я подобную ситуацию считаю не только возможной, но и весьма распространенной. Согласно А.Г. Пономаренко и А.П. Расницыну (1971, с. 11), при выделении таксона "два требования — континуума и монофилетичности (принадлежности общего предка группы к тому же континууму, что и она сама) — следует считать равноправными, признавая только те таксоны, которые удовлетворяют обоим критериям". Такая постоянная равноправность и неразрывность двух разных требований предполагает, что уровень сходства между двумя таксонами-потомками никогда не может быть больше, чем уровень сходства между таксоном-предком и одним из таксонов-потомков. С этим очень трудно согласиться. Прослеживание палеонтологических рядов продуктид показало, что параллелизмы могут захватывать сразу несколько, а иногда большинство диагностических особенностей. Именно палеонтологические данные позволяют выявить столь глубокие параллелизмы и учесть их при построении системы. До сих пор некоторые специалисты по брахиоподам считают роды *Vuxtonia* и *Juresania* одним родом. Комплекс морфологических признаков этих родов удивительно сходен. Единственное диагностическое отличие этих родов — радиальная ребристость (см. главу "Вопросы морфологии"). Прослеживание филогенетических рядов позволило установить, что это отличие не только родовое: оно определило отнесение этих двух родов к разным надсемействам (!).

Вопрос, по-моему, состоит в том, как многочисленные параллелизмы трансформировать в систему: как определить границу монофилетического и полифилетического таксона и приемлем ли последний.

Та система продуктид, которая получена здесь в результате прослеживания эволюционных линий с самого начала возникновения группы, имеет очень мало общего (не считая названий таксонов) с общепринятой до настоящего времени системой, построенной без филогенетического анализа (Muir-Wood, Cooper, 1960). Поэтому тезис об определенном соответствии филогении и системы, построенной на основе чисто типологического подхода (анализ сходств и различий в "чистом" виде), кажется сильным преувеличением.

В этой связи вкратце остановимся на соотношении типологического и исторического подходов к построению систем организмов.

Хотя исторический подход можно не противопоставлять типологическому,

а рассматривать просто как один из его аспектов (Мейен, 1978), кажется целесообразным подчеркнуть специфичность исторического подхода, приводящую к результатам, резко отличающимся от тех, которые возникают при чисто типологическом подходе. Выявляя исторические процессы (исторический подход) и учитывая их при построении системы, мы, по-видимому, никогда не сможем получить систему с теми же структурными особенностями, которыми будет обладать система соответствующей группы, построенная на чисто типологической основе. В каждом конкретном случае понятие архетипа как набора инвариантных особенностей таксона может существенно различаться в зависимости от того, используем ли мы при его выделении исторический подход или нет. Действительно, в системе, построенной с учетом историзма, члены, составляющие таксон (это могут быть не только наиболее ранние, но и поздние члены таксона), по синдрому признаков нередко оказываются более близкими к членам другого (филетически параллельного) таксона, чем к членам того же таксона. Примером может служить детально ревизованная система букстониид (теперь — юрезаниид) и ехиноконхид (Лазарев, 1985а). Наиболее поздние роды юрезаниид при чисто типологическом подходе заняли бы место среди ехиноконхид. Иными словами, при чисто типологическом подходе распределение признаков (меронов), а соответственно архетипы и система будут существенно иными. *← не такой прыжок себя морон!*

Кладизм — широко распространенное направление современной систематики на Западе — претендует на максимальное отражение историзма в системе. Действительно, система у кладистов точно соответствует филогенетическому древу (кладограмме), а ранг таксона строго зависит от места его ответвления на кладограмме. Возможно, это было бы приемлемо при условии постоянства скорости эволюции и при незначительной роли параллелизмов в эволюции. Между тем палеонтологам хорошо известно, что скорость эволюции у разных групп или даже у одной группы в разное время очень разная (Симпсон, 1948). Поэтому неправильно всегда придавать одинаковый ранг сестринским таксонам, т.е. переводить филогенетическую равноценность в систематическую, как это делают кладисты. Их подход, по справедливому мнению О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатова (1974), означает отказ от использования сходства при построении систем. Методологическая ошибка заключающаяся в подмене стационарного рассмотрения эволюционным (что особенно свойственно кладистам) и наоборот (что, в частности, приводит к макрогенетическим построениям), анализируется в работе Я.И. Старобогатова (1985). Несовместимость стационарного (типологического) и эволюционного аспектов рассмотрения отражает принцип дополнительности (Старобогатов, 1968): чем полнее объект изучен в стационарном аспекте, тем менее полно его можно характеризовать в аспекте эволюционном, и наоборот.

Роль исторического подхода при построении систем организмов в значительной степени определяется эволюционной концепцией систематики. Исторический подход в эволюции и систематике справедливо связывается с дарвинизмом, а последний не совсем оправданно — со стохастическими процессами. При этом оппоненты дарвинизма, Л.С. Берг и А.А. Любищев, противопоставляли дарвинизму эволюцию, основанную на закономерностях имманентного свойства. Так возникло противопоставление дарвинизма и номогенизма, или, по С.В. Мейену (1974), тихогенетического и номогенетического аспектов эволюции. Между тем, как отметил В.А. Красилов (1979), естественный отбор — антистохастический фактор.

По Мейену, в номогенезе параллелизмы естественны и закономерны, а в селекционизме преобладает тихогенетический аспект эволюции и параллелизмы здесь — частный случай. Очевидно, подобного противопоставления не получилось бы, если бы селекционизм был взят не в форме СТЭ, а в форме

эпигенетической теории эволюции. Согласно эпигенетической теории, процессы онтогенеза и филогенеза канализированы, а эволюционное изменение соответствует формированию нового креода с новым специфическим спектром возможной изменчивости. Эти положения современного дарвинизма дают основу для нахождения и объяснения определенных закономерностей в эволюции, а соответственно и закономерностей в системах, при построении которых использован исторический подход.

Таким образом, исторический подход не исключает, а, наоборот, предполагает появление закономерностей (структуры) в системе. При этом никакого самостоятельного значения структурным закономерностям системы продуктидин не придается. Периодическое повторение в системе сходных элементов рассматривается как результат канализированности процессов эволюции. Повторяющиеся морфологические особенности, которые использовались для диагностики продуктидин, названы здесь структурными признаками.

О РЕАЛЬНОСТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

Прежде чем обсуждать проблемы, связанные с параллелизмами и монофилией — понятиями, непосредственно связанными с филогенетикой, уместно обсудить вопрос о том, реальны ли вообще филогенетические реконструкции. Действительно, если филогенетические реконструкции на палеонтологическом материале принципиально невозможны, то проблема монофилии лишается своей реальной основы и становится предметом исключительно теоретических рассуждений.

Реальность филогенетических реконструкций и принцип монофилии иногда оспариваются (Розанов, 1973; Красилов, 1977). Мало кто решится настаивать на абсолютной достоверности и окончательности каких-либо конкретных филогенетических реконструкций. Таким образом, речь идет о принципиальной возможности или невозможности филогенетических реконструкций, которые, как и другие виды нашего знания, имеют относительный характер. Логические основания принципиальной невозможности филогенетических реконструкций, приведенные В.А. Красиловым (1976, 1977), выглядят достаточно убедительно, но только для самого низкого таксономического уровня — видов и подвигов. Здесь, по всей вероятности, справедлива модель, изображенная в работе В.А. Красилова (1977) на рис. 13. Красилов считает, что филогенезы принципиально нельзя реконструировать, так как палеонтологический материал представляет очень немногие отростки филогенетического древа. В результате мы можем реконструировать лишь общий тренд, а не действительную картину филогенеза. В отношении групп (в частности, брахиопод), хорошо представленных в геологической летописи, соотношение истинного и реконструированного филогенеза, изображенное на схеме Красилова, справедливо только на видовом (и внутривидовом) уровне. Полные филогенетические реконструкции на уровне видов, охватывающие все виды широко распространенных родов, а тем более несколько филетически смежных родов, действительно трудны и вряд ли возможны.

Филогенезы на видовом уровне могут быть правдоподобными лишь для групп, хорошо представленных в ископаемом материале, в пределах небольших участков хорошо изученных бассейнов и в отрезки времени, соответствующие периодам когерентной эволюции. Подобная картина филогенеза видов рода *Kozłowska* реконструирована для подольско-речицкого (русавкинского) времени южного крыла Московской синеклизы (Лазарев, 1984а). Для этого небольшого региона выявлено преобладание филетического процесса над дивергенцией. Такая же трудоемкая работа была проделана с представителями рода *Kozłowska* из других частей Московской синеклизы и из смежных регионов.

В разных частях Московской синеклизы филогенезы на уровне видов имели отличия, и было трудно или даже невозможно отличить полиморфизм от видовой или подвидовой обособленности. При описании самаролукских видов пришлось воспользоваться открытой номенклатурой (Лазарев, 1986б). И уж совсем невозможным оказалось соединить в единую картину фрагменты филогенезов видов, развивавшихся в близких к Московской синеклизе регионах. Я думаю, что такая ситуация вполне типична. Во всяком случае, подавляющее большинство родов продуктид и, по-видимому, других брахиопод не имеет четких границ на видовом уровне (известен предковый род, но обычно неизвестен предковый вид).

Поскольку полные филогенезы видов большинства родов, особенно широко распространенных, невосстановимы, почти никогда нельзя с уверенностью указать на вид, от которого возник новый род. Лучше обстоит дело с филогенезами на уровне родов. У автора, например, нет сомнения, что род *Kozłowskaia* возник от раннекаменноугольного рода *Eomarginifera*. Подобных примеров можно привести немало. На это могут возразить, что имеется много примеров того, как многократно пересматривались и пересматриваются филогенезы на уровне родов и семейств. Однако я не могу принять эти возражения, так как здесь речь идет о совершенно разных вещах. Когда мы говорим о невосстановимости филогенезов на уровне видов и подвидов, мы подразумеваем принципиальную невосстановимость (Красилов, 1977), обусловленную в первую очередь тем, что палеонтологический материал обычно представляет лишь незначительные элементы (обрывки) филогенетических ветвей¹. Для реконструкции филогенезов на уровне родов неполнота геологической летописи уже не сказывается столь катастрофически. Филогенезы на уровне родов пересматриваются либо потому, что появляются новые палеонтологические материалы, особенно из регионов, ранее плохо изученных, либо за счет более детального изучения ранее неизвестного материала. Все это — нормальный научный процесс, связанный с ростом наших знаний. В еще меньшей степени неполнота летописи будет сказываться на таксонах брахиопод более крупного ранга — и так до уровня классов и типов, где вновь начинается неопределенность, обусловленная отсутствием палеонтологических данных из докембрийских отложений.

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ — ЗАКОНОМЕРНОСТЬ ИСТОРИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА

Классификация различного рода параллелизмов рассматривалась в статье Л.П. Татарина (1985). Ниже речь будет идти только о морфологических параллелизмах.

Некоторые авторы настаивают на том, что собственно эволюционным процессом может быть только дивергенция, но никак не конвергенция или параллелизм. Очевидно, они имеют в виду филогенетическое древо как модель эволюции. На модели филогенетического древа можно показать только дивергенцию и конвергенцию. Последняя обычно на схемах не изображается, поскольку предполагается, что такого процесса в природе нет. Это справедливо только в отношении филогенезов выше видового уровня. Чтобы показать на фило-

¹ Возможно также, что на уровне видов и особенно подвидовых категорий, кроме дивергенции, существенное значение имели процессы ретикуляции, которые сильно усложняли картину филогенеза. Успешная гибридизация у высших животных редка, поэтому, по мнению Э. Майра (1974), ретикулянтная надвидовая эволюция у высших животных фактически не играет роли. Для низших животных этот вопрос остается неясным, но предполагается, что здесь гибридизация распространена шире (Завадский, 1968). Как бы то ни было, несомненно, чем меньше родство имеют виды, тем менее вероятна их гибридизация (из-за генетической несбалансированности гибридов). Поэтому маловероятно, что ретикуляция среди беспозвоночных имела распространение на уровне родов, а тем более подсемейств и семейств.

генетической схеме параллелизма, нужны дополнительные средства — линии, членившие филогенетическое древо. Однако эта операция относится уже к сфере таксономии. Иначе параллелизм невозможно изобразить на филогенетической схеме.

Если же иметь в виду не филогенетическое древо, а морфологические признаки или основанные на них систематические категории, то в отношении даже крупных таксонов допустимо говорить о параллелизмах и конвергенциях как о независимом приобретении в ходе эволюции одних и тех же морфологических особенностей. Обычно независимо возникшее сходство у близкородственных организмов называют параллельным. По Л.П. Татаринovu (1985), для параллелизма характерно то, что специфика приобретаемого признака больше зависит от особенностей самого организма, чем от особенностей среды или функций, а при конвергенции наоборот. В качестве критерия параллельного или конвергентного характера сходства гомологичных органов большое значение он придает способу формирования сходных структур. Вероятно, последовательность формирования одних и тех же структур можно также использовать в качестве критерия разграничения параллелизма и конвергенций. Например, утрата игл у некоторых продуктид (утрата отрядного признака) в отношении наиболее близких групп (хонетид, строфоменид) — конвергенция, а не параллелизм, поскольку любые возможные предки хонетид и строфоменид не имели игл. Напротив, утрата замка у разных продуктидин в конце девона, а позже также и у некоторых строфалоциидин — параллелизм разных таксонометрических уровней. Но тот же признак при сопоставлении замковых и беззамковых брахиопод — конвергентный. Таким образом, параллелизм — это не только независимо возникшее сходство, но и сходство в последовательности возникновения соответствующих морфологических особенностей. Последнее может служить отличием параллелизма от конвергенции.

Явления параллельного развития имеют отношение к более общей проблеме соотношения случайного и закономерного в эволюции. Эта проблема в последние годы обсуждалась разными авторами (например, Заренков, 1984; Красилов, 1979; Любищев, 1982; Мейен, 1974; Серебровский, 1973; Татаринov, 1985). Методологически разные точки зрения на явления параллелизма (изоморфизма) в эволюции, высказанные в этих и других работах, можно разделить на две группы.

1. Традиционная точка зрения: причины параллелизма — общность генотипов, функций и условий среды. Адаптивную эволюцию при этом можно рассматривать "как единство параллелизма и дивергенции" (Серебровский, 1973, с. 136).

2. Причины параллелизма не зависят от генотипа и среды. У Л.С. Берга (1977) это — изначальная целесообразность. А.А. Любищев (1982) надеялся на открытие имманентных морфологических законов. Близкие соображения выдвигает С.В. Мейен (1974, 1978, 1980), ссылаясь на работы Ю.А. Урманцева об общих свойствах систем. По Урманцеву (1980, с. 141), "сходство — не всегда сходно по причине совместного или раздельного действия родства, одинаковых условий существования, отправления одинаковых функций". Здесь причина изоморфизма более общая и абстрактная — это свойство самой системности объектов. В этой трактовке параллелизм и полиморфизм сопровождают друг друга по той причине, что соответствующие им объекты имеют системную природу. Следует отметить, что любой подход, любая теория имеют системную природу. При первом подходе системные свойства объектов тоже предполагаются: направленность эволюции детерминирована системными свойствами генотипа и отбором, который можно рассматривать как результат взаимодействия в популяционной или биогеоценотической системе. Этот уровень рассмотрения систем более низкий, но все же фундаментальное противопоставление упомянутых двух точек зрения соответствует не только уровню рассмотрения систем, но и обсуждавшемуся противопоставлению исторического и типологического подходов к построению систем организмов.

Типологический подход обещает большую ясность и однозначность и выглядит поэтому более привлекательным. Неясно, однако, каким образом добиться этой ясности в конкретной систематической задаче, касающейся выбора радикала.

По Н.И. Вавилову (1967, с. 35), "чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости". По мере повышения ранга таксонов повтор признаков уменьшается. Это обстоятельство может свидетельствовать о значении родства в проявлении параллелизмов. В свете эпигенетической теории эволюции параллелизмы объясняются сходством эпигенетического ландшафта и рассматриваются не как частный случай, а как закономерный процесс эволюции. В основе этой закономерности находится, очевидно, канализированность процессов онто- и филогенеза.

Параллелизмы пронизывают всю эволюцию продуктид. Справедливо считается, что параллелизмы запутывают картину филогенезов и служат помехой при построении системы. Работа над продуктидами показала, что улучшение системы этой группы равносильно все большему выявлению параллелизмов. Приведу лишь несколько примеров.

Исходное для продуктаей семейство *Productellidae*, согласно системе Э. Мюрвуд и А. Купера, состоит из двух подсемейств *Productellinae* и *Chonoprectinae*. Ревизия морфологических признаков и филогенетический анализ показали, что все представители второго подсемейства и даже некоторые представители первого (род *Agramatia*) относятся совершенно к другому стволу развития продуктид — к *Strophalosiacea*.

Основная ошибка авторов системы заключалась в том, что они не различали краевую арею, которая характерна для ранних продуктаей (но встречается также и среди некоторых каменноугольных и пермских продуктаей), от настоящей ареи, развитой на брюшных створках всех строфалоэициев, в том числе самых древних. Именно этот признак с самого начала возникновения продуктид обусловил дивергенцию двух стволов. Остальные признаки, включенные авторами в диагноз семейства *Productellidae* (двухлопастной замочный отросток, альвеола, наличие зубов и зубных ямок, низкая полость раковины) бесполезны для диагностики ранних групп продуктид, поскольку они были унаследованы от хонетид (симплезиоморфные признаки).

Аналогичная ошибка была в построениях Дж. Уотерхауза (Waterhouse, 1970), который считал роды *Juresania* (без настоящей ареи) и *Aulosteges* (с настоящей ареей) близкородственными из-за сходства габитуса и скульптуры их раковин.

Другой пример — семейство *Overtoniidae* Muir-Wood et Cooper, 1960. Авторы объединили в него роды, которые характеризуются брахиальными валиками, косоориентированными в том месте, где они отходят от мускульного поля. Для семейства характерно также отсутствие радиальной скульптуры. Другие указанные признаки — септа отходит от замочного отростка (отсутствует альвеола), замочный отросток сидячий двухлопастной — свойственны и многим другим группам продуктид. Основным признаком семейства, таким образом — косоориентированные брахиальные валики. Этот признак в значительной степени определен продольно вытянутым очертанием полости раковины (см. выше). Таким образом, авторы явно переоценили значение этого признака, коррелятивно связанного с очертанием раковины и появившегося среди самых разных групп продуктид. В результате семейство *Overtoniidae* у них получилось полифилетическим. Между тем группа родов, в состав которых входит род *Overtonia*, хорошо обособляется от представителей соседних филогенетических ветвей по другому признаку — наличию густой сети игл по всей поверхности спинной створки. Этот признак появился еще в эйфеле и сохранился

на протяжении всего времени существования сентозиид и их потомков, т.е. и у *Overtonia*. Некоторые другие группы каменноугольных и пермских продуктид позже независимо приобретали этот признак, что несколько запутывает картину филогенеза. Но обычно у других групп этот признак несет следы недавнего появления, т.е. иглы на спинной створке не всегда доходят до самой макушки (появляются на сравнительно более поздней стадии онтогенеза), или они редкие, или развиваются только по замочному краю. Таков, например, род *Rugauris* среди *Rugaurinae*, все представители подсемейства *Tolmatchoffiinae*, роды *Rhytiophora* (*Semicostellinae*), *Squamaria* (*Spinifronsinae*), *Horridonia* (*Horridoniinae*), *Kutorginella* (*Retariinae*), *Desmoinesia* (*Hystriculinae*), *Cancrinella*, *Terrakea* и *Lyonia* (*Grandaurispininae*), *Semiplanus* (*Semiplaninae*).

Реже этот процесс заходит далеко, захватывая ранние стадии онтогенеза (сразу после стадии протегулярного бугорка), т.е. густая сеть игл, как у овертониид, может покрывать всю поверхность спинной створки. Это произошло, например, у *Echinauris* и *Costispinifera* (*Costispiniferinae*), а также у *Peniculauris* (*Spinifronsinae*). Выявление подобных случаев параллелизмов помогает прослеживанию развития комплекса признаков (в данном случае — форма раковины, степень развития маргинальной полости, скульптура).

Т.Г. Сарычева (1977) включила в состав семейства *Paucispiniferidae* филогенетически далекие от него роды *Kozlowskia* и *Probolionia*, явно переоценив значение зигидия как индикатора близкого родства. Между тем было известно, что зигидий присутствует у таких заведомо далеких родов, как *Marginifera* (см.: Grant, 1968) и *Liraria* (Cooper, Grant, 1975), т.е. может независимо возникать среди представителей заведомо разных семейств. Вероятно, ошибка была вызвана тем, что признак "зигидий" относится к числу сравнительно редких и в то же время "ярких" признаков (зигидий находится в основании замочного отростка, строению которого придавалось большое значение в системе Мюр-Вуд и Купера).

Теперь стало ясно распределение этого признака среди разных групп продуктид. В одном случае он характеризует всех позднепалеозойских представителей подсемейства *Marginiferinae*, т.е. этот признак появился в конце раннего карбона при трансформации *Eomarginifera* в *Kozlowskia* и сохранялся до конца развития этой группы. В других ветвях зигидий появлялся только в перми и характеризовал таксоны более низкого ранга. Среди семейства *Costispiniferidae* это — род *Anemonaria* Cooper et Grant, 1969 (подсемейство *Hystriculinae*) и роды *Liosotella* Cooper, 1953 и *Paucispinifera* Muir-Wood et Cooper, 1960 (подсемейство *Costispiniferinae*). Еще реже признак встречается среди представителей совершенно другого ствола развития — семейства *Linoproductidae*: род *Liraria* Cooper et Grant, 1975 и вид *Linoproductus cora* Tschernyschew (Чернышев, 1902, экз. N 870/303, изображенный на рис. 71 и табл. 33, фиг. 3). Неясно, имеется ли зигидий у топотипов *L. cora*. Если да, то тогда придется многие формы, носящие до сих пор родовое название *Linoproductus* (например, линопродуктиды среднего и верхнего карбона Московской синеклизы), обособить в новый род.

Лазарев (1984б), следуя традиции, переоценил таксономическое значение некоторых морфологических особенностей, до сих пор считающихся характерными для маргиниферид: небольшие размеры, обычно небольшое число опорных игл и развитие валика по боковым, а иногда и по переднему краям висцерального диска внутри обеих створок. К этим характерным для маргиниферид особенностям автор добавил строение дорсального мускульного поля (параллельное расположение двух пар аддукторных отпечатков). Основой для деления семейств на подсемейства автор считал появление форм с высокой полостью раковины, пластинчатой зоной (серией дорсальных шлейфов), зигидием и однорядными шипами внутри спинной створки. Теперь, после анализа филогенезов продук-

тид в девоне и раннем карбоне, я считаю, что Marginiferinae, характеризующиеся высокой полостью раковины, пластинчатой зоной и однорядными шипами, — единственная ветвь маргиниферид, которая произошла от Avonipinae. Остальные "маргинифериды", первоначально обладавшие низкой висцеральной полостью (Hystericulininae), продолжали линию развития низкополостных форм, представленных в девоне и раннем карбоне исходным подсемейством Productellinae. Таким образом, некоторые признаки, считавшиеся до сих пор маргиниферидными, особенно маргинальные валики по боковым, а иногда и передним краям обеих створок, возникали независимо среди представителей разных семейств. Эти параллелизмы до сих пор было невозможно выявить без филогенетического анализа.

Примерами подобных ошибок можно было бы занять весь объем этой рукописи: они встречаются во всех работах, где затрагиваются вопросы системы продуктид. Остается добавить, что параллелизмы выявляются полнее, когда филогенетический анализ охватывает возможно большее число близких групп.

ПРОБЛЕМА МОНОФИЛИИ

Подробно эта проблема обсуждалась в недавней публикации автора (Лазарев, 1988). Решение проблемы во многом определяется широким развитием параллелизмов, которые рассматриваются теперь как закономерность эволюционного процесса. Это значит, что почти все признаки появляются в эволюции неоднократно и независимо. Исключение составляют уникальные признаки; на них основаны небольшие (обычно монотипные) группы, которым мы из-за их своеобразия придаем больший таксономический ранг по сравнению со сходными по объему "обычными" группами. Число признаков, характеризующих таксон, зависит от ранга таксона (при повышении ранга архетип беднеет) и тщательности морфологического изучения. Более тщательное морфологическое изучение помогает увеличить число признаков, которые можно использовать для диагностики таксона. Дело однако в том, что почти все вновь вводимые в систему признаки будут тоже повторяющимися. Именно с повторяющимися в эволюции (структурными) признаками были связаны важнейшие события в эволюции продуктидин. Поэтому нельзя отводить параллелизмам только вспомогательную роль при обосновании системы, они являются основными при построении системы, и проблема заключается в том, как трансформировать параллелизмы в систему.

Иными словами, вопрос сводится к тому, какой вариант монофилии следует использовать, чтобы, с одной стороны, отразить в системе родство, а с другой — учесть широкое развитие параллелизмов. Отказ от монофилии вообще означал бы отказ от родства (историзма) при построении системы. Это представляется неприемлемым, поскольку целям системы (Расницын, 1983), и в частности практическим целям системы ископаемых групп (биостратиграфии и палеобиогеографии), лучше соответствует система, основанная на родстве.

Наиболее узкая монофилия (не считая "ноевой монофилии"; см.: Боркин, 1983) — происхождение от одного вида — практически неприемлема, главным образом потому, что конкретный предковый вид рода обычно остается неизвестным. Реконструкция гипотетического предка основана на предположении о генерализованности его морфологии, что далеко не бесспорно (Северцов, 1984), а сам метод реконструкции предка логически порочен (Шаталкин, 1986).

Другой вариант узкой монофилии не требует происхождения монофилетического таксона обязательно от вида; нужно только, чтобы ближайший общий предок всех членов таксона (независимо от его ранга) входил в его состав (Пономаренко, Расницын, 1971). В этом варианте замалчивается или сни-

мается с рассмотрения проблема возможности происхождения таксона по двум или более линиям от предкового таксона. Предполагается, что уровень сходства между любыми членами таксона-потомка всегда выше уровня сходства между каким-либо членом таксона-потомка и таксона-предка. Методически это может быть обосновано принципом необратимого уменьшения родства (Скарлато, Старобогатов, 1974). Однако в таксономической практике родство и сходство не всегда имеют однозначное соответствие. Например, комплекс признаков (сходство) между родами *Vuxtonia* и *Juresania* почти тождествен и только одно различие (радиальная ребристость) дало возможность доказать (проследить на палеонтологических рядах), что имеющийся набор сходств сформировался независимо и что эти роды не близкородственны, а относятся к разным надсемействам.

В этом, как и в большинстве других случаев, выявленные параллелизмы приводят к перераспределению таксонов в системе. Предпочтение отдается единичным или даже одному отличию, которое служит индикатором параллельно возникшего сходства по остальным признакам. Однако в некоторых случаях, особенно при обособлении таксонов родового ранга, возникают ситуации, когда не удается установить хорошие индикаторы. Расформирование такого филетически сборного таксона привело бы к выделению нового рода, который практически не отличается от исходного. Например, в середине фамена возникающая тенденция образования радиальных ребер-складок у представителей рода *Argdiviscus* приводит к появлению рода *Nigerinoplica*, отличающегося от предкового рода только одним признаком — наличием ребер. Этот признак сформировался независимо у видов, существовавших в бассейнах Европы (Польша, Белоруссия) и, например, в Центральном Казахстане. Не вызывает сомнения, что формирование рода *Nigerinoplica* происходило по нескольким линиям, но разделять на этом основании род на несколько родов пока нецелесообразно, поскольку диагнозы этих родов не будут отличаться. Это значит, что в ряде случаев допустимо и целесообразно использовать концепцию широкой (симпсоновской) монофилии. Широкую монофилию иногда называют парафилией, но это крайне нежелательно, так как термин "парафилия" уже прочно вошел в терминологию кладизма, где получил совершенно другой смысл (Hennig, 1965; Wiley, 1979). По-видимому, лучше широкую монофилию называть пахи-филией (Раутиан, 1988).

Сказанное отнюдь не означает, что принцип широкой монофилии нужно использовать во всех возможных случаях. Резкой границы между моно- и полифилией нет (Лазарев, 1988), и по возможности следует стремиться к большей степени монофилии, но практическое решение вопроса (принятие или непринятие широкой монофилии) в каждом конкретном случае зависит от возможности или невозможности диагностики обособляемых таксонов.

На более низком, чем родовой, таксономическом уровне (особенно на внутривидовом уровне) понятие монофилии теряет смысл, поскольку процессы конвергенции становятся все более распространенными. На индивидуальном уровне (при половом размножении) процессы конвергенции превращают эволюционную модель в модель перевернутого филогенетического дерева. Таким образом, виды — это примерно тот уровень таксономической симметрии, ниже которого все больше преобладает конвергентный характер эволюционного процесса, а выше его — дивергентный. С этим, по-видимому, и связано то обстоятельство, что на родовом уровне (на уровне, близком к видовому) использование принципа широкой монофилии наиболее актуально. В этой связи целесообразно уточнить симпсоновское определение широкой монофилии: род (подрод) считается монофилетическим, даже если он происходит несколькими стволами от разных видов одного рода (подрода). Здесь, как и в симпсоновском определении, граница широкой монофилии и полифилии определяется

таксономическим равенством предка и потомка. Обособление таксонов более высокого ранга сопровождается обычно все большим повышением степени монофилии (ранг таксона-потомка обычно увеличивается по сравнению с рангом таксона-предка).

Симпсоновское определение монофилии содержит две составляющие — филогенетическую (происхождение таксона более чем по одной линии) и таксономическую (ранг таксона-предка не должен превышать ранга таксона-потомка). Понятно, что филогенетическая часть определения широкой монофилии возражений не вызывает (на филогенетической схеме процесс конвергенции обычно не изображают). Все возражения против широкой монофилии (она приравнивается к полифилии) относятся к таксономической части определения. Возможные случаи, возникающие при изменении ранга таксона-предка и таксона-потомка, изображены на рис. 13. В качестве исходного взят пограничный вариант широкой монофилии: таксон возникает двумя стволами от таксона такого же ранга (рис. 13,а). Все логически возможные ситуации, возникающие при изменении ранга таксона-предка или таксона-потомка, изображены на рис. 13,б—г. Анализ этих ситуаций показывает, что монофилетичность таксона-потомка зависит не столько от изменения таксономических рангов, сколько от филогенетических связей предкового и потомкового таксонов (подробно см.: Лазарев, 1988). Действительно, только изменение филогенетических связей (см. рис. 1,в₁,г₂) может привести к полифилии таксона-потомка. Известные в литературе парадоксы превращения монофилетического (в широком смысле) таксона в полифилетический (Пономаренко, Расницын, 1971; Татаринов, 1976) объясняются тем, что филогенетическая составляющая симпсоновского определения игнорируется, а все внимание сосредоточивается на таксономической стороне дела. Между тем при подобном подходе "фокус" превращения монофилетического таксона в полифилетический можно распространить и на узкую концепцию монофилии. Монофилетическая модель на рис. 14,а легко превращается в полифилетическую (рис. 14,б) следующим образом: 1) повышается ранг соподчиненных таксонов, входящих в состав таксона-предка; тем самым вместо одного таксона-предка может стать два или более таксонов; 2) доказываемая синонимичность таксонов-потомков. Обе эти процедуры весьма банальны в таксономической практике.

Интересно проанализировать применимость принципа монофилии к тем немногим группам, которые подчиняются принципу основного звена развития — семейства *Juresaniidae* и *Echinoconchidae*. Все каменноугольные юрезанииды хорошо отличались от ехиноконхид одним признаком — наличием опорных пластин на ранней стадии роста. Но все ветви (подсемейства) юрезаниид характеризуются общей тенденцией в развитии опорных пластин, которая привела к их редукции в перми (рис. 15). На филогенетической схеме (рис. 16) юрезаниидам, лишившимся опорных пластин, отвечают роды 5, 7, 8, 13. Таким образом, по этому признаку пермские юрезанииды становятся неотличимыми от ехиноконхид. Ехиноконхидные признаки: отсутствие опорных пластин, сильное развитие концентрической скульптуры, дифференциация игл по размеру — были как бы идеалом, к которому юрезанииды стремились на протяжении всей истории своего развития. Среди *Buntoxia* концентрические элементы скульптуры и дифференциация игл появились у переднего края раковины (на конечной стадии онтогенеза) еще в конце визе. В дальнейшем эти признаки среди *Bathymyoninae* и *Juresaniinae* постепенно захватывали все более ранние стадии онтогенеза (т.е. смещались к макушке), так что конечные звенья этих подсемейств по скульптуре становятся довольно сходными с ехиноконхидами. Оставаясь в составе семейства *Juresaniidae*, как того требует принцип монофилии, эти конечные роды делают границу юрезаниид и ехиноконхид трудноразличимой. Иными словами, они сильно затрудняют диагностику

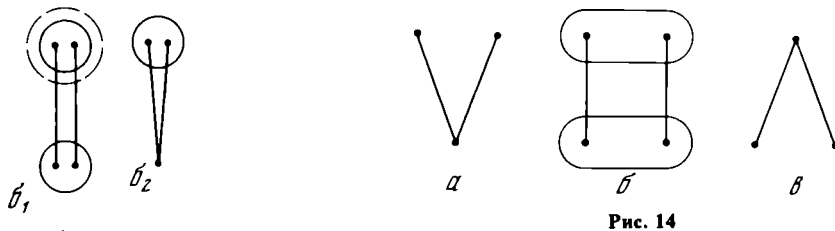


Рис. 14

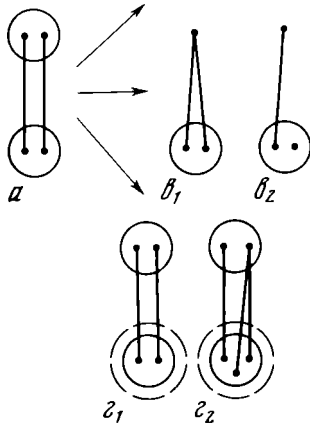


Рис. 13

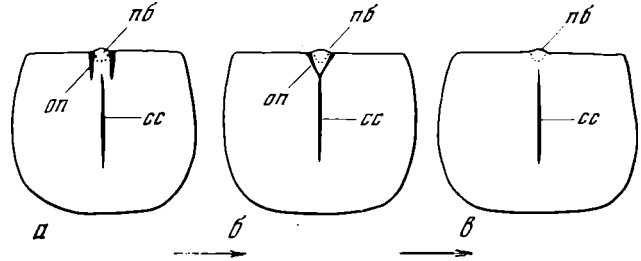


Рис. 15

Рис. 13. Схема, поясняющая возможность превращения широкой монофилии в полифилию путем изменения ранга таксона-предка и таксона-потомка:

a — исходное состояние; *б* — увеличение ранга таксона-потомка или уменьшение ранга таксона-предка; *в* — уменьшение ранга таксона-потомка; *г* — увеличение ранга таксона-предка

Рис. 14. Схема, поясняющая простейшие случаи соотношения понятий филогенетики и систематики:

a — дивергенция и монофилия; *б* — параллелизм и широкая монофилия; *в* — конвергенция и полифилия

Рис. 15. Схема, поясняющая тенденцию в развитии опорных пластин юрезаниид (ранние стадии роста раковин):

a — субпараллельные опорные пластины у ранних *Juresaniinae* и *Waagenoconchinae*; *б* — все каменноугольные *Bathymyoninae*, некоторые позднекаменноугольные *Juresaniinae* (*Juresania*, *Cubacula*) и, возможно, *Waagenoconchinae*; *в* — редукция опорных пластин у самых поздних *Waagenoconchinae* (*Waagenoconcha*), *Juresaniinae* (*Ametoria*) и *Bathymyoninae* (*Bathymyonia*).

двух семейств, если их оставить в составе юрезаниид. Удобнее поэтому перевести их в состав *Echinoconchidae*, тогда бы семейства легко разделялись по двум признакам — наличию (или отсутствию) опорных пластин на ранней стадии роста и наличию (отсутствию) концентрической скульптуры, захватывающей всю раковину. Но тогда мы нарушили бы принцип монофилии. Поэтому приходится оговаривать, что пермские представители юрезаниид, как и ехиноконхиды, характеризуются отсутствием опорных пластин; что у пермских родов *Bathymyonia* и особенно *Vediproductus* концентрическая скульптура захватывает почти всю раковину (как у ехиноконхид), но все же самые примакушечные части у первого из родов захвачены концентрической скульптурой, а у *Vediproductus* появляются опорные пластины (но не на поздней стадии роста). Все эти оговорки создают трудности для диагностики двух семейств. Однако, повышая удобство и экономичность системы на одном уровне, необходимо оглядываться, не делаем ли мы это в ущерб другим таксономическим уровням.

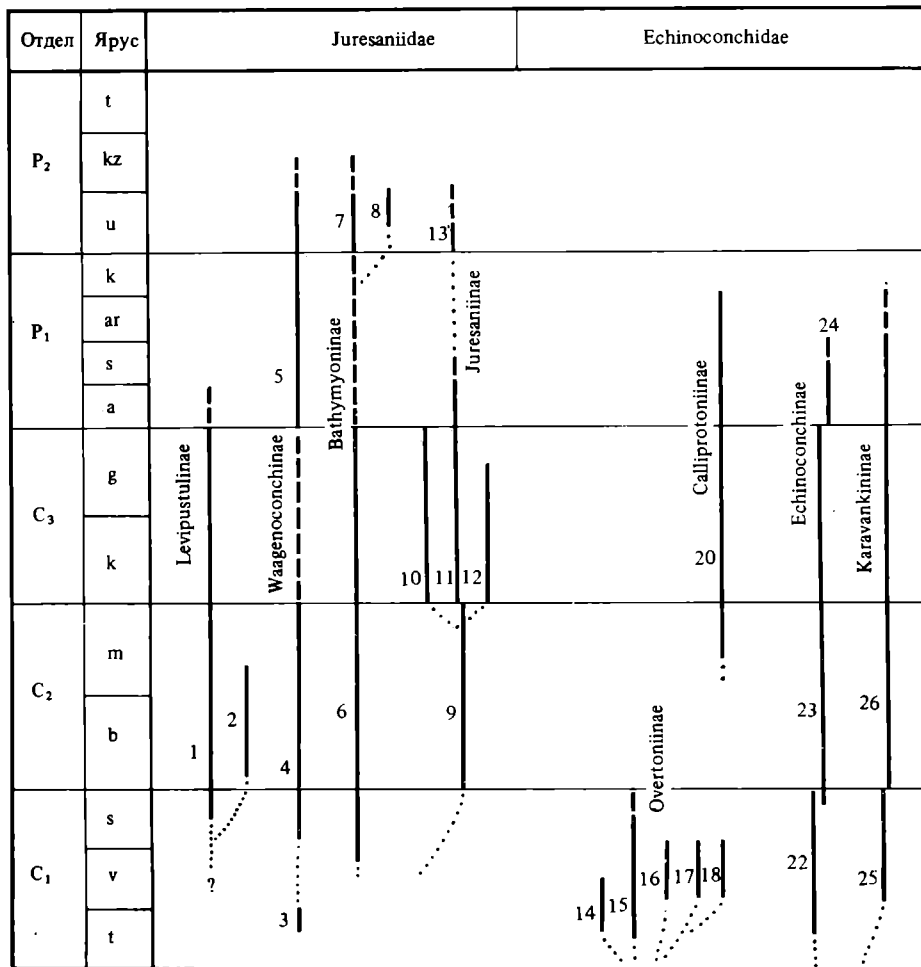


Рис. 16. Филогенез семейств Juresaniidae и Echinoconchidae. Цифрами обозначены роды (1—26):
 1 — *Levipustula* Maxwell, 1951; 2 — *Densepustula* Lazarev, 1982; 3 — *Spinauris* Roberts, 1971; 4 — *Balkhasheconcha* Lazarev, 1984; 5 — *Waagenoconcha* Chao, 1927; 6 — *Buntoxia* Lazarev, 1983; 7 — *Bathymyonia* Muir-Wood et Cooper, 1960; 8 — *Vediproductus* Sarytcheva, 1965; 9 — *Parajuresania* Lazarev, 1982; 10 — *Pulchratia* Muir-Wood et Cooper, 1960; 11 — *Juresania* Fredericks, 1928; 12 — *Cubacula* Lazarev, 1983; 13 — *Ametoria* Cooper et Grant, 1975; 14 — *Scutepustula* Sarytcheva, 1963; 15 — *Pustula* Thomas, 1914; 16 — *Septarinia* Muir-Wood et Cooper, 1960; 17 — *Overtonia* Thomas, 1915; 18 — *Quasiavonia* Brunton, 1966; 19 — *Calliprotonia* Muir-Wood et Cooper, 1960; 20 — *Stegacanthia* Muir-Wood et Cooper, 1960; 22 — *Echinoconchus* Weller, 1914; 23 — *Echinaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; 24 — *Stepanoconcha* Lazarev, 1984; 25 — *Echinoconchella* Lazarev, 1984; 26 — *Karavankina* Ramovš, 1966

Изымая роды, представляющие собой конечные звенья в развитии подсемейств юрезаниид, мы разрушаем структуру этого семейства, благодаря которой каждый род или группа родов занимают определенное положение, соответствующее определенному этапу в развитии подсемейств. Прогностичность системы Juresaniidae резко понизится. То же самое случится и с системой Echinoconchidae, в которую вторгаются чуждые элементы. На это могут возразить, что пусть, мол, структурой и прогностичностью обладают не системы, а филогенетические схемы. При таком разделении функций филогенезы будут отражать какие-то закономерности в эволюции, а системы

должны быть максимально экономичными и удобными. На самом деле удобство и экономичность системы при таком подходе оказываются достаточно иллюзорными, потому что мы все имеющиеся трудности попросту спускаем на более низкий таксономический уровень. Ведь переводя юрезаниидные роды без опорных пластин в состав ехиноконхид, мы совершенно не знаем, в какое из подсемейств ехиноконхид их отнести. Род *Ametoria* опять будет оправдывать свое название (*греч.* — не имеющий матери, т.е. неизвестного происхождения). Такая же судьба ожидает и другие роды. Все же роды *Bathyuonia*, *Ametoria* и *Vediproductus* с некоторыми оговорками мы поместили бы, очевидно, в состав подсемейства *Echinocoeloceras*. Однако у нас совершенно нет никаких оснований для присоединения рода *Waagenocoeloceras* к какому-либо известному подсемейству ехиноконхид. С равной степенью вероятности он подходит, а вернее, не подходит ни к одному из подсемейств ехиноконхид. В подобных случаях систематики поступают следующим образом: либо расширяют диагнозы старых подсемейств (новые диагнозы становятся более расплывчатыми и менее экономными), либо выделяют новые подсемейства. Второй случай приводит к уменьшению упорядоченности в системе ехиноконхид, поскольку получается, что большинство пермских родов ехиноконхид не имеет мускульной платформы. Однако диагностика системы, учитывая и семейственный и подсемейственный уровень, несколько упрощается (существенно упрощается на уровне семейств и немного усложняется на уровне подсемейств).

Все же в аналогичных случаях кажется целесообразным поступиться некоторыми преимуществами в диагностике таксонов и не нарушать монофилетический принцип. Оправданием служат два обстоятельства (не считая того, что система сохраняет упорядоченность и прогностичность). Во-первых, подобные случаи редки и, возможно, в дальнейшем нам удастся найти какие-то новые признаки, которые устранят имеющиеся пока неудобства в диагностике. Во-вторых, удобству ориентироваться в системе можно противопоставить удобство как инструмент для практического использования системы. Важно отразить степень родства в системе, которая будет использоваться для решения вопросов стратиграфии и палеогеографии. От перемещения пермских родов юрезаниид в состав ехиноконхид биостратиграфическая граница, основанная на развитии данных групп, не переместится, но изменится ее оценка. Пермский этап развития этих групп будет фиксироваться уже не на уровне родов, а на уровне семейств (полное вымирание *Juresaniidae*) и подсемейств (появление одного—трех новых подсемейств среди ехиноконхид). Гораздо более существенные последствия отказ от историзма будет иметь для палеогеографических реконструкций. Действительно, если указанные роды 5, 7, 8, 13 (см. рис. 16) перевести в состав ехиноконхид, то соответственно истоки миграций при их возникновении палеогеографы будут искать в ареалах распространения совсем других таксонов. Кроме того, таксоны семейственного и подсемейственного рангов могут быть использованы в экостратиграфических построениях (Waterhouse, Bonham-Carter, 1975), при этом существенное значение будет иметь распределение родов среди таких подсемейств и семейств. Поэтому по возможности следует стремиться к большей степени монофилии.

Таким образом, монофилия необходима для отражения в системе родства. Степень родства, как и степень монофилии, может быть разной. Узкая концепция монофилии (ближайший общий предок входит в состав монофилетического таксона) — оптимальный вариант отражения родства. В таксономической практике мы оперируем сходством, которое далеко не всегда соответствует родству. Обычно противоречие между родством и сходством мы решаем в пользу родства (выявление параллелизмов приводит к переформировке таксонов). Однако иногда (особенно на родовом уровне) возникают ситуации,

когда из практических соображений (удобство диагностики) предпочтение приходится оказывать параллельно возникшему сходству. Только в этих случаях (а не вообще) использование широкой монофилии оправданно. Это значит, что по отношению к широкой монофилии слово "принцип" не совсем приемлемо: использование широкой монофилии только допускается, но не является постоянным руководством к действию.

Трансформация принципа необратимого уменьшения родства в принцип монофилии (Скарлато, Старобогатов, 1974) не может быть всегда однозначной из-за широкого развития параллелизмов.

ГЛАВА II

СИСТЕМА ПОДОТРЯДА PRODUCTIDINA

(с филогенетическим обзором таксонов семейственной группы)

ОТРЯД PRODUCTIDA SARYTCHEVA ET SOKOLSKAJA, 1959

Диагноз. Форма раковины вогнуто-выпуклая, висцеральный диск может быть плоско-выпуклым. Структура раковины псевдопористая. Иглы обычно присутствуют на поверхности брюшной или обеих створок. Характерна тенденция к редукции замкового сочленения створок. Сосудистая система обычно не отпечатывается на раковине (очень редко видны ветвящиеся *vascula media*).

Состав. Два подотряда: *Productidina* Maillieux, 1940 и *Strophalosiidina* subord. nov. (подотряду *Oldhaminidina* Williams, 1953 здесь соответствует надсемейство *Lyttoniaceae* Waagen, 1883).

ПОДОТРЯД STROPHALOSIIDINA LAZAREV, SUBORD. NOV.

Диагноз. Продуктиды с настоящей ареей на брюшной или обеих створках. Замочный отросток вытянут в вентральном направлении или несколько отогнут назад (но не дорсально).

Состав. Два надсемейства: *Strophalosiaceae* Schuchert, 1913 и *Lyttoniaceae* Waagen, 1883.

Вопросы номенклатуры. В состав *Strophalosiaceae* здесь включены аулостегиды и рихтгофенииды, поднятые А. Купером и Р. Грантом (Cooper, Grant, 1975) до ранга надсемейств. Таксон, который они назвали *Aulostegaceae*, должен был бы называться *Scacchinellaceae* в соответствии со статьей 23 Международного кодекса зоологической номенклатуры (1966). Система девонских строфалоэициев была недавно коренным образом изменена (Лазарев, 1989).

ПОДОТРЯД PRODUCTIDINA WAAGEN, 1883

Диагноз. Продуктиды без арей или только с краевой ареей. Замочный отросток обычно направлен назад или даже отогнут дорсально.

Состав. Три надсемейства: *Productaceae* Gray, 1840, *Linoproductaceae* Stehli, 1954 (= *Striataceae* Nalivkin, 1979) и *Echinoconchaceae* Stehli, 1954.

НАДСЕМЕЙСТВО PRODUCTACEA GRAY, 1840

Диагноз. Продуктидины с разнообразной скульптурой (кроме рациональной струйчатости). Спинная створка обычно без игл, редко — с иглами в передней части створки, еще реже — на всей поверхности. Ушки различно выражены, максимальная ширина раковины — обычно около замочного края. Шлейф различно развит, часто длинный.

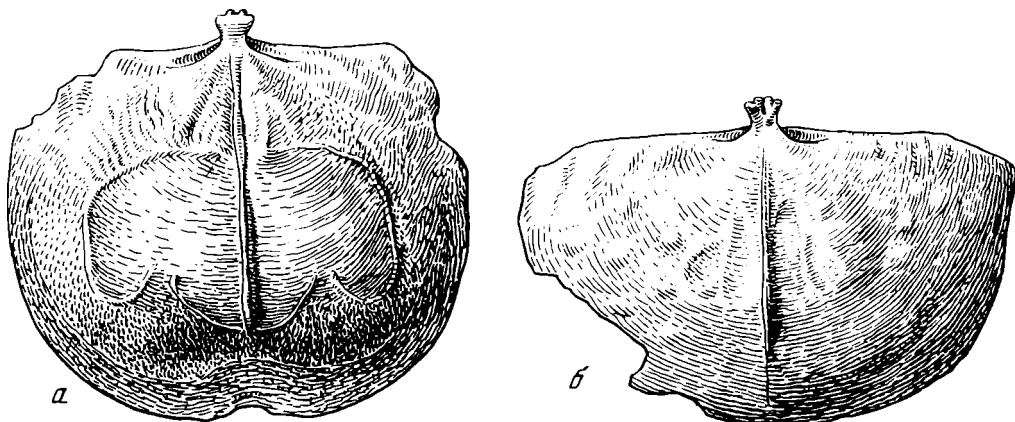


Рис. 17. Внутреннее строение спинной створки *Productella*: а — экз. N 208/1002, р. Дон, левый берег, у д. Даньшина, нижнефаменский подъярус; б — экз. N 218/367, г. Ухта, карьер у аэропорта, верхнефранский подъярус, верхнесарычойская свита

Вопросы номенклатуры. Граница двух наиболее распространенных родов *Spinulicosta* и *Productella* очень нечеткая. Формально можно было бы считать эти роды синонимами, поскольку лектотип *Spinulicosta spinulicosta* (Hall) по признаку "радиальная ребристость" стоит ближе к гладким формам (Muir-Wood, Cooper, 1960, pl. 32, fig. 1—4). В этом подсемействе радиальные ребра были более свойственны ранним представителям из нижнего девона и эйфеля (*Chattertonia*, *Spinulicosta*), чем более поздним представителям из живета—фамена. Все же радиальная ребристость в слабовыраженной форме имеется и у более поздних форм, которые иногда определяют как *Spinulicosta*. Однако недопустимо относить к *Spinulicosta* ребристые формы из верхов девона и нижнего карбона, которые уже приобрели высокую полость раковины, т.е. относятся к другому семейству.

ПОДСЕМЕЙСТВО PRODUCTININAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Раковина маленькая. Замковое сочленение отсутствует. Латеральные валики внутри брюшной створки. Радиальная ребристость лучше развита на брюшной створке и начинается на некотором расстоянии от кончика макушки; на спинной створке хорошо развита концентрическая морщинистость. Иглы редкие, и только на брюшной створке выделяется ряд игл в основании боковых склонов.

Состав. Два рода: *Productina* Sutton, 1938 (= *Argentiproductus* Cooper et Muir-Wood, 1951); *Dorsirugatia* Lazarev, 1990.

Развитие и система. Возникновение подсемейства было связано с появлением характерного признака — концентрической пластинчатости спинной створки. Именно поэтому раньше я ошибочно включил данное подсемейство в состав девонопродуктинин (Лазарев, 1986в). Однако недавно были найдены древнейшие представители подсемейства из верхов фамена Монголии, почти не имеющие радиальной ребристости. Но даже у более поздних продуктинин (типовой род) радиальные ребра начинаются не от самого кончика макушки. Эти обстоятельства свидетельствуют о том, что радиальная ребристость продуктинин возникла позже и независимо от струйчатости линопродуктацей, унаследовавших ее от хонетид.

Диагноз. Слабовыраженная тонкая радиальная ребристость и обычно слабо-выраженная ретикулятная скульптура висцеральной части раковины; иглы только на брюшной створке, дифференцированы по размеру и расположению. Раковина сильносвернутая. Аурикулярные гребни не развивались, альвеола отсутствует.

Состав. Пять родов: *Jiguliconcha* Lazarev, gen. nov.; *Nudauris* Stehli, 1954; *Spinarella* Cooper et Grant, 1975; *Xestosia* Cooper et Grant, 1975; *Undellaria* Cooper et Grant, 1975.

Развитие и система. Подсемейство *Jiguliconchinae* — последняя стадия филетического развития продуктеллид с необособленными аурикулярными полосками. Остальные подсемейства продуктеллид возникли в результате дивергенции от этой наиболее консервативной линии развития. Среди *Jiguliconchinae* уже нет форм с альвеолой или с уплощенными створками; все они характеризуются тонкими радиальными ребрами, кроме *Undellaria*, помещенной сюда условно. Авторы рода не сомневались, что *Undellaria* относится к линопродуктидам. Между тем только строение замочного отростка очень напоминает таковое у линопродуктид. Отсутствие даже следов струйчатости противоречит отнесению рода к линопродуктидам, хотя нельзя исключить возможность полной редукции струйчатости при возникновении этого рода.

Род *Jiguliconcha* Lazarev, gen. nov.

Типовой вид — *Huystriulina gracilicosta* Lazarev, 1984; касимовский ярус Самарской Луки и Московской синеклизы.

Диагноз. Раковина небольшая (1—2,5 см), синус изменчиво развит, иногда отсутствует, ушки небольшие. Радиальная ребристость тонкая (0,4—0,5 мм), слабовыраженная, иногда почти незаметная. Иглы рассеяны по поверхности брюшной створки, выделяется ряд игл в основании боковых склонов, ушки почти без игл. Замочный отросток сидячий, двураздельный. Срединная септа начинается от мускульного поля и не достигает края висцерального диска; у переднего края — шипы, обычно многочисленные. Маргинальные образования отсутствуют.

Видовой состав. Три вида: типовой, *J. pakhrensis* (Lazarev, 1984) из подольского и мячковского горизонтов Московской синеклизы и *J. geliensis* (Lazarev, 1984) из гжельского яруса Подмоскovie.

Сравнение. От пермских родов, входящих в это подсемейство, отличается мелким размером раковины, менее оттянутыми короткими ушками, редкими (единичными) иглами на ушках, меньшим развитием синуса и в целом более тонкой ребристостью.

Замечания. По-видимому, в состав рода входит большее число видов, но они пока не выявлены среди слабоизученных "маргиниферидных" групп. Близкие формы с низкой полостью раковины и без маргинальных образований я собрал из башкирских отложений (известняк F₁ Донбасса, карьер у пос. Новотроицкое). Так же встречены формы с низкой полостью раковины и намечающимися маргинальными образованиями. Эти находки свидетельствуют, во-первых, о ранней дивергенции подсемейств, различающихся по наличию маргинальных образований — *Jiguliconchinae* и *Huystriulinae*, а во-вторых, о существовании еще не описанных башкирских представителей подсемейства *Jiguliconchinae*.

По внешним признакам новый род наиболее сходен с *Huystriulina* (подсемейство *Huystriulinae*), но отличается отсутствием ясно выраженных аурикулярных гребней.

Диагноз. Радиальные ребра обычно тонкие и слабо выражены, иногда отсутствуют; ретикулятность висцерального диска не всегда развита. Иглы обычно многочисленные, выделяется ряд игл в основании боковых склонов. Развита аурикулярная гребень, которые впереди иногда переходили в маргинальные валики.

Состав. 17 родов: *Hystriculina* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Caricula* Grant, 1976; *Celebetes* Grant, 1976; *Comuquia* Grant, 1976; (?)*Dalinuria* Lee et Gu, 1976; *Desmoinesia* Hoare, 1960 (= *Rudinia* Muir-Wood et Cooper, 1960); *Dorashamia* Sarytcheva, 1965; *Dyschrestia* Grant, 1976; *Elliotella* Stehli, 1955 (= *Psilonotus* Stehli, 1954); *Lamnimargus* Waterhouse, 1975; *Lampagella* Waterhouse, 1983; *Platyconcha* Waterhouse, 1975; *Polymorpharia* Cooper et Grant, 1975; *Retimarginifera* Waterhouse, 1970; *Sandia* Sutherland et Harlow, 1973; *Simplicarina* Cooper et Grant, 1975; (?)*Strigospira* Liao, 1979.

Развитие и система. Подсемейство *Hystriculinae* более разнообразно по родовому составу и получило большее распространение по сравнению с параллельно развивавшимся подсемейством *Jiguliconchinae*. Это, по-видимому, объясняется появлением аурикулярных гребней, отделявших основную полость раковины от аурикулярных полостей и тем самым обеспечивших лучшую защиту от попадания нежелательных частиц к лофофору. Этими же особенностями обладали их потомки — представители подсемейства *Paramarginiferae*, для которого характерно появление седла (раструба) в передней части брюшной створки, что также помогало аппарату фильтрации. Кроме *Paramarginiferae* от *Hystriculinae*, в перми возникло подсемейство *Costispiniferae* — последние и наиболее совершенные представители данного семейства.

Вопросы номенклатуры. Роды, описанные китайскими палеонтологами, отнесены в это подсемейство довольно условно, поскольку неизвестными остаются многие особенности их строения. Не исключено, например, что *Daliniria* относится к *Tubersulculinae* (надсемейство *Echinoponchacea*), если имеет низкую полость раковины и иглистую спинную створку.

ПОДСЕМЕЙСТВО PARAMARGINIFERINAE LAZAREV, 1986

Диагноз. В передней части брюшной створки развито V-образное седло. Радиальная ребристость различно развита; висцеральный диск иногда ретикулятный. Иглы (только на брюшной створке) немногочисленные, опорные, симметрично расположенные. Аурикулярные гребни хорошо развиты и часто переходят впереди в маргинальный валик.

Состав. Семь родов: *Paramarginifera* Fredericks, 1916; *Bibatiolia* Grant, 1976; *Bothrionia* Cooper et Grant, 1975; (?)*Parachonetella* Liao, 1980; (?)*Paryphella* Liao, 1979; *Rugivestis* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Uraloproductus* Ustritsky, 1971.

Развитие и система. По-видимому, все роды, объединенные здесь в новое подсемейство *Paramarginiferae*, характеризуются небольшим числом вентральных игл, симметрично расположенных. Это удобный диагностический признак, однако не он является решающим для размещения родов по подсемействам. Так, *Retimarginifera*, обладающая тем же признаком, отнесена к *Hystriculinae*, так как у ее представителей не развивались окаймляющие образования в виде седла на брюшной створке; *Paucispinifera* отнесена к *Costispiniferae*, так как у нее нет седла в передней части брюшной створки и имеется высокая полость раковины. Таким образом, не принимается система, в основу которой положено распределение спорных игл на поверхности раковины (Waterhouse, 1970), да и сами эти роды отнесены здесь не к маргиниферидам, а к продуктеллидам. В отношении настоящих маргиниферид — подсемейство *Marginiferae* — было показано (Лазарев, 1984а), что в процессе развития многоиглистые формы чередовались с малоиглистыми. Это наблюдалось

даже среди видов одного рода, филетически сменявших друг друга в среднем и верхнем карбоне Московской синеклизы. Поэтому предпочтение здесь отдано развитию раструба у переднего конца раковины. Модель распределения игл тоже входит в диагноз подсемейства *Paramarginiferinae*, но этот признак является как родовой в предковом подсемействе *Hysrticulinae*, а потому не является достаточным для разграничения подсемейств. Специфическому образованию по краю шлейфа как признаку отдано предпочтение также и по соображениям соблюдения единообразия в структуре системы продуктид: аналогичные образования послужили основой выделения подсемейств в других семействах: *Institiferinae*, *Retariinae*, *Kochiproductinae*, *Proboscetinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО *COSTISPINIFERINAE* MUIR-WOOD ET COOPER, 1960
[=*Paucispiniferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960, pars]

Табл. III, фиг. 1—3

Диагноз. Радиальная ребристость изменчиво развита (от полного отсутствия до хорошо выраженной); ребра не достигают макушечной части раковины. Иглы на брюшной створке многочисленные; характерно развитие ряда игл в основании боковых склонов. У некоторых родов иглы на спинной створке. Высокая полость раковины. Аурикулярные гребни развиты внутри обеих створок.

Состав. 11 родов: *Costispinifera* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Anemoaria* Cooper et Grant, 1969; *Echinauris* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Liosotella* Cooper, 1953; (?)*Neoplicatifera* Ching, Liao et Fang, 1974; *Oncosarina* Cooper et Grant, 1969; (?)*Paraplicatifera* Zhao Ru-xuan et Tan Zheng-xin, 1984; *Paucispinifera* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?)*Planihaydenella* Chang Mei-li; *Rhytistia* Cooper et Grant, 1975; *Spinomarginifera* Huang, 1932 (рис. 18); *Transennatia* Waterhouse, 1975 (= *Gratiosina* Grant, 1976).

Развитие и система. Появление этого подсемейства — апогей в

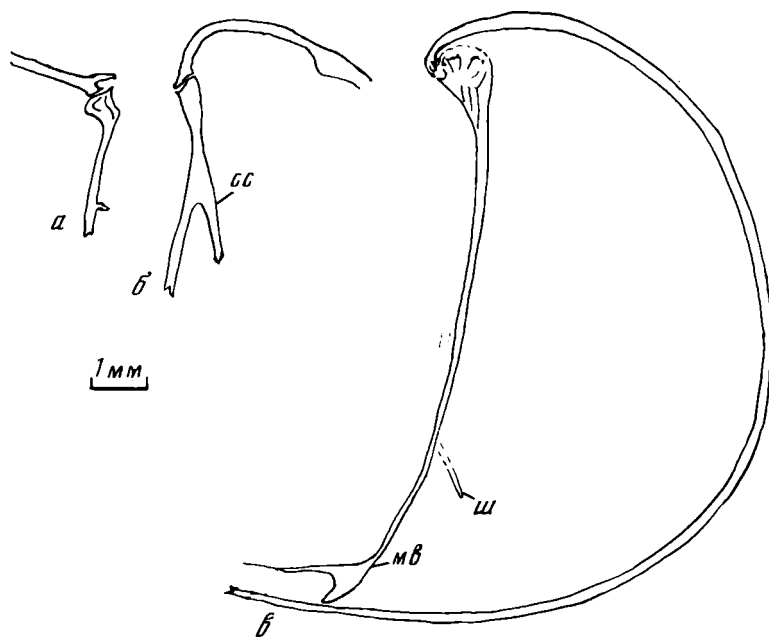


Рис. 18. *Spinomarginifera gelica* (Abich); экз. N 2071/203, продольные шлифовки около плоскости симметрии; Закавказье, Джульфинское ущелье, железнодорожный разъезд Дорошам-2; джульфинский ярус, осыпь слоев с *Agaxilevis* и *Agaxoceras*

развитии Productellidae. Подсемейство происходит от Hystriculinae, по-видимому, несколькими стволами, о чем свидетельствует разнообразие морфологических особенностей, возникшее еще в пределах Hystriculinae: разная степень выраженности радиальной ребристости, появление зигидия и игл на спинной створке у некоторых родов, различия в очертании раковины. Некоторые из этих особенностей в других группах продуктидин являются признаками подсемейств и семейств. По аналогии можно было бы, например, обособить Costispinifera и Echinauris на уровнях подсемейства от всех других родов по наличию густой сети игл на спинной створке. Но этот же признак имеется у некоторых видов Spinomarginifera. Кроме того, если идти по такому пути, то следовало бы обособить в разные подсемейства и роды Costispinifera и Echinauris: первый имеет радиальную ребристость, а у второго ее нет. Очевидно, такой подход привел бы к явной перегрузке системы. Признаки, которые в других группах обособляют семейства и подсемейства, здесь, в наиболее консервативной филогенетической ветви Productacea раскрываются вторично на последнем этапе эволюции и характеризуют небольшие тупиковые группы. Поэтому носители этих признаков объединяются в подсемейство Costispiniferinae и характеризуются одним общим признаком — высокой полостью раковины.

ПОДСЕМЕЙСТВО INCISIINAE GRANT, 1976

Диагноз. Раковина маленькая, узкая, двулопастная, сильносвернутая. Полость раковины умеренно низкая. Радиальная ребристость ее развита. Иглы только на брюшной створке (опорные); ряд вдоль бокового склона и разбросаны на вентере кроме синуса). Замочный отросток двулопастной, с длинным и тонким стволом. Брахиальные валики — две продольно вытянутые лопасти (соответствуют шизолофу по Р. Гранту).

Состав. Два рода: *Incisius* Grant, 1976 и *Cyrtalosis* H. Termier et G. Termier.

Развитие и система. Своеобразие этой маленькой группы (два рода и три вида) заключается в сильновыраженной продольной расчлененности раковины. В описаниях ничего не говорится о развитии аурикулярных гребней или латеральных валиках, однако, судя по фото, аурикулярные камеры хорошо ограничены перегибом створок; возможно, вдоль перегибов развивались валики, об этом свидетельствует наличие коррелятивно связанного признака — ряд игл в основании боковых склонов.

Р. Грант (Grant, 1976) пишет, что род *Cyrtalosis* может оказаться старшим синонимом *Incisius*. У *Cyrtalosis*, согласно авторам рода, полностью отсутствуют иглы, что вызывает сильные сомнения у Гранта. Первый род распространен в нижней перми Западной Европы и Таиланда, второй — в верхней перми Камбоджи (Кампучии).

ПОДСЕМЕЙСТВО LOCZYELLINAE LICHAREW, 1937

Диагноз. Раковина продольно вытянутая, коническая, с узким замочным краем, с вогнутой спинной створкой. Радиальная ребристость отсутствует. Полость раковины умеренно низкая. Внутреннее строение неизвестно.

Состав: Один род — *Loczyella* Frech, 1901

Развитие и система. Систематическое положение этого монотипного подсемейства остается до сих пор неясным. Хотя внутреннее строение представителей подсемейства неизвестно, низкая полость раковины, нелопастная створка (спинная) и, по-видимому, отсутствие ареи позволяют с большой вероятностью относить их к Productidina, а не к Strophalosiidina. Как и представители Incisiinae, они характеризуются продольно вытянутыми раковинами, но у *Loczyella* не развивается сильной двулопастности и своеобразие этих форм заключается в сильном сужении замочного края.

Диагноз. Раковина среднего размера, с коленчатым изгибом обеих створок. Тонкая радиальная ребристость. Четыре—шесть симметрично расположенных опорных игл. Спинная створка без игл. Полость раковины низкая, реже высокая, причем максимальная высота приурочена к передней части висцерального диска. Обычно имеется антрон.

Состав. Четыре рода: *Yakovlevia* Fredericks, 1925; *Duarte* Mendes, 1959; *Muirwoodia* Licharew, 1947 (рис. 19, 20); *Sajakella* Nasikanova, 1968.

Развитие и система. Систематическое положение этой группы до сих пор вызывало сомнение, поскольку не совсем ясным было ее происхождение. Некоторое сходство в очертании раковины и модели ее изменчивости послужило основанием для объединения *Muirwoodia* и *Yakovlevia* вместе с *Paucispinifera* в одно линопродуктивное подсемейство *Paucispiniferinae* (Muir-Wood, Cooper, 1960; Muir-Wood, 1965). В последнее время группа рассматривается в составе линопродуктацей (Waterhouse, 1975; Cooper, Grant, 1975), но без рода *Paucispinifera*. В.Г. Ганелин (устное сообщение) считает возможным выводить ранних яковлевиид от рода *Inflatia*. Основанием для этого служит относительно более глубокая радиальная ребристость у *Sajakella* — наиболее раннего, среднекаменноугольного представителя этой группы. Любопытно отметить удивительное (до деталей) сходство внутреннего строения спинной створки представителей *Hogridonia* и *Yakovlevia* из перми Шпицбергена в неописанной коллекции К. Малковского (Варшава, Институт палеобиологии). Это как будто тоже может служить доводом в пользу отнесения яковлевиид к продуктацеям, а не к линопродуктидам.

Однако невозможно выводить яковлевиид от *Inflatia* или другого диктиоклостидного рода. Дело в том, что у яковлевиид максимальная высота висцерального диска смещена в переднюю половину. Это значит, что раковина достигла значительного размера прежде, чем начала существенно увеличиваться высота полости раковины. Яковлевииды могли произойти от каких-то низкополостных форм. Наиболее древние представители яковлевиид, например *Sajakella mongolica*, известны из верхневизейских отложений Гобийского Алтая. У этих форм (так же как у их потомков из башкирского века Казахстана и Урала; см.: Сарычева и др., 1968) высокая полость еще не сформировалась (отношение высоты полости к длине висцерального диска около 0,3), а ребристость, хотя и сравнительно тонкая, но все же явно не линопродуктидная. Относительно низкая полость и скульптура первых яковлевиид свидетельствуют о том, что они, скорее всего, произошли от каких-то продуктеллид в визейский век.

Роды *Sajakella*-*Muirwoodia*-*Yakovlevia*, несомненно, образуют эволюционный ряд. Однако граница этих родов остается неясной. Древнейший ряд — *Sajakella* — характеризуется очень длинным шлейфом и низкой полостью между створками. Первые *Muirwoodia* сохраняют низкую полость, но уже имеют короткий шлейф. У более поздних (настоящих) *Muirwoodia* полость между створками становится относительно высокой (см. рис. 19, 20). Возможно, следовало бы низкополостных (более древних) представителей *Muirwoodia* обособить в самостоятельный род. Однако при этом возникает сложность с идентификацией родов, поскольку своеобразие этой группы состоит в том, что высокая полость у настоящих мюирвудий формируется очень поздно в онтогенезе. По-видимому, у *Yakovlevia* полость между створками вторично становилась низкой. Таким образом, в отношении яковлевиид такой, казалось бы, важный признак, как высота полости раковины, трудно использовать для диагностики таксонов не только семейственной группы, но и родовой.

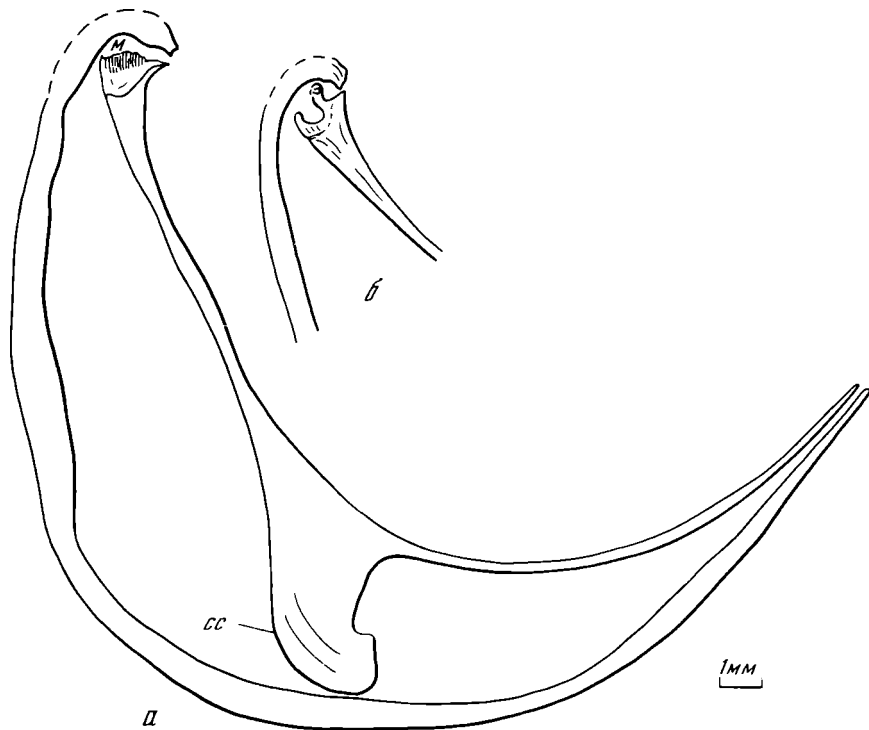


Рис. 19. *Muirwoodia pseudoartiensis* (Stuck.); экз. N 2802/1120, продольные разрезы раковины у плоскости симметрии; бассейн р. Печоры, р. Большая Шайтановка; ? гжельский ярус

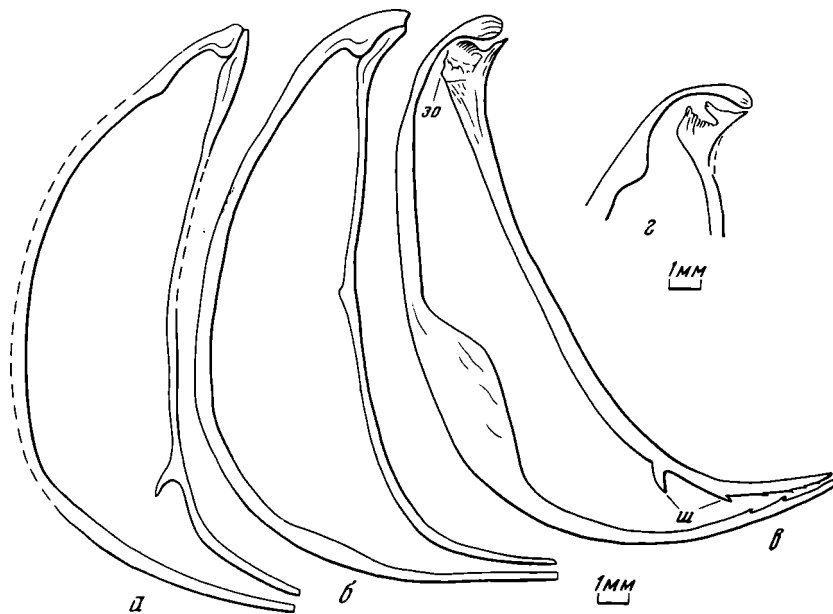


Рис. 20. *Muirwoodia pseudoartiensis* (Stuck.); а—в — экз. N 2802/1123; г — экз. N 2802/1122; продольные разрезы, примерно параллельные плоскости симметрии; Тиман, скв. Василково-152, глубина 1883—1893 м; кунгурский ярус

Диагноз. Раковины с уплощенным слабывыпуклым висцеральным диском брюшной створки, коленчато переходящим в шлейф. Полость раковины низкая, реже — высокая. Концентрическая скульптура хорошо развита (кроме большинства левипустулин). Радиальная ребристость не развита или присутствует только на шлейфе. Иглистость различно развита на одной или обеих створках, но формы с очень редкими иглами (четыре—шесть опорных игл) не известны.

С о с т а в. Пять подсемейств: *Rugaurinae* Lazarev, 1986; *Semicostellinae* Nalivkin, 1979; *Levitusiinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Plicatiferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Levipustulinae* Lazarev, 1985.

Развитие и система. Низкая полость раковины и отсутствие дорсальных игл у ранних пликатиферид определенно свидетельствуют о том, что предками ругаурин были продуктеллиды. Обособление группы началось в конце фамена появлением форм с концентрической морщинистостью висцерального диска и с густой сетью игл на брюшной створке — подсемейство *Rugaurinae*. Тенденция к увеличению иглистости брюшной створки закончилась у наиболее молодых представителей ругаурин (типовой род) из раннего киндерхука появлением игл у переднего края спинной створки. Шлейф ругаурин был очень коротким.

Дальнейшая эволюция семейства, начиная с позднего киндерхука, шла по двум направлениям. Первое из них характеризуется появлением маргинальных образований, а также появлением ребер на все более удлиняющемся шлейфе — подсемейство *Semicostellinae*.

Второе направление характеризуется, как и первое, существенным увеличением длины шлейфа, но кроме того, уменьшением степени иглистости. Это направление представлено подсемейством *Levitusiinae*, в состав которого включены формы, как высокополостные, так и низкополостные. Высота полости — признак высокого ранга у продуктид. Однако в данном случае этот признак не получил высокого таксономического значения из-за особенности морфологии и онтогенеза раковин пликатиферид: уплощенность висцерального диска брюшной створки обуславливает возможность появления высокой полости раковины только на заключительной стадии ее роста (после формирования коленчатого перегиба). Вот почему у пликатиферид, так же как у яковлевиид, этот признак мобилен, неустойчив и соответственно имеет небольшое таксономическое значение. Неустойчивым среди *Levitusiinae* является также признак наличия дорсальных игл. Последние появились в начале киндерхука и еще не успели захватить значительную часть висцерального диска (т.е. не успели глубоко проникнуть в онтогенез), как уже появилась тенденция к уменьшению иглистости. Вот почему среди левитузиин имеются формы как с дорсальными иглами, так и без них.

В середине вие от левитузиин, вероятно от *Acanthoplecta*, возникает группа родов, которая характеризуется дальнейшим развитием (усилением) концентрической скульптуры, а также появлением маргинальных образований. Эту группу родов, преимущественно визейских, объединяет подсемейство *Plicatiferinae*.

В позднем вие от пликатиферин произошло подсемейство *Levipustulinae*. Это подсемейство по скульптуре, особенно по слабому развитию концентрических морщин, существенно отличается от остальных пликатиферид, что затрудняет диагностику всего семейства. Может быть, более целесообразно было бы обособить левипустулин в самостоятельное семейство.

Интересно отметить появление слабой струйчатости у некоторых пликатиферид (*Levitusia*, *Plicatifera*). Этот признак для данной группы не является устойчивым, так что его таксономическое значение здесь не превышает видового ранга.

Диагноз. Пликатифериды всегда с низкой полостью раковины, необособленным или очень коротким шлейфом, густыми иглами, развитыми только на брюшной створке, реже — также и у переднего края спинной створки. Маргинальные образования отсутствовали.

Состав. Три рода: *Planoproductus* Stainbrook, 1947; *Iniproductus* Lazarev, gen. nov.; *Rugauris* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. У более ранних (позднефаменских) представителей группы еще отсутствовали дорсальные иглы и не сформировался ясно выраженный перегиб в передней части раковины, отделяющий шлейф. Дорсальные иглы и короткий шлейф появились у раннекиндерхукских представителей подсемейства. Род *Rhytiophora* (имеется в виду типовой вид) отнесен здесь к подсемейству *Semicostellinae*: хотя радиальная ребристость у этого рода была почти не выражена, однако маргинальные образования спинной створки были развиты достаточно отчетливо (Muir-Wood, Cooper, 1960, табл. 51, фиг. 16).

Iniproductus Lazarev, gen. nov.

Типовой вид — *Pustula* (?) *inica* Sarytcheva, 1962; турнейский ярус, абышевский горизонт; Кузбасс.

Диагноз. Раковина крупная, створки толстостенные, шлейф короткий. Скульптура — узкие, местами извилистые и прерывистые концентрические морщины, которые на брюшной створке пересекаются удлиненными пустулами, расположенными примерно в шахматном порядке. У переднего края пустулы исчезают. Вдоль замочного края два-три ряда более крупных игл. Спинная створка без игл.

Внутри спинной створки короткие кардинальные валики, не отклоняющиеся от замочного края. Замочный отросток небольшой, трехлопастной. В его основании — утолщение, от которого отходит длинная септа и пара валиков, окружающих продольно вытянутое мускульное поле.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от двух других родов подсемейства сильновыраженной неправильностью концентрических морщин и вытянутыми основаниями игл (пустул), а также двумя-тремя рядами игл вдоль замочного края. От *Rugauris*, к которому Т.Г. Сарычева (1963) отнесла эти формы, отличается, кроме того, отсутствием игл на спинной створке.

ПОДСЕМЕЙСТВО SEMICOSTELLINAE NALIVKIN, 1979

Диагноз. Пликатифериды с радиальной ребристостью в передней части раковины (на шлейфе) и с ясно выраженными маргинальными образованиями, отделяющими заднебоковые полости раковины от основной полости.

Состав. Три рода: *Rhytiophora* Muir-Wood et Cooper, 1960 (рис. 21); (?) *Pharcidodiscus* Roberts, 1976; *Semicostella* Muir—Wood et Cooper, 1960.

ПОДСЕМЕЙСТВО LEVITUSINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960 (=*Acanthoplectinae* Nalivkin, 1979)

Диагноз. Пликатифериды с длинным шлейфом, со слабо развитой иглистостью (по сравнению с ругауринами), без маргинальных образований.

Состав. Шесть родов: *Acanthoplecta* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?) *Carringtonia* Brunton et Mundy, 1986; *Geniculifera* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Kadraliproductus* Galitzkaya, 1977; *Levitusia* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?) *Spinorugifera* Roberts, 1976.

Развитие и система. Это подсемейство — сестринская группа по отношению к семейству *Semicostellinae*. В подсемейство объединены роды, воплощающие эволюционный этап на пути от ругаурин к пликатиферинам.

В отличие от исходного подсемейства *Ruganinae* у левитузинн, как правило, хорошо развит шлейф, но существенно уменьшается степень иглистости, причем у большинства левитузинн дорсальные иглы вообще редуцировались.

Возможно, следовало бы весьма своеобразный род *Levitusia* обособить в отдельное подсемейство, но я считаю возможным вслед за И.М. Гарань (1975)

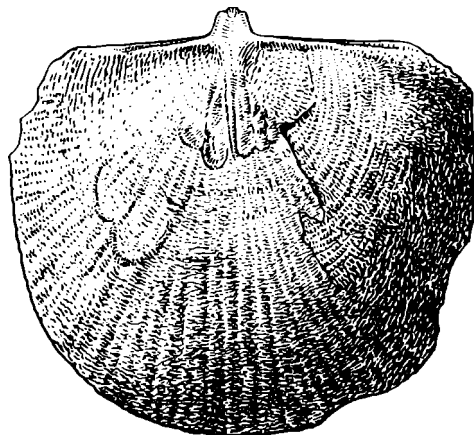


Рис. 21. *Rhytiophora* sp.; экз. N 4127/216, спинная створка с внутренней стороны; Закавказье, р. Арпа, гора Геран-Каласы; нижнестурнейский подъярус, зона "*Rugauris curtirostris*"

объединить этот род вместе с исходным родом *Acanthoplecta* в одно подсемейство. Наибольшее сомнение вызывает включение в состав левипустулин монотипных родов *Carringtonia* и *Spinorugifera*, у которых отсутствуют коленчатые перегибы и шлейфы, что, возможно, объясняется фетализацией. Высота полости раковины и наличие дорсальных игл — признаки, имеющие высокое таксономическое значение у других продуктид, в данном подсемействе относительно неустойчивы и имеют таксономическое значение не выше родового.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLICATIFERINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Пликатифериды с максимальным развитием концентрической скульптуры висцерального диска. Маргинальные образования (аурикулярные гребни) развиты внутри спинной, а иногда и внутри брюшной створок.

Состав. Восемь родов: *Absenticosta* Lazarev, 1990; *Aseptella* Martinez Chacón et Winkler Prins, 1977; *Crossacanthia* Gordon, 1966; *Ferganoproductus* Galitzkaya, 1977; *Platyselma* Gordon, 1966; *Plicatifera* Chao, 1927; (?) *Rugoconcha* Jing Yugan et Sun Dongli, 1981; *Stipulina* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. По всей вероятности, исходным для подсемейства среди левитузинн был род *Acanthoplecta*, а главной апоморфией, с которой в середине виле связывается появление *Plicatiferinae*, было возникновение маргинальных образований (кардинальные валики не только отклонялись от замочного края, но и становились длинными, отделяя аурикулярные полости). В этом подсемействе максимальное развитие среди пликатиферид получает концентрическая скульптура. Представители этого подсемейства унаследовали от левитузинн (точнее, от акантоплект) относительно слабую устойчивость, а соответственно и низкую таксономическую значимость таких признаков, как высота полости раковины и наличие дорсальных игл. У пликатиферин это — признаки родов или даже видов.

Диагноз. Концентрическая скульптура слабо выражена (по сравнению с другими пликатиферами), иглистость хорошо развита, причем обычно захватывает обе створки. Маргинальные образования и аурикулярные полости частично или полностью редуцировались.

Состав. Девять родов: *Bulahdelia* Roberts, 1976; *Densepustula* Lazarev, 1982 (рис. 22); *Impiacus* Lazarev et Suursuren, 1988; *Jakutella* Abramov, 1970; *Jakutopoductus* Kaschirzew, 1959; *Lanipustula* Kletz, 1983; *Levipustula* Maxwell, 1951; (?) *Onopordumaria* Waterhouse, 1971; *Verchojania* Abramov, 1970.

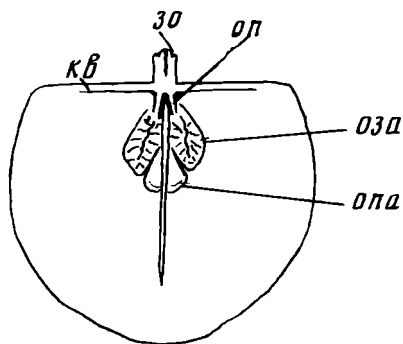


Рис. 22. Схема внутреннего строения спинной створки рода *Densepustula* Lazarev

Развитие и система. Начало формирования подсемейства было прослежено по материалу из визейских отложений Монголии. При трансформации рода *Absenticosta* (пликатиферины) к роду *Impiacus* (древнейший род левипустулин) наблюдалось сглаживание концентрической скульптуры и усиление иглистости спинной створки, захватившей почти весь висцеральный диск. Род *Impiacus* связан постепенным переходом с родом *Lanipustula*. Только прослеживание этого филетического ряда убедило меня в том, что иглистость висцерального диска спинной створки *Lanipustula* и других родов данного подсемейства возникла вторично, т.е. независимо от ехиноконхацей.

СЕМЕЙСТВО LEIOPRODUCTIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Полость раковины высокая. Шлейф хорошо обособлен крутым перегибом спинной створки. Радиальная скульптура не развита или развита в передней части раковины. Иглы на спинной створке не всегда присутствуют и обычно не захватывают всю поверхность висцерального диска.

Состав. Шесть подсемейств: *Horridoniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Leioproductinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Tyloplectinae* H. et G. Termier, 1970; *Semiproductinae* McKellar, 1970; *Avoniinae* Sarytcheva, 1960; *Institiferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. Возникновение этого семейства в начале фамена знаменует крупное эволюционное событие в развитии продуктид: появление высокой полости раковины, что, по всей вероятности, коррелируется с появлением настоящего (объемного) птихолофа.

В самом начале эволюции высокополостных форм наметились три линии развития:

1. Подсемейство *Leioproductinae* — наиболее консервативная линия развития. Внешний облик их раковин и скульптура очень близки к таковым у *Productella*, из-за чего до сих пор формы с высокой плоскостью раковины ошибочно относят к *Productella*. Основания игл на брюшной створке — в виде округлых

бугорков или слабовытянутых валиков, разбросанных без четко выраженного шахматного порядка. Радиальная ребристость почти не развивалась.

В позднем палеозое это направление развития продолжают подсемейства *Horridoniinae* (верхняя часть нижнего карбона—пермь) и *Tyloplectinae* (артинский ярус—верхняя пермь), представители которых характеризуются крупными и массивными раковинами, иногда со слабо развитой радиальной ребристостью в передней части раковины. В турне от *Leiorproductinae* ответвилась группа видов, которая характеризуется появлением маргинальных образований — подсемейство *Plicatiferinae*.

В двух других линиях развития уже в фамене наметилась отчетливая тенденция к радиальной ребристости.

2. Подсемейство *Semiproductinae*. Это направление эволюции характеризуется увеличением размера особей и развитием вытянутых оснований игл, расположенных в шахматном порядке. Радиальная ребристость на шлейфе появилась среди представителей этого подсемейства в позднем фамене. Кроме того, у некоторых родов семипродуктин появляются иглы в передней части спинной створки.

Особенности скульптуры и увеличение размера раковины, свойственные *Semiproductinae*, возникли не позже, а возможно, и раньше появления высокой полости тела, т.е. еще в недрах продуктеллид.

3. Третье направление развития лейопродуктид — подсемейство *Avoniinae* — сформировалось несколько позднее двух других. Оно, вероятно, берет начало от рода *Ardiviscus* (подсемейство *Leiorproductinae*). В этой ветви радиальная ребристость появилась раньше, чем у *Semiproductinae*, а именно в конце раннего фамена. Формирование *Nigerinoplica* — первого рода авонии — происходило постепенно и, вероятно, несколькими параллельными стволами, о чем свидетельствует появление и усиление радиальной ребристости в конце раннего фамена в Казахстане, Закавказье, Белоруссии, Польше и, по-видимому, других регионах. Это отражало возобновление общей тенденции к усилению радиальной ребристости среди продуктидин.

Все три линии развития заканчиваются в поздней перми, но их эволюционная судьба разная. Первое направление эволюции было наиболее консервативным и не привело к появлению новых семейств. Заслуживает упоминания только появление необычного среди продуктид признака — толстых игл вдоль замочного края спинной створки (характерно для большинства *Horridoniinae*). Две другие ветви лейопродуктид дали начало семействам, широко распространенным в морях карбона и перми.

От *Semiproductinae* путем дальнейшего развития радиальной ребристости, захватывавшей всю висцеральную часть раковины, и усиления иглистости на поверхности спинной створки произошло семейство *Vuxtoniidae*, *sensu nov.* Последнее, кроме того, характеризуется некоторым смещением дорсального мускульного поля вперед, частым наличием антрона, унаследованного от семипродуктин, а также появлением у некоторых форм опорных пластин. От семипродуктин происходит и семейство *Dictyoclostidae*, которые также характеризуется радиальными ребрами на всей поверхности висцерального диска, но иглистость спинной створки у раннекаменноугольных представителей этого семейства не развивалась. Концентрическая морщинистость обуславливала ретикулятную скульптуру висцерального диска.

И наконец, *Avoniinae* дали начало семейству *Productidae* — группе с ретикулятной скульптурой висцерального диска, хорошо развитыми маргинальными образованиями и специфическими структурами шлейфа.

Диагноз. Раковина среднего размера, без радиальной ребристости и без игл на спинной створке. Концентрическая скульптура почти не развита. Иглы на брюшной створке многочисленные, опорные иглы обычно не развиваются. Маргинальные образования отсутствуют.

С о с т а в. 10 родов: *Leioproductus* Stainbrook, 1947 (= *Bispinoproductus* Stainbrook, 1947); *Ardiviscus* Lazarev, 1986 (рис. 23); *Galeatella* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Grandiproductella* Lazarev, 1987; *Kavesia* Lazarev, 1987; *Magnumbonella* Carter, 1968; *Morganella* McKellar, 1970; *Productelloides* Kotljар, 1985; (?) *Sinoproductella* Wang, 1955; (?) *Hunanoproductus* Hou, 1965.

Развитие и система. Подсемейство возникло в начале фамена и существовало до конца визе. Как и другие продуктидины, представители *Leioproductinae*, известные из отложений ниже зоны *Platyclumena*, обладали замковым сочленением створок, а у более поздних представителей зубы и зубные ямки полностью редуцировались. Роды лейопродуктин отличаются друг от друга также по особенностям скульптуры (иглистости), наличию или отсутствию альвелы, строению септы (с раздвоенным основанием или нет), вестистыми или

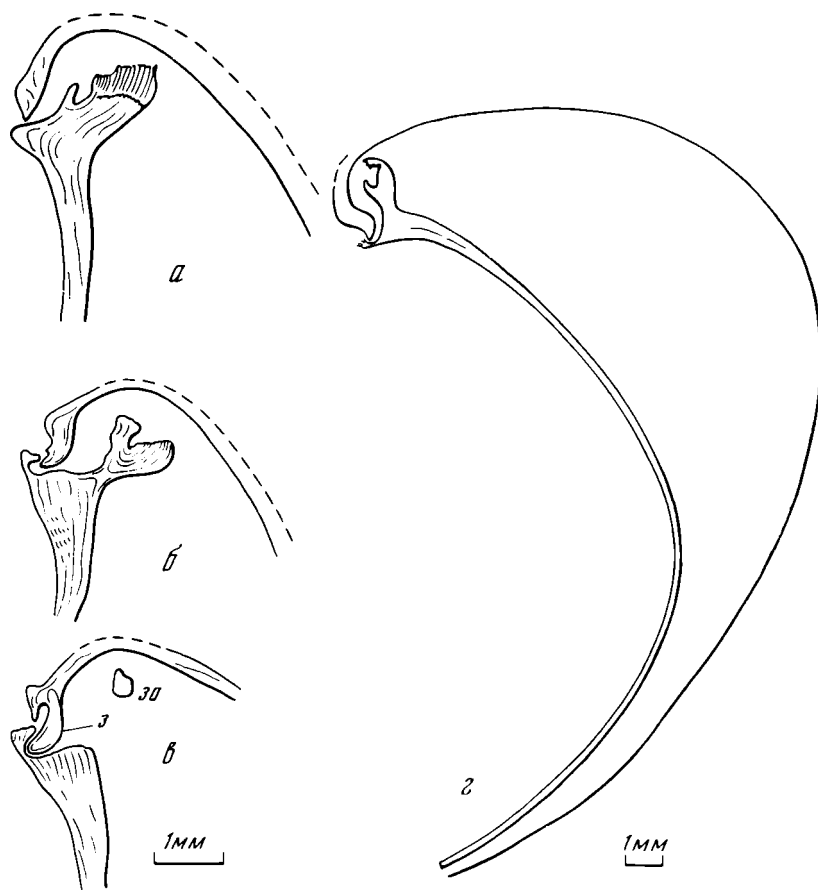


Рис. 23. *Ardiviscus naidovensis* Pushkin, 1986; экз. N 4067/42: а—с — последовательные продольные шлифовки около плоскости симметрии; Белоруссия, скв. Южно-Залесская-1, гл. 1388 м; нижний фамен, елецкие слои

гладкими отпечатками задних аддукторов в спинной створке, характером замочного отростка.

Два китайских рода *Sinoproductella* и *Hunanoproductus* отнесены к лейопродуктинам с некоторым сомнением, поскольку неизвестно, обладают ли они высокой полостью раковины. Интересно, что у *Sinoproductella* (верхи девона) уже появляются по три-четыре опорных иглы у кардинальных окончаний.

В конце раннего фамена возобновилась тенденция к усилению радиальной ребристости. Эта тенденция, вторично возникшая, теперь затронула формы с высокой полостью раковины, что таксономически соответствовало появлению подсемейства *Avoniinae*. Формирование первого рода авониин — *Nigetioplica* — происходило в конце раннего фамена в разных регионах, что наводит на мысль о его возникновении несколькими параллельными линиями от разных видов рода *Ardiviscus*.

ПОДСЕМЕЙСТВО HORRIDONINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Раковина крупная, реже среднего размера, толстостворчатая, обычно без радиальной скульптуры, редко — с ребристостью на шлейфе. Характерно наличие одного—трех рядов опорных игл вдоль замочного края на брюшной и одного ряда опорных игл на спинной створках (не всегда). Маргинальные образования не развивались.

Состав. Шесть родов: *Horrironia* Chao, 1927 (= *Sowerbina* Fredericks, 1928; *Pleurohorrironia* Dunbar, 1955); *Burovia* Ustritsky, 1980; *Nudymia* Lazarev, gen. nov.; *Praehorrironia* Ustritsky, 1962 (= *Bailliena* Nelson et Johnson, 1968); *Rugoclostus* Easton, 1962; *Tityrophia* Waterhouse, 1971.

Развитие и система. Возникновение подсемейства в конце раннего карбона с появлением общей тенденции к массивности и толстостенности раковины, а также с появлением опорных игл на брюшной створке, особенно ряда игл под небольшим углом к замочному краю. Еще в раннем карбоне появились формы с косыми иглами вдоль замочного края спинной створки (*Nudymia*), а в дальнейшем этот признак стал характерным для наиболее распространенных в позднем палеозое родов хорридониин. Появление радиальной ребристости осложняет диагностику подсемейства, поскольку многие особенности внешнего и внутреннего строения его представителей сходны с таковыми других групп, особенно диктиоклостид. Ясность помогли внести данные по онтогенезу. У диктиоклостид еще в турне радиальная ребристость захватила раннюю, примакушечную часть раковины и сохранялась там у всех представителей, в том числе наиболее поздних. Вторичное исчезновение ребристости у диктиоклостид захватывало только переднюю часть раковины (т.е. конечные стадии онтогенеза). У представителей *Horrironinae* радиальная ребристость не успела захватить примакушечные части раковин, поэтому можно думать, что эта ребристость возникла исторически независимо и позже, чем у диктиоклостид. Некоторые сомнения в принадлежности к хорридониинам вызывает род *Rugoclostus* из (?) верхов нижнего карбона (свита Cameron Creek) США.

Р о д *Nudymia* Lazarev, gen. nov.

Типовой вид — *Bailliena nudymiensis* Sarytcheva, 1977; нижний карбон, магарский горизонт; Верхоянье.

Диагноз. Висцеральный диск покрыт неравномерно распределенными концентрическими морщинами и пластинами. Иглы на обеих створках; диаметр игл увеличивается по направлению к переднему краю. На брюшной створке — ряд игл по замочному краю и многочисленные косые иглы, разбросанные по всей поверхности; на ушках — прямые иглы. На спинной створке — ряд косых игл

вдоль замочного края и многочисленные прямые иглы. В передней части раковины иногда появляется радиальная ребристость. Внутри спинной створки массивные кардинальные валики слегка отклоняются от замочного края и загибаясь переходят в короткие исчезающие спереди латеральные валики.

Видовой состав. Два вида: типовой и *Praehorridonia dorsoplicata* Ustr., 1963 из нижнемакаровского подгоризонта Таймыра.

Сравнение. Отличается от других *Horridoniinae* массивными кардинальными валиками. От *Horridonia*, которая тоже обладает рядами игл по замочному краю обеих створок, отличается более тонкими иглами, образующими ряды, и отсутствием гранулированной поверхности раковины.

Замечания. Т.Г. Сарычева (1977) отнесла эти формы к роду *Bailliena*, ошибочно указав, что *Bailliena* характеризуется общим для всех хорридонид признаком — рядом прикардинальных игл спинной створки. Однако у настоящих *Bailliena* (этот ряд рассматривается здесь как младший синоним *Praehorridonia*) отсутствуют иглы на спинной створке.

Распространение. Нижний карбон, магарский горизонт Верхоянья и Колымо-Омолонского массива.

ПОДСЕМЕЙСТВО TYLOPLECTINAE H.TERMIER ET G.TERMIER, 1970

Табл. IV, фиг. 1—2

Диагноз. Сходны с *Horridoniinae*, но со струйчатой поверхностью спинной створки и без игл на спинной створке.

Состав. Два рода: *Tyloplecta* Muir-Wood et Cooper, 1960, и *Araxilevis* Sarytcheva, 1965 (рис. 24).

Развитие и система. Представления о развитии и системе группы здесь существенно отличается от таковых Г. и Ж. Термье (H.Termier, G.Termier, 1970), которые включали в состав своего семейства *Tyloplectidae* линопродуктивный род *Monticulifera* и рассматривали эту группу как промежуточную между диктиоклостидами и линопродуктидами. Струйчатость спинной створки — признак, не свойственный продуктаеям, однако уже с девона известны случаи его появления среди продуктаея (Acanthoproductus). У *Araxilevis* струйчатость иногда проявляется также на внутренних слоях раковины брюшной створки и, очевидно, является следствием радиального расположения сосочков на внутренней поверхности створки. Т.Г. Сарычева (Сарычева и др., 1965) поместила свой род *Araxilevis* в подсемейство *Levitusiinae*. Сходство *Araxilevis* и *Levitusia* состоит только в том, что представители обоих родов характеризуются крупными толстостенными раковинами без заметных радиальных ребер. *Levitusia*, однако, отличается низкой полостью внутри раковины (лофофор не достигал здесь стадии птихолофа на взрослой стадии). Имеются также и более второстепенные различия во внутреннем строении и в расположении игл, которым, однако, можно придавать родовое значение. Глубокие радиальные ребра у *Tyloplecta* не захватывали висцеральную (примакушечную) часть раковины, т.е. появились независимо и позже по сравнению с таковыми у диктиоклостид. Поэтому данный признак рассматривается здесь как родовой, а сам род *Tyloplecta* и основанное на нем подсемейство отнесены к *Leiorproductidae*. Слабые кардинальные валики развиты на внутренней поверхности спинной створки обоих родов, но у *Tyloplecta* имеются их отчетливые продолжения вдоль боковых краев, обособляющих маленькие ушки. Эти валики, как и аурикулярные перегородки, выполняли защитные функции. Однако трудно говорить об их полном соответствии аурикулярным перегородкам, так как последние обычно зубчатые и обособляют относительно большие ушки.

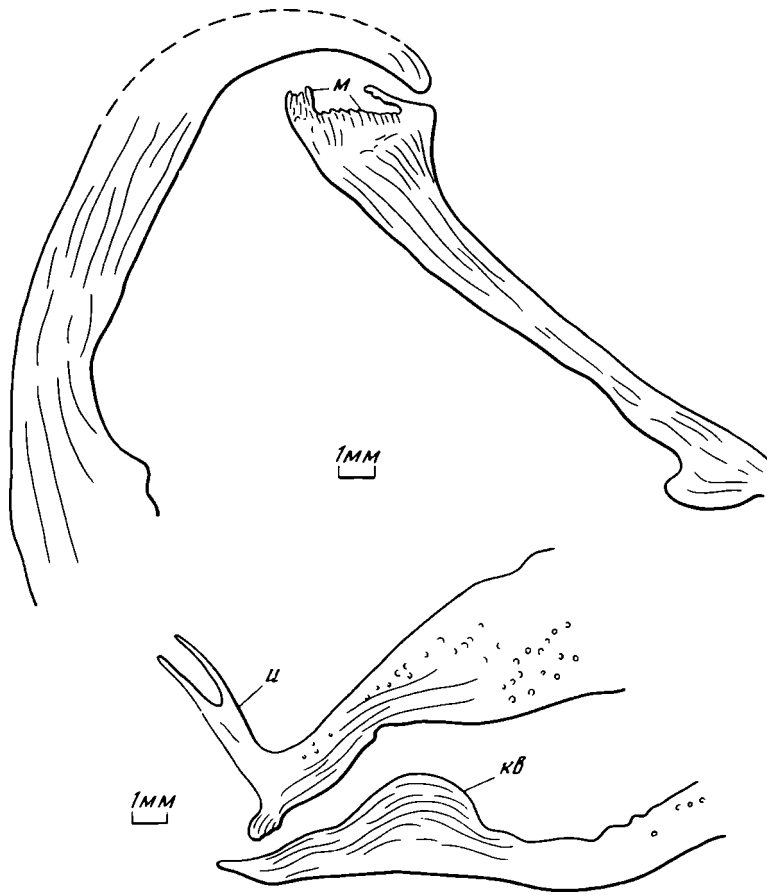


Рис. 24. *Araxilevis intermedius* (Abich, 1878); экз. N 2071/333, продольные разрезы макушечной части раковины, вверху — у плоскости симметрии; Закавказье, Джульфинское ущелье, железнодорожный разъезд Дорошам-2; джульфинский ярус, слои с *Araxilevis* (осыпь)

ПОДСЕМЕЙСТВО SEMIPRODUCTINAE McKELLAR, 1970

Табл. IV, фиг. 3—5; табл. V, фиг. 1; табл. VIII, фиг. 11—12

Диагноз. Брюшная створка сильновыпуклая, спинная — слабовогнутая или уплощенная. Шейф хорошо обособлен. На висцеральной части брюшной створки удлиненные основания игл (пустулы) расположены в шахматном порядке, а на шейфе обычно переходят в радиальные ребра. Спинная створка иногда с редкими иглами по переднему краю. Замочный отросток низкий, трех- или четырехлопастной. Срединная септа длинная, у замочного края она обычно с антроном. Латеральные и маргинальные валики не развиты.

Состав. Шесть родов: *Semiproductus* Bublichenko, 1956; *Acanthocosta* Roberts, 1971; *Acanthoproductus* Martynova, 1970; *Margaritiproductus* Lazarev, 1986; *Piloricilla* Carter, 1987; *Scissicosta* Lazarev, 1988.

Развитие и система. Возникновение *Semiproductinae* в начале фамена, как и возникновение *Leioproductinae*, сопровождалось появлением высокой полости раковины, что связывается с появлением птихолофного лофофора. Таким образом, высокая полость раковины появилась независимо в двух параллельных филогенетических ветвях. Своеобразие *Semiproductinae* заключается в скульптуре: висцеральный диск брюшной створки покрыт радиально вытянутыми основаниями

игл, расположенными в шахматном порядке. Впереди на шлейфе основания игл еще более вытягиваются и могут сливаться в радиальные ребра.

Возможно, род *Semiproductus* является пока сборным: относительно крупные формы, к которым относится и типовой вид *S. minax* Bubl., произошли от *Margaritiproductus*, а мелкие формы могли возникнуть от *Nigerinoplica*. Вопрос требует более детального изучения на видовом уровне.

В турне (примерно с основания конодонтовой зоны *sulcata*) среди семи-продуктин появляются роды с иглами на спинной створке: *Acanthocosta*, *Piloricilla*, *Scissicosta*. По-видимому, они заслуживают выделения в самостоятельное подсемейство, от которого возникли толмачевины.

ПОДСЕМЕЙСТВО AVONIINAE SARYTCHEVA, 1960

Табл. VII; табл. VIII, фиг. 2—10; табл. IX; табл. X, фиг. 1—6

Диагноз. Раковина маленькая или среднего размера. Радиальная ребристость приурочена к передней половине раковины, иногда частично заходит на висцеральную часть, но не приближается к макушке. Спинная створка без игл. Шлейф хорошо развит, без специфических образований. Маргинальные структуры не развиты.

Состав. Пять родов: *Avonia* Thomas, 1914; *Mesoplica* Reed, 1943; *Nigerinoplica* Lazarev, 1986 (рис. 25); *Spinocarinifera* Roberts, 1971 (= *Nigeroplica* Nalivkin, 1975; *Yanguania* Yang, 1977) (рис. 26); *S. (Semiuccella)* Carter, 1987.

Развите и система. Появление видов *Nigerinoplica* в конце раннего фамена в разных регионах знаменует возобновление тенденции к усилению радиальной ребристости среди продуктидин. Радиально ребристых авонийн иногда относят (неправильно) к *Spinulicosta*, однако у *Spinulicosta* подобная радиальная ребристость сочеталась с низкой полостью внутри раковины — признаком, которому здесь придается семейственный ранг. Дальнейшая тенденция к усилению радиальной ребристости привела в раннем карбоне к появлению некоторых групп (подсемейств), характеризующихся в отличие от *Avoniinae* хорошо выраженной радиальной ребристостью всей поверхности раковины. Этот признак в сочетании с концентрическими морщинами на висцеральной части раковины приводил к появлению так называемой семиретикулятной скульптуры. Последняя развивалась независимо среди представителей семейства *Dictyoclostidae*.

Вопросы номенклатуры. Не совсем ясным остается номенклатурный вопрос, от которого зависит название номинативного рода подсемейства: какие внешне сходные формы следует называть *Avonia*. А.Н. Сокольская (1948) вслед за Пеккельманом (Paeckelmann, 1931) относила к *Avonia* формы с низкой полостью раковины. Однако, судя по изображению топотипа в работе Мюр-Вуд и Купера (Muir-Wood et Cooper, 1960, табл. 47, фиг. 25), в районе макушки на сколе типовой вид как будто характеризуется высокой полостью раковины. Высокую полость имеют также экземпляры из сравнительной коллекции Мюр-Вуд, хранящиеся в Палеонтологическом институте АН СССР. В оригинальной этикетке написано: *A. youngiana* (Davidson), визе, подзона D₂; Англия, Wetton Staffs. По всей вероятности, под названием *Avonia* в настоящее время объединены формы, принадлежащие разным линиям развития. Низкополостные формы должны рассматриваться в составе *Productellinae*. Поэтому если вдруг окажется, что настоящие представители *Avonia* (топотипы типового вида) — формы с низкой полостью, то это повлечет за собой изменение названия той группы, которая здесь рассматривается как подсемейство *Avoniinae*.

Не исключено, что ребристость у настоящих (визейских) *Avonia* возникла независимо, т.е. не была унаследована от линии развития *Nigerinoplica*—*Spinocarinifera*. Однако для разделения всей этой группы на два самостоятельных подсемейства необходимо более детальное изучение этих родов.

Рис. 25. *Nigerinoplica* sp.; экз. N 4071/110, спинная створка внутренней стороны; Центральный Казахстан, р. Кара Кингир; верхнефаменский подъярус

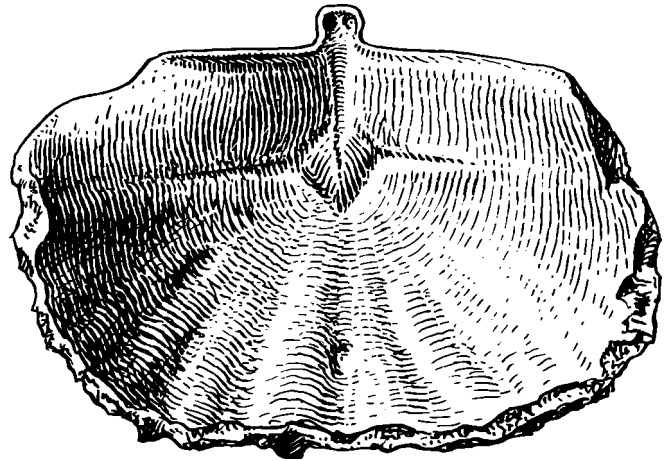
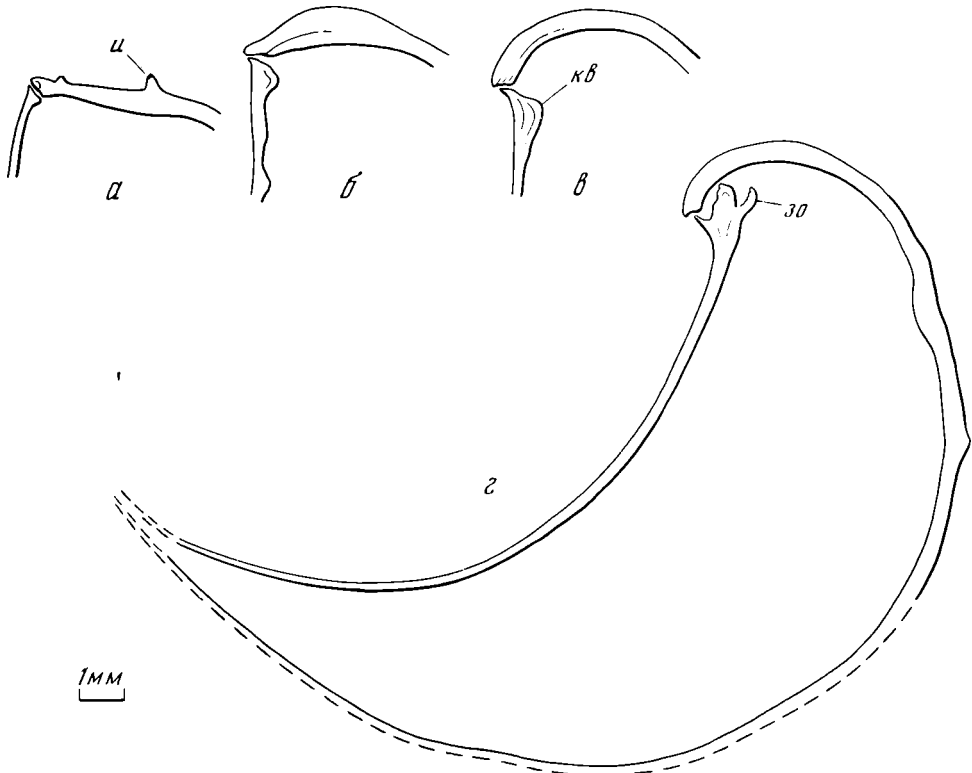


Рис. 26. *Spinocariniifera nigra* (Goss.); экз. N 4127/53, серия продольных шлифовок параллельно плоскости симметрии; Закавказье; р. Арпа, гора Геран-Каласы; нижний карбон, зона *S. julii-nigra*



ПОДСЕМЕЙСТВО INSTITIFERINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960
(=Lomatiphorinae Roberts, 1971)

Табл. X, фиг. 7—10

Диагноз. Раковина преимущественно маленькая, реже — среднего размера, радиальная ребристость приурочена в основном к шлейфу, редко заходит на висцеральную часть, но не приближается к макушке. Характернейшая особенность — окаймляющие образования (ободки) по краям створки. Маргинальные образования различно выражены.

Состав. Шесть родов: *Institifera* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Cinctifera* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Limbifera* Brunton et Mundy, 1988; *Lomatiphora* Roberts, 1971; *Rugicostella* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Thomasella* Fredericks, 1928.

Развитие и система. Дж. Робертс (Roberts, 1971) рассматривал подсемейство *Lomatiphorinae* в составе *Productellidae*. Здесь понимание семейства *Productellidae* существенно изменено (см. выше). Филетическая предыстория *Institiferinae* (= *Lomatiphorinae*) представляется следующим образом: возникновение высокой полости внутри раковины соответствовало появлению *Leiorproductinae* от *Productellinae*; возрождение тенденции к радиальной ребристости у форм с высокой полостью раковины (*Leiorproductinae*) привело к возникновению *Avoniinae* и, наконец, появление специфических образований на шлейфах привело к возникновению родов, обособленных здесь в подсемейство *Institiferinae*. Первые представители подсемейства — монотипный род *Lomatiphora* — возникли в турне Австралии; последние — формы, отнесенные условно к *Thomasella*, они найдены в аналогах верейского горизонта Южного Урала (имеющийся у меня материал из кардаиловской свиты, собранный в овраге Сибай, имеет хорошую сохранность, но уверенности в полной его идентичности с настоящей *Thomasella* нет, так как у последней неизвестна спинная створка). *Thomasella* характеризуется маленькой раковинкой, причем висцеральный диск полностью лишен радиальной ребристости.

Любопытно, что номинативные роды подсемейств *Avoniinae* и *Institiferinae* настолько близки, что некоторые экземпляры их типовых видов были по ошибке отождествлены Мюр-Вуд и Купером (Muir-Wood, Cooper, 1960), на что позже указал Брантон (Brunton, 1966). Эти роды различаются в основном последними стадиями онтогенеза — появлением переднего пояса у *Institifera*.

СЕМЕЙСТВО DICTYOCLOSTIDAE STEHLI, 1954

Диагноз. Раковина среднего размера и крупная. Полость раковины высокая. Шлейф хорошо развит, обычно без специфических образований. На висцеральном диске — ретикулятная скульптура. Макушечная часть брюшной створки у дна всегда занята висцеральной полостью. Замочный отросток короткий (обычно сидячий), трехлопастной. Мускульное поле спинной створки не удалено от замочного края.

Состав. Два подсемейства: *Dictyoclostinae* Stehli, 1954 (= *Inflatinae* Sarytcheva, 1977); *Spinifronsinae* Waterhouse, 1981.

Развитие и система. Диагностическая особенность *Dictyoclostidae* — ретикулятная скульптура висцерального диска. Эта особенность возникла независимо в разных филогенетических ветвях: у некоторых *Tolmatchoffiinae* (род *Marginatia*), у большинства *Productidae*, у многих позднепалеозойских *Productellidae*. Продуктиды с ретикулятной скульптурой висцерального диска до сих пор иногда называют семиретикулятными продуктидами. Большинство из них произошло от *Avoniinae*. Однако диктиоклостиды, как здесь предполагается, возникли от *Semiproductinae*. Среди семиретикулятных продуктидин, обладающих высокой полостью раковины, *Dictyoclostinae* — наименее продвинутая группа. В московский век и в перми *Dictyoclostinae* дали начало нескольким родам с густой сетью игл на спинной створке. Не совсем ясно, составляет ли эта группа родов единую филетическую ветвь. Они обособляются в подсемейство *Spinifronsinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО DICTYOCLOSTINAE STEHLI, 1954
(=Inflatiinae Sarytcheva, 1977)

Табл. XI; табл. XII; табл. XIII; табл. XIV, фиг. 1—5

Диагноз. Иглы на спинной створке отсутствуют. Аурикулярные гребни не развивались. Отпечатки передних аддукторов часто небольшие, гладкие, но у некоторых родов становятся ветвистыми и почти такими же большими, как отпечатки задних аддукторов.

Состав. 15 родов: *Dictyoclostus* Muir-Wood, 1930; *Auloprotonia* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?) *Brasilioproductus* Mendes, 1959; *Callytharella* Archbold, 1985; *Chaoiella* Fredericks, 1933; *Costiferina* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Dasysaria* Cooper et Grant, 1969; *Inflatia* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?) *Lercarella* Mascle et Termier, 1970; *Marginirugus* Sutton, 1938; (?) *Niutoushania* Liao, 1984; *Pugilis* Sarytcheva, 1949 [= *Pugilis* Sarytcheva, 1952]; *Reticulatia* Muir-Wood et Cooper, 1960 (puc. 27, 28); *Rugatia* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Stereochia* Grant, 1976.

Развитие и система. Представители *Dictyoclostinae* — одна из наиболее распространенных групп продуктид в морях карбона и перми. Среди *Dictyoclostinae* имеется группа родов, у которых появляется латеральный валик, иногда продолжающийся в маргинальный валик: *Pugilis*, *Marginirugus*, *Stereochia* и *Costiferina*. Эти роды я не решился обособить в отдельное подсемейство, поскольку они, очевидно, не связаны друг с другом непосредственным родством, т.е. возникали независимо и в разное время. Нет основания полагать, что они филетически связаны с какими-либо *Retariinae*, поскольку мантийная полость у них не заходит в макушечную часть у дна брюшной створки (как у ретариин) и мускульное поле спинной створки не отодвигается далеко от замочного края. Кроме того, у них никогда не развивался раструб на переднем крае шлейфа, как у ретариин. Из наиболее ранних представителей *Dictyoclostinae* род *Pugilis* имеет наибольшее сходство с представителями *Productidae*: есть латеральные валики и серия параллельных шлейфов в спинной створке. Однако латеральные валики у *Pugilis* слабые и отделяют небольшие ушки, т.е. их нельзя назвать аурикулярными гребнями, развитыми уже у самых ранних ретариин (*Antiquatonia*). Серия шлейфов спинной створки у *Pugilis* не связана с маргинальными образованиями (валиком или диафрагмой), как у представителей *Productidae*.

Т.Г. Сарычева (1977) установила семейство *Inflatiidae* для форм с продольно вытянутой раковиной и со сглаженной скульптурой. В это семейство, кроме номинативного, она включила *Graehorridonia* и *Tomilia*. Все три рода здесь отнесены к разным подсемействам. Топотипы типового вида *Inflatia* (из чештера США) — мелкие формы со слабо развитой ретикулятной скульптурой, но с отчетливой радиальной ребристостью на висцеральной части раковины и без игл на спинной створке. Слабовыраженная ретикулятность дает основание сомневаться в принадлежности рода к *Dictyoclostinae*, при этом маленький размер раковин настоящих *Inflatia*, а главное, отсутствие игл на спинной створке могут свидетельствовать об их принадлежности к *Avoniinae*, но не к *Tolmatchoffiinae*. Таким образом, хотя некоторые сомнения в систематическом положении *Inflatia* остаются, объединять этот род в одну группу с родами, обладающими другим типом скульптуры, кажется нецелесообразным.

Интересно отметить одну особенность эволюции *Dictyoclostinae*. Большинство родов подсемейства характеризуется большими отпечатками задних аддукторов, которые полностью охватывали маленькие, обычно гладкие отпечатки передних аддукторов не только с боков, но и сзади. В позднем карбоне у некоторых родов появлялась тенденция к увеличению относительных размеров отпечатков передних аддукторов, которые становились ветвистыми, а их задний край прорывал блокаду задних аддукторов. Это наблюдается у *Rugatia* и у *Chaoiella*, причем имеются в виду настоящие *Chaoiella* из артинских отложений Урала (табл. XIV,

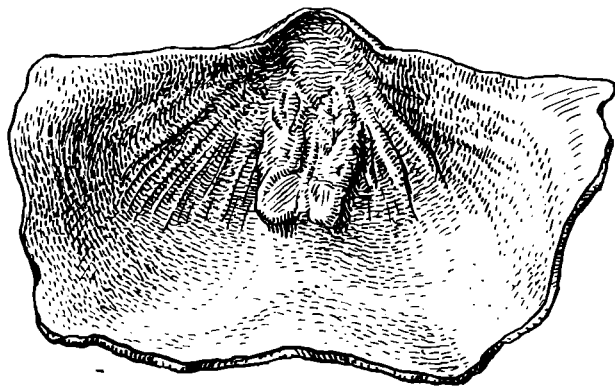


Рис. 27. *Reticulatia ivanovi* (Lapina); экз. N 3542/1079, внутреннее строение брюшной створки; Подмоскowie, р. Проня, левый берег, выше д. Алютово; средний карбон, верейский горизонт, алютовская толща

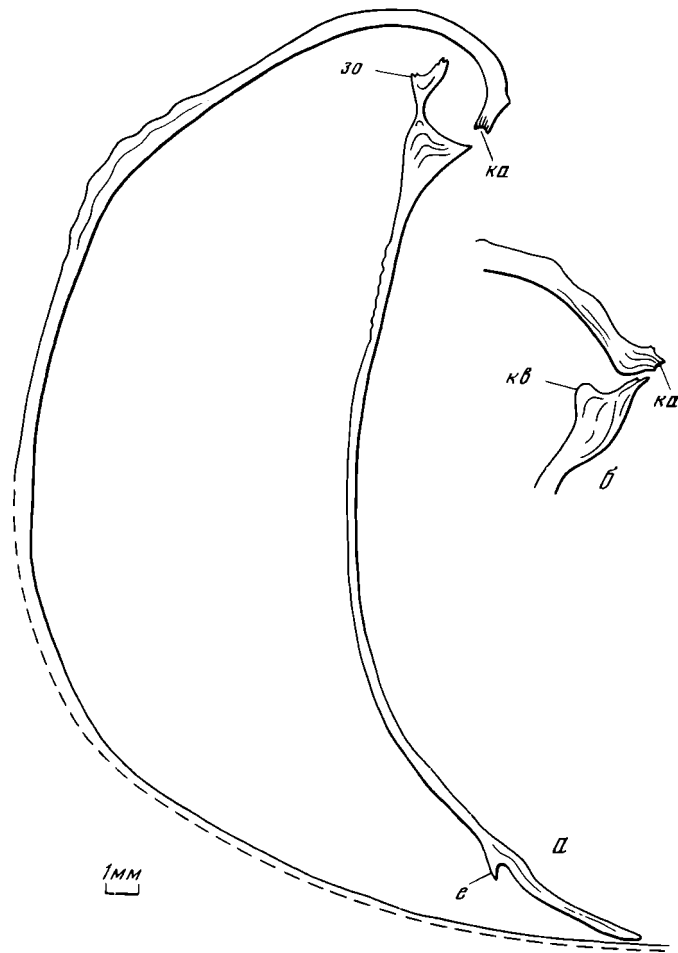


Рис. 28. *Reticulatia* sp.; экз. N 3847/465, продольные разрезы, параллельные плоскости симметрии; Донбасс, район г. Коммунар, Краснореченская шахта, отвалы; московский ярус, известняки М

фиг. 1—4) с относительно большими передними отпечатками аддукторов и массивными кардинальными валиками, но не внешне сходные формы со сглаженной впереди ребристостью, которые описываются под этим же названием из каменноугольных отложений различных регионов.

Не совсем ясным остается положение рода *Lercarella* из перми—карбона Сицилии, который авторами рода (Masclé, Termier, 1970) был отнесен к линопродуктидам. Т.Г. Сарычева (запись в картотеке) справедливо считала этот род диктиоклостидным на основании большего сходства скульптуры с представителями семиретикулятных *Dictyoclostidae*. Внутреннее строение этого рода остается неизвестным. Неизвестно также внутреннее строение рода *Niutoushania* из верхней перми Китая.

ПОДСЕМЕЙСТВО SPINIFRONSINAE WATERHOUSE, 1981

Диагноз. Совпадает с диагнозом *Dictyoclostinae*, но у *Spinifronsinae* на спинной створке многочисленные иглы.

Состав. Четыре рода: *Spinifrons* Stehli, 1954; *Peniculauris* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Squamaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Umboanctus* Waterhouse, 1971.

Развитие и система. Первые представители *Spinifronsinae* — род *Umboanctus* — известны из аналогов московского яруса Канады, а расцвет подсемейства был приурочен к перми. Роды подсемейства *Spinifronsinae* отличаются друг от друга деталями скульптуры, особенно характером расположения игл. У всех родов отпечатки задних аддукторов спинной створки значительно больше передних и полностью закрывают их с задней стороны.

По сообщению М. Лэгран-Блэн, в ее коллекциях имеется новый вид рода *Umboanctus* из верхнесерпуховских отложений Восточной Сахары. Эти данные позволяют предполагать, что спинифронсины продолжают ту филетическую линию, которой отвечает подсемейство *Tolmatchoffiinae*. Трансформация *Tolmatchoffiinae* в *Spinifronsinae* соответствовала бы тогда усилению ретикулятности висцерального диска, увеличению размеров ушек и перемещению дорсальных игл на почти всю поверхность висцерального диска (в том числе на заднебоковые сегменты спинной створки, соответствующие ушкам).

СЕМЕЙСТВО PRODUCTIDAE GRAY, 1840

Диагноз. Раковина маленькая или среднего размера, радиально ребристая и обычно с ретикулятной скульптурой висцерального диска; характерно развитие длинных шлейфов, часто со специфическим строением (серия шлейфов спинной створки, или раструбы). Иглы на спинной створке редко появлялись и не захватывали всю поверхность. Полость раковины высокая. Маргинальные образования хорошо развиты.

Состав. Четыре подсемейства: *Marginiferinae* Stehli, 1954; *Productinae* Gray, 1840; *Retariinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Spyridiophorinae* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. Семейство объединяет несколько ветвей так называемых семиретикулятных продуктид, характеризующихся хорошо выраженными аурикулярными гребнями и обычно маргинальными валиками. Разные подсемейства характеризуются разного рода образованиями на шлейфе — раструбы у *Retariinae*, серия шлейфов, отходящая от диафрагмы у *Productinae* и от маргинального валика у *Marginiferinae*. Потомки *Productinae*, объединенные в подсемейство *Spyridiophoriinae* (Лазарев, 1981б), утрачивают серию шлейфов в спинной створке. Отнесение *Spyridiophora* к строфалоэциеям в системе Мюр-Вуд и Купера ничем не оправдано. Этот род по всему комплексу признаков хорошо выводится из *Alexenia*, как это предполагала Т.Г. Сарычева (1971). Для всех представителей

семейства, кроме Marginiferinae, характерно перемещение дорсального мускульного поля вперед от замочного края. При этом заднебоковые края мускульного поля были окружены шагреновой поверхностью, соответствовавшей местам прилегания мантийной полости.

ПОДСЕМЕЙСТВО PRODUCTINAE GRAY, 1840

Табл. XV, фиг. 1—6; табл. XVI

Диагноз. Раковина средних размеров, продольно вытянутая (с длинным шлейфом), тонкорребристая, с семиретикулятной скульптурой висцеральной части. Иглы многочисленные, разбросанные; ряды игл на ушках. Аурикулярные перегородки спинной створки переходят в диафрагму (наиболее характерная особенность подсемейства), от которой отходит серия шлейфов. Замочный отросток низкий, сидячий.

Состав. Четыре рода: *Productus* Sowerby, 1814 (рис. 29, 30); *Diaphragmus* Girty, 1910; *Companteris* Lazarev, 1981 (рис. 31) и *Lopasnja* Ikhovsky, gen. nov.

Развитие и система. *Productinae* — параллельно развивавшаяся группа по отношению к *Marginiferinae*. Оба подсемейства поэтому имеют ряд общих черт: относительно тонкую ребристость, небольшую висцеральную часть раковины, серию шлейфов спинной створки, сидячий замочный отросток. Однако тенденция развития у *Productinae* другая: в башкирский век начала формироваться мускульная платформа в спинной створке, а в московском веке произошла окончательная редукция диафрагмы и серии шлейфов, что таксономически соответствует появлению филетически смежного подсемейства *Spyridiophorinae*.

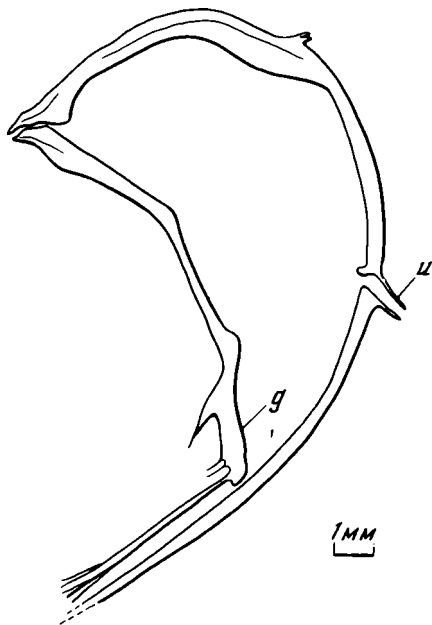


Рис. 29

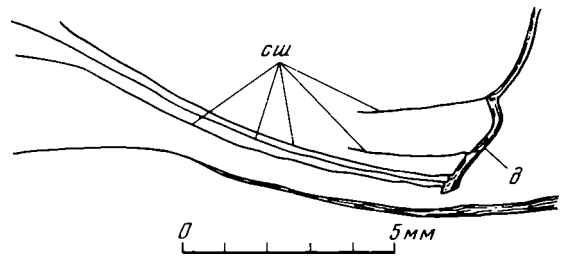


Рис. 30

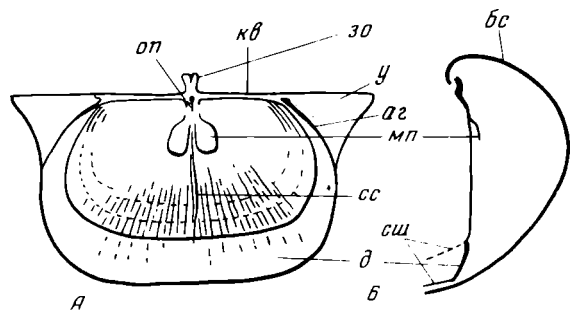


Рис. 31

Рис. 29. *Productus donetzianus* Rotai; экз. N 3847/313, продольный разрез раковины; Донбасс, правый берег р. Берестовой, к востоку от дороги к д. Фенино; башкирский ярус, известняки Е₁

Рис. 30. *Productus donetzianus* Rotai; экз. N 3847/324, продольный разрез передней части раковины; Донбасс, п.г.т. Старобешево, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; верхи нижнего карбона, желваковый горизонт: D₃¹ — D₃²

Рис. 31. Схема внутреннего строения рода *Companteris*

Переходные роды *Companteris* и *Lopasnja* совмещают признаки обоих подсемейств: обладают диафрагмой с серией шлейфов (как и другие *Productinae*), но у них уже сформировалась мускульная платформа, свойственная настоящим *Spyridiophorinae*.

Род *Lopasnja* Ilkhovsky, gen. nov.

Название рода от р. Лопасни.

Типовой вид — *Thomasina* (?) *adhaerescens* E. Ivanova, 1935; московский ярус, каширский и подольский горизонты Подмосковья.

Диагноз. Раковина небольшая, 1,5—2,5 см, редко до 3 см, груборебристая (кроме примакушечной части). Ребра при переходе к шлейфу имеют ширину 0,8—1 мм, впереди 1,2—1,5 мм (отдельные ребра иногда до 2 мм). Иглы рассеяны на ребрах брюшной створки, образуют пучок на ушках. Синус и возвышение слабо выражены, иногда отсутствуют. Диафрагма шириной около 1,2 мм ($n = 4$), объединяет два шлейфа спинной створки.

Внутри спинной створки двухлопастной замочный отросток. Опорные пластины почти сливаются с мускульной платформой — парой параллельных мускульных гребней, вершины которых отогнуты в стороны. Между гребнями начинается срединная септа, которая не доходит до диафрагмы. Кардинальные валики располагаются вдоль замочного края до ушек, где переходят в латеральные валики.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От наиболее близкого рода *Companteris* Lazarev, 1981 из верейского горизонта Подмосковья отличается очень грубой ребристостью (как у *Alexenia*), а также, по-видимому, более узкой диафрагмой.

Замечания. Характеристика этого рода делает границу подсемейств *Productinae* и *Spyridiophorinae* еще более постепенной. Только наличие диафрагмы заставляет относить *Lopasnja* к подсемейству *Productinae*.

Род был установлен в 1982 г. Р. А. Ильховским в рукописи его диссертации. В начале 1990 г. оригиналы Ильховского, благодаря любезности сотрудников ИГО "Центргеология" и усилию П. Е. Морозова попали в распоряжение автора. Это позволило изучить некоторые, ранее не известные особенности строения рода. Материал представлен разрозненными створками, так что тонкие шлейфы спинной створки оказались обломанными. Однако места прикрепления пары дорсальных шлейфов видны, и у меня почти не возникает сомнения в их прижизненном существовании.

ПОДСЕМЕЙСТВО SPYRIDIOPHORINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Табл. XV, фиг. 7—9; табл. XIX, фиг. 1—10

Диагноз. Раковина средних размеров, висцеральный диск с ретикулятной скульптурой, впереди — грубая однородная радиальная ребристость. Характерен ряд игл в основании бокового склона на гребне, отделяющем ушки. Внутри спинной створки — пара параллельных гребней с отогнутыми в стороны вершинами, иногда сливающихся в единую мускульную платформу. Хорошо развиты аурикулярные перегородки внутри спинной створки. Диафрагма и серия шлейфов отсутствуют.

Состав. Два рода: *Spyridiophora* Cooper et Stehli, 1955; *Alexenia* Ivanova (in: Ivanov, 1935).

Развитие и система. Обособление подсемейства от *Productinae* было связано не только с полной редукцией диафрагмы и серии шлейфов, но также с тенденциями удлинения ушек, укрупнения радиальных ребер и появления толстых игл в заднебоковых частях створок. Эти тенденции, однако, были связаны с очень медленными изменениями, и поэтому их трудно использовать для разграничения систематических категорий. Довольно грубые ребра появились в передней

половине раковины еще у башкирских представителей *Productinae*, но тогда этот признак был видовым или родовым у *Companteris*. У последнего рода также наблюдаются более толстые иглы на ушках, чем на остальной поверхности (Лазарев, 1981б, табл. IX, фиг. 8). Эти иглы не сильно отличались по толщине от игл на шлейфе и, по-видимому, еще не выполняли функции ризоидных игл, описанных у *Spyridiophora* (Cooper, Grant, 1975) и, вероятно, свойственных для других *Spyridiophorinae*. Морфологическая и филетическая близость родов *Alexenia* и *Spyridiophora* не вызывает сомнений, поэтому данное подсемейство рассматривается в составе продуктидин, а не строфалозиинидин.

ПОДСЕМЕЙСТВО RETARIINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Табл. XVII, фиг. 11; табл. XVIII; табл. XIX

Диагноз. Раковина среднего размера с ретикулятной скульптурой висцерального диска. Иглы чаще только на брюшной створке, но иногда появляются и на спинной створке. Ушки хорошо развитые, оттянутые. Часто в передней части шлейфа брюшной створки развивается трубчатый раструб. Мантийная полость внедряется в примакушечную часть раковины, прорывая у дна срединную переемычку в брюшной створке, а иногда и в спинной створке (это наблюдается по шагреневой поверхности). Аурикулярные гребни спинной створки хорошо развиты и переходят впереди в маргинальный валик. Замочный отросток обычно с длинным и тонким стволом.

Состав. Восемь родов: *Kutorginella* E. Ivanova, 1951 (= *Retaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Aspinosella* Waterhouse, 1982) (рис. 32—34); *Antiquatonia* Miloradovich, 1945; (?) *Calliomarginatia* Ching, 1976; (?) *Liraplecta* Jing et Sun, 1981; *Svalbardoproductus* Ustritsky, 1962 (= *Thuleproductus* Sarytcheva et Waterhouse, 1972); *Tesuquea* Sutherland et Harlow, 1973; *Thamnosia* Cooper et Grant, 1969; *Tubaria* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. Специфика данного подсемейства среди *Productidae* состоит в том, что мантийная полость у ее представителей внедрялась в макушечную часть у дна обеих створок. В брюшной, а иногда в обеих створках она прорывала срединную переемычку между замочным отростком и отпечатками аддукторов, которая соответствовала висцеральной полости (Лазарев, 1985б). Об этом можно судить по шагреневой поверхности макушечных частей створок (табл. XVIII, фиг. 1, 4, 6; табл. XIX, фиг. 9—11).

Некоторые представители *Dictyoclostinae*, у которых развивались латеральные септы и, по-видимому, коррелятивно ряд игл в основании боковых склонов, становились весьма сходными с *Retariinae*. Например, род *Costiferina* с хорошо развитыми латеральными валиками (это уже почти аурикулярные гребни) помещен в состав *Dictyoclostinae*, поскольку на внутренней поверхности его раковин отсутствуют следы внедрения мантийной полости в макушечную часть у дна створок (гладкие площадки между мускульным полем и замочным краем). Сложнее обстоит дело с родом *Tesuquea*, у которого пока неизвестно, как выглядит внутренняя поверхность макушечной части брюшной створки.

Первые представители подсемейства — род *Antiquatonia* — появились в серпуховский век. Турнейский вид *Productus znamenskiensis* Liss., отнесенный Т. Г. Сарычевой (1949) к *Antiquatonia*, не обладал ни ретикулятной скульптурой, ни аурикулярными гребнями, а потому его лучше оставить в составе рода *Avonia* (подсемейство *Avoniinae*). *Antiquatonia*, по-видимому, не перешла рубежа раннего и среднего карбона. Пермские виды, описанные А. Купером и Р. Грантом (Cooper, Grant, 1975) из нижнепермских отложений Техаса как *Antiquatonia*, имеют только внешнее сходство с антикватониями: у них, по-видимому, присутствуют не аурикулярные гребни, а просто складка на обеих створках; кроме того, мускульное поле

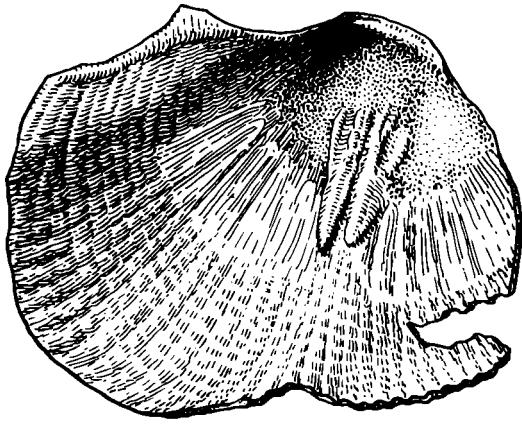


Рис. 32

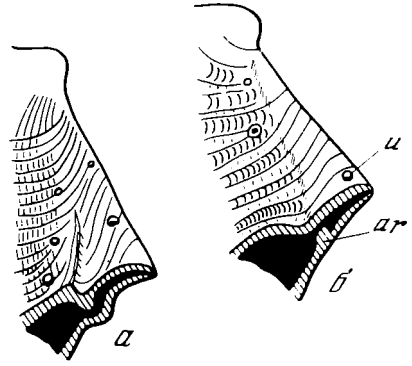


Рис. 34

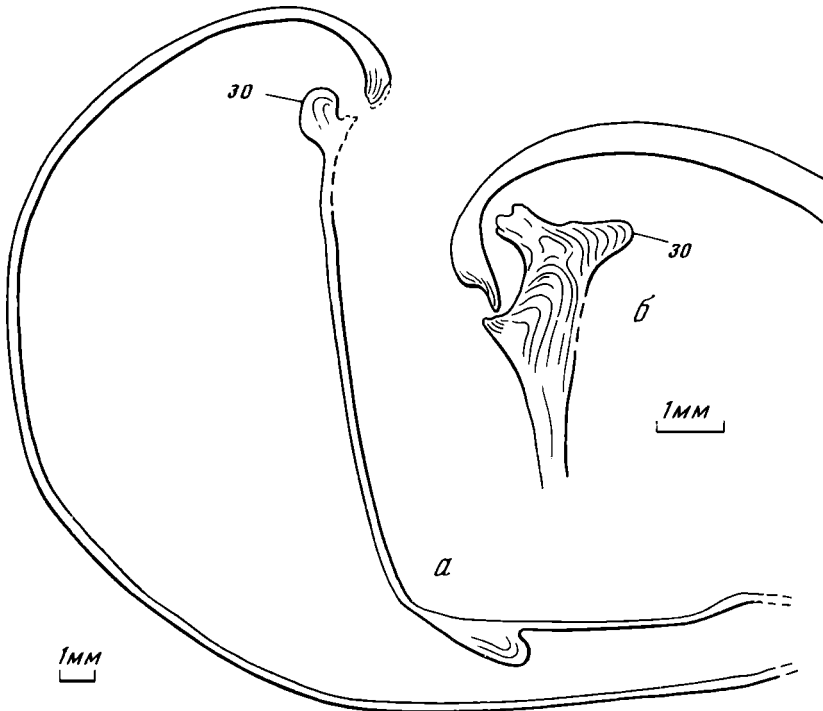


Рис. 33

Рис. 32. *Kutorginella* sp.; экз. N 3847/449, внутреннее строение брюшной створки; Донбасс, п.г.т. Старобешево, южный берег Бешевского водохранилища, около балки Желваковой; переходные слои между нижним и средним карбоном, мергель под известняком D²

Рис. 33. *Kutorginella* sp.; экз. N 3847/450, продольные разрезы около плоскости симметрии; Донбасс, Ворошиловградская обл., балка Карагуз, средний карбон, известняки K; (верхняя часть)

Рис. 34. Блок-диаграмма макушечной части раковины *Kutorginella*: а — рисунок составлен на основе экземпляров из слоев, переходных от нижнего к среднему карбону (над известняком D²); Донбасса, балка Желваковая; б — рисунок составлен на основе материалов из верхнего карбона (зона С,В) Самарской Луки

спинной створки располагается близко от замочного края. По-видимому, эти формы произошли от *Reticulatia* (подсемейство *Dictyoclostinae*), у которых тоже нередко развивался ряд игл в основании боковых склонов. Их нужно либо рассматривать в составе *Reticulatia*, либо выделить в самостоятельный род.

ПОДСЕМЕЙСТВО MARGINIFERINAE STEHLI, 1954
(= *Probolioniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960)

Табл. XX—XXII

Диагноз. Раковина маленькая или среднего размера (редко превышает 2,5—3 см). Ретикулятность висцерального диска почти не выражена, иглы только на брюшной створке. Аурикулярные гребни развиты на внутренней поверхности обеих створок, на спинной они обычно переходят в маргинальные валики, к которым снаружи приурочена пластинчатая зона (основания тонких шлейфов). Замочный отросток сидячий. У всех позднепалеозойских представителей имеется зигидий.

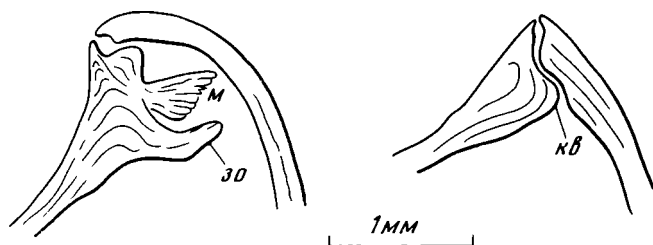


Рис. 35. *Kozlowskia subcarbonica* Rotai; экз. N 3847/51, продольные разрезы макушечной части раковины; Донбасс, п.г.т. Старобешево, Бешевское водохранилище, южный берег, балка Желваковая; верхний нижнего карбона, желваковый горизонт: D₂³ — D₃³

Состав. 10 родов: *Marginifera* Waagen, 1884; *Alitaria* Cooper et Muir-Wood, 1967 (= *Alifera* Muir-Wood et Cooper, 1960); *Carlinia* Gordon, 1971; *Eomarginifera* Muir-Wood, 1930 (= *Lissomarginifera* Lane, 1962); *Eomarginiferina* Brunton, 1966; *Kozlowskia* Fredericks, 1933 (рис. 35); *Probolionia* Cooper, 1957; *Protomarginifera* Shiells, 1966; *Protoniella* Bell, 1929; (?) *Strigospina* Liao, 1979.

Развитие и система. Наиболее ранние представители подсемейства еще наследуют некоторые диагностические признаки *Avoniinae*. Это особенно относится к роду *Protoniella*: радиальные ребра хотя и заходят на висцеральную часть, но, вероятно, не у всех видов приближаются к кончику макушки. *Protoniella* отнесена сюда, а не к авониинам потому, что у типового вида ребристость захватывает всю висцеральную часть раковины, а кроме того, уже появляются аурикулярные гребни в спинной створке. Род не так давно ревизован Дж. Робертсом (Roberts, 1971), который отметил у паратипа типового вида наличие альвеолы — признака, спорадически присутствующего среди *Productellinae* и изредка — среди *Leiorproductinae* и *Avoniinae*. У *Protoniella*, как и у некоторых других раннекаменноугольных *Marginiferinae*, еще отсутствовала серия шлейфов на спинной створке. По-видимому, *Protoniella* можно считать исходным родом для всего подсемейства, а раннекаменноугольный род *Eomarginifera* — исходным родом для всех позднепалеозойских *Marginiferinae*. Уже в раннем карбоне у большинства маргиниферин наблюдалась олигомеризация игл, причем чаще всего оставались четыре—шесть опорных игл на брюшной створке, иногда развивался ряд опорных игл в основании боковых склонов. Интересно, что у *Eomarginifera* оставались иногда всего три—четыре иглы на брюшной створке, причем не развивались даже иглы вдоль замочного края. Другая уникальная особенность этого рода — иглы

могли быть приурочены не к ребрам, как у всех ребристых форм, межреберным промежуткам.

Probolionia — единственный род, включавшийся в подсемейство *Probolioninae* (Muir-Wood et Cooper, 1960), обладает всеми особенностями подсемейства *Marginiferinae*, а потому эти подсемейства считаются здесь синонимами. Особенностью *Probolioninae* является большое число шлейфов спинной створки (до 40).

Многие роды, которые в системе Э. Мюр-Вуд и А. Купера включались в состав маргиниферид и даже в состав *Marginiferinae*, переведены здесь в состав исходного для всех продуктаей семейства *Productellidae*, так как они сохраняли низкую полость раковины и филетически не связаны с настоящими *Marginiferinae*.

СЕМЕЙСТВО BUXTONIIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Полость раковины высокая. Висцеральный диск спинной створки уплощен. Радиальная скульптура покрывает весь висцеральный диск. Частые пустулы (основания тонких игл) в шахматном порядке покрывают всю брюшную створку. Еще более тонкие иглы покрывают обычно весь висцеральный диск спинной створки. Обычно имеется антрон, мускульное поле спинной створки смещено вперед от замочного края.

Состав. Три подсемейства: *Tolmatchoffiinae* Sarytcheva, 1963; *Buxtoniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Kochiproductinae* Lazarev, 1985.

Развитие и система. Первые представители букстониид — подсемейство *Tolmatchoffiinae* (турне—визе) — внешне весьма сходны с диктиоклостидами. Все же предпочтительнее оставить *Tolmatchoffiinae* в составе букстониид, а не диктиоклостид. Дело в том, что если сравнить два направления эволюции от *Semiproductinae*, с одной стороны, к *Buxtoniinae* s. str. и *Kochiproductinae*, а с другой — к *Dictyoclostinae*, то *Tolmatchoffiinae* оказываются на первом пути развития: более тонкая и частая иглистость брюшной створки, развитие игл на спинной створке, сохранение антрона. Поэтому сходство в форме раковины и менее сильная иглистость спинной створки (относительно типичных букстониид) можно считать признаками, унаследованными от *Semiproductinae* (семейство *Leiorproductidae*), а не указанием на близкое родство с диктиоклостидами.

Следующее подсемейство — *Buxtoniinae* — характеризуется преимущественно маленькой раковиной с резко выраженной радиальной скульптурой. Среди его представителей *Buxtonia* занимает промежуточное положение между остальными букстониинами и *Kochiproductinae*. Поэтому некоторое сомнение вызывает целесообразность разделения этих групп. Однако *Kochiproductus* образует вполне отчетливую и длительно существовавшую филогенетическую ветвь, первые представители которой уже обладали крупным размером раковины и ободками по краю шлейфа (Shiells, 1968, 1969).

ПОДСЕМЕЙСТВО TOLMATCHOFFIINAE SARYTCHEVA, 1963

Диагноз. Раковина среднего размера, редко — крупная, с различно развитым шлейфом, относительно тонкой радиальной ребристостью на всем висцеральном диске, многочисленными тонкими иглами на брюшной створке и очень тонкими иглами в передней части и на ушках спинной створки. Концентрическая скульптура обычно не развивалась. Основание септы раздвоенное (имеется антрон).

Состав. Шесть родов: *Tolmatchoffia* Fredericks, 1933; *Libys* Termier et Termier, 1974; *Marginatia* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?) *Marginoproductus* Tan Zhen-xiu, 1986; *Setigerites* Girty, 1939 (= *Setigerella* Girty, 1938); *Tomilia* Sarytcheva, 1963; *Tomiproductus* Sarytcheva, 1963; *Xinshaoproductus* Tan Zhen-xiu, 1986.

Развитие и система. *Tolmatchoffiinae* — первое подсемейство букстониид, которое возникло, как и диктиоклостиды, от *Semiproductinae*. В обоих параллельных стволах сформировался новый признак, хорошо отличающий эти

группы от семипродуктид, — радиальная ребристость, покрывающая всю поверхность висцерального диска. Кроме того, в отличие от семипродуктин иглистость спинной створки становится постоянным (диагностическим) признаком *Tolmatchoffiinae*.

Ретикулятная скульптура висцерального диска почти не развивалась среди представителей толмачевиин. Особое место в подсемействе занимает род *Marginatia*, который характеризуется несвойственной данному подсемейству ретикулятной скульптурой висцерального диска, а также развитием латерального валика в спинной створке. Можно было бы выделить из толмачевиин новое подсемейство, характеризующееся развитием маргинальных образований, включив в него, кроме *Marginatia*, еще два китайских рода — *Marginoproductus* и *Xinshaoproductus*. Неясно, однако, отличие китайских родов от *Marginatia*; соответственно вызывает сомнение целесообразность обособления единственного рода в новое подсемейство.

ПОДСЕМЕЙСТВО BUXTONIIINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Раковина маленькая или среднего размера. Радиальные ребра хорошо выражены, непрерывные. Густая сеть мелких игл на обеих створках. Концентрическая скульптура развита слабее радиальной, иногда отсутствует. Шлейф обычно короткий, иногда с концентрическим ободком. Опорные пластины и антрон изменчиво развиты.

Состав. Четыре рода: *Buxtonia* Thomas, 1914; *Flexaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Labriproductus* Cooper et Muir-Wood, 1951 (= *Worthenella* Girty, 1938); *Marginicinctus* Sutton, 1938.

Развитие и система. Эта группа появилась в турне. Не совсем ясно, связана ли она происхождением с *Tolmatchoffiinae* или возникла параллельно толмачевиинам непосредственно от семипродуктин. Группа, очевидно, не перешла границы раннего и среднего карбона. „Букстонииды” выше этой границы относятся либо к *Kochiproductinae*, либо к представителям *Juresaniidae* (которые отличаются отсутствием непрерывной радиальной ребристости). Опорные пластины у *Buxtoniinae* возникли, по-видимому, на более поздних стадиях онтогенеза, чем у представителей *Juresaniinae*, и к тому же иногда замуровывались еще более поздними отложениями раковинного вещества. Поэтому их наличие не всегда устанавливается путем слабого протравливания кислотой наружной поверхности и они не всегда видны на внутренней поверхности.

ПОДСЕМЕЙСТВО KOCHIPRODUCTINAE LAZAREV, 1985

Табл. XIII, фиг. 8; табл. XXIII

Диагноз. Раковина крупная. Висцеральный диск полностью покрыт радиальной ребристостью. Концентрические морщины более глубокие, чем радиальные ребра, но неоднородные и прерывистые. Они пересекают ребра на висцеральном диске, но не прерывают их. Частые пустулы расположены в шахматном порядке. Весь висцеральный диск спинной створки покрыт тонкими иглами. Шлейф либо не развит, либо на последней стадии роста формируется ободок, окаймляющий передний и боковые края раковины. Опорные пластины редко развиты и, по-видимому, не возникают на самой ранней стадии роста раковины.

Состав. Четыре рода: *Kochiproductus* Dunbar, 1955 (= *Tschernyschewiella* Fredericks, 1924); *Buxtonioides* Mendes, 1959; *Gemmulicosta* Waterhouse, 1971; (?) *Septiconcha* Termier et al., 1974.

Развитие и система. Непрерывная радиальная ребристость позволяет вывести это подсемейство из *Tolmatchoffiinae*. В отличие от толмачевиин иглистость покрывает равномерно весь висцеральный диск спинной створки. Это наряду с общим габитусом раковины делает кохипродуктин сходными с *Pustula* — представителем другого надсемейства. Кроме непрерывной радиальной ребристо-

сти, представители *Kochiproductinae* отличаются от *Pustulinae* тенденцией к перемещению мускульного поля спинной створки вперед от замочного края. Тем не менее параллелизм по целому комплексу признаков с каменноугольными и пермскими представителями *Echinoconchasea* очевиден.

Наиболее ранние, визейские представители подсемейства детально описаны К. Шиллом (Shiells, 1968, 1969) как *Kochiproductus coronus* и *K. magnus*. Эти виды теперь нужно относить к роду *Gemmulicosta*, отличающемуся отсутствием срединной септы (? валика) в макушечной части брюшной створки.

НАДСЕМЕЙСТВО ECHINOCONCHASEA STEHLI, 1954

Диагноз. Продуктидины с густой сетью мелких игл, покрывающих всю поверхность обеих створок. Радиальная ребристость не развивается. Ушки маленькие, так что обычно максимальная ширина раковины приурочена к ее срединной части. У высокополостных ехиноконхачей шлейф почти не развивался.

Состав. Три семейства: *Sentosiidae* McKellar, 1970; *Juresaniidae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Echinoconchidae* Stehli, 1954.

Развитие и система. Надсемейство *Echinoconchasea* в настоящем понимании объединяет группу, первые представители которой филогенетически обособились в начале эйфеля. Все потомки этих форм с первично возникшей иглистостью спинной створки объединены в надсемейство *Echinoconchasea*.

Так же как и в надсемействе *Productasea*, здесь выделено наиболее раннее исходное семейство, характеризующееся низкой полостью тела — *Sentosiidae*. Два других семейства возникли позже, в раннем карбоне, и различаются между собой не только особенностями скульптуры, но и особенностями внутреннего строения: у *Echinoconchidae* никогда не развивались опорные пластины, а у всех каменноугольных *Juresaniidae* опорные пластины имелись. Соответствующих аналогов среди продуктачей нет, хотя можно сопоставить между собой семейства продуктачей и ехиноконхачей по скульптуре: *Leioproductidae* — *Juresaniidae* (примитивный тип скульптуры); *Productidae*, *Vuxtoniidae*, *Dictyoclostidae* — *Echinoconchidae* (продвинутый тип скульптуры).

СЕМЕЙСТВО SENTOSIIDAE MCKELLAR, 1970

Диагноз. Ехиноконхачей с умеренно низкой полостью раковины.

Состав. Четыре подсемейства: *Caucasiproductinae* Lazarev, 1987; *Bagrasiinae* Nalivkin, 1979; *Sentosiinae* McKellar, 1970; *Tubersulculinae* Waterhouse, 1971.

Развитие и система. Это наиболее раннее и консервативное семейство ехиноконхачей — аналог семейства *Productellidae* среди продуктачей. Так же как и у *Productellidae*, в этом семействе имеются группы, отличающиеся между собой по наличию замкового сочленения створок: *Caucasiproductinae* (эйфель—фамен, до зоны *Cluemenia*) и *Sentosiinae* (фамен, зона *Cluemenia*—пермь). Третье подсемейство *Tubersulculinae* аналогично продуктеллидному подсемейству *Huystriaculinae* по развитию маргинальных структур. Продуктеллидному подсемейству *Costispiniferinae*, у которого вторично (независимо от лейопродуктид) возникла высокая полость раковины, нет аналогов среди сентозииин.

ПОДСЕМЕЙСТВО CAUCASIPRODUCTINAE LAZAREV, 1987

Табл. I, фиг. 8—12; табл. XXIV; табл. XXV, фиг. 1—3

Диагноз. Сентозииды, у которых имеются зубы и зубные ямки. Латеральные (кардинальные) валики на одной или обеих створках обычно слабо развиты, короткие, отклоняются от замочного края.

Состав. Три рода: *Caucasiproductus* Lazarev, 1987 (рис. 36, 37); *Praewaagenoconcha* Sokolskaja, 1948; *Strophoproductus* Nakivkin, 1937.

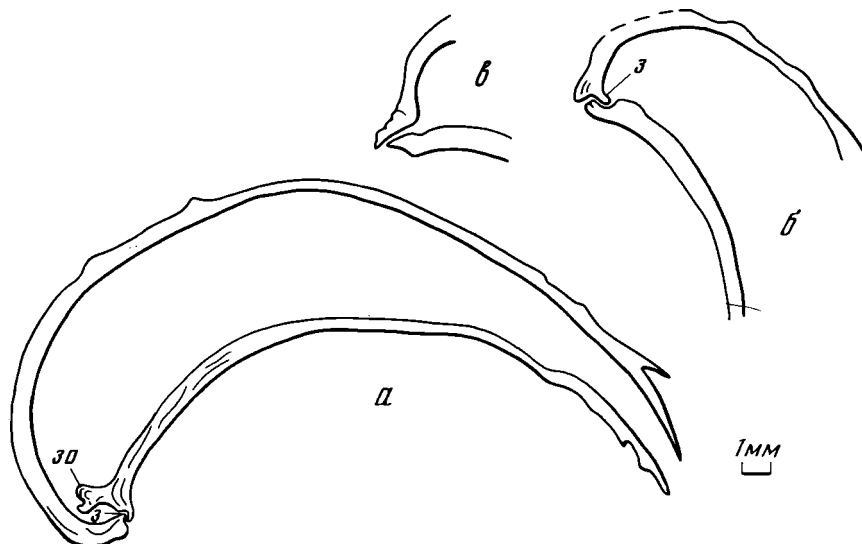


Рис. 36. *Caucasi-productus gretchishnikovae* Lazarev, 1987; экз. N4127/95, продольные разрезы, параллельные плоскости симметрии; Закавказье, р. Джаанам-Дереси, около пос. Садерак; живетский ярус, зона I. *pseudowilliamsi*

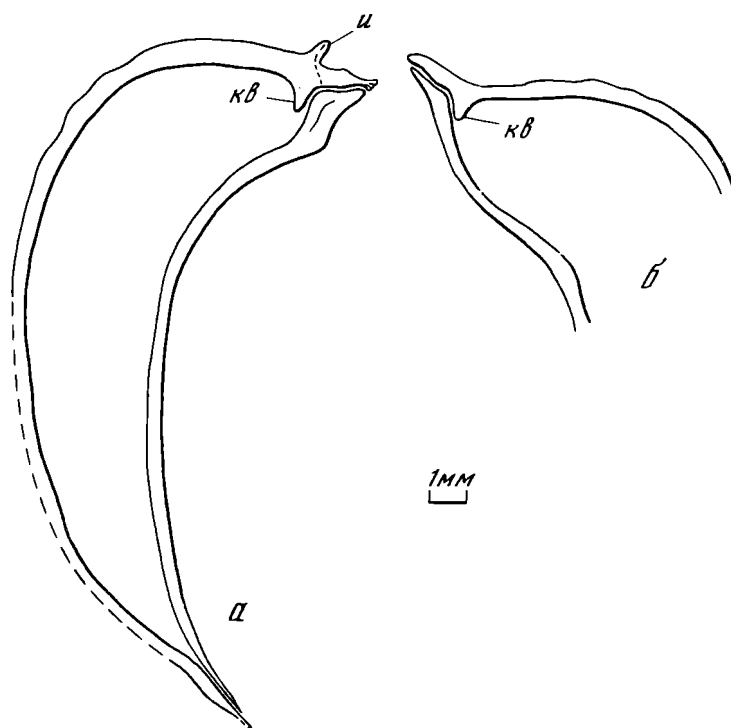


Рис. 37. *Caucasi-productus gretchishnikovae* Lazarev, 1987; экз. N 4127/100, продольные разрезы, параллельные плоскости симметрии; Закавказье, р. Джаанам-Дереси, около пос. Садерак; живетский ярус, зона I. *pseudowilliamsi*

Развитие и система. *Caucasiproductinae* — исходное подсемейство всех ехиноконхацей. Самые ранние представители его — род *Caucasiproductus* — известные из аналогов кувена Монголии и аналогов эйфеля Бирмы (Anderson, Voucot, Johnson, 1969), а также из низов живета или, возможно, даже верхов кувена — зона *Mucrospirifer diluvianoides*—*Radiomena irregularis*—Закавказья (Гречишникова и др., 1983). Они характеризуются уже целиком иглистой спинной створкой (табл. I, фиг. 8а; табл. XXIV, фиг. 8). Таким образом, стратиграфически ниже должны быть формы, у которых иглистость спинной створки только появлялась, т.е. была приурочена к переднему краю створки. Первые *Caucasiproductinae* должны происходить от тех продуктеллин, у которых появилась густая сеть мелких игл на брюшной створке, поскольку обычно наличие игл на спинной створке коррелируется с наличием густой сети игл на брюшной створке. Иными словами, появление игл на спинной створке следовало за усилением иглистости брюшной створки. В Закавказье формы с густой сетью игл на брюшной створке известны из низов зоны *Alatiformis araxica* — *Dagnachonetes caucasicus* (Гречишникова и др., 1983) — см. табл. XXIV, фиг. 1. Можно ожидать, что аналогичные формы будут найдены в стратиграфически более низких отложениях.

Утрата замкового сочленения створок, что соответствовало трансформации в подсемейство *Sentosiinae*, происходила быстро, но ее следы в палеонтологической летописи известны (Лазарев, 1986а).

Уже в пределе *Caucasiproductinae* наметилась дивергенция по степени выраженности концентрической скульптуры. Поэтому формирование подсемейства *Sentosiinae* происходило по крайней мере двумя стволами: род *Laminatia* имел предков с замком (Лазарев, 1986а), а параллельно редукция замка у *Praewaagenosoncha* привела к появлению *Sentosia*.

ПОДСЕМЕЙСТВО BAGRASIIINAE NALIVKIN, 1979

Диагноз. Замковое сочленение отсутствует, маргинальные образования не развиты. Форма раковины напоминает хонетацей. Своеобразная ребристость — тонкие, сильновытянутые основания игл, переходящие впереди в ребрышки, создает ошибочное впечатление непрерывных ребер на всей раковине. Иглы разбросаны по всей поверхности обеих створок.

Состав. Два рода: *Bagrasia* Nalivkin, 1960; *Ericiatia* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. Эта своеобразная группа была первоначально выделена как монотипное подсемейство в составе линопродуктид (Наливкин, 1979). Представители *Bagrasia* редки в местонахождениях и до сих пор были плохо изучены. Изучение новых находок И. А. Драневич в топотипическом районе (из верхов фамена Южного Урала) заставило усомниться в систематической принадлежности этого подсемейства. Сомнения подтвердились после того, как Драневич в 1988 г. нашла и переизучила оригиналы типового вида (Карпышев, Крестовников, 1938). Отсутствие непрерывных ребер в примакушечной части раковины свидетельствует о том, что тонкая ребристость баграсий не унаследована от хонетид (что свойственно линопродуктацеям), а вторично появилась (признак продуктацей). Низкая полость раковины и иглы на висцеральном диске спинной створки позволяют отнести баграсий к низкополостным ехиноконхацеям.

ПОДСЕМЕЙСТВО SENTOSIINAE MCKELLAR, 1970

Табл. XXV, фиг. 4—8

Диагноз. Сентозииды, у которых зубы и зубные ямки отсутствуют. Латеральные (кардинальные) валики короткие, отклоняются от замочного края.

Состав. Восемь родов: *Sentosia* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Ericiatia* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Impiacus* Lazarev et Suursuren, 1988; *Krotovia* Fredericks, 1928; *Laminatia* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Productellana* Stainbrook, 1950; *Sen-*

tosioides Lazarev, 1990; Stegacanthia Muir-Wood et Cooper, 1960; Strictozoster Grant, 1976; (?) Lethamia Waterhouse, 1973; Uraloconchus, gen. nov.

Развитие и система. Эта группа продолжает линию развития древнейших ехиноконхацей, а именно Caucasiproductinae, отличаясь от последних отсутствием замкового сочленения створок. В общей структуре системы Sentosiinae по низкой полости раковины и отсутствию замка соответствуют Rugaurinae среди продуктеллид и тем представителям Semiproductinae и Leioproductinae среди лейопродуктид, у которых уже редуцировались зубы и зубные ямки.

Внутреннее строение Lethamia остается почти неизвестным, поэтому этот род включен в состав подсемейства условно.

Род Uraloconchus Lazarev, gen. nov.

Типовой вид — *Productus jakovlevi* Tchernyschew, 1902; сакмарский ярус Южного Урала.

Диагноз. Раковина среднего размера, уплощенная. Брюшная створка без синуса, с плоскими закругленными ушками. На поверхности раковины (кроме примакушечной части) — концентрические пояса с концентрическими рядами игл. В каждом поясе по несколько рядов игл, причем задний ряд игл несколько более крупный.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от *Laminatia* и *Stegacantia* почти невытянутыми основаниями игл и отсутствием концентрических морщин в примакушечной части раковины.

ПОДСЕМЕЙСТВО TUBERSULCULINAE WATERHOUSE, 1971

Табл. XIII, фиг. 8; табл. XXV, фиг. 9

Диагноз. Зубы и зубные ямки отсутствуют. Маргинальные образования в виде длинных латеральных валиков внутри спинной створки, которые иногда переходят в маргинальные валики.

Состав. Четыре рода: *Tubersulculus* Waterhouse, 1971; *Fimbrinia* Cooper, 1972 (= *Fimbriaria* Muir-Wood et Cooper, 1960); *Scolococoncha* Gordon, 1966; *Tuberculatella* Waterhouse, 1982.

Развитие и система. Интересно отметить, что латеральные валики впервые возникли у самого первого рода ехиноконхацей — *Caucasiproductus*. Это были гладкие валики, приуроченные к местам смыкания заднебоковых краев створки (кардинальные валики). Они были развиты в разной степени на внутренней поверхности спинной или брюшной створки (табл. XXIV, фиг. 2, 12). У более молодых родов подсемейства *Caucasiproductinae* валики приблизились к замочному краю, т.е. стали почти типично выраженными кардинальными валиками, а позже, в раннем карбоне эти валики у туберсулькулин удлинялись, распространяясь на боковые края, а часто и на передний край спинной или обеих створок. По наличию маргинальных образований данное подсемейство аналогично *Hustrictulinae* среди продуктеллид, *Plicatiferinae* и *Semicostellinae* среди лейопродуктид и всем подсемействам семейства *Productidae*, кроме *Avoniinae*.

СЕМЕЙСТВО ECHINOCONCHIDAE STEHLI, 1954

Диагноз. Полость раковины высокая, шлейфы не развиваются. Концентрические элементы скульптуры обычно хорошо развиты по всей поверхности раковины (морщины, пластины, валики), причем рельеф поверхности одной из створок — негативное отражение рельефа поверхности другой створки. Иглы — в концентрических рядах, обычно дифференцированы по размеру (ряды относительно

более мелких игл располагаются впереди). Антрон и опорные пластины отсутствуют.

Состав. Четыре подсемейства: *Overtoniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960 (= *Pustulinae* Waterhouse, 1981); *Echinonconchinae* Stehli, 1954; *Karavankininae* Ramovš, 1966; *Calliprotiniinae* Lazarev, 1985.

Развитие и система. Семейство характеризуется сильным развитием концентрической скульптуры — признак, который начал формироваться еще в пределе предкового семейства *Sentosiidae*. В отличие от последних у ехиноконхид возникает высокая полость раковины. Кроме того, мускульное поле спинной створки ехиноконхид перемещалось вперед от замочного края, а в освободившуюся макушечную часть у основания замочного отростка вторгалась мантийная полость, разделенная только септой, вдоль которой поднимался от дна створки эпителий (Лазарев, 1985б).

Разные подсемейства ехиноконхид отличаются особенностями концентрической скульптуры. В наиболее примитивном подсемействе — *Overtoniinae* — почти не развивалась дифференциация игл по размеру. Это свидетельствует о том, что ехиноконхиды возникали по крайней мере двумя стволами от сентозиид, среди которых уже наблюдается дифференциация игл. Часть овертониид характеризуется также отсутствием выраженной септы между основанием замочного отростка и мускульным полем, а также близким расположением последнего к замочному краю — признаками, унаследованными от сентозиид. Два подсемейства ехиноконхид — *Echinonconchinae* и *Karavankininae* — характеризуются независимым появлением мускульных платформ в спинной створке. А подсемейство *Calliprotiniinae* отличается, кроме особенностей скульптуры, развитием маргинальных образований — латеральных и маргинальных валиков, т.е. сопоставляется по этому признаку со многими подсемействами других семейств.

ПОДСЕМЕЙСТВО OVERTONIINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960 (= *Pustulinae* Waterhouse, 1981)

Диагноз. Раковина среднего размера. Концентрическая скульптура в примакушечной части раковины не всегда хорошо выражена, а иглы в концентрических рядах не дифференцированы по размеру (редко — дифференцированы, но только в передней части раковины). Маргинальные образования отсутствуют.

Состав. Шесть родов: *Overtonia* Thomas, 1914; *Etheridgina* Oehlert, 1887; *Pustula* Thomas, 1914; *Quasiavonia* Brunton, 1966; *Scutepustula* Sarytcheva, 1963; *Septarinia* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. *Overtoniinae* понимается здесь как наименее продвинутое среди ехиноконхид подсемейство. Признаки консервативные: не всегда хорошо выраженная концентрическая скульптура примакушечной части раковины, отсутствие дифференциации игл по размеру в концентрических рядах (дифференциация игл наблюдается только у *Septarinia* и только на передней части раковины); часто мускульное поле спинной створки приближено к замочному краю. Подсемейства *Overtoniinae* и *Pustulinae* здесь объединены, хотя Дж. Уотерхауз диагностировал последнее из них как не имеющее концентрических пластин и дифференцированных игл. Однако концентрические элементы скульптуры у видов *Pustula*, в том числе и у типового вида, довольно хорошо выражены (Thomas, 1914), а дифференциация игл на концентрических пластинах передней части раковины *Septarinia* показана и описана авторами этого рода (Muir-Wood et Cooper, 1960). Таким образом, к овертониинам отнесены роды ехиноконхид, у которых концентрические элементы скульптуры хотя и четко выражены, но недоразвиты: либо концентрические морщины и пластины слабо развиты на примакушечной части раковины, либо иглы не дифференцированы по размеру в концентрических рядах. Кроме того, у некоторых представителей, особенно у *Overtonia*,

срединная септа между замочным отростком и мускульным полем не выражена; вместо нее здесь присутствует широкая гладкая площадка, соответствующая прилеганию к данной поверхности висцеральной (целомической) полости. Иными словами, для этой группы еще не всегда характерно проникновение мантийной полости к основанию замочного отростка.

Необычным признаком для ехиноконхацей и даже для всех продуктидин обладает *Septaginia* — срединная септа внутри брюшной створки.

Другой признак, не свойственный ехиноконхацеям — появление радиальной ребристости в передней части раковины у некоторых экземпляров вида *Quasiavonia aculeata* (Sow.) (Brunton, 1966). В данном случае этот изменчивый признак не имеет систематического значения и лишь обнаруживает свое присутствие в латентном состоянии у ехиноконхацей.

Слабая морфологическая продвинутость относительно остальных ехиноконхид, вероятно, определила и небольшой интервал стратиграфического распространения, ограниченный ранним карбоном.

ПОДСЕМЕЙСТВО ECHINOCONCHINAE STENLI, 1954

Табл. XXVI—XXVIII

Диагноз. Раковина среднего размера или крупная. Концентрическая скульптура брюшной створки в виде низких уплощенных, часто асимметричных (куэстообразных) валиков. Концентрические ряды игл приурочены к более высокой передней части валиков и дифференцированы на относительно крупные (один-два ряда) и мелкие (несколько рядов спереди); полосы без игл значительно уже и приурочены к наиболее пониженным участкам (см. рис. 3,а). Тенденция к поднятию мускульного поля приводит к появлению мускульной платформы у пермских форм (пара гребней, вершины которых отогнуты в стороны). Кардинальные валики — вдоль замочного края.

Состав. Три рода: *Echinoconchus* Weller, 1914; *Echinaria* Muir-Wood et Cooper, 1960 (рис. 38); *Stepanoconchus* Lazarev, 1985 (рис. 39, 40).

Развитие и система. Подсемейство возникло от сентозиин, имевших сходный характер скульптуры — *Laminatia*, *Stegacanthia*. У последних уже появилась дифференциация игл на переднем крае раковины. Однако другие признаки — низкая полость раковины, отклоняющиеся от замочного края кардинальные валики, очень близкое к замочному краю расположение мускульного поля — типичны для сентозиин. В ходе эволюции наблюдается общая тенденция к формированию мускульной платформы (Лазарев, 1985а). Последний род — *Stepanoconchus* — закончил свое существование в сакмарский век.

ПОДСЕМЕЙСТВО KARAVANKININAE RAMOVŠ, 1966

Табл. XXIX

Диагноз. Раковина мелкая или среднего размера. Концентрическая скульптура в виде почти симметричных и очень рельефных валиков. К высоким участкам валиков приурочены концентрические ряды игл, дифференцированных на относительно крупные и мелкие. Их разделяют широкие полосы без игл (см. рис. 3,в). Тенденция к поднятию мускульного поля приводит к появлению мускульной платформы (пара гребней, вершины которых отогнуты к средней линии) уже в начале среднего карбона. Кардинальные валики — вдоль замочного края.

Состав. Два рода: *Karavankina* Ramovš, 1966; *Echinoconchella* Lazarev, 1985.

Развитие и система. Это подсемейство, так же как и *Echinoconchinae*, характеризуется устойчивым характером скульптуры на всем протяжении развития и тенденцией к формированию мускульной платформы в спинной створке. Наиболее редкие находки караванкинин, обладавших мускульной платформой, известны из отложений зоны *Reticuloceras* (известняк E₁) Донбасса. У представителей

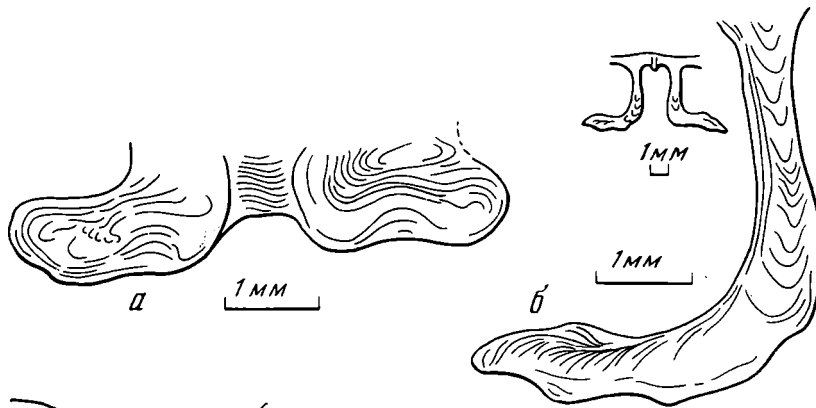


Рис. 39

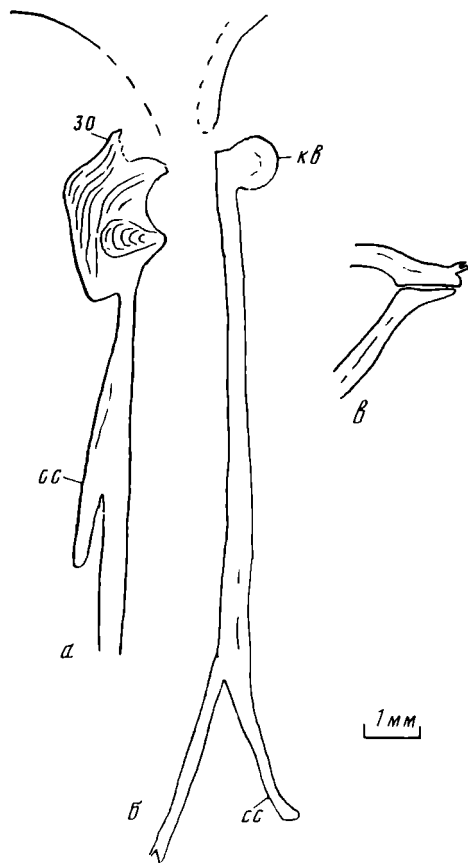


Рис. 38

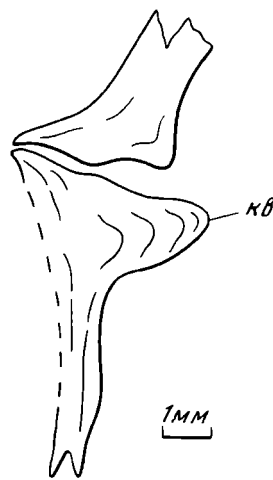


Рис. 40

Рис. 38. *Echinaria defensiformis* Aisenverg; экз. N 3847/466, продольные размеры макушечной части раковины параллельно плоскости симметрии; Донбасс, п.г.т. Старобешеве, правый берег р. Кальмиус против с. Вознесенки; нижний карбон, известняк D₃¹⁻²

Рис. 39. *Stepanoconchus postpunctatus* (Stepanov); экз. N 3820/50; поперечный разрез спинной створки, вершины мускульных гребней отогнуты в стороны; а—в — 6,3 мм от макушки; б — в 14,1 мм от макушки, справа — фрагмент; Южный Урал, гора Шах-Тау, верхний уступ; нижняя пермь (сборы Е.А. Ивановой, 1965 г.)

Рис. 40. *Stepanoconchus postpunctatus* (Step.); экз. N3820/58, продольный разрез примакушечной части раковины параллельно плоскости симметрии; Южный Урал, гора Шах-Тау, верхний уступ (1965 г.); нижняя пермь

Echinocoenochidae мускульная платформа появилась только в самом конце карбона (Лазарев, 1985а). Мускульная платформа в обоих случаях состоит из пары высоких гребней с отогнутыми вершинами (места прикрепления аддукторов): у ехиноконхин гребни отогнуты в стороны, а у караванкинин — к средней линии створки.

ПОДСЕМЕЙСТВО CALLIPROTONIINAE LAZAREV, 1985

Табл. XXX

Диагноз. Раковина среднего размера. Концентрическая скульптура брюшной створки в виде узких низких валиков, разделяющих широкие плоские полосы. Последние заняты равномерно распределенными по поверхности иглами одного размера (см. рис. 3,б); относительно мелкие иглы не всегда заметны (и только в передней части створки), а у пермских форм, по-видимому, полностью редуцируются. Хорошо выражены латеральные валики, которые переходят впереди в низкий маргинальный валик.

Состав. Один род — *Calliprotonia* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. Самый ранний представитель этой группы найден в аналогах подольского горизонта северного крыла Московской синеклизы (Лазарев, 1984в)¹. На брюшной створке этой формы дифференциация игл по размеру еще очень нечеткая: в передней части створки диаметр игл в одной полоске иногда постепенно уменьшается в переднем направлении. Между тем у других ехиноконхид уже в турнейский век была хорошо выражена дифференциация игл по размеру. Это обстоятельство, а также развитие маргинальных структур дает основание предполагать, что *Calliprotoniinae* филогенетически связаны с представителями *Tubersulculinae*. Если это подтвердится, то данное подсемейство следовало бы рассматривать в составе *Sentosiidae*, и тогда оно в структурном отношении будет аналогом подсемейства *Costispiniferinae* (семейство *Productellidae*).

СЕМЕЙСТВО JURSANIIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Полость раковины высокая, шлейфы обычно не развиваются. Концентрические элементы скульптуры не развиты или развиты только в передней части раковины. Иглы могут дифференцироваться по размеру только в передней части раковины. Антрон и опорные пластины развиты у каменноугольных представителей, у пермских — происходит редукция опорных пластин.

Состав. Три подсемейства: *Bathymyoniinae* Lazarev, 1986; *Juresaniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Waagenocoenochinae* Muir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. *Juresaniidae* в настоящем смысле охватывает группы, которые до сих пор относились к семейству *Vuxtoniidae*. Однако сам род *Vuxtonia* и некоторые другие роды, обладающие непрерывной радиальной ребристостью, филогенетически связаны совсем с другим стволом развития продуктидин (продуктацеи, линия развития *Semiproductinae*—*Vuxtoniinae*). Поэтому большая часть "букстониид" без радиальной ребристости объединена здесь в семейство *Juresaniidae*. Разные ветви этого семейства — перечисленные подсемейства — характеризуются сходной тенденцией в развитии опорных пластин (Лазарев, 1985а), что было связано со все более ранним в онтогенезе отрывом висцеральной полости от дна спинной створки (Лазарев, 1985б). Эта тенденция привела независимо в каждом из подсемейств к редукции опорных пластин в перми.

Разные подсемейства юрезаниид отличаются между собой главным образом развитием скульптуры. Среди некоторых юрезаниид в ходе исторического развития усиливалась концентрическая скульптура, что наряду с редукцией опорных пластин делает соответствующие роды трудноотличимыми от ехиноконхид.

¹ Отложения средней части подольского горизонта, откуда известна единичная находка *Calliprotonia* sp., по-видимому, древнее, чем верхи нижнего деюйна, где тоже известны единичные находки этого рода (Sutherland, Harlow, 1973).

Ранее я ошибочно полагал, что шахматному расположению оснований игл в этой группе предшествовала радиальная скульптура (Лазарев, 1985а). Теперь после изучения девонских и турнейских продуктидин эти представления пришлось изменить. Группа с непрерывной радиальной ребристостью (куда относится и род *Vuxtonia*) отнесена к другому надсемейству. Для оставшихся "букстониид" предлагается название *Bathymyoniinae*. Их скульптура и скульптура *Juresaniinae* становятся очень сходными к позднему карбону: у представителей *Bathymyoniinae* роль концентрических элементов скульптуры постепенно увеличивалась в ходе исторического развития, а у представителей *Juresaniinae*, наоборот, уменьшалась. В результате степень развития концентрических полос у представителей обеих групп к верхнему карбону выравнилась.

ПОДСЕМЕЙСТВО BATHYMYONIINAE LAZAREV, 1986

Табл. XXXI; табл. XXXII, фиг. 1

Диагноз. Скульптура макушечной части брюшной створки — пустулы в шахматном порядке и слабые, едва заметные прерывистые нерегулярные концентрические морщинки. В передней части раковины хорошо развиты непрерывные концентрические морщины или пластины с пустулами, концентрически расположенными и дифференцированными по размеру. С московского века наблюдается тенденция к перемещению концентрической скульптуры к макушке (на более ранние стадии роста).

Состав. Три рода: *Buntoxia* Lazarev, 1986; *Bathymyonia* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Vediproductus* Sarytcheva, 1965.

Развитие и система. Первые представители *Buntoxia* из серпуховских отложений Подмосковья (они пока не описаны) внешне очень сходны со средними и позднекаменноугольными представителями *V. mosquensis*. Во всяком случае, до сих пор трудно разграничить эти формы на уровне родов. Единственное различие, которое пока удалось установить, это более поздняя закладка в онтогенезе опорных пластин у раннекаменноугольных представителей (требуется сильное протравливание кислотой, чтобы выявить их). Однако пока этот признак трудно использовать для разделения *Buntoxia* на два рода, так что стратиграфическое распространение *Buntoxia* остается весьма широким.

В Донбассе к *Buntoxia* относятся следующие виды из серпуховских отложений: *V. subscabricula* Ais., 1983 и *V. bankovskyi* Ais., 1983 (Айзенберг, 1983). Что касается вида, описанного Д.Е. Айзенбергом (1983) как *Vuxtonia scabra*, то он, обладая хорошо выраженными концентрическими морщинами по всей створке, относится, по всей вероятности, к основанию другой филетической ветви, ведущей к *Parajuresania*.

Интересно, что у наиболее молодого рода — *Vediproductus* из гнишиковского горизонта (мургабский ярус) — появляются отчетливо выраженные латеральные валики. Это единственный род юрезаниид, у которого развиваются маргинальные образования.

Пермские представители подсемейства, особенно род *Vediproductus*, были очень сходными с *Echinopochinae* по скульптуре и отсутствию опорных пластин на ранней стадии онтогенеза.

ПОДСЕМЕЙСТВО JURSANIINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Табл. XXXII, фиг. 2—6; табл. XXXIII, фиг. 8—11

Диагноз. Скульптура макушечной части брюшной створки — пустулы в шахматном порядке на гладкой поверхности. Концентрические морщины на всей поверхности развиты у ранне- и среднекаменноугольных представителей и у некоторых позднекаменноугольных форм. Начиная с московского века наблюдается тенденция к ослаблению концентрической скульптуры.

Состав. Пять родов: *Juresania* Fredericks, 1928 (рис. 41); *Ametoria* Cooper et

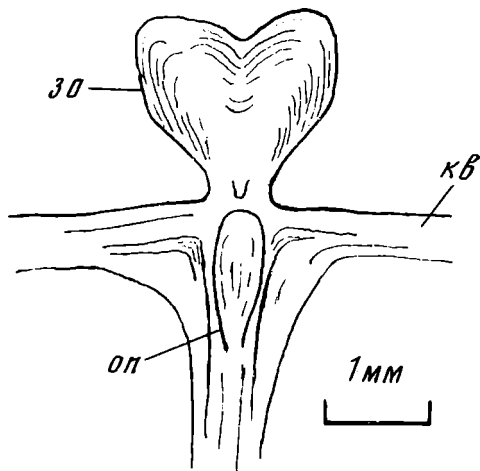


Рис. 41. *Juresania juresanensis* (Tsch.) экз. N 3820/11, тангенциальный разрез примакушечной части спинной створки; Южный Урал, р. Юрезань; в 3 км ниже д. Идильбаево; ассельский ярус, шиханский горизонт

Grant, 1975; *Cubacula* Lazarev, 1986; *Parajuresania* Lazarev, 1982; *Pulchratia* Tuir-Wood et Cooper, 1960.

Развитие и система. Наиболее ранние юрезанины известны из Морроу США, где они описаны П. Сатерлендом и Ф. Харлоу (Sutherland, Harlow, 1973) как *Pulchratia* (?) *pustulosa* и *P.* (?) *picuris*. Однако есть основания полагать, что эта группа возникла еще в раннем карбоне: Д.Е. Айзенберг (1983) описал под назва-

нием *Vuxtonia scabra* форму с хорошо развитыми концентриками по всей створке из аналогов серпуховского яруса (известняки D₃ и D₅). В московский век наблюдается дивергенция рода *Parajuresania* на две ветви: род *Cubacula*, который сохраняет концентрическую скульптуру на всей поверхности раковины, и род *Juresania*, в пределах которого концентрическая скульптура сильно ослабевает в примакушечной части раковины. Продолжение этой тенденции привело к появлению в перми рода *Ametoria*, лишённого концентрической скульптуры. Дифференциация игл по размеру сохранилась у *Ametoria*, но здесь относительно мелкие и крупные иглы уже не располагались концентрическими рядами, как у *Juresania*.

В позднем карбоне и у *Cubacula*, и у *Juresania* наблюдалось слияние передних концов опорных пластин. Дальнейшее перемещение к макушке точки слияния опорных пластин привело в перми к их полной редукции (род *Ametoria*).

Таким образом, по степени выраженности концентрической скульптуры род *Juresania* (верхний карбон—ассель), с одной стороны, и *Buntoxia* и *Bathymyoia* — с другой, очень сходны. Батимионины отличаются тем, что примакушечная часть их брюшных створок, где не развиты сильные концентрические полосы с дифференцированными иглами, покрыта слабыми прерывистыми концентрическими морщинками, в то время как у юрезанин соответствующая поверхность гладкая. Кроме того, размер раковин у юрезанин в среднем мельче, а боковые склоны круче.

ПОДСЕМЕЙСТВО WAAGENOCONCHINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Табл. XXXIV, XXXV

Диагноз. Скульптура в виде мелких, густорасположенных в правильном шахматном порядке пустул. У переднего края взрослых экземпляров появляется концентрический пояс с еще более мелкими иглами.

Состав. Три рода: *Waagenoconcha* Chao, 1927 (= *Ruthenia* Fredericks, 1928); *Balkhasheconcha* Lazarev, 1985; *Spinauris* Roberts, 1971.

Развитие и система. С некоторым сомнением в состав подсемейства здесь включен род *Spinauris* из турне Австралии (Roberts, 1971). Наряду с почти полной идентичностью скульптуры с остальными ваагеноконхидами этот род имеет еще ряд своеобразных особенностей. Сюда в первую очередь относится отсутствие настоящих опорных пластин, хотя антрон уже появляется у некоторых экземпляров типового вида *S. cristata* (Roberts, 1971, табл. 20, фиг. 1, 6, 7). Этот признак, так же как и относительно короткий замочный отросток, можно рассматривать в качестве примитивного, унаследованного от сентозиид. Наряду

с ними имеются признаки, не свойственные другим юрезанидам: маргинальные образования, хотя и слабовыраженные, пучок более крупных игл на ушках, коленчатый перегиб края спинной створки.

Можно предполагать, что настоящие опорные пластины сформировались в этой группе примерно в визейский век. У *Spinauris*, очевидно, настоящих опорных пластин еще не было (см. главу "Вопросы морфологии"), но уже закладывались утолщения, разделенные антроном у некоторых взрослых особей (Roberts, 1971, табл. 20, фиг. 6, 7). В раннем и среднем карбоне опорные пластины были еще не слившимися впереди (род *Balkhashesconcha*), далее должна следовать стадия, на которой происходила конвергенция опорных пластин (гипотетический новый род) и конечная стадия в перми — редукция опорных пластин (род *Waagenosconcha*).

Интересно отметить, что в середине перми появились ваагеноконхи с довольно хорошо развитым шлейфом, отделенным в спинной створке резким перегибом. Эти формы можно было бы выделить в самостоятельный род.

Род *Platysconcha*, который вслед за Дж. Уотерхаузом (Waterhouse, 1975) был помещен в состав ваагеноконхид (Лазарев, 1985а), теперь переведен в состав продуктеллид (подсемейство *Hystriaculinae*). Этот род не имеет игл на спинной створке. Внутреннее строение спинной створки остается не совсем ясным, но внутри брюшной створки автор рода позже (Waterhouse, 1978) отметил наличие аурикулярных гребней.

НАДСЕМЕЙСТВО LINOPRODUCTACEA STEHLI, 1954 (= *Striatacea* Nalivkin, 1979)

Диагноз. Тонкая радиальная ребристость или струйчатость на всей поверхности раковины. Шлейф обычно хорошо развит. Спинная створка обычно без игл (кроме некоторых гигантопродуктид в раннем карбоне и одного подсемейства в перми).

Состав. Шесть семейств: *Monticuliferidae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Devonoproductidae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Gigantoproductidae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Striatiferidae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Proboscidellidae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Linoproductidae* Stehli, 1954.

Развитие и система. Надсемейство *Linoproductacea* объединяет тех потомков продуктидин, которые в раннем и среднем девоне сохранили унаследованную от хонетид струйчатость или тонкую радиальную ребристость в отличие от всех остальных продуктидин (начиная с *Chattertonia*), утративших этот хонетидный признак. В живете, фране и раннем фамене общая тенденция к ослаблению радиальной скульптуры затронула и линопродуктацей, некоторые из них утратили струйчатость одной или обеих створок. Поскольку в других отношениях ранние линопродуктацей и продуктацей очень сходны (кроме некоторых специфических групп), следы основного ствола линопродуктацей во фране и раннем фамене теряются. И только в верхах фамена опять появились радиально струйчатые формы — *Ovatia*, которые, как и другие продуктидины этого же и более высокого стратиграфического уровня, лишены замкового сочленения створок. Вероятно, появление струйчатых форм в позднем фамене было следствием возобновления общей для продуктидин тенденции к усилению радиальных элементов скульптуры.

В карбоне наиболее консервативную линию развития линопродуктацей продолжало подсемейство *Ovatiinae*, которое вместе с исходным подсемейством *Eoproductellinae* и некоторыми другими подсемействами, характеризующимися умеренно низкой полостью раковины, объединяются здесь в семейство *Monticuliferidae*.

В визейский век от *Ovatiinae* возникли два семейства с очень узкой полостью раковины, которые были характерны для визейского и серпуховского яруса — *Gigantoproductidae* и *Striatiferidae*. Морфологические различия этих семейств, по-

видимому, коррелировались с различными способами прикрепления к субстрату: представители первого из них во взрослом состоянии свободно лежали на субстрате, а представители второго прикреплялись путем цементации. К концу раннего карбона оба семейства вымерли. В перми появились формы, сходные со стриатиферами, — род *Compressoproductus*, который обычно рассматривается в составе подсемейства *Striatiferinae* (Muir-Wood, 1965; Cooper, Grant, 1975). Однако этот род, по всей вероятности, не связан непосредственным родством со *Striatifera*, а появился независимо от *Ovatiinae* в перми. Общее сходство родов обусловлено, вероятно, прикрепленным образом жизни. Однако в отличие от стриатифер представители *Compressoproductus* обитали в затишных участках бассейна (Сарычева, Сокольская, Грунт, 1965), и особи не образовывали скоплений (банок), как стриатиферы (Cooper, Grant, 1975). Особи цементировались макушкой и поддерживали вертикальное положение с помощью игл (опорных, редко — ризоидных). Раковины *Compressoproductus* тонкостенные, с умеренно низкой полостью раковины, что отличает их от стриатифер. Они обособляются в подсемейство *Compressoproductinae*, которое включается в состав семейства *Monticuliferidae*.

В раннем карбоне появились линопродуктацеи с высокой полостью раковины, которые обособляются в семейство *Linoproductidae*.

Следует отметить запутанность системы этого надсемейства и трудность диагностики даже крупных таксонов (семейств, подсемейств). Поэтому пришлось подойти к пересмотру системы этой группы, руководствуясь опытом работы с другими продуктидинами. Иными словами, при перестройке системы линопродуктацей я опирался преимущественно на структурные особенности системы (закономерности распределения признаков), большинство которых являются общими для всех продуктидин, а вероятно, и для всех продуктид.

СЕМЕЙСТВО MONTICULIFERIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Линопродуктацеи с умеренно низкой полостью раковины. Иглы только на брюшной створке, редко — отсутствуют. Маргинальные образования обычно отсутствуют. Серия шлейфов на спинной створке не развивается. Замкнутое сочленение створок имеется только у единственного, самого древнего (исходного) подсемейства *Eoproductellinae*.

Состав. Пять подсемейств: *Eoproductellinae* Lazarev, 1987; *Ovatiinae* Lazarev, subfam. nov.; *Monticuliferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Schrenkiellinae* Lazarev, 1986; *Compressoproductinae* Jing et Hu, 1978.

Развитие и система. *Monticuliferidae* — центральный ствол в филогенезе линопродуктацей. От него в эйфеле ответвилось еще одно семейство с умеренно низкой полостью раковины, но обладавшее рядом специфических особенностей — *Devonoproductidae*. В раннем карбоне от монтикулиферид, а точнее, от подсемейства *Ovatiinae* произошли, с одной стороны, два семейства, характеризующиеся очень низкой полостью раковины — *Striatiferidae* и *Gigantoproductidae*, а с другой — группа, характеризующаяся высокой полостью раковины — *Linoproductidae*.

На конечном этапе развития этого, наиболее консервативного семейства появлялись группы с необычными морфологическими особенностями. Из них наибольший интерес представляет редукция игл у представителей подсемейства *Schrenkiellinae*.

Вопросы номенклатуры. Название всего семейства основано на небольшой специфической группе родов и потому не очень удачное, однако выбор этого названия определен статьей 23 Кодекса зоологической номенклатуры.

Диагноз. Маленькие и среднего размера. Обе створки или только спинная — струйчатые. Имеются зубы и зубные ямки. Иглы только на брюшной створке — поддерживающие, не дифференцированные по размеру.

Состав. Три рода: *Eoproductella* Ržonsnickaja, 1980; *Striatoproductella* Krylova, 1962 (= *Hanaeproductus* Ficner et Havlíček, 1978); *Plicoproductus* Ljaschenko, 1969.

Развитие и система. В состав подсемейства входят самые древние представители из известных сейчас продуктидин — *Eoproductella* (поджрутский горизонт Таджикистана, вероятно аналог зигена). Несколькое позже, в эмсе, появились первые формы, лишенные струйчатости, т.е. первые *Productacea*. Возникновение последних, вероятно, было обусловлено пороговым эффектом, который в отношении признака "струйчатость", как предполагается Г.А. Афанасьевой (1984), неоднократно происходил в эволюции хонетид. Возможно, что появление продуктацей было связано с первой фазой редукции радиальной скульптуры у продуктидин. Таким образом, *Eoproductinae* — это консервативная группа ранних продуктидин, у которой радиальная струйчатость сохранилась в эмсе и кувене.

Однако уже в кувене тенденция к редукции струйчатости затронула и линопродуктацей: у рода *Striatoproductella* только на спинной створке сохраняется струйчатость. Тогда же, по-видимому, от струйчатых форм появились девонoproductиды с гладкой раковиной. Не исключено, что полная потеря струйчатости у эoproductеллин обусловила "исчезновение" этого подсемейства во фране и фамене, когда его представители могли стать неотличимыми от рода *Productella*.

К концу фамена в результате появления противоположной тенденции (к усилению радиальной ребристости) вновь неожиданно появились струйчатые формы — представители филетически смежного подсемейства *Ovatinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО OVATIINAE LAZAREV, SUBFAM. NOV.

Диагноз. Обе створки струйчатые или тонкорребристые. Иглы по замочному краю и на других местах брюшной (очень редко и спинной) створки. Зубы и зубные ямки отсутствуют. Маргинальные образования обычно не развиваются.

Состав. 14 родов: *Auriculispina* Waterhouse, 1975; *Chianella* Waterhouse, 1975; *Filiconcha* Dear, 1969; *Globosoproductus* Litvinovich et Vorontsova, 1983; *Helenaeproductus* Lazarev, 1989; (?) *Linoiprotonia* Ferguson, 1971 (= *Connectoproductus* Donakova, 1974); *Liraria* Cooper et Grant, 1975; *Magadania* Ganelin, 1977; *Magniplicatina* Waterhouse, 1983; *Ovatia* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Papiliolinus* Waterhouse et Gupta, 1977; *Spitzbergenia* Kotljar, 1977; *Undaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; (?) *Vitiliproductus* Ching et Liao, 1974.

Развитие и система. Филогенетические связи на уровне родов остаются не совсем ясными. В подсемейство объединены линопродуктацей, лишенные замкового сочленения, с умеренно низкой полостью раковины и с иглами не только вдоль замочного края. Роды, включенные в состав подсемейства, характеризуются различными по ширине ребрышками (либо струйками) и различными степенью и характером иглистости, но пока нет четких границ для выделения самостоятельных групп внутри подсемейства. Заслуживает упоминания наличие многочисленных игл на спинной створке у позднепермского рода из Австралии *Filiconcha*. Вряд ли целесообразно будет выделять единственный род, обладавший иглистой створкой, в самостоятельное подсемейство. По той же причине не обособляется в самостоятельное подсемейство род *Ligatia*, характеризующийся зигидием и короткими аурикулярными гребнями внутри

спинной створки и слабыми аурикулярными гребнями внутри брюшной створки. По этим признакам *Ligagia* является структурным аналогом рода *Polymorphagia* из продуктеллидного подсемейства *Huystriulininae*.

Граница между *Ovatia* и возникшим от них подсемейством *Linoproductinae* до сих пор не установлена даже на уровне родов, поскольку в состав *Ovatia* иногда включают виды с высокой полостью раковины (Литвинович, Аксенова, Разина, 1969).

ПОДСЕМЕЙСТВО MONTICULIFERINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Раковина среднего размера или крупная, с пологими боковыми склонами. Скульптура в виде струек и частых, коротких, расположенных в шахматном порядке, игл. Своеобразие скульптуры — в средней части брюшной створки, где струйчатость прерывается большими округлыми бугорками (монтикулами), гладкими или частично струйчатыми. Монтикулы спинной створки менее выступающие и покрыты струйками.

Состав. Три рода: *Monticulifera* Muir-Wood et Cooper, 1960 (= *Sinoproductus* Chan, 1962); (?) *Chilianshania* Yang et Ting, 1962 (= *Capillifera* Ching et Ye, 1979); (?) *Chaoina* Ching, 1965.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCHRENKIELLINAE LAZAREV, 1986

Диагноз. Раковина обычно среднего размера или крупная, с уплощенной висцеральной частью. Иглы только по замочному краю брюшной створки (редко — совсем без игл). Радиальные струйки часто разделены более широкими промежутками, чем ширина самих створок. Нередко развита концентрическая морщинистость. Маргинальные образования отсутствуют.

Состав. Восемь родов: *Schrenkiella* Barchatova, 1973; (?) *Achunoproductus* Ustritsky, 1971; (?) *Dictyoclostoidea* Wang et Ching, 1964; (?) *Fusiproductus* Waterhouse, 1975; *Indigia* Barchatova, 1973; (?) *Pectenoproductus* Licharew, 1930; *Permundaria* Nakamura, Kato et Choi, 1970; *Striatospica* Waterhouse, 1975.

Развитие и система. Не исключено, что это подсемейство филогенетически связано с *Monticuliferinae* и представляет собой следующую стадию редукции игл на брюшной створке, до их полного исчезновения. У монтикулиферин (из ассельского яруса) не все монтикулы на брюшной створке служат основаниями игл (Muir-Wood, Cooper, 1960, табл. 125, фиг. 4, 9). Нетрудно представить себе следующую стадию в эволюции, когда иглы на брюшной створке полностью исчезают, а вместо них остаются бугорки (утолщения), которым соответствовали места прикрепления игл. Таковыми, по-видимому, являлись узелки (бугорки), описанные В.П. Бархатовой у представителей *Schrenkiella* и *Indigia*.

Несколько особое положение занимает род *Achunoproductus* (маленькая, поперечно вытянутая, сильновернутая продольно раковина), который известен стратиграфически ниже монтикулиферин (из ташлинских слоев верхнего карбона Урала; см.: Степанов, 1948), но уже без игл на брюшной створке, не считая игл по замочному краю. Возможно, позднепермский род *Fusiproductus* является синонимом рода *Achunoproductus*.

Роды *Dictyoclostoidea* и *Pectenoproductus* отнесены к этому подсемейству с сомнением из-за неясности их морфологии.

Диагноз. Раковина маленькая или среднего размера. Полость раковины умеренно низкая. Замочный край очень узкий. Створки тонкостенные. Скульптура — струйчатость и концентрическая морщинистость. Иглы редкие, ризоидные или якорные. Внутри брюшной створки — слабые латеральные валики. Замочный отросток однолопастной.

Состав. По-видимому, один род: *Compressoproducus* Sarytcheva, 1960 [= *Substriatifera* Kotljар, 1964; *Selloproductus* Termier et al., 1974; *Sarytchevinella* Waterhouse, 1983] (рис. 42).

Развитие и система. Подсемейство возникло в перми от каких-то

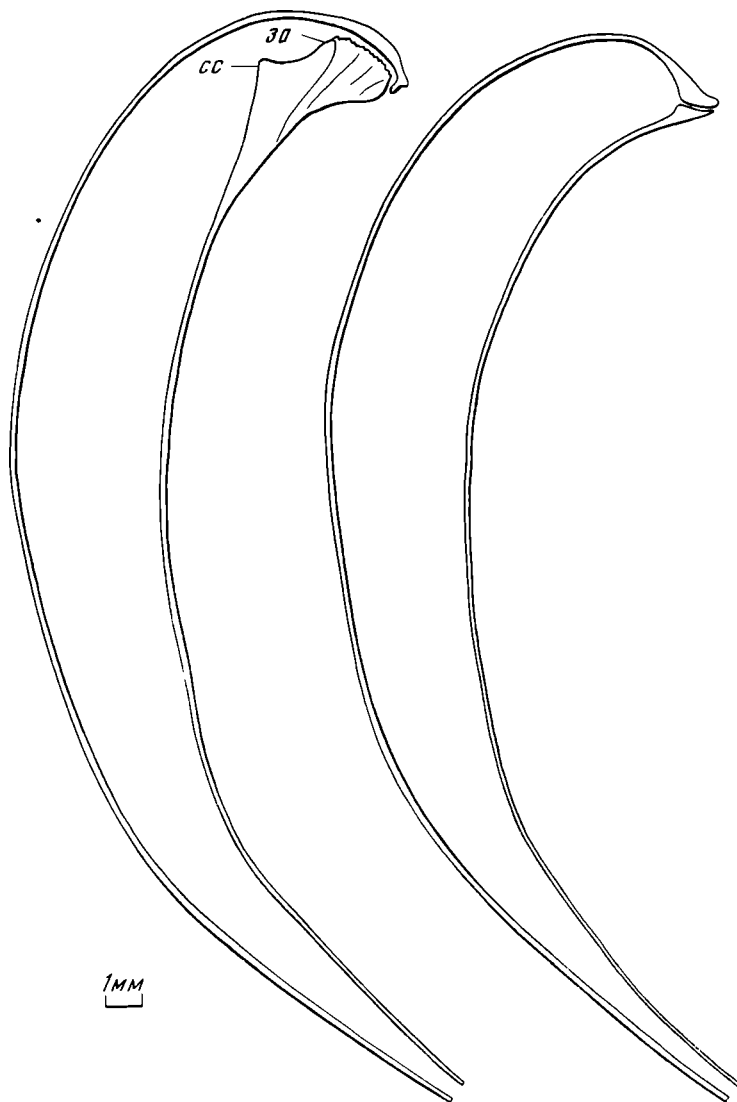


Рис. 42. *Compressoproducus djouliensis* (Stojanov); экз. N 2071/211, продольные разрезы раковины, параллельные плоскости симметрии; Закавказье, Джульфинское ущелье, железнодорожный разъезд Дорошам-2; джульфинский ярус, осыпь слоев с *Araxilevis* и *Araxoceras*

Ovatiinae независимо от стриаутифер. Его представители легко отличаются от раннекаменноугольных стриаутифер тонкостенными и обычно мелкими раковинами, более высокой (умеренно низкой) полостью раковины, обычно более узким замочным краем и развитием концентрических морщинок.

СЕМЕЙСТВО DEVONOPRODUCTIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Табл. XXXVI

Диагноз. Раковина маленькая, часто струйчатая, редко — гладкая. Многочисленные тонкие иглы только на брюшной створке. Концентрические пластины спинной створки — следы обломанных шлейфов. Полость раковины умеренно низкая. Внутри брюшной створки аурикулярные гребни, внутри спинной — слабо выраженные валики, соответствующие аурикулярным гребням и переходящие впереди в два заметные маргинальные валики, густо усаженные сосочками. Альвеола и антрон отсутствуют.

Состав. Три рода¹: *Devonoproductus* Stainbrook, 1943 [= *Striatoproductus* Nalivkin, 1947; ? = *Productellina* Reed, 1943]; (?) *Orbinaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Poloniproductus* Biernat et Lazarev, 1989.

Развитие и система. *Devonoproductidae* — необычная группа среди продуктидин, поскольку у нее раньше, чем у других продуктидин, появились ясно выраженные маргинальные структуры, обособляющие основную полость раковины (висцеральный диск) от аурикулярной и маргинальной полостей. Другая морфологическая особенность, которая у других продуктидин появилась значительно позже, — возникновение серии шлейфов спинной створки. Раннее обособление этой группы (в кувене) делает ее филогенетически равноценной крупнейшим таксонам продуктидин, т.е. надсемействам. Однако ее эволюционная история гораздо короче, а морфологическое разнообразие меньше. Поэтому ей придается ранг семейства, а не надсемейства.

Orbinaria отнесена к семейству условно: у ее представителей отсутствует радиальная скульптура и остается неясной степень выраженности маргинальных образований. Представители этого рода характеризуются наличием замка, а происходят из отложений (известняк Луизианы), которые до сих пор относят к нижнему карбону. Между тем у всех каменноугольных продуктидин замковое сочленение створок отсутствует (Лазарев, 1986а). Поэтому более вероятно, что корреляция соответствующих отложений ошибочна; в противном случае этот род — единственный среди каменноугольных продуктидин, у которого сохранился замок.

СЕМЕЙСТВО GIGANTOPRODUCTIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Раковина среднего размера, часто — крупная, массивная; замочный край широкий. Полость раковины очень низкая. Тонкая радиальная ребристость или струйчатость. Иглы различно развиты на брюшной, реже и на спинной створке. Маргинальные образования обычно не развиты; часто присутствует антрон.

Состав. Два подсемейства: *Gigantoproductinae* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Semiplaninae* Sarytcheva, 1960.

Развитие и система. Происхождение семейства и филогенетические связи подсемейств остаются не совсем ясными. Почти не вызывает сомнения происхождение семейства от представителей *Ovatiinae*, а *Linoprotonia* (= *Connectoproductus*) рассматривался Дж. Фергюсоном (Ferguson, 1971) и Л. М. Донаковой (1974) как род, переходный между *Linoproductus* и *Gigantoproductus*, причем *Linoproductus* понимался широко (туда включались формы с низкой полостью раковины). Не исключено, что *Gigantoproductidae* возникли не одним, а двумя или более параллельными стволами от разных *Ovatiinae*.

¹ Кроме того, известен еще один неописанный род из кувена Канады (Perry, Klapper, Lenz, 1974).

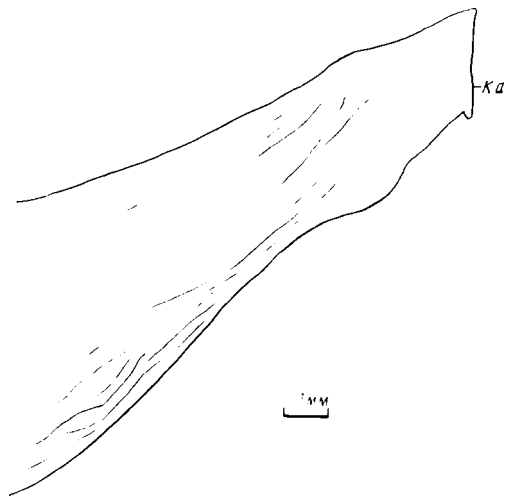


Рис. 43. *Gigantoproductus superbus* (Sar.); экз. N 3542/2406, продольный разрез заднего края брюшной створки, краевая арка высотой около 3 мм; Калужская обл., д. Метихино; визейский ярус

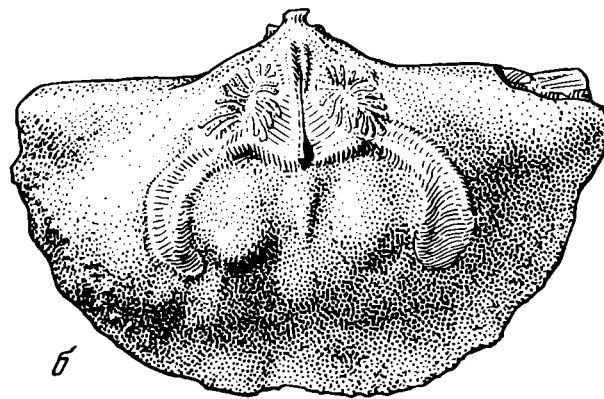
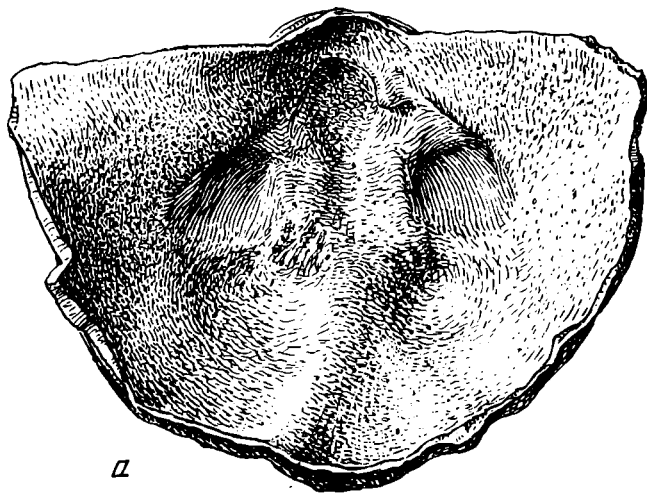


Рис. 44. *Gigantoproductus striato-sulcatus* (Schwetzow); экз. N 2223/7005, внутреннее строение: а — брюшная створка (шагреневая поверхность в макушечную часть); б — спинная створка; г. Калуга, Учильский карьер; визейский ярус

ПОДСЕМЕЙСТВО GIGANTOPRODUCTINAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960
(=Kansuellinae Muir-Wood et Cooper, 1960)

Табл. XXXVII, фиг. 1

Диагноз. Раковина крупная, массивная. Иглы различно развиты, иногда присутствуют на спинной створке. Внутри спинной створки между брахиальными отпечатками и срединной септой обычно развита пара конических утолщений, которым соответствуют брахиальные конусы брюшной створки. Высокая краевая арка обусловлена толстостенностью брюшной створки.

Состав. Восемь родов: *Gigantoproductus* Prentice, 1950 (= *Gigantella* Sarytcheva, 1928) (рис. 43, 44); *Beleutella* Litvinovich, 1967; (?) *Datangia* Yang, 1977; *Kansuella* Chao, 1928; *Moderatoproductus* Litvinovich et Vorontsova, 1983; *Serbarinia* a Morozov, 1985; *Titanaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Xinjiangiproductus* Yao Shou-min et Fu Li-pu, 1987.

Развитие и система. Эта группа возникла в начале визе и была одной из наиболее распространенных и "ярких" среди брахиопод в морях визейского и серпуховского веков. Одна из примечательных ее особенностей — гигантские размеры раковин (до 37 см). Морфология подсемейства довольно разнообразна. В ее состав входят роды с такими признаками, которые в других группах продуктидин служат диагностическими для таксонов семейственного ранга; густая сеть игл на спинной створке (*Titanaria*), аурикулярные гребни внутри спинной створки (*Serbarinia*).

ПОДСЕМЕЙСТВО SEMIPLANINAE SARYTCHEVA, 1960

Диагноз. Раковина среднего и крупного размера, обычно тонкостворчатая, вытянутая в ширину, с оттянутыми, но небособленными ушками. Иглы различно развиты, часто присутствуют на спинной створке.

Состав. Четыре рода: *Semiplanus* Sarytcheva, 1952 (рис. 45); *Latiproductus* Sarytcheva et Legrand-Blain, 1977; *Semiplanella* Sarytcheva et Legrand-Blain, 1977; *Talaso-productus* Litvinovich et Vorontsova, 1983.

Развитие и система. Т.Г. Сарычева (1960) и Т.Г. Сарычева и М. Легран-Блэн (1977) включали в состав семипланиид раннетурнейский род *Vagrasia*. Последний теперь отнесен к продуктеллидам и тем самым не может претендовать на роль предкового рода. По ряду признаков (размеры и толщина стенок раковины, иглистость спинной створки, строение замочного отростка, выраженность кардинального валика) *Semiplaninae* и *Gigantoproductinae* не имеют четкой границы. Поэтому возможно, что более детальное изучение всех гигантопродуктид приведет к иному распределению их родов по подсемействам.

СЕМЕЙСТВО STRIATIFERIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Табл. XXXVII, фиг. 5

Диагноз. Раковина крупная, продольно вытянутая, с узким замочным краем, толстостенная. Тонкая радиальная ребристость. Полость раковины очень узкая. Срединная септа непрерывна с основанием однолопастного замочного отростка. Маргинальные образования и серия шлейфов спинной створки не развиты. Антрон отсутствует.

Состав. Два рода: *Striatifera* Chao, 1927; (?) *Gondolina* Ching et Liao, 1966.

Развитие и система. Эта специфическая группа возникла от *Ovatiinae*. Трудно по изображениям судить о систематическом положении раннеамюрского рода *Gondolina* из Китая. Морфологические особенности группы обусловлены образом жизни ее представителей: стриатиферы образуют прижизненные скопления особей, цементирувавшихся к субстрату макушкой и тесно прижатых друг к другу на мелководных участках морского дна с интенсивным гидро-

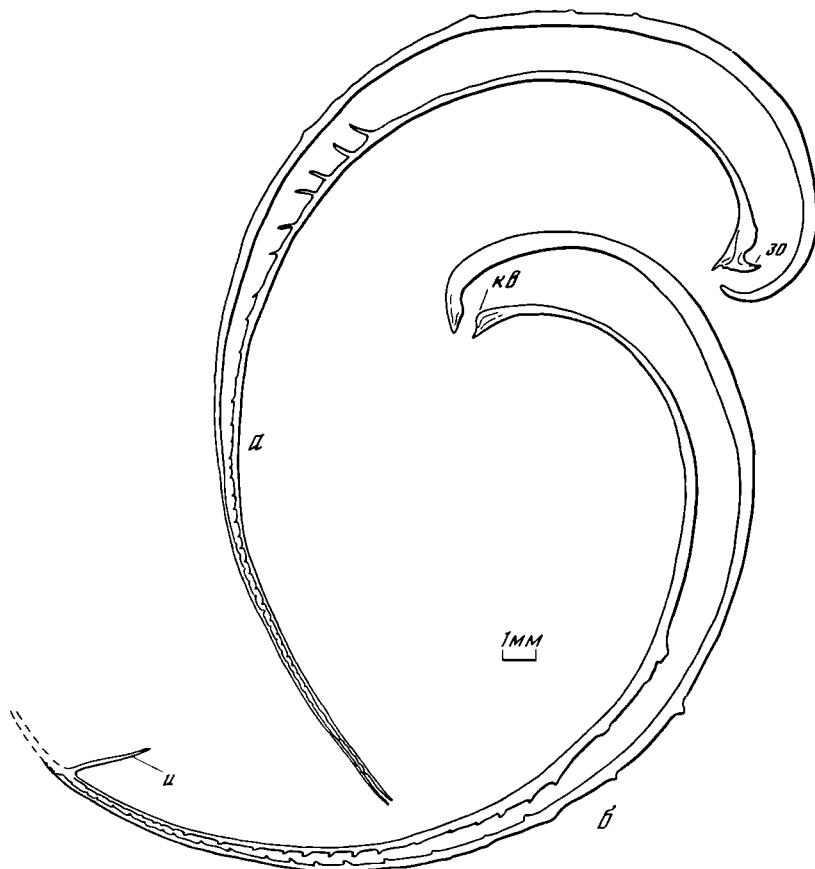


Рис. 45. *Semiplanus semiplanus* (Schwetzov); экз. N 3542/2408, продольные разрезы раковины параллельно плоскости симметрии; Подмосковье, р. Ока; визейский ярус

динамическим режимом. По-видимому, *Striatifera* не перешла рубежа раннего и среднего карбона. Вид *S. linoproductiformis* Cooper et Grant, 1975 отнесен авторами к стриастиферам только на основе хорошо выраженного (хотя и узкого) замочного края. Однако тонкостенность створок, развитие маргинальных образований внутри брюшной створки и стратиграфическое положение (нижняя пермь) свидетельствуют скорее о принадлежности данного вида к роду *Compressorproductus*.

СЕМЕЙСТВО PROBOSCIDELLIDAE MUIR-WOOD ET COOPER, 1960

Диагноз. Раковина маленькая, продольно вытянутая, замочный край меньше максимальной ширины раковины. Характерен длинный трубчатый шлейф брюшной створки. Полость раковины умеренно низкая. Скульптура — тонкая радиальная ребристость и хорошо выраженные концентрические морщинки; иглы немногочисленные и только на брюшной створке. Внутри спинной створки по ее краю — латеральные и маргинальные валики. Замочный отросток двухлопастной. Антрон отсутствует.

Состав. Один род: *Proboscidella* Oehlert, 1887.

Развитие и система. Единственный род семейства известен из визейских отложений Европы, Азии, Урала. По развитию маргинальных образований и специфических струек шлейфа это семейство сопоставляется с подсемейством *Retagiinae* (семейство *Productidae*).

Диагноз. Линопродуктацеи с высокой полостью раковины и хорошо обособленным шлейфом, причем максимальная высота раковины приурочена к задней части висцерального диска. Модель иглистости различная, но нет форм с четырьмя—шестью симметрично расположенными опорными иглами. Нередко развивается антрон.

Состав. Четыре подсемейства: *Linoproductinae* Stehli, 1954; *Anidanthinae* Waterhouse, 1968; *Grandaurispininae* Lazarev, 1986; *Siphonosiinae* Lazarev, 1986.

Развитие и система. Филогенетические связи родов этого семейства не реконструированы. Маловероятно, что от форм с высокой полостью раковины могли появляться формы с низкой полостью (это не наблюдалось среди других надсемейств продуктидин), но не исключено, что роды с высокой полостью раковины появлялись неоднократно в разное время среди линопродуктацей. Пока филогенез на уровне родов этой группы остается невыясненным, структура ее системы строится по аналогии со структурой, выявленной в системе других семейств, обладающих высокой полостью раковины: *Linoproductinae* — исходное и наиболее консервативное подсемейство; *Anidanthinae* — подсемейство, у представителей которого развивались маргинальные образования и серия шлейфов на спинной створке; *Grandaurispininae* — линопродуктиды с иглистой спинной створкой.

ПОДСЕМЕЙСТВО LINOPRODUCTINAE STEHLI, 1954

(=*Stepanoviellinae* Waterhouse, 1975; *Fluctuariinae* Nalivkin, 1979)

Табл. XXXVII, фиг. 6—8; табл. XXXVIII

Диагноз. Линопродуктиды, у которых маргинальные образования и иглистость на висцеральном диске спинной створки не развивались.

Состав. Семь родов: *Linoproductus* Chao, 1927 (= *Cora* Fredericks, 1928; *Euproductus* Whitehouse, 1928) (рис. 46); (?) *Bandoproductus* Jing et Sun, 1981; *Balakhonia* Sarytcheva, 1963; *Cancrinelloides* Ustritsky, 1963; *Fluctuaria* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Globiella* Muir-Wood et Cooper, 1960 (рис. 47); *Kasetia* Waterhouse, 1981; *Stepanoviella* Zavadowsky, 1960.

Развитие и система. В состав подсемейства включены наименее продвинутые линопродуктацеи с высокой полостью раковины. Предполагается, что от них произошли все другие линопродуктацеи, обладающие высокой полостью раковины.

Диагноз подсемейства *Stepanoviellinae* основан Дж. Уотерхаузом преимущественно на особенностях скульптуры, причем в состав подсемейства включены как сильноиглистые формы, так и формы без игл, кроме игл по замочному краю (*Globiella*). После исправления диагноза *Stepanoviellinae* Н. Арчболдом (Archbold, 1983) в его характеристике, по существу, остался один признак — основания игл не имеют вздутий. Этот признак характеризует роды как с высокой, так и с низкой полостью раковины и вряд ли может быть использован для диагностики таксонов семейственного ранга.

ПОДСЕМЕЙСТВО ANIDANTHINAE WATERHOUSE, 1968

Диагноз. Линопродуктиды с хорошо развитыми оттянутыми ушками, с маргинальными образованиями и часто с концентрической пластинчатостью спинной створки (серия шлейфов).

Состав. Пять родов: *Anidanthus* Whitehouse, 1928 (= *Pseudomarginifera* Stepanov, 1934); (?) *Asperlinus* Waterhouse et Pysin, 1970; *Megousia* Muir-Wood et Cooper, 1960 (= *Kuvelousia* Waterhouse, 1968); *Protanidanthus* Liao Zhuo-ting, 1979; (?) *Zia* Sutherland et Harlow, 1973.

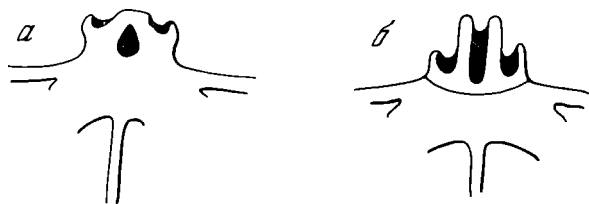


Рис. 46. Схема строения замочных отростков представителей рода *Linoproductus* из карбона Московской синеклизы: *a* — формы из верейского горизонта; *b* — формы из послеврейских отложений



Рис. 47. *Globiella hemisphaerium* (Kutorga); экз. N286/615, продольный разрез раковины у плоскости симметрии; Средняя Волга, р. Усада, Три Ключа; верхняя пермь

Развитие и система. Самый ранний род подсемейства — *Zia* из серии морроу США — имеет хорошо выраженные аурикулярные гребни внутри спинной створки, но у него отсутствуют концентрические пластины. Концентрические пластины отсутствуют и у рода *Protanidanthus* из верхов карбона Китая. В перми наиболее распространенные роды *Anidanthus* и *Megousia* уже имели концентрические пластины, но их нет у среднепермского рода *Asperlinus*. Некоторые сомнения в непосредственной филогенетической близости к анидантанам остаются в отношении родов, не имеющих концентрических пластин (следы шлейфов) и разделенных стратиграфическими интервалами друг от друга, особенно *Zia* и *Asperlinus*.

ПОДСЕМЕЙСТВО GRANDAURISPININAE LAZAREV, 1986

Табл. XXXVII, фиг. 9

Диагноз. Линопродуктиды с иглистым висцеральным диском спинной створки. Маргинальные образования и серия шлейфов отсутствуют.

Состав. Шесть родов: *Grandaurispina* Muir-Wood et Cooper, 1960; *Canocrinella* Fredericks, 1928; *Holotricharina* Cooper et Grant, 1975; *Lyonia* Archbold, 1983; *Paucispinaria* Waterhouse, 1983; *Terrakea* Booker, 1930.

Развитие и система. В подсемейство объединены роды, у которых уже в начале перми или несколько раньше появились иглы на висцеральном диске спинной створки. До сих пор преобладает широкое понимание рода *Canocrinella*, когда в его состав наряду с видами, характеризующимися иглистыми спинными створками, как у типового вида *C. cancrini* (Verneuil, 1854), включают виды без игл на спинной створке (Григорьева, 1962; Григорьева, Ганелин, Котляр, 1977; Абрамов, Григорьева, 1983; Cooper, Grant, 1975 и др.). Иногда род *Canocrinella* ограничивают видами, у которых нет игл на спинной створке (Archbold, 1983), хотя в описании типового вида *Canocrinella* этот признак отмечается (Григорьева, 1962). Возможно, что иглистость спинной створки появилась еще в карбоне у переднего края створки, а затем захватила висцеральный диск. У других линопродуктид иглы на спинной створке могли появляться вторично и позже. Например, А. Купер и Р. Грант (Cooper, Grant, 1975) описали *C. subquadrata* из Ворда Техаса с иглами только у переднего края спинной створки. Этот вид не следовало бы относить ни к *Canocrinella*, ни к другому роду данного подсемейства, так как он несет следы недавнего появления игл. По этой же причине в состав подсемейства не включен позднепермский род *Stepanoviella*, хотя он характеризуется наличием игл на шлейфе спинной створки.

Интересно отметить исчезающую радиальную струйчатость у *Grandaurispina* и полное отсутствие струйчатости у *Holotricharina*.

ПОДСЕМЕЙСТВО SIPHONOSIINAE LAZAREV, 1986

Диагноз. Линопродуктиды с продольно вытянутой раковиной, коротким трубчатым раструбом на переднем крае брюшной створки. Замочный край меньше максимальной ширины. Иглы ризоидные. Спинная створка уплощена, без игл. Маргинальные образования развиты по краю обеих створок.

Состав. Один род: *Siphonosisia* Cooper et Grant, 1975.

Развитие и система. Это монотипное подсемейство в структурном отношении, так же как и пробосцеллиды, аналогично *Retariinae*. Подсемейство *Siphonosiinae* возникло в кунгурский век независимо от пробосцеллид. Наиболее принципиальное отличие этих групп — высота полости раковины (что соответствует разным лофофорам), поэтому они отнесены здесь к разным семействам. В системе линопродуктид Н. Арчболда (Archbold, 1983) роды *Proboscidella* и *Siphonosisia* объединялись в одно семейство *Proboscidellidae*.

ГЛАВА III
СТРУКТУРА СИСТЕМЫ ПОДОТРЯДА PRODUCTIDINA

Под структурой системы понимается закономерность в распределении признаков среди таксонов, в данном случае — среди надсемейств, семейств, подсемейств, а иногда родов и даже видов продуктидин. Почти каждый таксон по некоторым диагностическим признакам имеет один или несколько аналогов среди представителей других таксонов, развивающихся в параллельных ветвях. Можно выделить по крайней мере два структурных аспекта. Первый из них связан с принципом основного звена развития, сформулированным В.Е. Руженцевым (1960). Нередко этот принцип понимается в упрощенной форме как нахождение некоторой инварианты, которая была свойственна определенной группе на протяжении некоторого периода ее эволюции. Более существенная и интересная сторона принципа основного звена состоит в том, что появившееся новое направление развития может реализоваться у близкородственных групп многими путями. Эти различные пути, по Руженцеву, таксономически соответствуют подсемействам. "В качестве родов мы можем и должны выделять последовательные этапы эволюции признаков основного звена на протяжении каждого филогенетического ряда" (Руженцев, 1960, с. 121). Тогда семейство — это категория, объединяющая несколько подсемейств с одним и тем же основным звеном развития. Таким образом, здесь дается формулировка родов и таксонов семейственного ранга без обращения к конкретным признакам. Аналогичным образом была описана структура системы Echinoconchidae и Vuxtoniidae (Лазарев, 1985а). Теперь последнее из семейств, как уже отмечалось, называется Juresaniidae.

Однако в третьем семействе ехиноконхачей — Sentosiidae, а также во всех остальных семействах продуктацей и линопродуктацей аналогичная структура в системе, а именно структура, основанная на принципе основного звена развития, не выявляется. Иными словами, подсемейства в этих семействах не характеризуются сходными тенденциями развития. Каждое из таких подсемейств попросту отличается от филогенетически параллельных подсемейств какими-либо морфологическими особенностями. Таким образом, трактовка подсемейств, входящих в состав Echinoconchidae и Juresaniidae, с одной стороны, и всех других подсемейств продуктидин — с другой, существенно разная. Мне кажется, что это нельзя объяснить разной степенью изученности соответствующей группы.

Большинство семейств продуктидин характеризуют закономерности несколько другого свойства. Эти закономерности в отличие от преобразований по принципу основного звена основаны на одноразовом (одноактном) преобразовании. Под этим имеется в виду не дискретное (квантовое) преобразование, а попросту два состояния (этапа) признака с одноразовым изменением от одного состояния признака к другому. Например, "низкая полость раковины" и "высокая полость раковины" — два состояния одного признака. Разумеется, формирование высокой полости происходило постепенно (не скачкообразно), но в геологическом смысле достаточно быстро. И хотя мы различаем еще одно состояние признака "очень низкая полость раковины", но исходным все же остается "низкая полость раковины", так что переход от исходного состояния в любом направлении эволюции будет одноразовым (одноактным). Иными словами, речь идет об обычном появлении (или редукции) какой-либо морфологической особенности, происшедшей независимо в разных филумах и обычно в разное геологическое время. Такие одноактовые преобразования приводили к многочисленным параллелизмам. В результате, как уже отмечалось, в разных семействах возникали аналогичные таксоны — подсемейства и

роды со сходными признаками. Такие закономерные повторы являются как бы продолжением закона гомологических рядов Н.И. Вавилова на более высоком таксономическом уровне. Уже Вавилов (1967) распространял свой закон на роды и семейства растений. Однако на надвидовом уровне параллелизм в полиморфизме основывается не на гомологических мутациях гомологических генов, а на эпигенетических механизмах (Татаринов, 1985). С.В. Мейен (1978) дополнил закон Вавилова важным понятием, которое он назвал рефреном — повторяющаяся определенным образом последовательность преобразования признака. Рефрены, связанные с основным звеном развития, имеют более чем два этапа в развитии соответствующего признака. Однако большинство рефренов двуэтапны (одно изменение между двумя последовательными состояниями признака).

Двуэтапные рефрены пронизывают всю систему продуктидин. Возьмем, например, признак "наличие игл на всей поверхности висцерального диска спинной створки". Впервые он появился у рубежа эйфеля и живета как признак, определивший дивергенцию на уровне надсемейств: обособление Echinonchacea. Позже этот признак появлялся независимо и неоднократно среди представителей двух других надсемейств. Среди продуктацей он характеризует таксоны от семейства и до рода: диагностический признак всего семейства Vuxtoniidae; диагностический признак подсемейства Spinifronsinae в семействе Dictyoclostidae; появляется у некоторых Plicatiferidae в киндерхуке; появляется в перми у некоторых родов подсемейства Costispiniferinae — семейство Productellidae. Среди линопродуктацей иглистость спинной створки характеризует подсемейство Grandaurispininae — семейство Linoproductidae и некоторые роды семейства Gigantoproductidae. Отсюда видно, что один и тот же признак, возникая независимо в разных филетических ветвях и в разное время, мог иметь существенно разную эволюционную судьбу, что таксономически отражается разным рангом соответствующих таксонов.

Кроме признаков, неоднократно повторяющихся, Вавилов (1967) обращал внимание на необходимость указывать редкие признаки. В системе продуктидин повторяющиеся диагностические признаки названы здесь структурными признаками системы и противопоставлены редким уникальным признакам.

Удобно структурные и уникальные признаки продуктидин выразить символами, подобно тому как Вавилов представлял символами гомологические ряды. Условно можно ранжировать признаки по их систематической значимости по трем группам: признаки надсемейственного ранга, признаки преимущественно семейственного и подсемейственного рангов, признаки преимущественно подсемейственного ранга. Первые обозначим заглавными буквами, вторые — римскими цифрами, третьи — арабскими цифрами. В каждой из групп последовательность индексированных признаков часто соответствует последовательности их появления в эволюции. В результате признаки, на которых основана система продуктидин семейственного уровня, будут сгруппированы следующим образом.

ПРИЗНАКИ НАДСЕМЕЙСТВЕННОГО РАНГА

- А — сохранение радиальной струйчатости (или тонкой ребристости), унаследованной от хонетид (надсемейство Linoproductacea).
- Б — утрата радиальной струйчатости (появление Productacea).
- В — появление (первичное) густой сети игл на всей поверхности спинной створки (появление Echinonchacea).

ПРИЗНАКИ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО СЕМЕЙСТВЕННОГО И ПОДСЕМЕЙСТВЕННОГО РАНГОВ

- I — низкая полость раковины:
- Ia — умеренно низкая полость раковины (например, *Spinulicosta*, *Productella*);
 - Iб — очень низкая полость раковины (например, *Gigantoproductus*, *Striatifera*);
 - Iв — умеренно низкая из-за уплощенного висцерального диска брюшной створки, но после формирования коленчатого перегиба может становиться высокой.
- II — высокая полость раковины:
- IIa — маргинальная полость хорошо выражена (например, *Dictyoclostus*, *Productus*);
 - IIб — маргинальная полость почти не развита (например, *Echinocochus*, *Juresania*).
- III — маргинальные образования хорошо выражены:
- IIIa — развиты аурикулярные гребни, иногда переходящие впереди в маргинальные валики (например, *Marginifera*, *Kutorginella*);
 - IIIб — развиты аурикулярные гребни и диафрагма (например, *Productus*, *Companteris*).

ПРИЗНАКИ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ПОДСЕМЕЙСТВЕННОГО РАНГА

- 1 — сохранение замкового сочленения створок (например, *Productella*, *Praewaagenoscha*).
- 2 — появление серии шлейфов на спинной створке (например, *Devonoproductus*, *Kozlowskia*).
- 3 — обычно более грубая (вторичная) радиальная ребристость висцеральной (примакушечной) части раковины:
- 3a — радиальная ребристость висцеральной части не пересекается концентрическими морщинами (например, *Tolmatchoffia*, *Labriproductus*);
 - 3б — скульптура висцеральной части раковины ретикулятная (например, *Dictyoclostus*, *Alexenia*).
- 4 — дифференциация игл в концентрических рядах на относительно мелкие и крупные (например, *Echinocochus*, *Juresania*).
- 5 — олигомеризация игл: остаются четыре—шесть опорных игл, не считая игл по замочному краю (например, *Eomarginifera*, *Muirwoodia*).
- 6 — мускульное поле спинной створки смещено вперед от замочного края так, что мантийная полость охватывала висцеральную у дна створки с задне-боковых сторон (например, *Kochiproductus*, *Thamnosia*).
- 7 — на шлейфе развиты специфические структуры — окаймляющие образования:
- 7a — плоский ободок (например, *Kochiproductus*, *Thomasella*);
 - 7б — изогнутые в профиле ободки (например, *Institifera*, *Marginicinctus*);
 - 7в — V-образное седло или раструб на шлейфе брюшной створки (например, *Rugivestis*, *Productus*);
 - 7г — трубчатый раструб — шлейф брюшной створки (например, *Tubaria*, *Profoscidella*).
- 8 — опорные пластины на ранней стадии онтогенеза (например, *Buxtonia*, *Juresania*).
- 9 — мускульная платформа, или мускульные гребни:
- 9a — гребни отклоняются наружу (например, *Spyridiophora*);
 - 9б — гребни отклоняются внутрь (например, *Karavankina*).
- IV — уникальные особенности строения (свойственны одному-двум подсемействам или монотипным семействам):

- IVa — гигантский размер и массивность раковины;
 IVб — узкий замочный край и сильная продольная вытянутость висцеральной части раковины;
 IVв — однолопастной замочный отросток;
 IVг — септа внутри брюшной створки;
 IVд — крупные иглы вдоль замочного края спинной створки;
 IVе — редукция игл на поверхности брюшной створки;
 IVж — образование монтикул;
 IVз — сильная двухлопастность раковины;
 IVи — межреберные промежутки становятся гораздо шире ребер (строфоменидный облик ребристости).

ПРИМЕЧАНИЯ

1. Вторичное и гораздо более позднее появление признака обозначается квадратными скобками. Например, [A] обозначает вторичное появление радиальной струйчатости у *Tyloplectinae* (продуктацеи).

2. Появление признака не у всех представителей таксона (иногда у единственного) обозначается круглыми скобками. Например, [(A)] обозначает вторичное появление радиальной струйчатости у единственного представителя *Semiproductinae* — у рода *Acanthoproductus*.

3. Под вторичным появлением признака понимается не только независимое появление признака второй раз, но также и в третий, четвертый и т.д. Вторичное появление признака имело обычно меньшее распространение в филогенезе группы. Соответственно этому меньшее таксономическое значение придается вторично возникшему признаку.

Ниже приводится формализованная характеристика таксонов семейственной группы.

PRODUCTIDINA

Надсемейство *Productacea* Gray, 1840

Семейство *Productellidae* Schuchert, 1929:

Б + Ia

Подсемейство *Productellinae* Schuchert, 1929:

Б + Ia + 1

Подсемейство *Productininae* Muir-Wood et Cooper, 1960:

Б + Ia + IIIa + 2 + (3a)

Подсемейство *Jiguliconchinae* Lazarev, 1986:

Б + Ia + [3б]

Подсемейство *Hystriculininae* Lazarev, 1986:

Б + Ia + [IIIa] + [(3a,б)] + [(5)]

Подсемейство *Paramarginiferinae* Lazarev, 1986:

Б + Ia + [IIIa] + [(3a,б)] + [5] + [7в]

Подсемейство *Costispiniferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960

(= *Paucispiniferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960, pars):

Б + [(B)] + [IIб] + [IIIa] + [(2)] + [(3б)] + [(5)]

Подсемейство *Incisiinae* Grant, 1976:

Б + Ia + [IIIa] + IVз

Подсемейство *Loczyellinae* Licharew, 1937:

Б + Ia + [IVб]

Семейство *Yakovleviidae* Waterhouse, 1975:

[(A)] + (Б) + (Iв) + [(IIa,б)] + (3) + [5]

Семейство *Plicatiferidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:

[(A)] + (Б) + Iв

- Подсемейство Rugaurinae Lazarev, 1986:
 Б + Iв
- Подсемейство Semicostellinae Nalivkin, 1979:
 Б + [(B)] + Iв + IIIа
- Подсемейство Levitusiinae Muir-Wood et Cooper, 1960
 (=Acanthoplectinae Nalivkin, 1979):
 [(A)] + (B) + Iв + (IVa)
- Подсемейство Plicatiferinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 [(A)] + [(B)] + Iв + IIIа
- Подсемейство Levipustulinae Lazarev, 1985:
 Б + (B) + (Iв) + (IIб)
- Семейство Leioproductidae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + IIа
- Подсемейство Leioproductinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + IIа + (1)
- Подсемейство Horridoniinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + IIа + (IVа,д)
- Подсемейство Tyloplectinae Termier et Termier, 1970:
 [(A)] + (B) + IIа + [(IVa)]
- Подсемейство Semiproductinae McKellar, 1970:
 [(A)] + (B) + IIа + (6)
- Подсемейство Avoniinae Sarytcheva, 1960:
 Б + IIа + (3а)
- Подсемейство Institiferinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + IIа + (3а) + 7а,б
- Семейство Dictyoclostidae Stehli, 1954:
 Б + IIа + 3б
- Подсемейство Dictyoclostinae Stehli, 1954
 (=Inflatinae Sarytcheva, 1977):
 Б + IIа + [(IIIа)] + 3б
- Подсемейство Spinifronsinae Waterhouse, 1981:
 Б + [B] + IIа + 3б
- Семейство Productidae Gray, 1840:
 Б + IIа + [III] + 3б
- Подсемейство Productinae Gray, 1840:
 Б + IIа + [IIIб] + [2] + 3б + (9а)
- Подсемейство Spyridiophorinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + IIа + [IIIа] + 3б + 9а
- Подсемейство Retariinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + IIа + [IIIа] + 3б + [6] + [(7г)]
- Подсемейство Marginiferinae Stehli, 1954
 (=Probolioniinae Muir-Wood et Cooper, 1960):
 Б + [IIа] + [IIIа] + [2] + 3б
- Семейство Vuxtoniidae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + [B] + II + 3
- Подсемейство Tolmatchoffinae Sarytcheva, 1963:
 Б + [B] + IIа + [(IIIа)] + 3а + (6)
- Подсемейство Vuxtoniinae Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + [B] + IIа,б + 3а,б + 6 + (7б)
- Подсемейство Kochiproductinae Lazarev, 1985:
 Б + [B] + IIа,б + 3б + 6 + 7а
- Надсемейство Echinococonchacea Stehli, 1954
 Семейство Sentosiidae McKellar, 1970:
 Б + B + Ia

- Подсемейство *Caucasiproductinae* Lazarev, 1987:
 Б + В + Ia + [(IIIa)] + 1
- Подсемейство *Sentosiinae* McKellar, 1970:
 Б + В + Ia + (4)
- Подсемейство *Tubersulculinae* Waterhouse, 1971:
 Б + В + Ia + [(IIIa)]
- Семейство *Echinocochidae* Stehli, 1954:
 Б + В + [IIб] + (4)
- Подсемейство *Overtoniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960
 (= *Pustulinae* Waterhouse, 1981):
 Б + В + [IIб] + [(IIIa)] + (IVr) + [(4)]
- Подсемейство *Echinocochinae* Stehli, 1954:
 Б + В + [IIб] + (IVa) + 4 + (9a)
- Подсемейство *Karavankinae* Ramovš, 1966:
 Б + В + [IIб] + 4 + (9б)
- Подсемейство *Calliprotoniinae* Lazarev, 1985:
 Б + В + [IIб] + [(IIIa)] + 4
- Семейство *Juresaniidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + В + [IIб] + (8)
- Подсемейство *Bathymyoniinae* Lazarev, 1986:
 Б + В + [IIб] + [(IIIa)] + 4 + (8)
- Подсемейство *Juresaniinae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + В + [IIб] + (4) + (8)
- Подсемейство *Waagenocochinae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 Б + В + [IIб] + (8)
- Надсемейство *Linoproductacea* Stehli, 1954
 (= *Striatacea* Nalivkin, 1979):
- Семейство *Monticuliferidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 А + Ia
- Подсемейство *Eoproductellinae* Lazarev, 1987:
 А + [(Б)] + Ia + 1
- Подсемейство *Ovatiinae* Lazarev, subfam. nov.:
 А + [(Б)] + Ia + [(IIIa)]
- Подсемейство *Monticuliferinae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 А + Ia + IVж
- Подсемейство *Schrenkiellinae* Lazarev, 1986:
 А + Ia + IVе,и
- Подсемейство *Compressoproductinae* Jing et Hu, 1978:
 А + Ia + IVб
- Семейство *Devonoproductidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 (= *Productinidae* Muir-Wood et Cooper, 1960):
 А + [(Б)] + Ia + IIIa + (1) + 2
- Семейство *Gigantoproductidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 А + [(Б)] + Iб + (IVб)
- Подсемейство *Gigantoproductinae* Muir-Wood et Cooper, 1960
 (= *Kansuellinae* Muir-Wood et Cooper, 1960):
 А + [(Б)] + Iб + [(IIIa)] + IVa
- Подсемейство *Semiplaniinae* Sarytcheva, 1960:
 А + [(Б)] + Iб + (IVa)
- Семейство *Striatiferidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 А + Iб + IVa,б,в
- Семейство *Proboscidellidae* Muir-Wood et Cooper, 1960:
 А + Ia + [(IIIa)] 7r + IVб

Семейство Linoproducidae Stehli, 1954:

A+[IIa]

Подсемейство Linoproducinae Stehli, 1954

(=Stapanoviellinae Waterhouse, 1975; Fluctuariinae Nalivkin, 1979):

A+[IIa]

Подсемейство Anidanthinae Waterhouse, 1968:

A+[IIa]+[IIIa]+[(2)]

Подсемейство Grandaurispininae Lazarev, 1986:

A+[(B)]+[B]+[IIa]

Подсемейство Siphonosiinae Lazarev, 1986:

A+[IIa]+[IIIa]+[7г]

Конечно, формализованный диагноз не может полностью заменить диагноз, выраженный обычным способом. Выше индексировано лишь минимальное число признаков, достаточных для разграничения таксонов семейственной группы. Ряд важных особенностей строения не вошел в формализованный диагноз, чтобы излишне не перегружать его. Например, можно было бы ввести дополнительные символы, чтобы выразить такие признаки, как зигидий или резку коленчатость обеих створок (как у *Muirwoodia*) и т.д. Однако эти дополнительные особенности окажутся излишними в структурном плане.

Формализованные диагнозы — это не просто набор (сумма) основных диагностических признаков. Последовательность написания символов отражает последовательность появления соответствующего признака в историческом развитии. В этом смысле приведенные формулы до некоторой степени сопоставимы с формулами лопастной линии аммоидей. Однако уникальные признаки, обозначенные римской цифрой IV, написаны раньше некоторых структурных признаков, хотя последние появлялись раньше в морфологической истории продуктидин. Это объясняется более высоким таксономическим весом уникальных признаков. Вероятно, следовало бы в дальнейшем модернизировать написание приведенных формул. Чтобы эти формулы сделать более сопоставимыми с формулами лопастных линий аммоидей, можно было бы оставить нумерацию признаков в соответствии с последовательностью их появления в историческом развитии, а номера в формулах писать в том порядке, в каком признаки появлялись в онтогенезе.

Формализованный диагноз помогает лучше выявлять таксономические различия (если точно определить значение символов). Часто в длинных описаниях (или даже диагнозах) трудно выявить кардинальные различия между таксонами. Формализованные диагнозы не позволяют подобным образом "прятать концы в воду".

Формализованные диагнозы оказались неразличимыми как раз у тех подсемейств, развитие и структура которых подчиняется принципу основного звена развития: одинаковыми оказались формулы у ехиноконхид *Echinococonchinae* и *Karavankininae* и у юрезаниид *Bathymyopinae* и *Juresaniinae*, а также у *Waagenococonchinae*. Различия в каждом из трех случаев основаны на деталях скульптуры — признаках, имеющих значение только для разграничения пары соответствующих подсемейств. Поэтому данные различия (Лазарев, 1985а) не были включены в символику, а формулы указанных пар подсемейств оказались неразличимыми. Упорядоченность этих подсемейств, как отмечалось, несколько иного свойства и основана на принципе основного звена развития.

Аналогичные закономерности в системе археоциат были выражены А.Ю. Розановым (1973) в иной формуле и иначе интерпретированы. У Розанова закономерности в системе археоциат (структура системы), судя по контексту, — имманентная особенность хорошей системы. Обсуждая структурные особенности системы продуктидин, я подчеркиваю, что они явились результатом канализирован-

ности морфогенетических процессов, протекавших параллельно в разных филогенетических ветвях. Строение интерваллюма у археоциат в структурном отношении — инварианта первого порядка, которая служит классификационным признаком при делении археоциат на наиболее крупные систематические единицы. Аналогичный признак в системе продуктидин — наиболее общие особенности скульптуры раковины (признаки А, Б, В). В переводе на "филогенетический язык" этот признак обособляет наиболее крупные ветви (направления развития) у продуктидин. Такие терминологические отличия отражают различные подходы к интерпретации закономерностей в системе, но, по-видимому, мало отражаются на существе дела. Я, однако, не могу согласиться с тезисом о необходимости однозначного определения таксономического значения признака во всех параллельно развивавшихся группах.

Появление любых новых признаков ограничено определенным пространством возможностей, характерным для данной группы. Иными словами, появление любых морфологических особенностей не может быть совершенно случайным. Генетически более близкие группы обычно характеризуются более сходным эпигенетическим ландшафтом, и поэтому при параллельной эволюции спектр независимо появляющихся сходных признаков у них будет большим. С этим, по-видимому, связано известное положение, согласно которому при повышении ранга таксонов их архетип беднеет. Таким образом, если бы анализ сходств продуктидин велся на уровне родов, то обнаружился бы еще более широкий спектр повторяющихся признаков. Но даже для формализованных диагнозов семейственной группы использовались, как уже отмечалось, не все повторяющиеся диагностические (структурные) признаки, а лишь минимально необходимые для разграничения семейств и подсемейств. Кроме того, интересно отметить, что отдельные весьма важные морфологические особенности вообще не попали в диагнозы, ни в обычные, ни в формализованные. Это связано с трудностью их практического использования. Например, в главе "Вопросы морфологии" прослежена эволюционная судьба кардинальных валиков и аурикулярных гребней. Было показано, что они негомологичны и возникают у разных групп по-разному. Однако показать чисто морфологические различия разных типов кардинальных валиков и аурикулярных гребней не удалось. Соответственно эти различия не отражены в терминах и не использованы для диагностики таксонов семейственной группы.

Выявление структурных особенностей системы продуктидии позволяет делать некоторые предсказания о возможном существовании таксонов с определенными свойствами, подобно тому как это делал Розанов, основываясь на структурных особенностях системы археоциат. Например, я не сомневаюсь, что будет описан род, переходный между *Balkhashconcha Lazarev* и *Waagenoconcha Chao* с конвергирующими впереди опорными пластинами (Лазарев, 1985a). Двухэтапные рефрены столь определенно не прогнозируются. К тому же большинство из них было реализовано за три эпохи развития продуктидин, а возможность реализации других потенциалов довольно сомнительна.

Для примера приведу краткий обзор реализации первых четырех структурных признаков в той последовательности, в которой они даны выше.

1. Радиальная струйчатость (скульптура хонетидного типа), свойственная представителям надсемейства *Linoproductacea*, повторно появляется среди низкополостных продуктацей (*Levitusia*) и среди высокополостных продуктацей с примитивным типом скульптуры (у разных представителей семейства *Leiorproductidae*). У высокополостных продуктацей с радиальной ребристостью (вторичная радиальная скульптура) струйчатость пока не зафиксирована, и трудно сказать, возможны ли вообще такие продуктацей, обладающие одновременно и ребристостью и струйчатостью. Однако у большинства представителей семейства *Yakovleviidae* радиальная ребристость становится настолько тонкой, что она

неотличима от струйчатости линопродуктацей. Поэтому было очень трудно выразить в индексах эту скульптуру: генетически она должна была бы обозначаться символом Б+З (утрата радиальной струйчатости с последующим появлением радиальной ребристости), но морфологически она часто не отличается от исходной (хонетидной) струйчатости, которая обозначается символом А.

Вряд ли можно ожидать появления радиальной струйчатости у представителей Echinopachacea, для которых радиальная скульптура вообще не свойственна.

2. Густая сеть тонких игл на всей поверхности висцерального диска, свойственная надсемейству Echinopachacea, реализовалась как признак также в двух других надсемействах продуктидин, но не во всех семействах. Среди продуктацей этот признак не реализован в семействах Leiorproductidae и Productidae, хотя сам факт появления дорсальных игл имеет место (Horridoniinae и турнейские представители Semiproductinae у лейопродуктид и Kutorginella у продуктид). В принципе можно надеяться на находки представителей этих семейств, обладавших густой сетью игл на всем висцеральном диске спинной створки. Среди семейств линопродуктацей (кроме монотипных) этот признак реализован.

3. Появление форм с высокой полостью раковины реализовано во всех надсемействах. Имеются основания полагать, что этот признак итеративно появлялся в каждом из надсемейств по крайней мере дважды. Наиболее определено это устанавливается среди продуктацей: в первый раз высокополостные формы появились в середине фамена (Leiorproductidae), затем в позднем киндерхуке у некоторых Acanthoplecta (Plicatiferidae), а еще позже в перми (Costispiniferinae).

4. Наличие маргинальных образований — признак, реализованный во всех надсемействах и в большинстве семейств. Остался не реализован среди Jugesaniidae как признак подсемейственный, однако появляется у представителей одного рода — Vediproductus. У форм с подобным габитусом раковины маргинальные образования редко развиваются, так что трудно сказать, будут ли еще найдены юрезанииды с маргинальными образованиями.

ГЛАВА IV

О БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ПРОДУКТИДИН

Не может вызывать сомнения, что продуктидины, являясь основной группой среди брахиопод карбона и перми по обилию и разнообразию, имеют большое значение для региональных корреляций. Несомненно также, что продуктидины могут быть использованы для межрегиональных корреляций.

Спорным остается вопрос об относительном значении продуктид в качестве инструмента межрегиональных корреляций. В настоящее время, когда стоит вопрос о введении хронозон в качестве элементарных биостратиграфических подразделений международной стратиграфической шкалы, следует признать, что этапность развития продуктид, как и других брахиопод, не в состоянии обеспечить столь детальную межрегиональную корреляцию. Я не думаю, что такое положение связано с относительно малой степенью изученности группы, т.е. с субъективными факторами. Конодонты стали интенсивно изучаться последние два-три десятка лет, но уже вышли на передовые позиции как группа, пригодная для межрегиональных зональных корреляций. А многие зоны (хронозоны) Оппеля, выделенные в середине прошлого столетия (причем только зоны по аммоноидеям), не утратили до сих пор своего значения. По-видимому, степень детальность межрегиональных биостратиграфических корреляций объективно

определяется не только темпом эволюции, но и экологическими возможностями соответствующей группы. Хотя групп, не чувствительных к фациям, нет, все же нехтонные группы обладают в целом большей способностью к расселению.

У замковых брахиопод, ведущих пассивный образ жизни, функцию расселения выполняют личинки. Чтобы наружное оплодотворение было возможным, необходима достаточно высокая плотность популяции. Соответственно разнос личинок не должен быть значительным. И действительно, личинки современных замковых брахиопод имеют очень непродолжительную стадию свободного плавания, обычно измеряемую часами (Rickwood, 1968; Curry, 1982). Большинство современных брахиопод характеризуется небольшими пятнистыми ареалами распространения (Зезина, 1976). Все же отдельные примеры широкого ареала распространения видов имеются. Видимо, наиболее широкий ареал имеет вид *Hemithyris psittacea* (Gmelin), циркумполярно распространенный в Северном полушарии (Зезина, 1976).

Таким образом, маловероятно, что возможности детальной межрегиональной корреляции по продуктидинам когда-нибудь сравниваются с таковыми по аммоноидеям или конodontам. Однако для корреляции некоторых рубежей, к которым приурочены основные события в эволюции продуктидин, эта группа имеет не меньшее, а возможно, и большее значение. Как уже отмечалось, основные эволюционные события у продуктидин были приурочены к девону, когда происходило формирование группы. Поэтому, несмотря на то что в девоне насчитывается менее одной десятой числа всех родов продуктидин, их значение для межрегиональных корреляций непропорционально большее, чем каменноугольных и пермских продуктидин (имеется в виду корреляция по эволюционным событиям, а не по смене таксономического состава — в первую очередь родов, т.е. более традиционная). Зато каменноугольные и пермские продуктидины имеют большее значение, соответствующее их разнообразию и обилию, для региональных корреляций и для палеобиогеографических построений. Особенно важны продуктидины для корреляции пермских отложений бореальных бассейнов, в которых они очень распространены и в которых, как известно, отсутствовали фузулиниды, а аммоноидеи были чрезвычайно редки. Например, почти все зональные виды-индексы региональной шкалы Таймыро-Омолонской подобласти представлены продуктидинами (Ганелин, Котляр, 1984).

Биостратиграфическое значение самых первых продуктидин и строфалозиидин ограничено их относительной редкостью. Поэтому фиксировать сколько-нибудь точно момент появления продуктид (наиболее важное событие их эволюции) пока невозможно. Следующее событие — появление первого рода без радиальной струйчатости — пока зафиксировано в одном месте и вряд ли может иметь значение для стратиграфических корреляций. Более перспективен для корреляций следующий эволюционный шаг — редукция андеридия, архаичного признака, унаследованного от хонетид. Это происходило в двух параллельных стволах продуктидин (линиях *Eoproductella* — *Striatoproductella* и *Chattertonia* — *Spinulicosta*) и в единственной линии развития ранне-среднедевонских строфалозиидин *Ralia-Devonalosia*. Пока предполагается, что во всех трех линиях развития редукция андеридия происходила у границы эмса и кувена. Если это весьма вероятное допущение подтвердится, то соответствующее событие можно использовать как один из аргументов проведения границы раннего и среднего девона в основании кувена. Примерно к этому же моменту (началу кувена) приурочено появление первых продуктидин с иглистым висцеральным диском спинной створки — первые представители *Echinoconchacea*. Они описаны в аналогах эйфеля как *Productella?* sp. (Anderson, Boucot, Johnson, 1969) и найдены Р.Е. Алексеевой в аналогах шандинских слоев Монголии, но пока не описаны.

Следующее крупное событие в эволюции продуктидин приурочено к началу

фамена: в это время появились первые продуктацеи с высокой полостью раковины, что означало начало формирования объемного птихолофного лофофора (появление первых представителей *Leioproductidae* — *Ardiviscus*, *Margaritiproductus*). В позднем фамене радиальная ребристость впервые распространилась со шлейфа на висцеральный диск. К сожалению, эти эволюционные изменения протекали очень медленно, так что морфологические границы между низкостолостными и высокополостными формами смазаны и устанавливаются только при наличии хорошего материала. Позже признак "высокая полость раковины" смещается на более ранние стадии онтогенеза и хорошо фиксируется. То же самое можно сказать о первых радиально ребристых продуктидинах с высокой полостью раковины: первые представители *Nigerinoplica* появились еще в конце раннего фамена (Лазарев, Пушкин, 1986), однако у них хорошо выраженная радиальная ребристость (складки) ограничена шлейфом. У позднефаменных нигериноплик радиальная ребристость смещалась все ближе к макушке. Расплывчатость морфологических границ обуславливает трудность фиксации соответствующих стратиграфических границ.

Хотя отдельные экземпляры с целиком ребристым висцеральным диском встречаются еще в верхах верхнего фамена, типичным этот признак среди продуктидин становится только начиная с середины турне (*Tolmatchoffiinae*, *Dictyoclostinae*). Этот признак — один из наиболее заметных в архетипе каменноугольных продуктидин (каменноугольный облик) при противопоставлении его архетипу девонских продуктидин. Сочетание этого признака с концентрической скульптурой висцерального диска дает ретикулятную скульптуру, тоже характерную для каменноугольно-пермского этапа развития продуктидин.

Однако далеко не все каменноугольно-пермские продуктидины обладали радиальной ребристостью висцерального диска. Поэтому единственный элемент архетипа каменноугольно-пермских продуктидин — отсутствие замкового сочленения створок. Феномен редукции зубов и зубных ямок приурочен к верхней части фамена, а именно к основанию гониатитовой зоны *Cluemenia* (Лазарев, 1986а). Этот рубеж ниже основных вариантов рубежа границы девона и карбона, которые сейчас обсуждаются. Феномен редукции замка — единственное эволюционное событие (кроме, возможно, редукции андеридия), которое захватило одновременно сразу все ветви (подсемейства) продуктидин, развивавшихся в разных регионах (см. рис. 48). На приведенном рисунке только два разреза характеризуются наличием продуктидин с замком и без замка из биостратиграфически смежных слоев. К тому же в обоих разрезах (скважина Днепровско-Донецкой впадины и разрез ручья Перевального на северо-востоке) продуктидины представлены единичными родами, а не разнообразным комплексом. Тем не менее есть основание полагать, что редукция замка произошла одновременно у разных групп (Лазарев, 1986а). Дело в том, что в Центральном Казахстане разнообразный комплекс продуктидин верхней части зоны *Platycluemenia* (первая половина мунарского времени) еще имеет замок, но уже в редуцированном состоянии (иногда до полного исчезновения). Данные по продуктидинам из верхней части мунарских слоев отсутствуют, а выше (начиная с аналогов зоны *Wocklumeria*) все продуктидины уже не имеют следов замка. Однако разнообразный комплекс продуктидин зоны *Cluemenia* (пачка Бокс) известен в штате Нью-Мексико, причем все продуктидины на этом уровне уже лишены замка. Данные по другим регионам, хотя и фрагментарные, не противоречат тому, что редукция замка произошла примерно у границы генозон *Platycluemenia* и *Cluemenia*. Одновременность редукции замка у представителей разных филетических стволов косвенно свидетельствует о появлении какого-то мощного внешнего фактора (сигнала), оказавшего однотипное воздействие на сходные эпигенетические ландшафты. У строфалозиинид замок редуцировался позже и не у всех групп, а только у аулостегид. Примерно

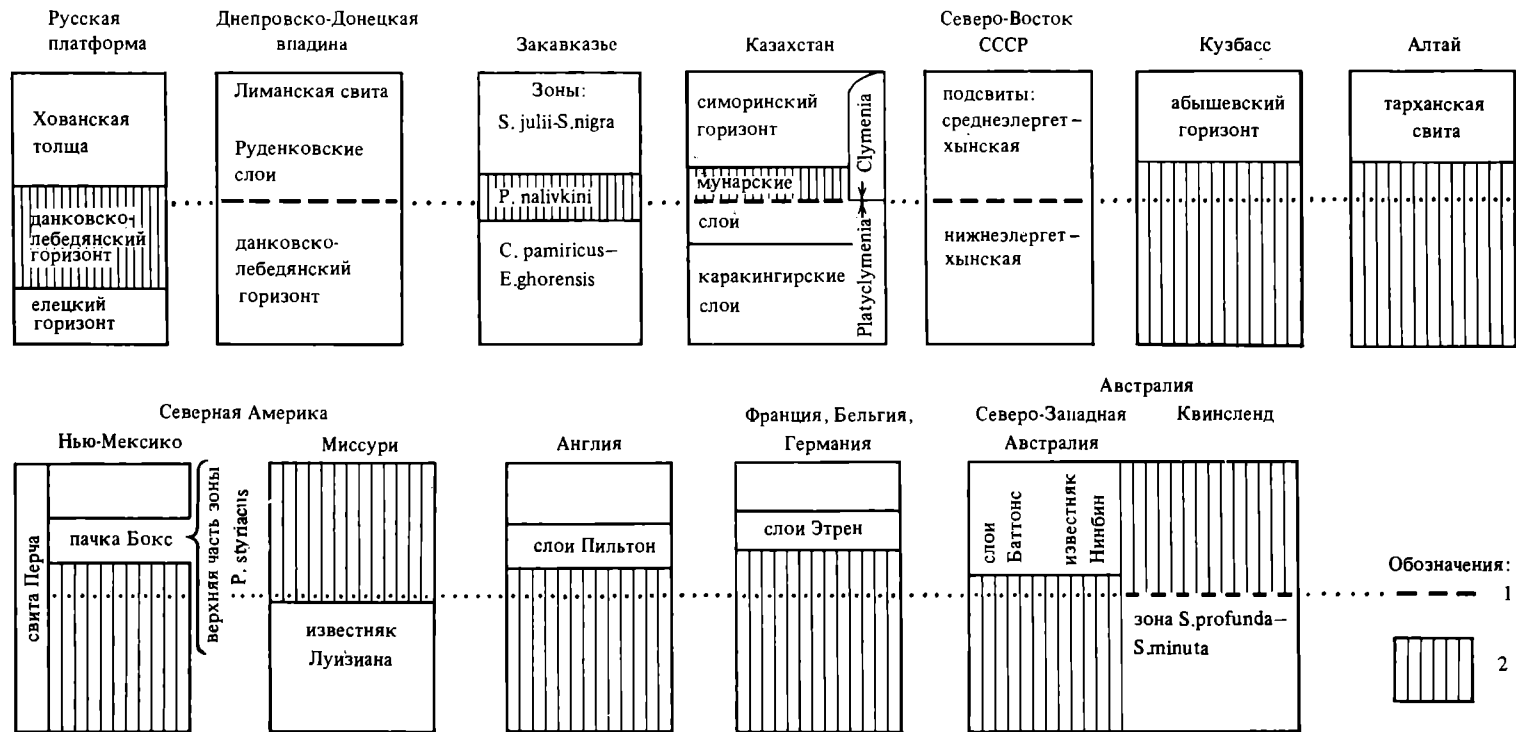


Рис. 48. Стратиграфический уровень редукции замка у продуктиды в разных регионах. 1 — уровень, выше которого продуктиды не имеют замка; 2 — интервалы, в которых нет данных по продуктидам

у основания киндерхука среди продуктацей появляются роды с дорсальными иглами (представители *Rugaurinae* и *Semiproductinae*, первые *Buxtoniinae*).

В дальнейшей эволюции продуктидин имело место только одно принципиально важное новшество — проникновение мантийной полости в макушечную часть одной или обеих створок (Лазарев, 19856). Наиболее заметно это проявилось среди представителей *Retagiinae* (табл. XVIII, фиг. 1, 4). Другие морфологические новшества, возникшие в раннем карбоне, многочисленны, но не столь существенны. Однако ранний карбон — время максимальной диверсификации продуктидин. В турнейский и особенно визейский века появляются многочисленные роды, подсемейства и семейства продуктидин. Поэтому раннекаменноугольные продуктидины — очень полезная группа не только для региональных, но и для межрегиональных корреляций (чему способствовало также ослабление провинциализма в раннем карбоне).

Существенный биостратиграфический рубеж, который фиксируется на продуктидинах, приурочен примерно к основанию гониатитовой зоны *Homoceras*. У этого рубежа существенно сокращалось разнообразие продуктидин (см. рис. 11, 12). Полностью исчезли такие яркие визейско-серпуховские семейства, как *Gigantoproductidae* и *Striatiferidae*.

Некоторое увеличение разнообразия вновь наблюдается в начале перми, главным образом за счет появления ряда групп (подсемейств) с морфологическими особенностями, которые впервые появились среди продуктидин еще в девоне. Наряду с этим возникло несколько групп с уникальными морфологическими особенностями. Однако корреляционное значение появлявшихся в перми новых подсемейств и семейств было существенно ограничено сильно-развитым провинциализмом этой эпохи.

Вспышка разнообразия на уровне родов приурочена к средней перми, после чего наблюдается интенсивное вымирание продуктидин.

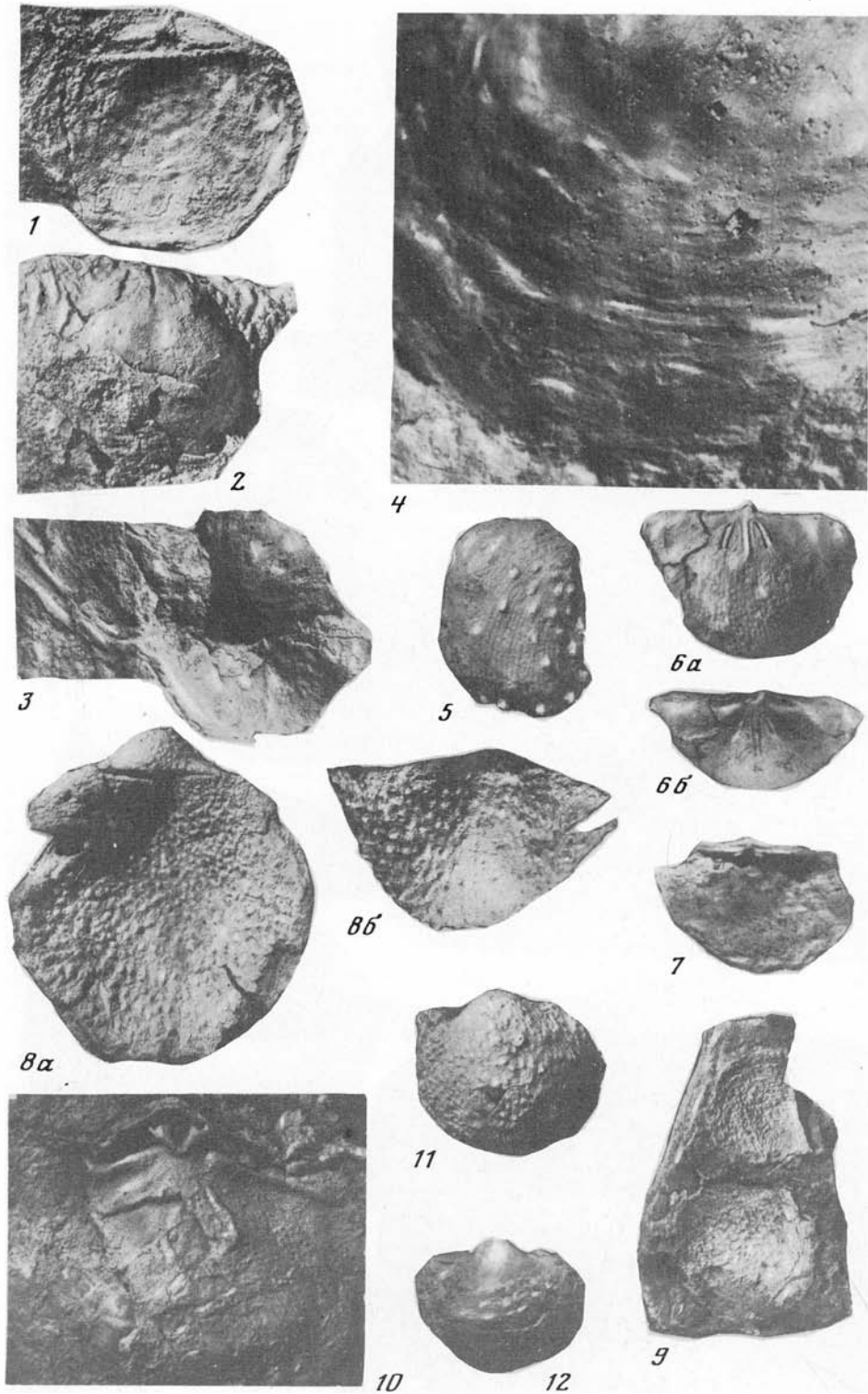
Большее значение для биостратиграфии перми имеют строфалозиидины, поскольку их максимальное разнообразие приурочено не к раннему карбону, а к перми. Это, по-видимому, явилось следствием общей закономерности, выражающейся в более поздней реализации морфологических потенций у групп, которые были морфологически инертны на более ранних этапах филогенеза.

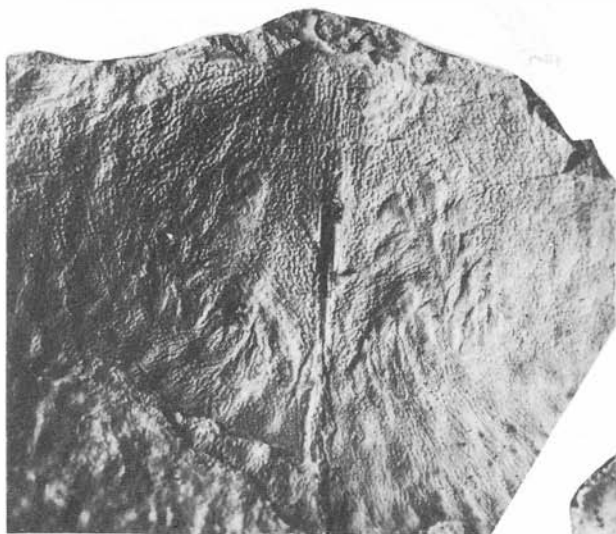
Уместность приведенного обзора основных эволюционных событий в связи с биостратиграфическими этапами методически определяется оценкой значения эволюционных рубежей для фиксации и обоснования стратиграфических границ. Основные возражения против использования этапности филогенезов в биостратиграфии выдвинуты сторонниками экостратиграфии, точнее, каузальной стратиграфии (Мейен, 1974; Красилов, 1977). Использование эволюционных феноменов для обоснования стратиграфических границ отвергается на том основании, что конкретные границы в разрезах связаны не с эволюцией, а с экологией, а стратиграфические подразделения и их границы имеют системную природу. Само использование этапности филогенезов для обоснования стратиграфических границ считается рецидивом организмоцентризма (Мейен, 1974). На это можно возразить, что понятие системности условно. Любой подход, любая теория несут в себе элементы системности. С позиций эпигенетической теории эволюции морфологические изменения (в онтогенезе и филогенезе) — результат взаимодействия системы морфогенетических корреляций с факторами среды. Поскольку организмы — наиболее чувствительные индикаторы необратимой последовательности в развитии палеоэкосистем, противоречие между палеоэкосистемной природой стратиграфических границ и использованием эволюционных феноменов для их обоснования можно считать несущественным. С большим основанием следовало бы считать рецидивом организмоцентризма обратное, а именно, что этапы филогенеза нельзя ставить в соответствие с этапами развития экосистем,

поскольку это противоречит основе экосистемного метода (Лазарев, 1980).

До сих пор методически неясным остается вопрос, чем нужно руководствоваться при фиксации границ биостратиграфических подразделений. Для примера рассмотрим события в эволюции продуктидин, которые происходили в конце девона и начале карбона, в связи с проблемой границы девона и карбона. Последовательность основных эволюционных событий следующая. Появление высокополостных форм (близ границы франа и фамена); усиление радиальной ребристости, которая впервые переместилась на висцеральный диск (близ границы раннего и позднего фамена); редукция замка (близ основания зоны *Clupeina*); первое появление дорсальных игл среди продуктацей (раннекиндерхукские представители *Semiproductinae* и *Rugaurinae*); радиальная ребристость захватила весь висцеральный диск, иногда это сопровождалось появлением ретикулятной скульптуры (единичные формы известны начиная с мунарского времени, но доминировали позже: с тайдонского времени в Кузбассе, с позднего турне в Закавказье, в визейский век в Московской синеклизе); массовое появление новых таксонов семейственного, подсемейственного и родового рангов (в турнейский век и особенно в визейский). Последнее не было связано с принципиально новыми морфологическими перестройками, если не считать появление семейств со специфическими признаками (*Proboscidellidae*, *Striatiferidae*, *Gigantoproductidae*). Таким образом, данные по эволюции только одного подотряда замковых брахиопод можно по-разному использовать при ранжировке биостратиграфических границ. Задачу усложняет отсутствие единого методического подхода. Если руководствоваться сугубо эволюционным критерием, то наиболее важной является граница в основании фамена, к которой приурочено первое появление высокополостных форм (с этим коррелируется появление объемного тихоокеанского лофофора). Однако для фиксации границы в разных регионах использование этого эволюционного события не очень удобно, так как высокая полость формируется у раннефаменских продуктидин только на самой последней стадии онтогенеза и, кроме того, высокополостные формы в разных регионах появлялись, по-видимому, не совсем одновременно. Другой подход — фиксировать биостратиграфическую границу по смене доминант. "Каменноугольный облик", который устанавливается по габитусу раковин и скульптуре, окончательно сложился в середине турнейского века. В Кузбассе — это начало тайдонского времени, но в других регионах, где *Tolmatchoffiinae* и *Dictyoclostinae* не были распространены, "каменноугольный облик" продуктидин устанавливается не столь однозначно. Смена девонского облика продуктидин на каменноугольный в разных регионах происходила в разное время. Из соображений удобства наиболее предпочтительной оказывается граница, у которой произошла редукция замка, поскольку это случилось быстро и, очевидно, одновременно в разных регионах (см. рис. 48). Таксономически это выразилось в полном обновлении родового состава продуктидин.

Рубеж, на котором произошла редукция замка, предпочтителен также с точки зрения каузального подхода, хотя конкретная причина эволюционного феномена осталась невыясненной. Можно только предполагать появление какого-то мощного внешнего фактора (сигнала), который обусловил редукцию замка у представителей сразу всех филетических ветвей в разных регионах. Подобные события в эволюции брахиопод и других групп бентосной фауны (характеризующихся относительно большим провинциализмом), следы которых хорошо прослеживаются в глобальном масштабе, очень редки по сравнению с частыми морфологическими преобразованиями нектонных групп, используемыми, например, для обоснования геозон глобального масштаба. Это наводит на мысль, что редкие сигналы, которые сказываются на "провинциальных" группах ("ломают провинциализм"), как раз могут служить индикаторами при оценке масштабов биостратиграфических рубежей. Ниже приводятся данные по стратиграфическому распространению родов подотряда *Productidina*.





1



2



3



4



5a



5b



6



7



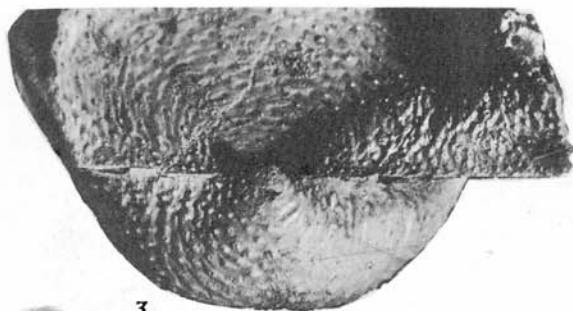
8



9a

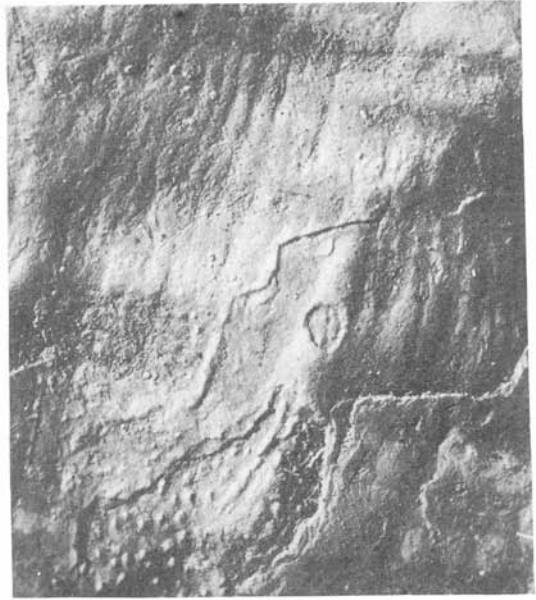


9b

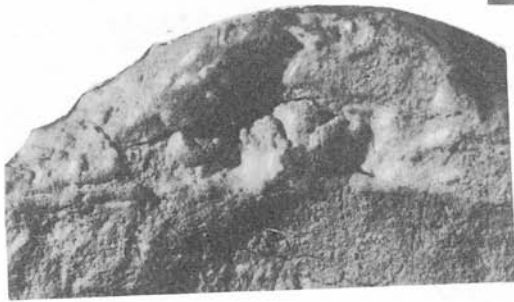




1a



1b



2



3



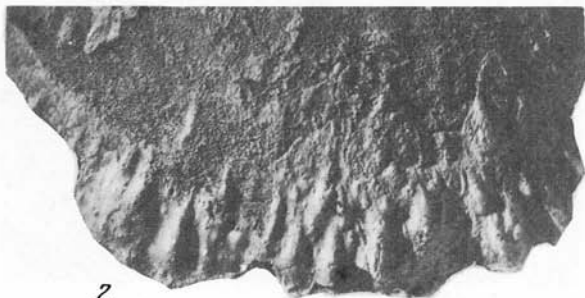
4



5



1



2



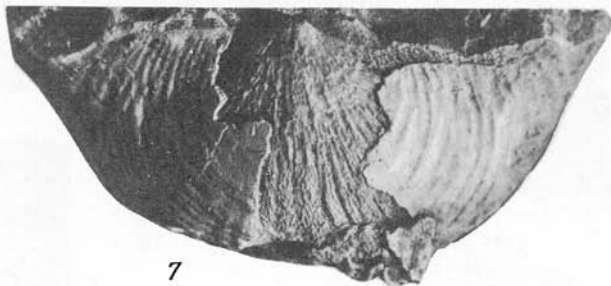
3



4



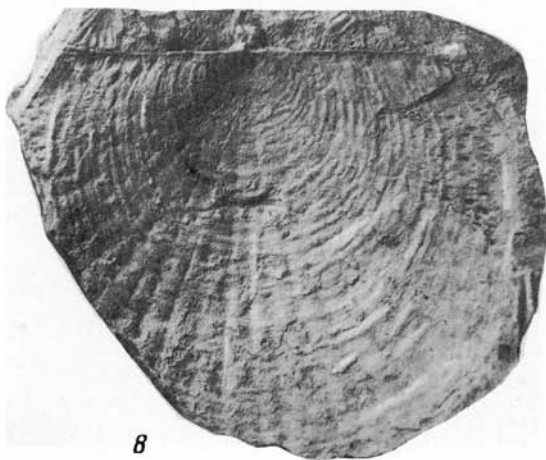
5



7



6



8



9



1



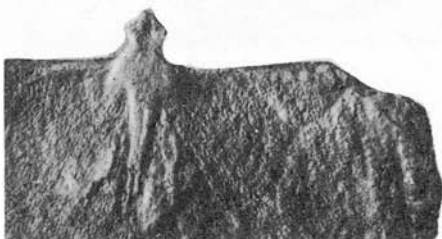
2



3



4



5



6



7





1



2



3



7



8



9



4



5



6



10



11



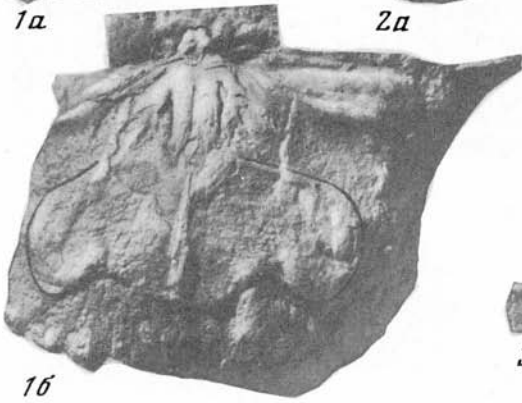
12



1а



2а



1б



2б



3



4



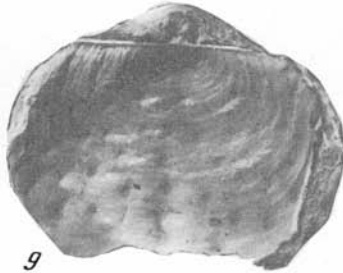
7



5



8



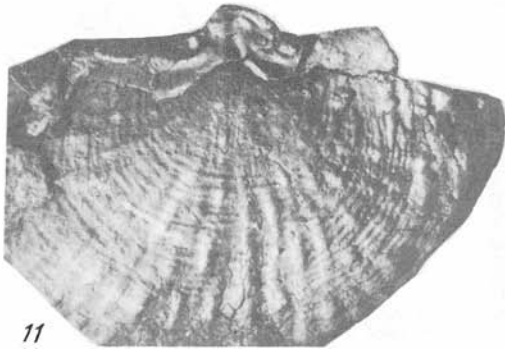
9



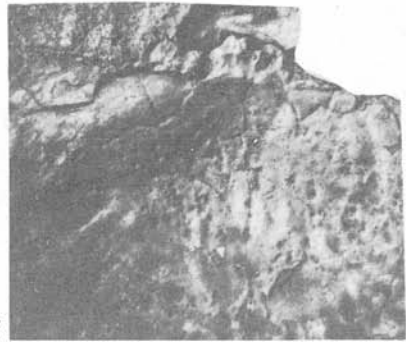
6



10



11



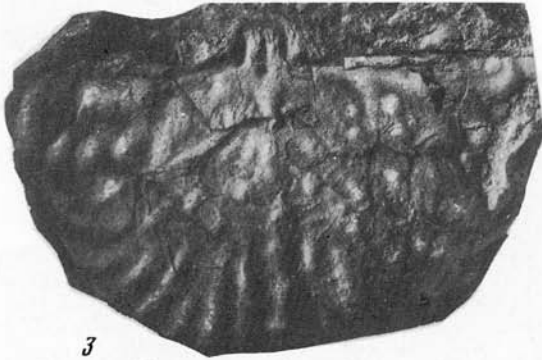
12



1



2



3



4



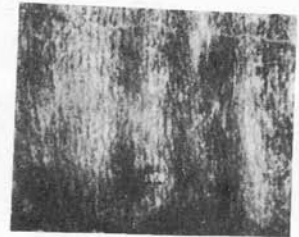
5



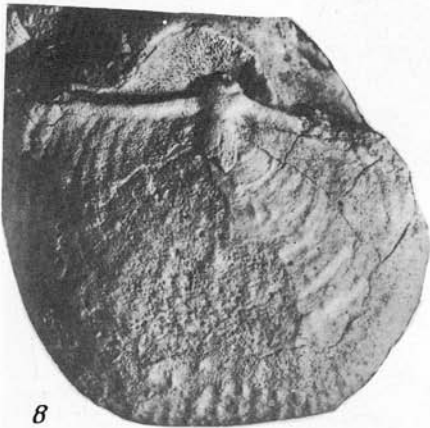
5a



7



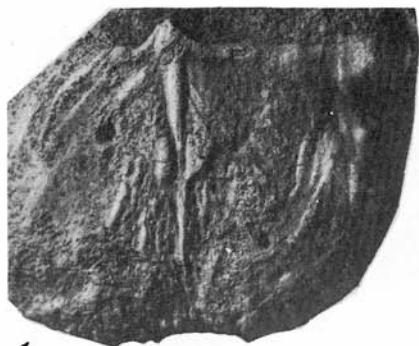
5b



8



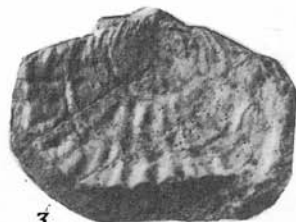
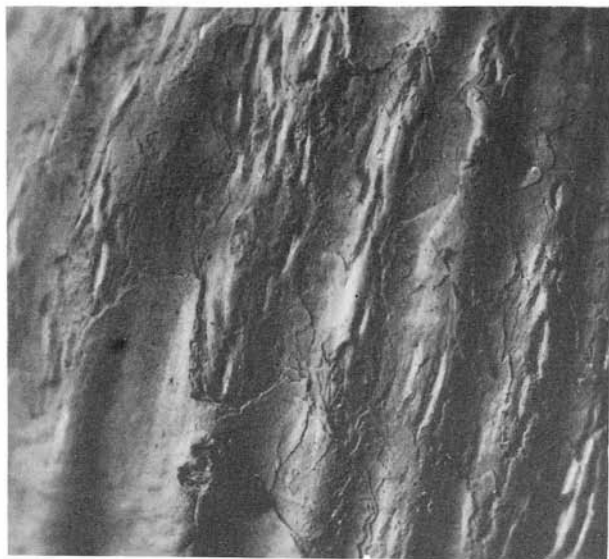
9



1



2



3



4



5



6



7

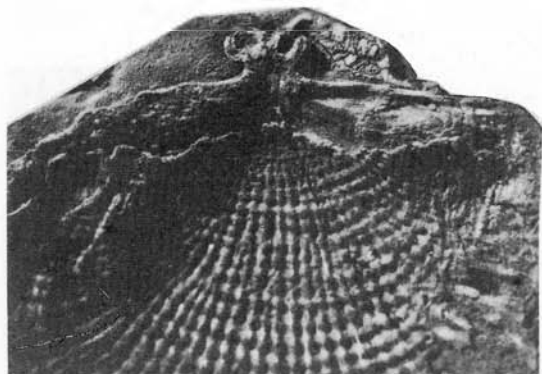


8

9



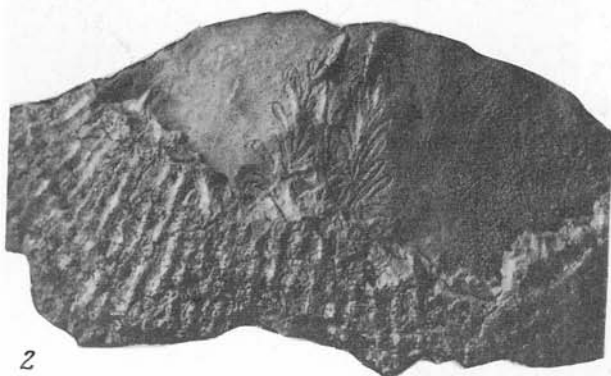
10



1



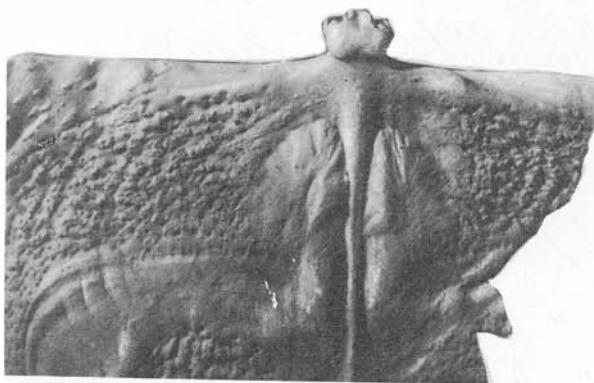
3



2



4



5a



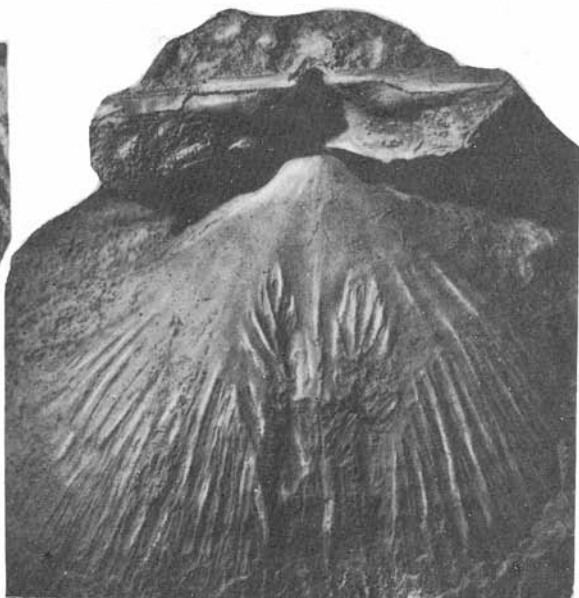
6



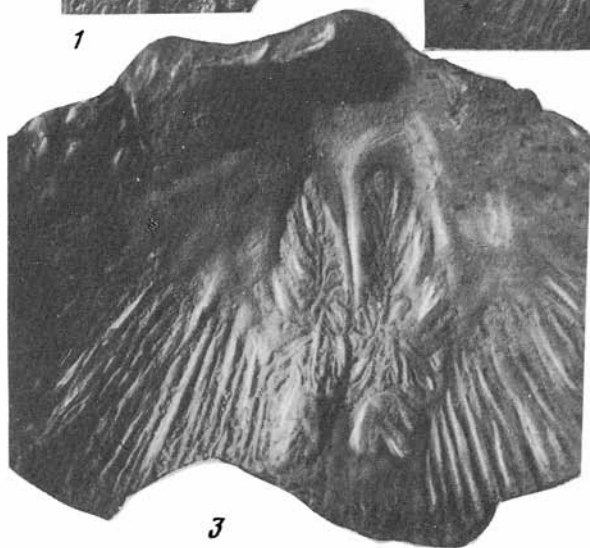
5b



1



2



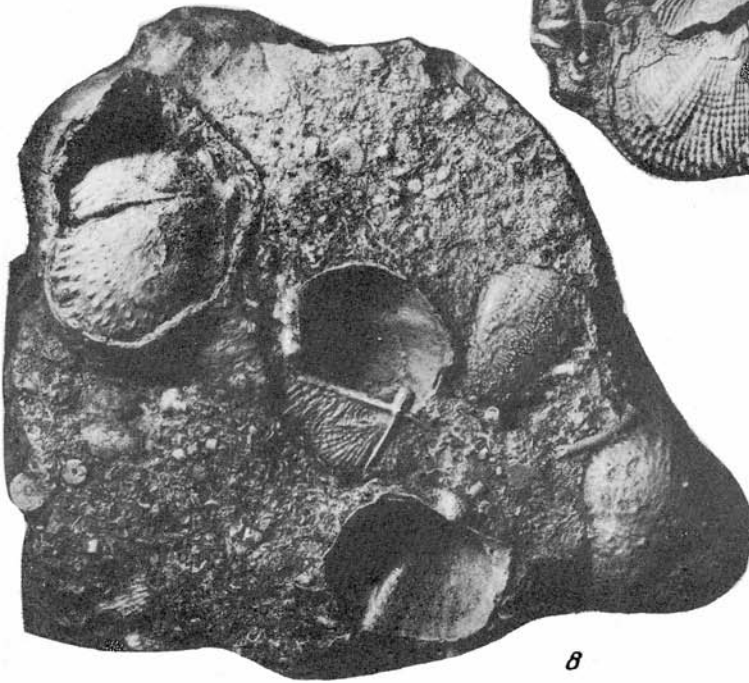
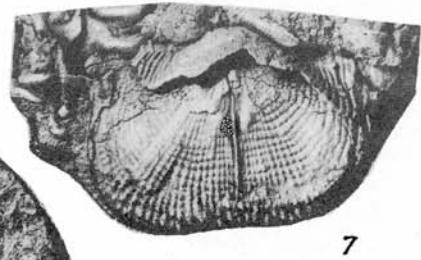
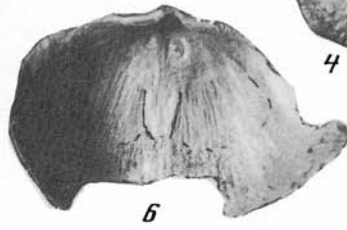
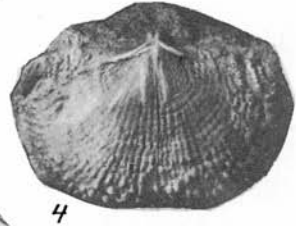
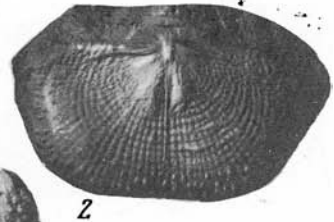
3

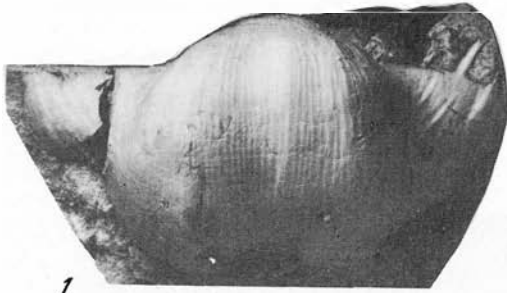


4



5





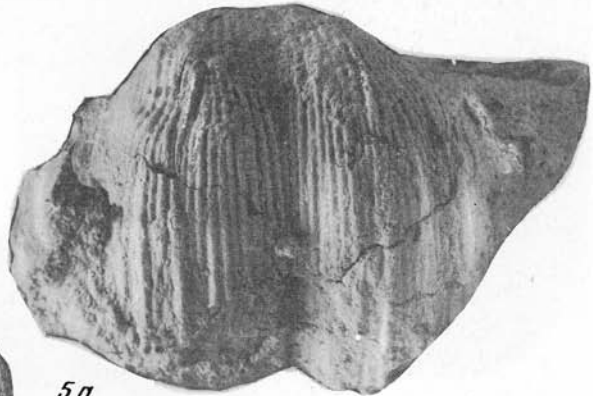
1



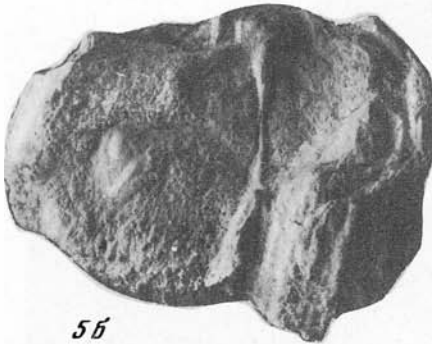
2



3



5a



5b



4



6



7



8



10



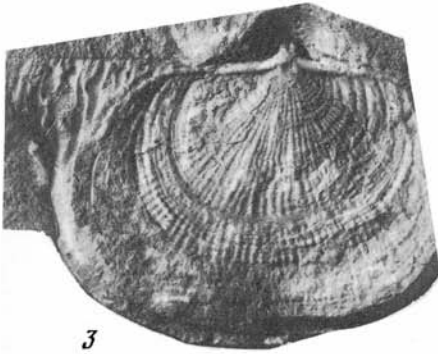
9



1



2



3



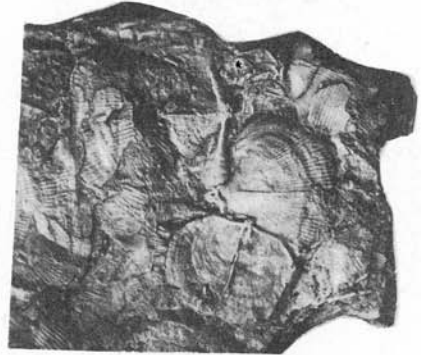
7



4



5



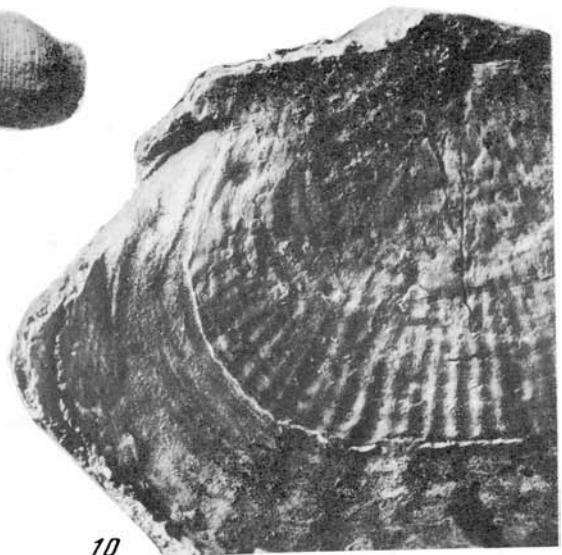
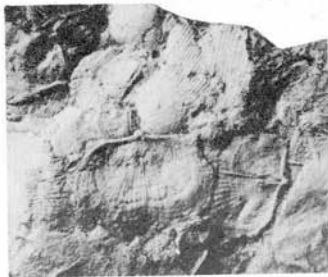
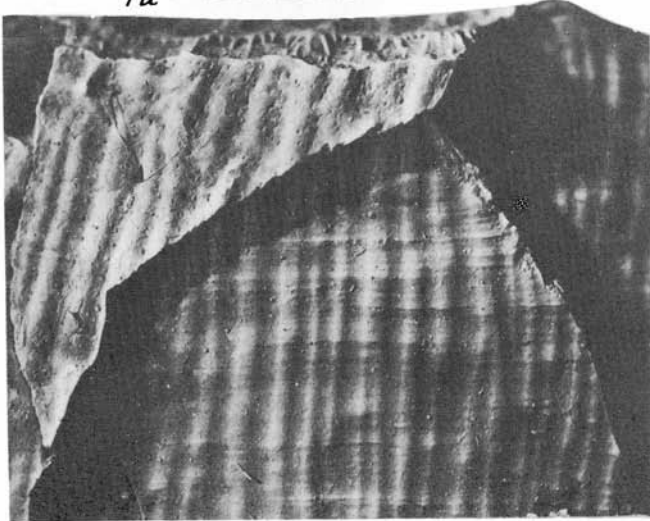
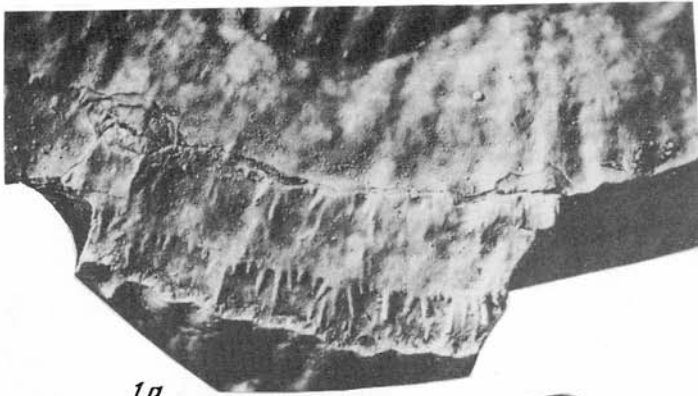
6

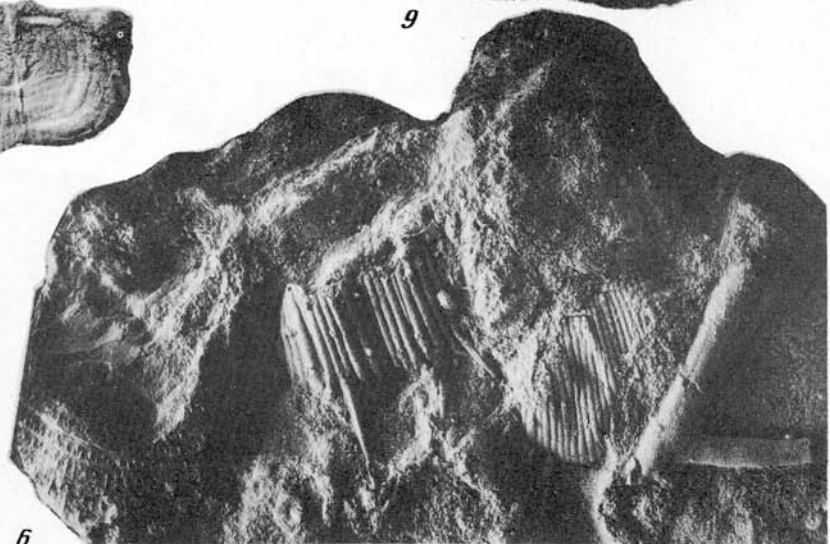
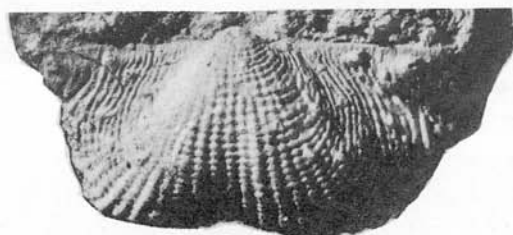
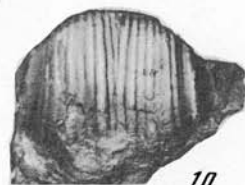
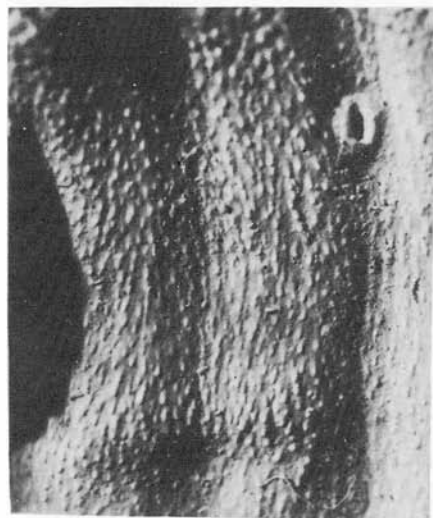


8



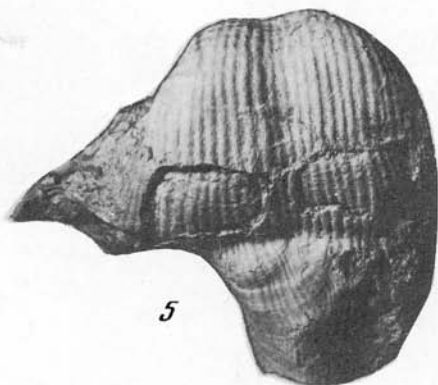
9







1



5



4



2



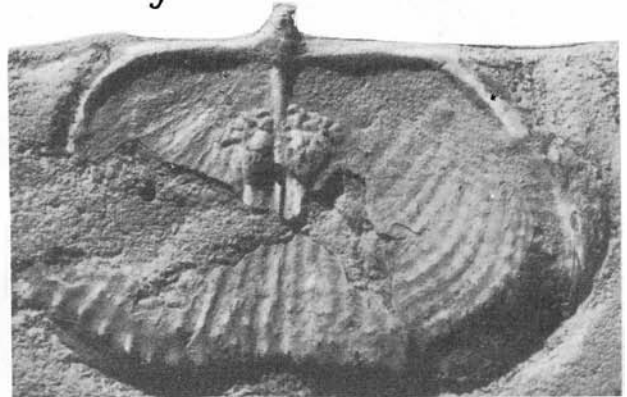
3

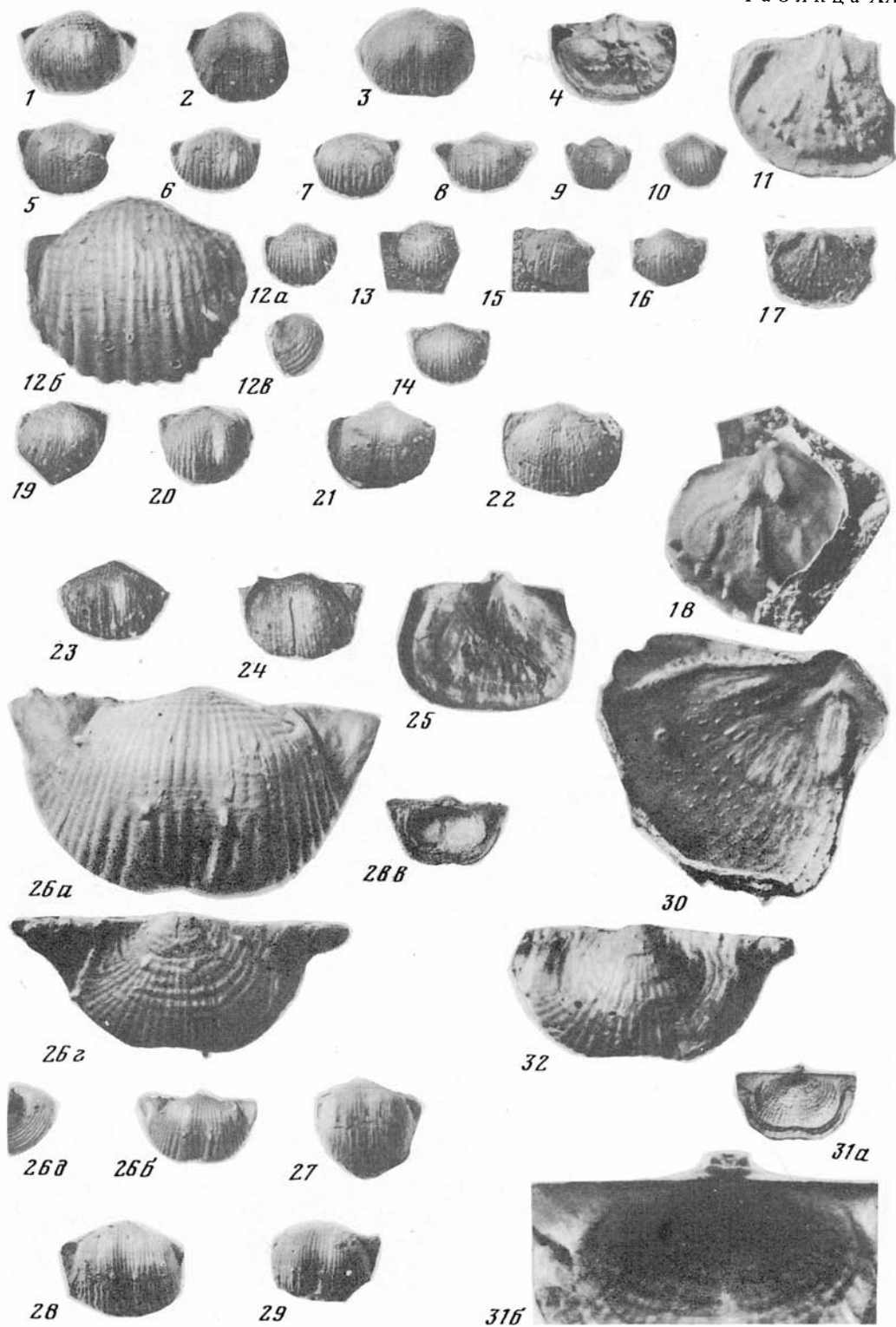


6



7







1



2



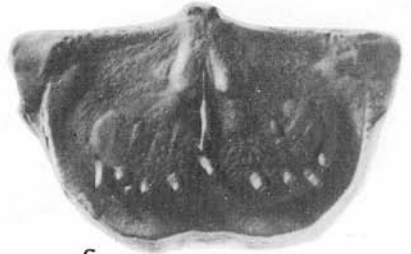
3



4



5a



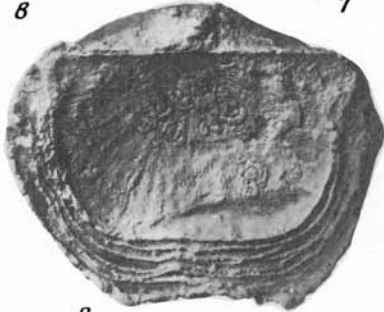
6



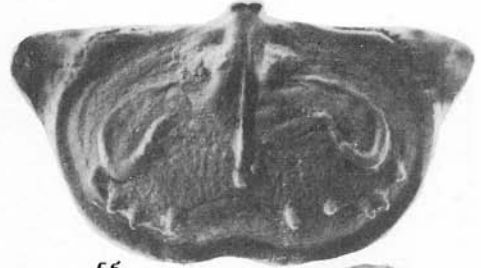
8



7



9



5b



11



10



13



14



15



12



16



17



18



19a



20



21



26



22



23a



23b



24b



24a



27



28



25b



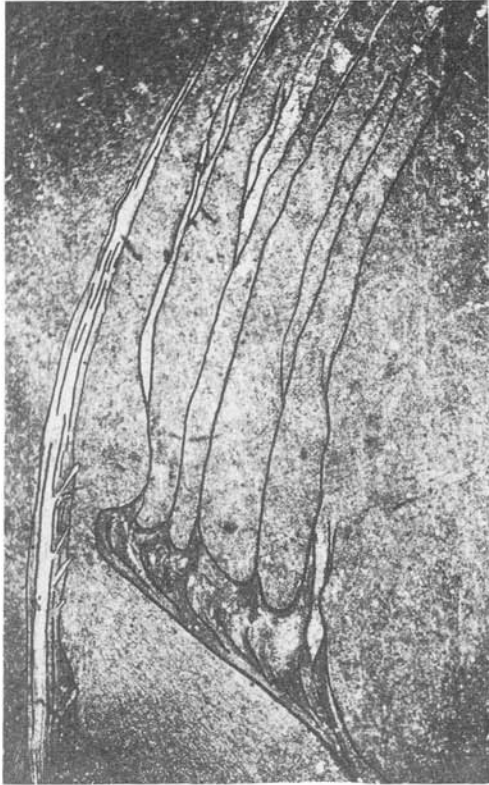
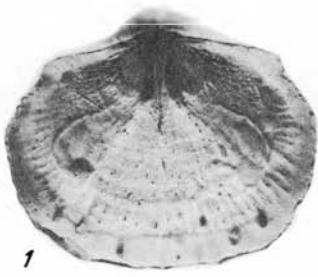
25a



24b



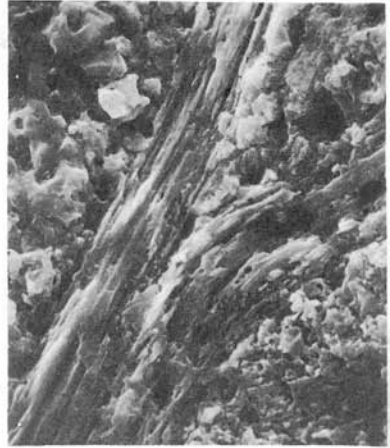
29



2a



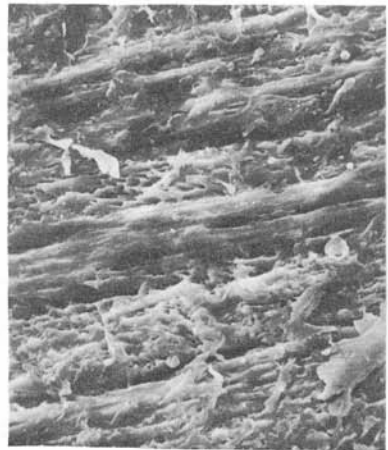
3



2b



2b



2c



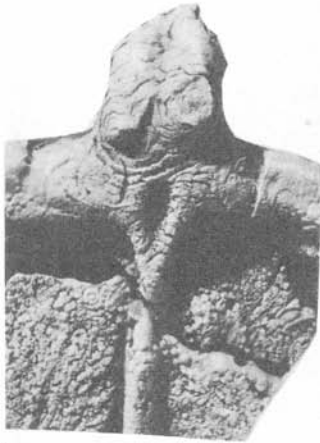
1



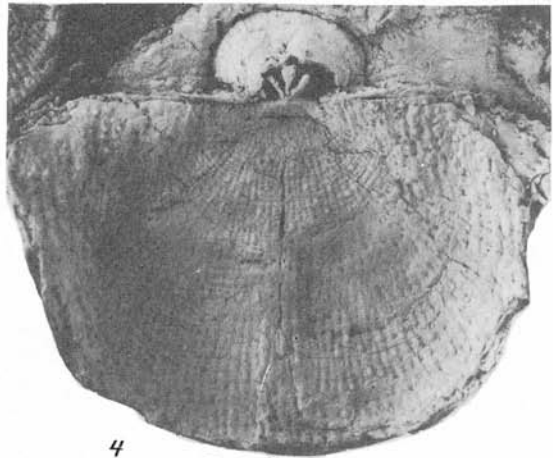
2



3



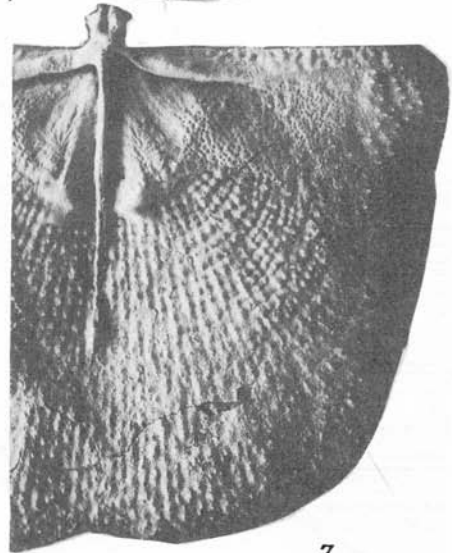
5



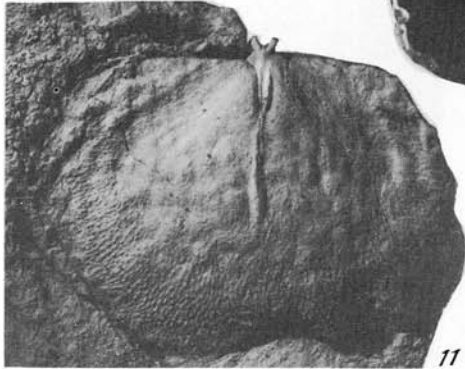
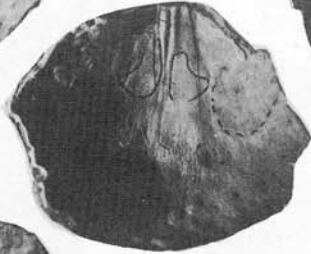
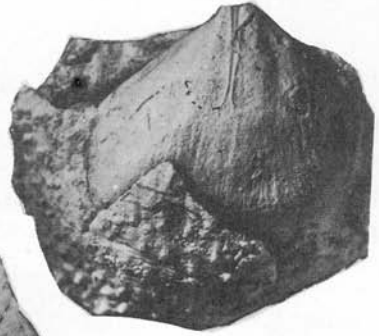
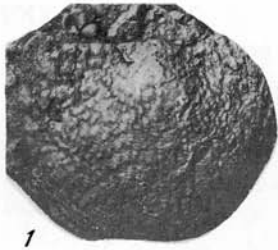
4



6

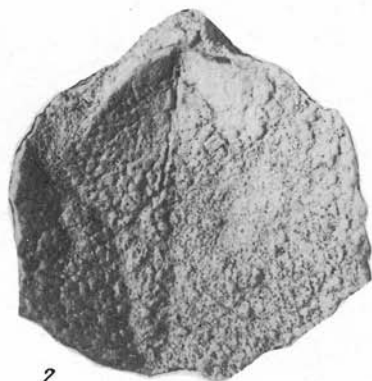


7





1



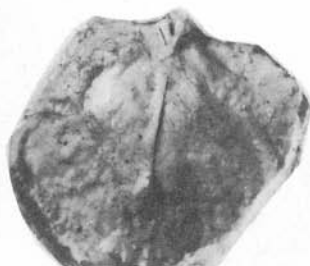
2



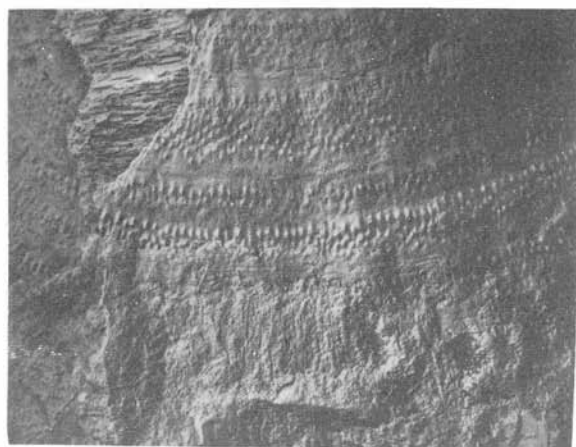
3



4



5



8a



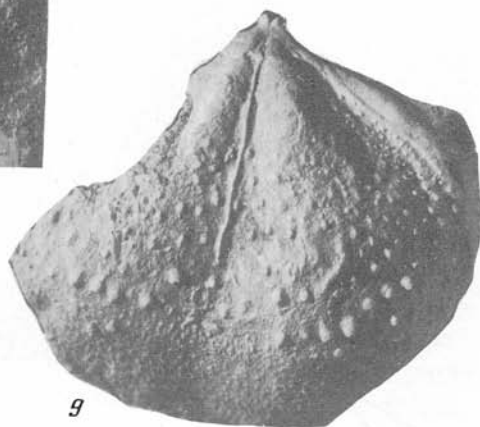
6



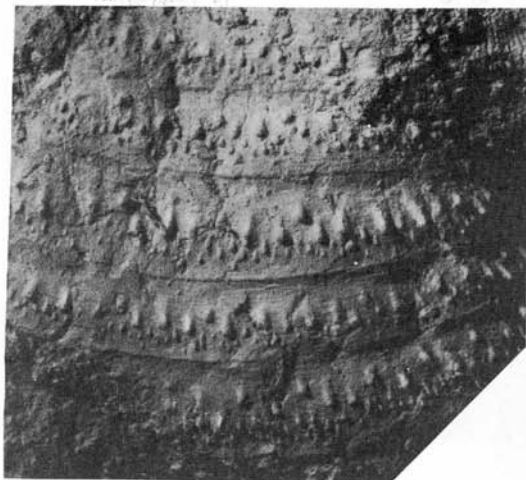
7



8b



9



1



2



3



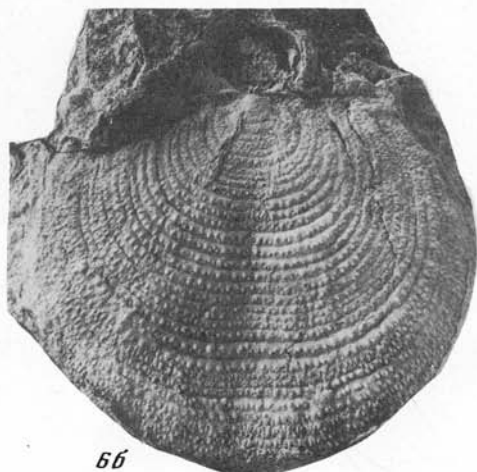
4



5



6a



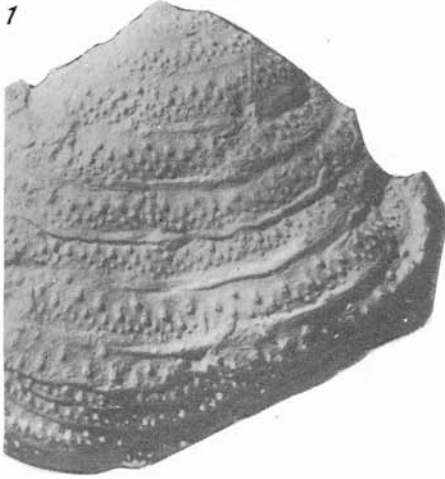
6б



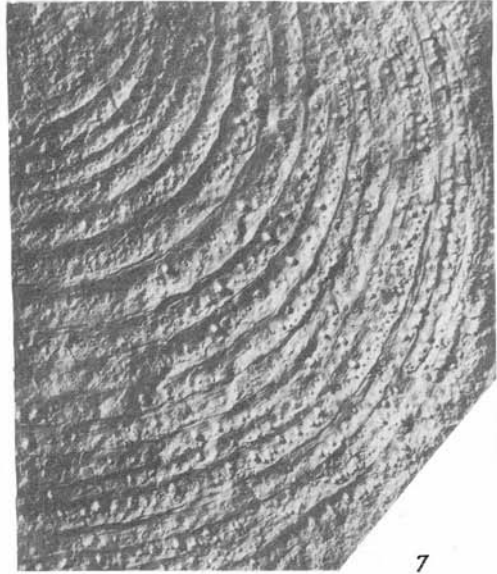
1



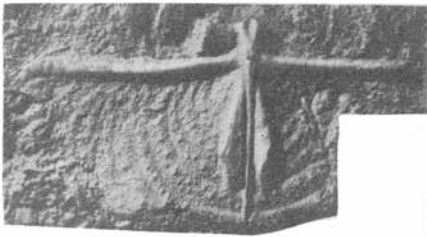
3



6



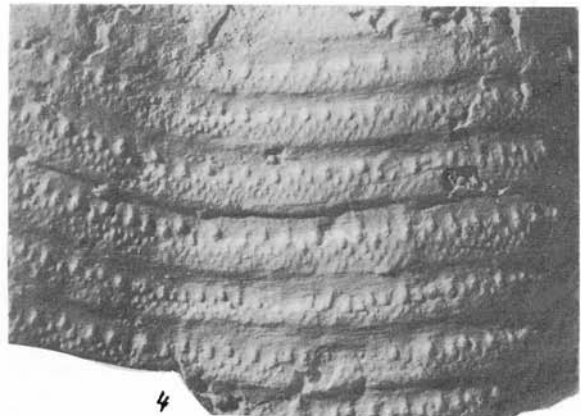
7



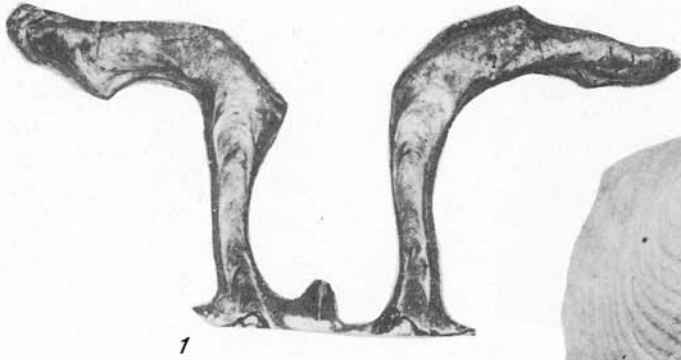
5



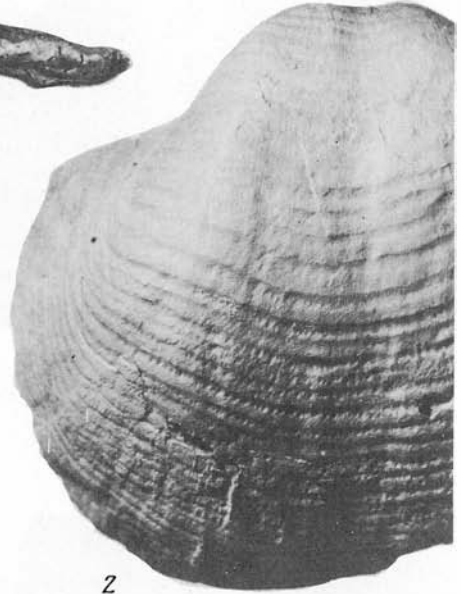
8



4



1



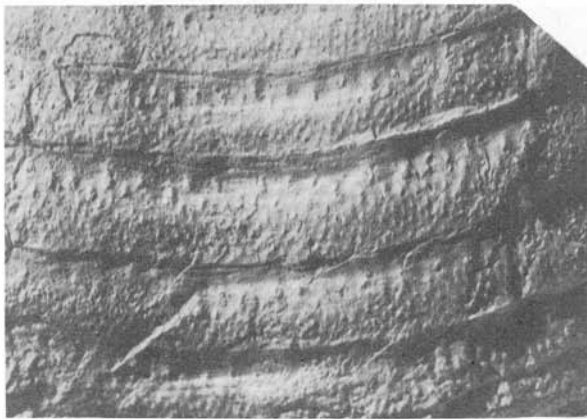
2



3



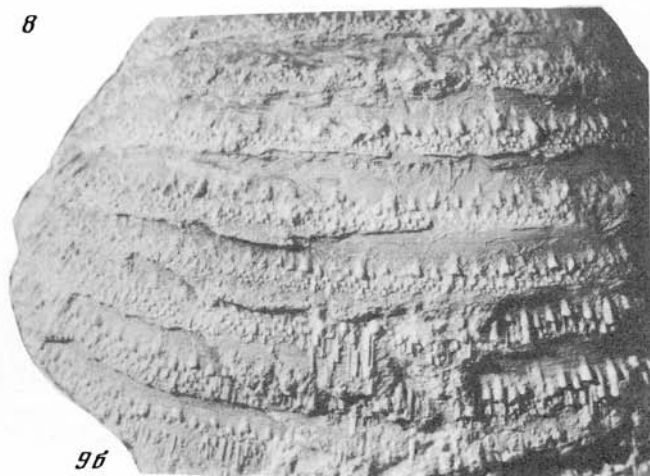
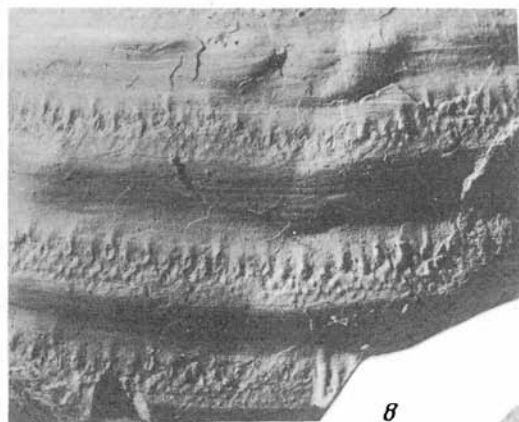
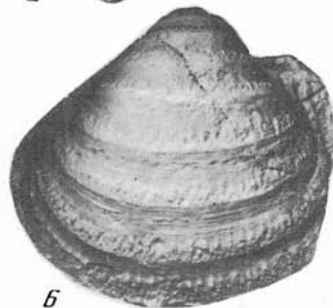
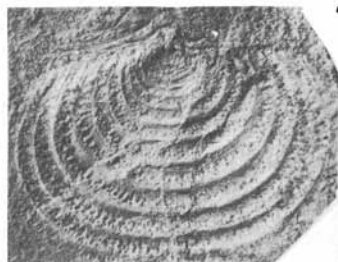
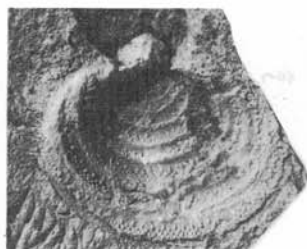
4

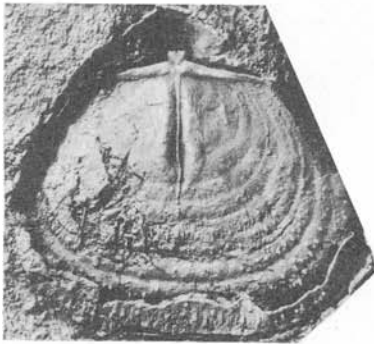
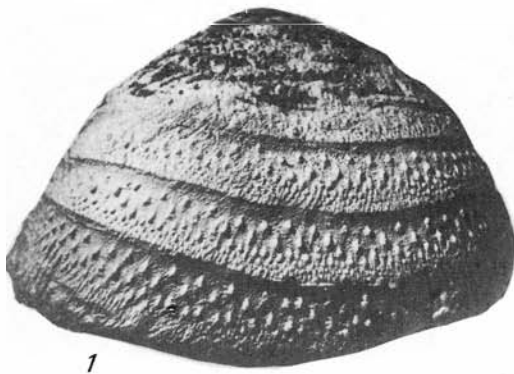


5

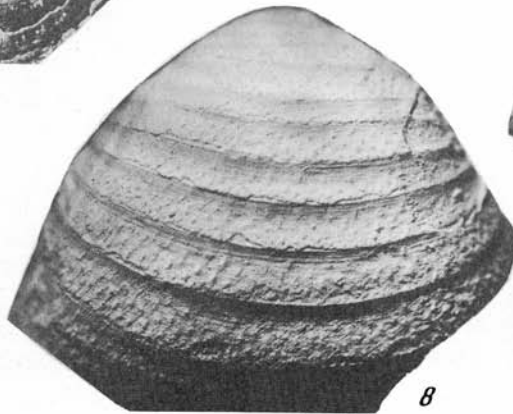


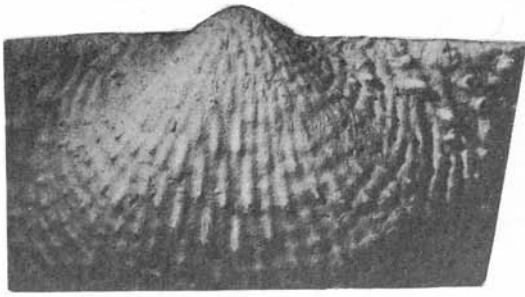
6



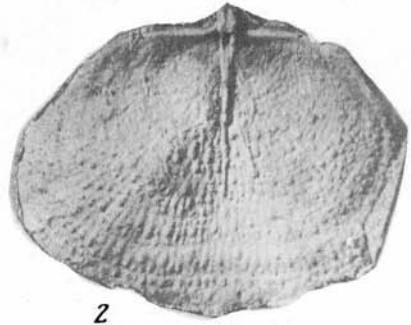


6

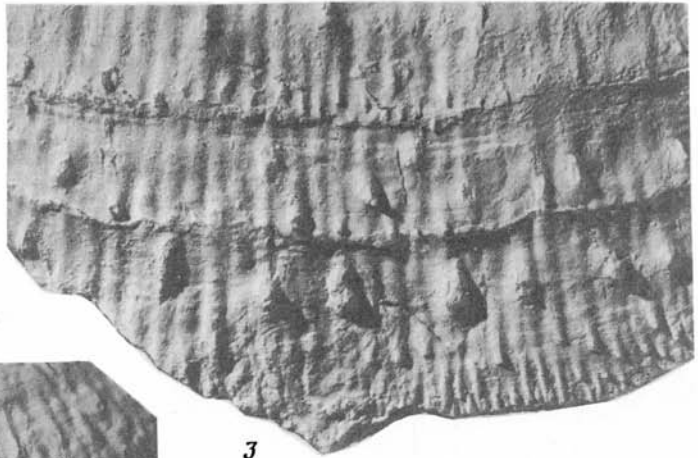




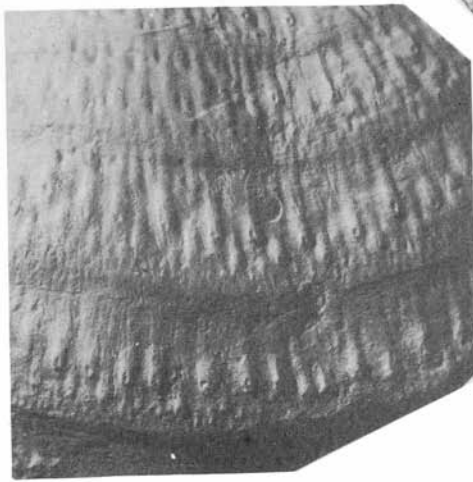
1



2



3



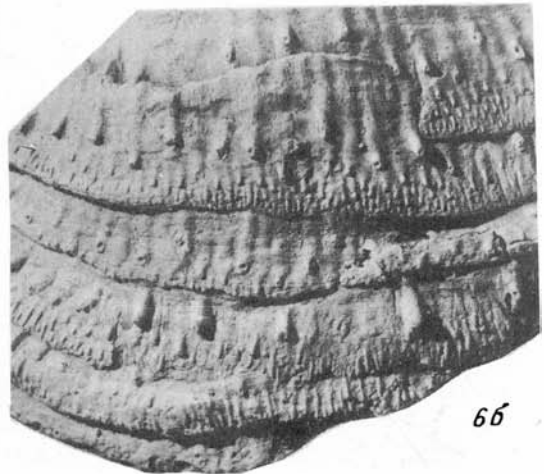
4



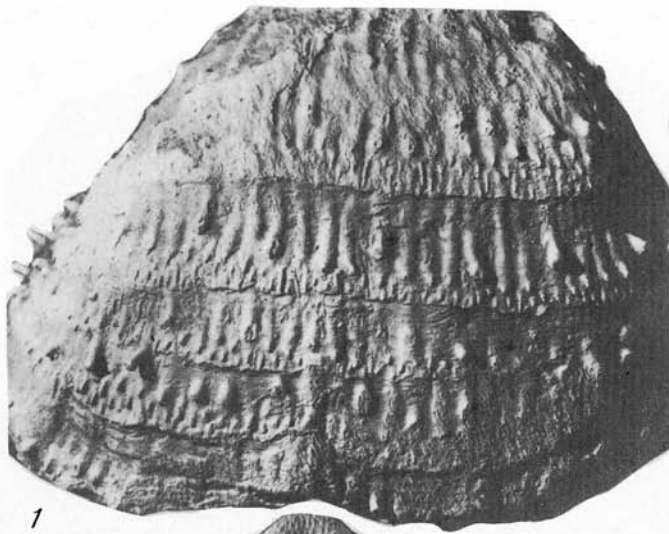
5



6a



6b



1



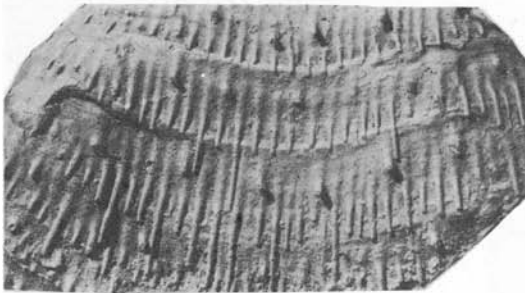
2а



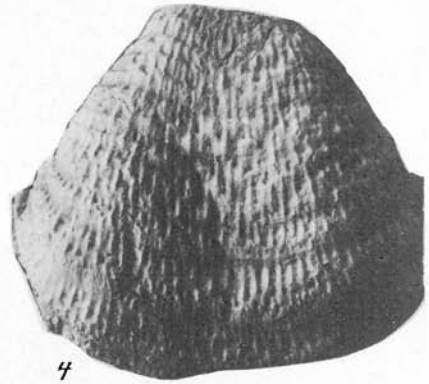
2б



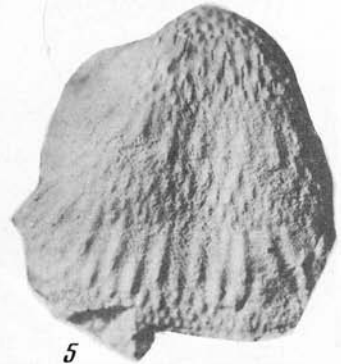
3



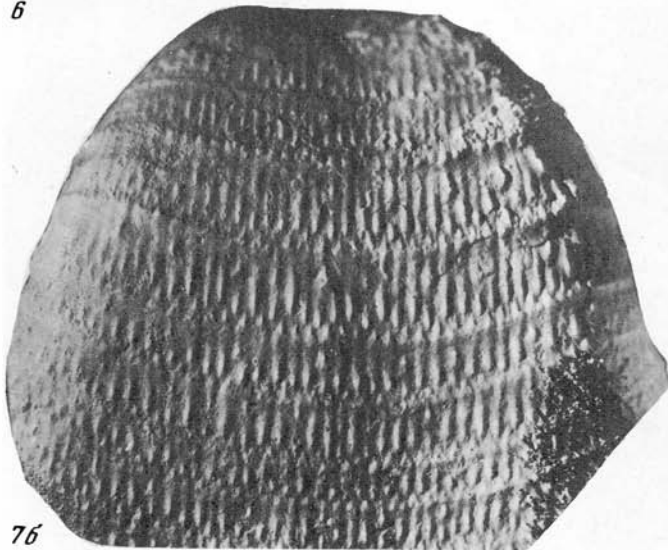
6



4



5



7б



7а



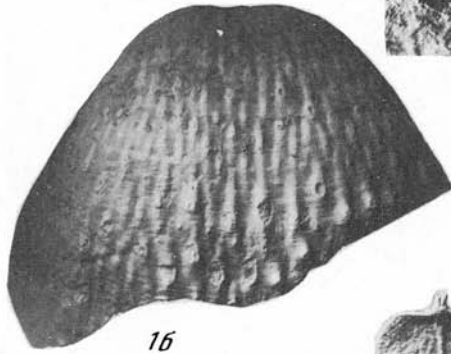
1a



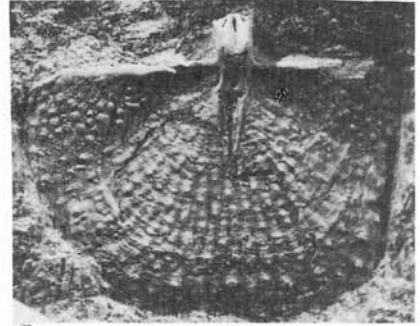
2



4



1b



5



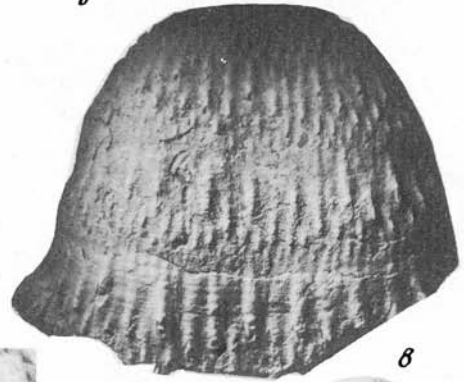
6



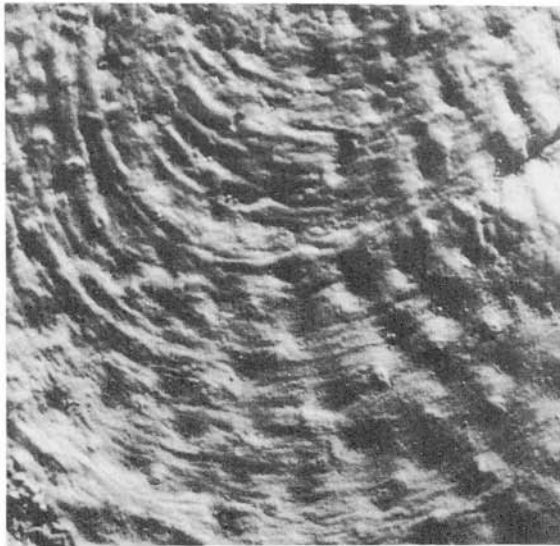
3a



7



8



3b



10



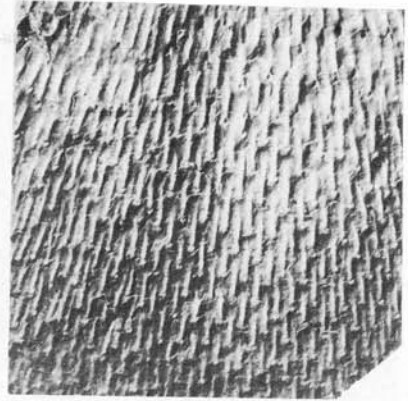
9



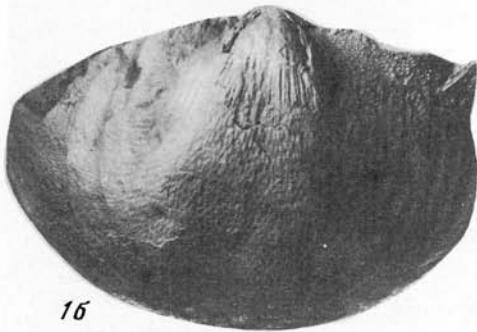
11



1a



1b



1b



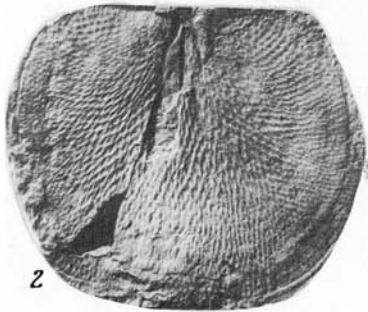
3b



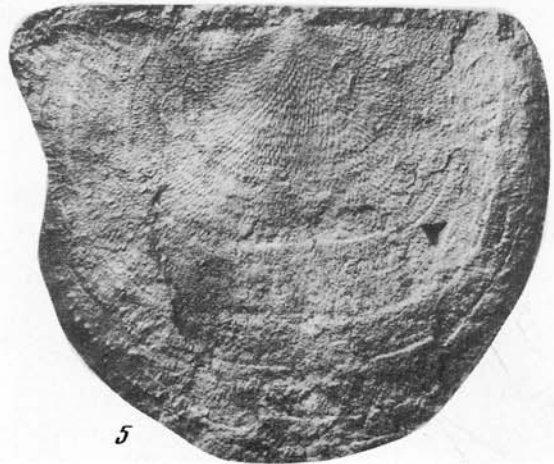
3a



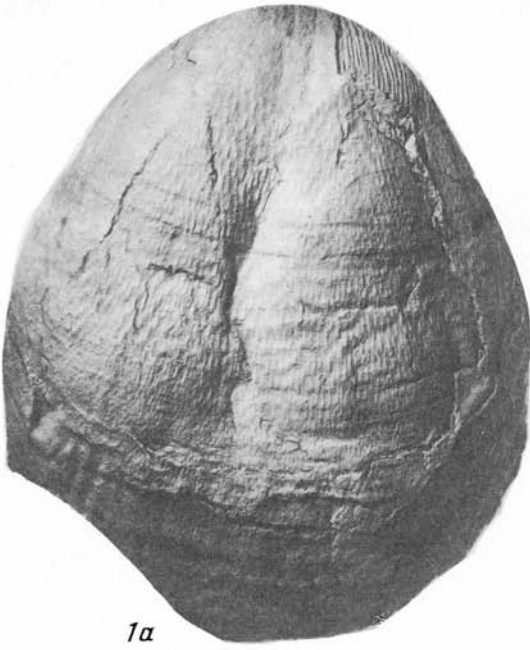
4



2



5



1a



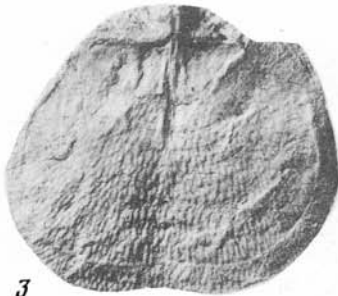
2a



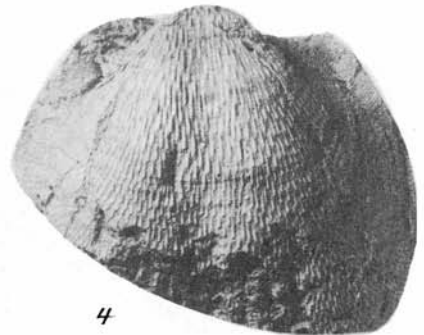
2b



1b



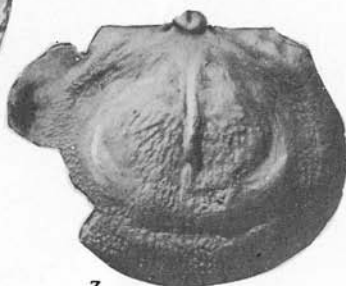
3



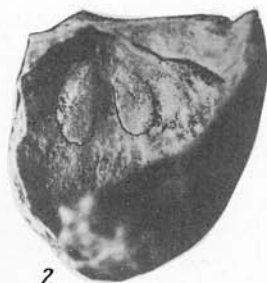
4



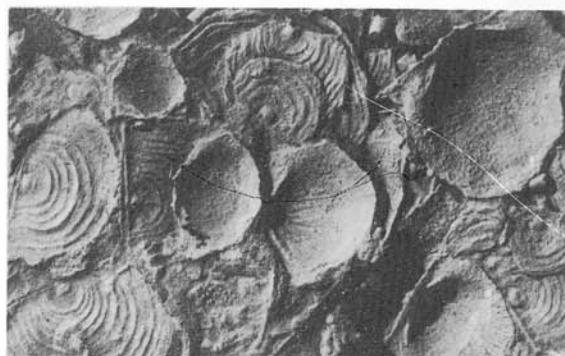
1



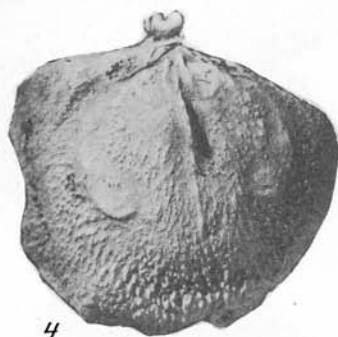
3



2



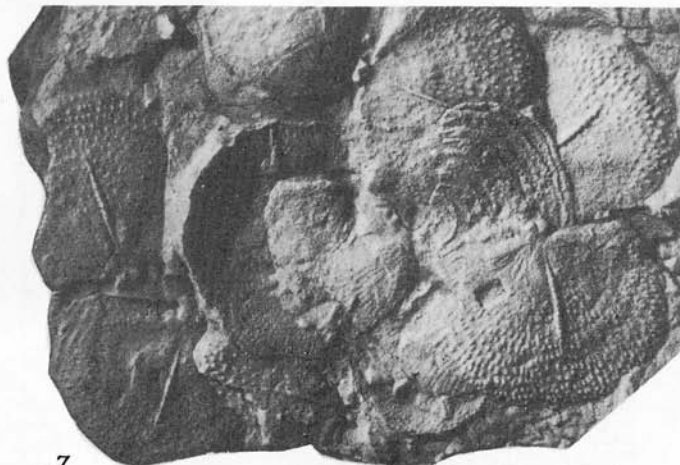
6



4



5



7



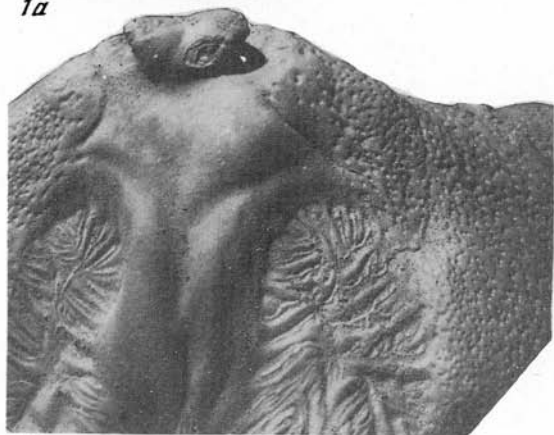
9



8



1а



1б



3



4



2



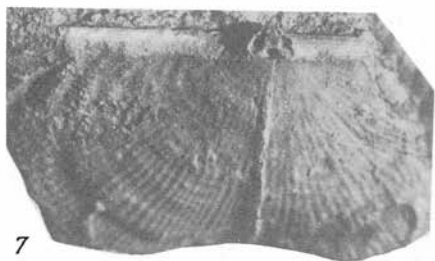
5



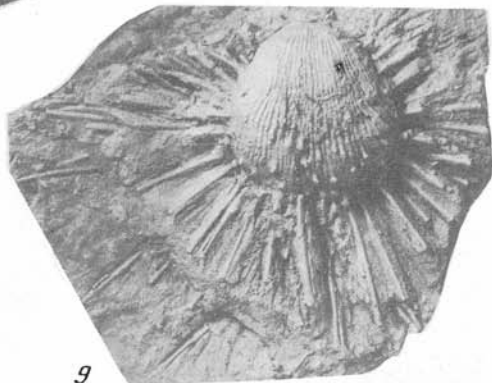
6



8



7



9



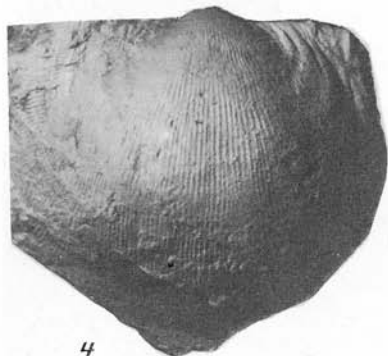
1



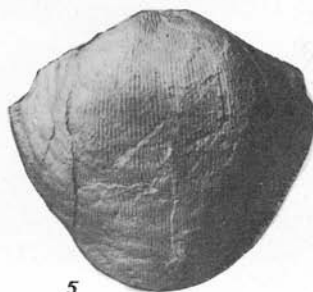
2



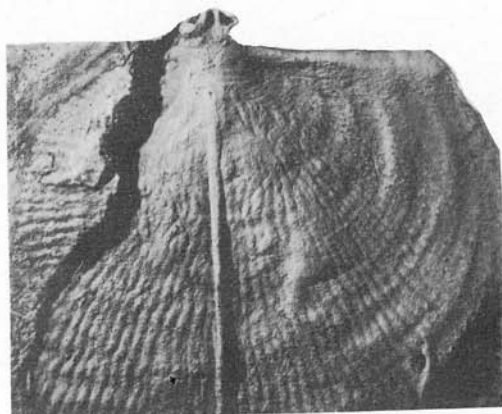
3



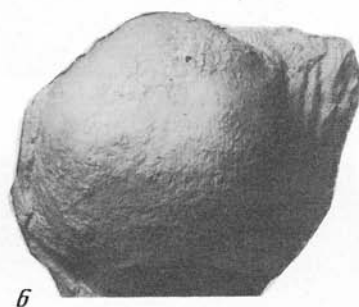
4



5



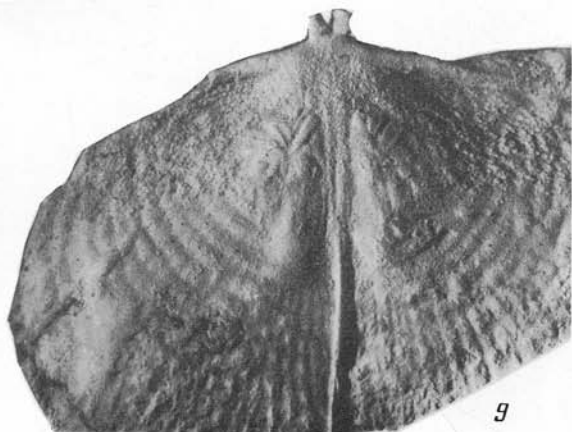
7



6



8



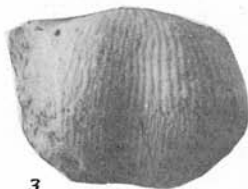
9



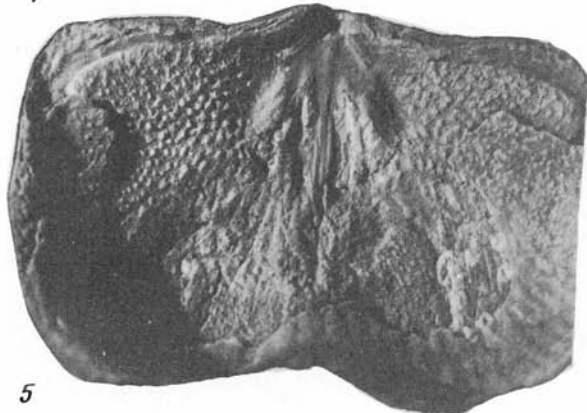
1



2



3



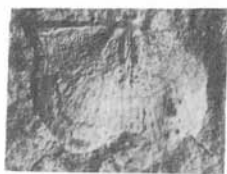
5



4



10



6



8



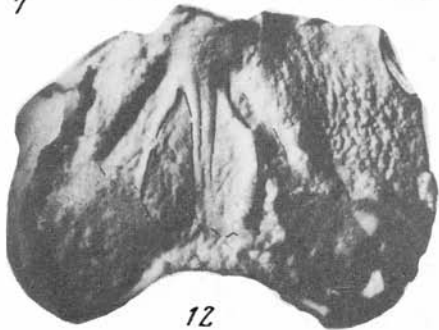
11



7



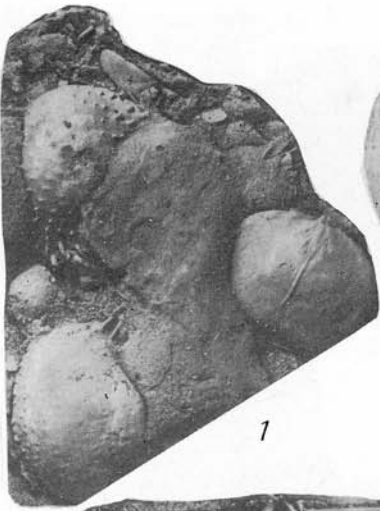
9



12



13



1



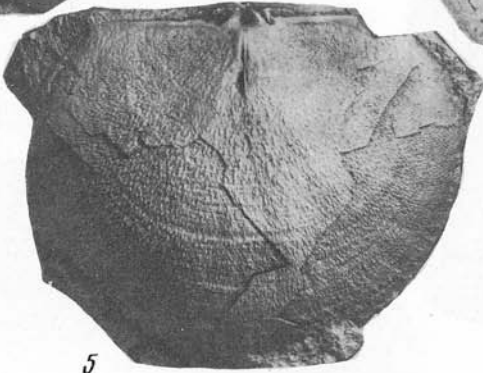
2



3



4



5



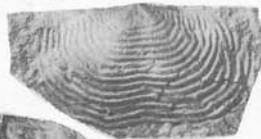
6



7



9



8



10



11

Таблица стратиграфического распространения родов подотряда Productidina

Надсемейства Семейства Подсемейства Роды	девон						карбон							пермь						
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
PRODUCTACEA																				
Productellidae																				
Productellinae																				
Productella																				
Chattertonia																				
Helaspis																				
Spinulicosta																				
Stelckia																				
Productininae																				
Dorsirugatia																				
Productina [=Argentiproductus]																				
Jiguliconchinae																				
Jiguliconcha																				
Nudauris																				
Spinarella																				
Xestosia																				
Undellaria																				
Hystriculinae																				
Hystriculina																				
Caricula																				
Celebetes																				
Comuquia																				
(?) Dalinuria																				
Desmoinesia [=Rudinia]																				
Dorashamia																				
Dyschrestia																				
Elliotella [=Psilonotus]																				
Lammimargus																				
Lampagella																				
Platyconcha																				
Polymorpharia																				
Retimarginifera																				
Sandia																				
Simplicarina																				
(?) Strigospira																				
Paramarginiferinae																				
Paramarginifera																				
Bibatiola																				
Bothrionia																				
(?) Parachonetella																				
(?) Paryphella																				
Rugivestis																				
Uraloproductus																				
Costispiniferinae																				
(?) Neoplicatifera																				
(?) Paraplicatifera																				
(?) Planihaydenella																				
Oncosarina																				
Rhytisia																				
Echinauris																				
Transennatia [=Gratiosina]																				
Anemonaria																				
Paucispinifera																				
Costispinifera																				
Liosotella																				
Spinomarginifera																				

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Incisiinae																				
Incisius															---	---	---			
Cyrtalosis																				
Loczyellinae																				
Loczyella																				
Yakovleviidae																				
Yakovlevia																				
Duartea															---	---				
Muirwoodia																				
Sajakella																				
Plicatiferidae																				
Rugaurinae																				
Planoproductus																				
Iniproductus																				
Rugauris																				
Semicostellinae																				
Rhytiophora																				
Pharcidodiscus																				
Semicostella																				
Levitusiinae																				
Acanthoplecta																				
Geniculifera																				
Kadraliproductus																				
Carringtonia																				
Levitusia																				
Spinorugifera																				
Plicatiferinae																				
Absenticosta																				
Aseptella																				
Crossacanthia																				
Ferganoproductus																				
Platyselma																				
Plicatifera																				
Rugoconcha																				
Stipulina																				
Levipustulinae																				
Bulahdelia																				
Densepustula																				
Impiacus																				
Jakutella																				
Jakutoproductus																				
Lanipustula																				
Levipustula																				
Onopordumaria																				
Verchojania																				
Leioproducidae																				
Leioproductinae																				
Leioproductus [= Bispinoproductus]																				
Ardiviscus																				
Galeatella																				
Grandiproductella																				
Kavesia																				
Magnumbonella																				
Morganella																				
Productelloides																				
(?) Sinoproductella																				
(?) Hunanoproductus																				
Horridoniinae																				
Horridonia [= Sowerbina,																				
Pleurohorridonia]																				
Burovia																				
Nudymia																				
Praehorridonia [= Bailiena]																				

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
(?)Rugoclostus																				
Tityrophoria																				
Tyloplectinae																				
Tyloplecta																				
Araxilevis																				
Semiproductinae																				
Semiproductus																				
Acanthocosta																				
Acanthoproductus																				
Margaritiproductus																				
Piloricilla																				
Scissicosta																				
Avoniinae																				
Avonia																				
Mesoplica																				
Nigerinoplica																				
Spinocarinfera																				
[= Nigeroplica,																				
Yanguania]																				
S. (Seminucella)																				
Institiferinae [= Lomatiplorinae]																				
Istitifera																				
Cinctifera																				
Limbifera																				
Lomatiphora																				
Rugicostella																				
Thomasella																				
Dictyoclotidae																				
Dicyoclostinae [= Inflatiinae]																				
Dicyoclostus																				
Auloprotonia																				
Brasilioproductus																				
Chaoiella																				
Costiferina																				
Dasysaria																				
Inflatia																				
(?) Lercarella																				
Marginirugus																				
(?) Niutoushania																				
Pugilis [= Pugilus]																				
Reticulatia																				
Rugatia																				
Stereochia																				
Spinifronsinae																				
Spinofrons																				
Peniculauris																				
Squamaria																				
Umboanctus																				
Productidae																				
Productinae																				
Productus																				
Diaphragmus																				
Companteris																				
Lopasnia																				
Spyridiophorinae																				
Spyridiophora																				
Alexenia																				
Retariinae																				
Kutorginella [= Retaria, Aspinosella]																				
Antiquatonia																				
(?)Calliomarginatia																				
(?)Liraplecta																				
Svalbardopruductus [= Thu-																				
leproductus]																				

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Tesuquea																					
Thamnosia																					
Tubaria																					
Marginiferinae [= Probolioninae]																					
Marginifera																					
Alitaria [= Alifera]																					
Eomarginifera [= Lissomarginifera]																					
Eomarginifera																					
Kozlowskia																					
Probolionia																					
Protogamginifera																					
Protoniella																					
(?)Strigospina																					
Buxtoniidae																					
Tolmatchoffiinae																					
Tolmatchoffia																					
Libys																					
Marginatia																					
(?)Marginoproductus																					
Setigerites [= Setigerella]																					
Tomilia																					
Tomiproductus																					
Xinshaoproductus																					
Buxtoniinae																					
Buxtonia																					
Flexaria																					
Labriproductus [= Worthenella]																					
Marginicinctus																					
Kochiproductinae																					
Kochiproductus [= Tschernyschweiella]																					
Buxtonioides																					
Gemmlicosta [= Buxtoniella]																					
(?)Septiconcha																					
ECHINOCONCHACEA																					
Sentosiidae																					
Caucasiproductinae																					
Caucasiproductus																					
Praewaagenoconcha																					
Strophoproductus																					
Bagrasiinae																					
Bagrasia																					
Ericatia																					
Sentosiinae																					
Sentosia																					
Krotovia																					
Laminatia																					
Productellana																					
Sentosioides																					
Stegacanthia																					
Strictozoster																					
(?)Lethamia																					
Uraloconchus																					
Tubersulculinae																					
Tubersulculus																					
Fimbrinia [= Fimbriaria]																					
Scoloconcha																					
Tubersulculatella																					
Echinoconchidae																					
Overtoniinae [= Pustulinae]																					
Overtonia																					
Etheridgina																					
Quasiavonia																					

Таблица (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Pustula								—	—											
Scutepustula								—												
Septarina								—												
Echinoconchinae								—												
Echinoconchus								—												
Echinaria								—												
Stepanoconchus								—												
Karavankinae								—												
Karavankina								—												
Echinoconchella								—												
Calliprotoniinae								—												
Calliprotonia								—												
Juresaniidae								—												
Waagenoconchinae								—												
Waagenoconcha [= Ruthenia]								—												
Balkhasheconcha								—												
Spinauris								—												
Bathymyoniinae								—												
Buntoxia								—												
Bathymyonia								—												
Vediproductus								—												
Juresaniinae								—												
Juresania								—												
Ametoria								—												
Cubacula								—												
Parajuresania								—												
Pulchratia								—												
Linoproductacea [= Striatacea]								—												
Monticuliferidae								—												
Eoproductellinae								—												
Eoproductella								—												
Striatoproductella [= Hanae-productus]								—												
Plicoproductus								—												
Ovatiinae								—												
Auriculispina								—												
Chianella								—												
Filiconcha								—												
Globosoproductus								—												
Heleniproductus								—												
(?) Linoprotonia [= Connecto-productus]								—												
Liraria								—												
Magadania								—												
Magniplicatina								—												
Ovatia								—												
Papiliolinus								—												
Spi tzbergenia								—												
Undaria								—												
(?) Vitiliproductus								—												
Schrenkiellinae								—												
Schrenkiella								—												
(?) Achunoproductus								—												
(?) Dictyoclostoidea								—												
(?) Fusiproductus								—												
Indigia								—												
(?) Pectenoproductus								—												
Permundaria								—												
Striatospica								—												
Monticuliferinae								—												
Monticulifera [= Sinoproductus]								—												
(?) Chilianshaniania [= Capillifera]								—												
(?) Chaoina								—												

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенная здесь система Productidina существенно отличается от той, которая использовалась до сих пор (Muir-Wood, Cooper, 1960; Muir-Wood, 1965). Хотя названия таксонов семейственной группы сохранились, состав и понимание большинства из них кардинально изменены. Новая система получила историческое обоснование. В ней отражены выявленные закономерности исторического развития группы. Показано, что основные морфологические особенности, которые используются в диагностике таксонов семейственной группы, впервые возникли еще в девоне и огромное таксономическое разнообразие каменноугольных и пермских продуктидид сложилось главным образом за счет повторного возникновения и комбинирования ранее известных признаков. Это рассматривается как закономерность эволюции, согласно которой развитие группы распадается на два главных этапа — морфологический и таксономический. Только благодаря тому, что стал понятным ранний (девонский) этап эволюции продуктидин, удалось выявить многочисленные параллелизмы и построить понятную (обоснованную) систему всей группы.

Вторая закономерность эволюции затрагивает темпы развития всей группы. Она заключается в том, что из двух сестринских групп морфологически более продвинутая имеет более короткий первый (морфологический) этап эволюции по сравнению со вторым (таксономическим) этапом; соответственно эта группа обеспечивает в основном первый пик таксономического разнообразия. Наоборот, чем более консервативна группа на раннем этапе эволюции, тем существеннее ее роль в более поздних всплесках таксономического разнообразия. Соответственно одни и те же морфологические особенности, возникая раньше, обычно обуславливают появление более крупных ветвей и имеют больший таксономический вес по сравнению с теми же признаками, которые возникают у относительно консервативных групп позже и характеризуют небольшие (часто терминальные) ветви филогенетического древа.

Более внимательное изучение филогенеза ранних (девонских) продуктидин не только дало возможность установить закономерности их эволюции, но и послужило основой для ранжировки признаков по их таксономическому значению (выбору радикалов). С радикалами первого порядка были связаны основные апоморфии в эволюции продуктидин. Те же самые признаки, возникая независимо и позже в параллельно развивавшихся группах, служили там радикалами второго, третьего и т.д. порядков, т.е. имели обычно меньший таксономический вес. Это свидетельствует о том, что "метод единого уровня" имеет очень ограниченное значение. По существу, он применим только там, где можно трансформировать в систему "принцип основного звена развития". Это удалось сделать лишь в отношении двух семейств продуктидин — Juresaniidae и Echinocoenichidae.

Важно отметить, что анализ распределения палеонтологического материала, прослеживание морфологических рядов не могут быть заменены "чистым" анализом признаков. Иными словами, предложенные в работе реконструкции филогенезов не будут иметь сходства с филогенезами, реконструированными

исключительно кладистскими методами (без учета распределения материала в геологической летописи). Это объясняется очень большим распространением параллелизмов в эволюции. Кладистские методы филогенетических реконструкций не направлены на выявление максимального числа параллелизмов. Наоборот, кладограммы строятся таким образом, чтобы число параллелизмов было минимальным. Причем вовсе не обязательно, что в это минимальное число входят только истинные параллелизмы. Тем самым кладизм ограничен даже в той части, которая касается филогенетических реконструкций.

Итак, предложенная здесь новая система продуктидин базируется прежде всего на филогенетических реконструкциях. Последние, безусловно, будут в дальнейшем уточняться, а в соответствии с этим будут вноситься изменения в систему. Такая работа уже ведется: по сравнению с 1986 г. (Лазарев, 1986,г) здесь внесены некоторые изменения. Да и сейчас мне уже хотелось бы кое-что подправить. Это отвечает нормальному росту наших знаний о группе. Самое главное состоит в том, что любые изменения в предложенную систему теперь уже не возможны без обсуждения и без изменения изложенных здесь представлений об эволюции продуктидин.

К сожалению, оказалось технически невозможным описать и проиллюстрировать в работе все разнообразие родового состава продуктидин. Тем самым эта книга служит только для обоснования новой системы продуктидин, но не является справочником для определения родов. Таким справочником послужит готовящееся сейчас за рубежом второе издание „Treatise...”.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов Б.С.* Биостратиграфия каменноугольных отложений Сетте-Дабана. М.: Наука, 1970. 177 с.
- Абрамов Б.С., Григорьева А.Д.* Биогеография и брахиоподы среднего и верхнего карбона Верхоянья. М.: Наука, 1983. 168 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 260).
- Абрамов Б.С., Григорьева А.Д.* Биостратиграфия и брахиоподы нижнего карбона Верхоянья. М.: Наука, 1986. 193 с.
- Айзенберг Д.Е.* Брахиоподы — хонетиды и продуктиды // Верхнесерпуховский подъярус Донецкого бассейна. Киев: Наум. думка, 1983. С. 73—95.
- Алексеева Р.Е., Мендбаяр Б., Эрлангер О.А.* Брахиоподы и биостратиграфия нижнего девона Монголии. М.: Наука, 1981. 176 с. (Тр. Совмест. сов.-монг. палеонтол. экспедиции; Вып. 16).
- Афанасьева Г.А.* Брахиоподы отряда Chonetida: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1984. 47 с.
- Бархатова В.П.* Биостратиграфия карбона и нижней перми Северного Тимана. Л.: Недра, 1970. 228 с. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 283).
- Берг Л.С.* Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 387 с.
- Боркин Л.Я.* Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории // Развитие эволюционной теории в СССР. Л.: Наука, 1983. С. 405—421.
- Бубличенко Н.Л.* Брахиоподы нижнего карбона Рудного Алтая: (тарханская свита). Алма-Ата: Наука, 1971. 189 с.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Линнеевский вид как система. Л.: Наука, 1967. 92 с.
- Волгин В.И.* Брахиоподы верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений Южной Ферганы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. 203 с.
- Волгин В.И.* Брахиоподы газской свиты Южной Ферганы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1965. 96 с.
- Галицкая А.Я.* Ранне- и среднекаменноугольные продуктиды Северной Киргизии. Фрунзе: Илим, 1977. 297 с.
- Ганелин В.Г., Котляр Г.В.* Корреляция пермских отложений Биармийской области // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. С. 142—151.
- Гарань И.М.* О систематическом положении и развитии рода *Levitusia* // Палеонтол. журн. 1975. N 2. С. 114—122.
- Гречишников И.А.* Стратиграфия и брахиоподы нижнего карбона Рудного Алтая. М.: Наука, 1966. 183 с.
- Гречишников И.А., Аристов В.А., Рейтлингер Е.А., Чижова В.А.* Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона Закавказья // Биостратиграфия пограничных отложений девона и карбона. Магадан: СВКНИИ ДВНЦ АН СССР, 1984. Вып. 8. С. 9—44.
- Гречишников И.А., Левицкий Е.С., Положихина А.И., Феликс В.П.* Краткая характеристика опорного разреза среднего девона у с. Данзик (Нахичеванская АССР) // Изв. вузов. Геология и разведка. 1983. N 11. С. 98—105.
- Григорьева А.Д.* Продуктиды казанского яруса Русской платформы и условия их существования. М.: Наука, 1962. 95 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 92).
- Григорьева А.Д., Ганелин В.Г., Котляр Г.В.* Семейство *Linoproductidae* // Позднепалеозойские продуктиды Сибири и Арктики. М., 1977. С. 126—165. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 162).
- Дагис А.С.* Триасовые брахиоподы. Новосибирск: Наука, 1974. 332 с.
- Дмитриев В.Ю., Лазарев С.С., Соловьева М.Н.* Каменноугольные отложения мыса Чайка // Брахиоподы верхнего палеозоя Сибири и Арктики. М.: Наука, 1977. С. 5—7.
- Донакова Л.М.* О роде *Connectoproductus* gen. nov. и филогении раннекаменноугольных линопродуктид (брахиоподы) // Тр. ВНИГРИ. Н.С. 1974. Т. 182, вып. 5. С. 172—177.
- Завадский К.М.* Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
- Заренков Н.А.* Некоторые следствия из теории естественного отбора Ч. Дарвина // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, N 1. С. 49—58.
- Зезина О.Н.* Экология и распространение современных брахиопод. М.: Наука, 1976. 138 с.
- Иванов А.П.* Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна. Ч. I. *Productidae*. М.; Л., 1935. 134 с. (Тр. Моск. геол. треста. Вып. 8).
- Иванова Е.А.* Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковой котловины. М.: Наука, 1949. 152 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 21).
- Иванова Е.А.* Развитие фауны в связи с условиями существования. М.: Наука, 1958. 300 с. (Там же; Т. 69).

- Иванов А.П., Иванова Е.А.* Фауна брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковского бассейна. Ч. I. Strophalosiinae, Chonetinae, Lyttoniidae. М., 1936. 52 с. (Тр. ВИМС; Вып. 108).
- Калашников Н.В.* Раннекаменноугольные брахиоподы Печорского Урала. Л.: Наука, 1974. 166 с.
- Калашников Н.В.* Брахиоподы верхнего палеозоя Европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1980. 134 с.
- Камшилов М.М.* Значение в эволюции определенной изменчивости // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, N 5. С. 685—691.
- Камшилов М.М.* Эволюционное значение определенной изменчивости // Вестн. АН СССР. 1976. Т. 8. С. 77—85.
- Котляр Г.В.* Корреляция пермских отложений Тетической области // Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Л.: Недра, 1984. С. 205—208.
- Котляр Г.В., Понeko Л.И.* Биостратиграфия, мшанки и брахиоподы верхнего палеозоя Забайкалья. Чита: Забайк. фил. геогр. о-ва СССР, 1968. 257 с. (Зап. Забайк. фил. географ. о-ва СССР; Вып. 28).
- Красилов В.А.* Популяция, вид, дем и демо-генез // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, N 4. С. 506—516.
- Красилов В.А.* Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Красилов В.А.* Роль случайности в эволюции // Эволюционные исследования: Параллелизм и дивергенция. Владивосток: Наука, 1979. С. 7—19.
- Крестовников В.Н., Карпшнев В.С.* Фауна и стратиграфия слоев Этрень р. Зиган (Ю. Урал) // Тр. Ин-та геол. наук АН СССР. М., 1948. Сер. геол. Вып. 66. N 21. С. 29—66.
- Кульков Н.П.* Некоторые вопросы морфологии и систематики пентамерид // Палеонтол. журн. 1968. N 3. С. 34—41.
- Лазарев С.С.* Объективные критерии систематических единиц на примере ортид // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1969. Т. 44(6). С. 122—125.
- Лазарев С.С.* Морфология и развитие брахиопод: (надсемейство Энтелетацеа). М.: Наука, 1976. 165 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 154).
- Лазарев С.С.* Соотношение филогенетического и экосистемного методов в стратиграфии // Экосистемы в стратиграфии. Владивосток, 1980. С. 78—80.
- Лазарев С.С.* Особенности онтогенеза раковины продуктид // Палеонтол. журн. 1981а. N 1. С. 82—87.
- Лазарев С.С.* Новый род продуктид — переходный между Productus и Alexenia // Там же. 1981б. N 3. С. 78—84.
- Лазарев С.С.* О некоторых брахиоподах семейства Vuxtoniidae // Там же. 1982. N 1. С. 65—72.
- Лазарев С.С.* Закономерности морфогенеза и проблема разграничения филетически смежных видов рода Kozlowskia Fredericks в карбоне Подмосковья // Вопросы эволюционной морфологии. М., 1984а. С. 19—50. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 199).
- Лазарев С.С.* Функциональное и эволюционное значения маргинальных образований продуктид // Там же. М., 1984б. С. 50—63. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 199).
- Лазарев С.С.* Брахиоподы среднего и верхнего карбона Подмосковья // Палеонтол. журн. 1984в. N 2. С. 65—74.
- Лазарев С.С.* Брахиоподы Echinocoenocidae и Vuxtoniidae // Там же. 1985а. N 1. С. 64—74.
- Лазарев С.С.* Висцеральная полость, срединная септа и опорные пластины у продуктид // Там же. 1985б. N 3. С. 49—58.
- Лазарев С.С.* Продуктация с замком и без замка: эволюционный феномен в конце девона // Там же. 1986а. N 1. С. 61—69.
- Лазарев С.С.* Тип Brachiopoda: Общий обзор: Морфология и терминология: Отряд Productida // Атлас верхнепалеозойской фауны Самарской Луки. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1986б. С. 82—100.
- Лазарев С.С.* Основные направления эволюции и система брахиопод подотряда Productidina: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1986в. 41 с.
- Лазарев С.С.* Происхождение и основные направления эволюции брахиопод отряда Productida // Палеонтол. журн. 1987. N 4. С. 41—52.
- Лазарев С.С.* Параллелизмы и проблема монофилии // Там же. 1988. N 4. С. 3—12.
- Лазарев С.С., Пушкин В.И.* Фаменские продуктацеи (Brachiopoda) Белоруссии // Там же. 1986. N 3. С. 41—51.
- Лазарев С.С., Симаков К.В.* Новые продуктацеи (Brachiopoda) из пограничных отложений девона и карбона Северо-Востока СССР // Там же. 1987. N 1. С. 120—123.
- Лебедев Б.И.* Теоремы Геделя и некоторые проблемы соотношения филогении и систематики // Эволюционные исследования: Макроэволюция. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 33—36.
- Литвинович Н.В., Аксенова Г.Г., Мартынова М.В.* Отряд Productida // Фауна пограничных отложений девона и карбона Центрального Казахстана. М.: Недра, 1975. С. 55—74.
- Литвинович Н.В., Аксенова Г.Г., Разина Т.П.* Стратиграфия и литология отложений нижнего карбона западной части Центрального Казахстана. М.: Недра, 1969. 448 с.
- Лихарев Б.К.* О некоторых чертах строения раковины Productus // Изв. Геол. ком. 1925. Т. 44, N 9. С. 1—14.
- Лихарев Б.К.* О некоторых редких и новых представителях брахиопод из нижнепермских отложений Северного Кавказа // Изв. Геол. ком. 1928. Т. 47, N 3. С. 261—296.
- Лихарев Б.К.* Пермские брахиоподы Северного Кавказа: Семейство Chonetidae и Productidae. Моногр. по палеонтол. СССР. 1937. Т. 39, вып. 1. 151 с.
- Лихарев Б.К.* О некоторых особенностях внутреннего строения рода Productus Sow. s.l. // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1938. Т. 4. С. 237—292.
- Лихарев Б.К.* Критический обзор некоторых работ

- по верхнепалеозойским брахиоподам // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1949. Т. 24(1). С. 84—95.
- Лихарев Б.К.* Брахиоподы: Общая часть // Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 115—146.
- Лихарев Б.К., Котляр Г.В.* Пермские брахиоподы Южного Приморья // Верхний палеозой Северо-Восточной Азии. Владивосток, 1978. С. 63—99.
- Лихарев Б.К., Эйно О.Л.* Материалы к познанию верхнепалеозойских фаун Новой Земли (Brachiopoda) // Тр. Арктич. ин-та, 1939. Т. 127, вып. 4. С. 1—245.
- Любицкий А.А.* Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Мамкаев Ю.В.* Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, N 1. С. 48—56.
- Мананков И.Н.* Строфомениды позднего палеозоя Сибири и Арктики. М.: Наука, 1979. 102 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 171).
- Мартынова М.В.* Стратиграфия и брахиоподы фамского яруса западной части Центрального Казахстана. М.: Изд-во МГУ, 1961. 211 с.
- Мартынова М.В.* Новые позднефамские брахиоподы Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. 1970. N 1. С. 58—72.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. М.; Л.: Наука, 1966. 100 с.
- Мейен С.В.* Введение в теорию биостратиграфии / Геол. ин-т АН СССР. М., 1974. 186 с. Деп. в ВИНТИ 25 июня 1974. N 1749-74.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, N 4. С. 495—508.
- Мейен С.В.* Прогноз в биологии и уровни системности живого // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С. 103—120.
- Морозов П.Е.* Новый род продуктид из нижнего карбона Подмоскovie // Палеонтол. журн. 1985. N 2. С. 115—117.
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы верхнего и среднего девона Туркестана. М.; Л.: Геол. изд-во. 1930. 221 с. (Тр. Геол. ком. Н.С.; Вып. 180).
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы верхнего и среднего девона и нижнего карбона северо-восточного Казахстана // Тр. Центр. н.-н. геол.-развед. ин-та. 1937. Вып. 99. С. 1—200.
- Наливкин Д.В.* Брахиоподы турнейского яруса Урала. Л.: Наука, 1979. 247 с.
- Палеонтологический словарь / Под ред. Г.А. Безносовой и Ф.А. Журавлевой. М.: Наука, 1965. 615 с.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П.* Филогенетический и структурно-морфологический критерии сходства и различия в практике систематики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. N 3. С. 146.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П.* О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 1. С. 5—14.
- Прокофьев В.А.* Брахиоподы верхнего карбона Самарской Луки. М.: Недра, 1975. 122 с.
- Расницын А.П.* Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино: Ин-т эволюц. морфологии и экологии животных, 1983. С. 41—49.
- Раутиан А.С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2. С. 76—118.
- Рожонская М.А.* Новые древнейшие продуктелиды из девона Средней Азии и Салаира // Новые виды древнейших растений и беспозвоночных СССР. М.: Наука, 1980. С. 59—61.
- Розанов А.Ю.* Закономерности морфологической эволюции археоциат и вопросы ярусного расчленения нижнего кембрия. М.: Наука, 1973. 164 с.
- Ротай А.П.* Брахиоподы среднего карбона Донецкого бассейна. Ч. 2. Marginifera. М.: Госгеолиздат, 1952. 76 с.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Наука, 1960. 331 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 83).
- Сарычева Т.Г.* Нижнекаменноугольные продуктиды Подмосковного бассейна (роды Striatifera, Linoproductus и Cancrinella) // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1937. Т. 6, вып. 1. С. 1—123 с.
- Сарычева Т.Г.* О филогенетическом значении некоторых особенностей строения продуктид // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1946. N 6. С. 715—729.
- Сарычева Т.Г.* К вопросу о возрастных изменениях раковины продуктид // Там же. 1948. N 2. С. 235—259.
- Сарычева Т.Г.* Морфология, экология и эволюция подмосковных каменноугольных продуктид (роды Dictyooclostus, Pugilis и Antiquatonia). М.: Наука, 1949. 303 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 18).
- Сарычева Т.Г.* Надсемейство Productacea // Брахиоподы и палеогеография карбона Кузнецкой котловины. М.: Наука, 1963. С. 124—237. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 95).
- Сарычева Т.Г.* Словарь терминов по морфологии продуктид. М.: Наука, 1970. 83 с.
- Сарычева Т.Г.* О продуктидах родов Kutorginella и Tubaria // Палеонтол. журн. 1971. N 4. С. 35—48.
- Сарычева Т.Г.* Надсемейство Productacea // Позднепалеозойские продуктиды Сибири и Арктики. М., 1977. С. 65—126. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 161).
- Сарычева Т.Г., Григорьева А.Д., Насиканова О.Н.* Подотряд Productidina // Брахиоподы верхнего палеозоя Восточного Казахстана. М., 1968. С. 74—154. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 121).
- Сарычева Т.Г., Легран-Блэн М.* Семейство Septiplanidae (Brachiopoda), его состав и развитие // Палеонтол. журн. 1977. N 2. С. 70—82.
- Сарычева Т.Г., Лихарев Б.К., Сокольская А.Н.* Отряд Productida // Основы палеонтологии: Мшанки, брахиоподы. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 221—238.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н.* О классификации

- ложнопористых брахиопод // Докл. АН СССР. 1959. N 1. С. 181—184.
- Сарычева Т.Г., Сокольская А.Н., Грунт Т.А.* Брахиоподы // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. М.: Наука, 1965. С. 62—82. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 108).
- Северцов А.С.* Специализация как основа происхождения таксона надвидового ранга // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45, N 5. С. 586—595.
- Сергунькова О.И., Жижло О.Р.* Брахиоподы среднего карбона, верхнего карбона и нижней перми Ферганы // Биостратиграфия верхнего палеозоя горного обрамления Южной Ферганы. Ташкент: Фан, 1975. С. 54—77.
- Серебровский А.С.* Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
- Симаков К.В.* Граница девона и карбона и проблема определения хроностратиграфических границ // Тихоокеан. геология. 1985. N 2. С. 87—93.
- Симпсон Д.* Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит., 1948. 358 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И.* Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974. С. 30—46. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 53).
- Смирнов Т.Н.* Раннемеловые брахиоподы. М.: Наука, 1984. 200 с.
- Сокольская А.Н.* Эволюция рода *Productella* и смежных с ним форм в палеозое Подмосковной котловины. М.: Наука, 1948. 168 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 14, вып. 3).
- Старобогатов Я.И.* Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 6. С. 875—886.
- Старобогатов Я.И.* Проблема видообразования. М.: ВИНТИ, 1985. 92 с. (Итоги науки и техники. Сер. Общ. геология; Т. 20).
- Степанов Д.Л.* Брахиоподы мшанковых известняков Колвинского района // Тр. ВНИГРИ. Сер. А. 1934. Вып. 37, N 1. С. 1—63.
- Степанов Д.Л.* Верхнекаменноугольные брахиоподы Башкирии и их стратиграфическое значение // Там же. Н.С. 1948. Вып. 22. С. 1—64.
- Стоянов А.А.* О новом роде брахиопод // Изв. АН. 1910. Сер. 6. N 11. С. 853—855.
- Татаринов Л.П.* Морфологическая эволюция терридонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 258 с.
- Татаринов Л.П.* Палеонтология и теория эволюции: Параллелизмы // Морфологические исследования животных. М.: Наука, 1985. С. 229—247.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с.
- Тюляндина З.А.* Брахиоподы намюрского и башкирского ярусов карбона Южной Ферганы // Биостратиграфия верхнего палеозоя горного обрамления Южной Ферганы. Ташкент: Фан, 1975. С. 38—53.
- Уоддингтон К.* Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 259 с.
- Урманцев Ю.А.* О значении основных законов преобразования объектов-систем для биологии // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С. 121—143.
- Устрицкий В.И., Черняк П.Е.* Биостратиграфия и брахиоподы верхнего палеозоя Таймыра. Л.: Гостехиздат, 1963. 140 с.
- Фредерикс Г.Н.* Палеонтологические заметки. I. К познанию верхнекаменноугольных и артинских *Productus* // Тр. Геол. ком. Н.С. 1915. Вып. 103. С. 1—63.
- Фредерикс Г.Н.* Уссурийский верхний палеозой. 1. *Brachiopoda* // Материалы по геологии и полез. ископаемым Дальнего Востока. 1924а. N 28. С. 1—52.
- Фредерикс Г.Н.* Палеонтологические этюды: О скульптурных типах брахиопод // Изв. Геол. ком. 1924б. Т. 39, N 3—6. С. 419—433.
- Фредерикс Г.Н.* Уссурийский верхний палеозой. 2. Пермские брахиоподы с мыса Калузина // Материалы по геологии и полез. ископаемым Дальнего Востока. 1925. N 40. С. 1—30.
- Фредерикс Г.Н.* Материалы для классификации рода *Productus* Sow. // Изв. Геол. ком. 1928. Т. 46, N 7. С. 773—792.
- Чернышев Ф.Н.* Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана // Тр. Геол. ком. 1902. Т. 16, N 2, вып. 1,2. 749 с.
- Шаталкин А.И.* К вопросу о таксономическом виде // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, N 2. С. 172—186.
- Шишкин М.А.* Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 262 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 137).
- Шишкин М.А.* Закономерности эволюции онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, N 1. С. 38—56.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1984. Т. 15, N 2. С. 115—136.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1942. 212 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
- Эйноор О.Л.* Брахиоподы нижней перми Таймыра (бассейн р. Пясины) // Тр. Арктич. ин-та. 1939. Т. 135. С. 1—150.
- Янишевский М.Э.* Материалы к изучению нижнекаменноугольной фауны Ферганы // Петроград, 1918. 145 с. (Тр. Геол. ком. Н.С.; Вып. 162).
- Ager D.V.* Space and time in brachiopod history // Geol. J. 1971. Spec. iss. N. 4. P. 95—109.
- Anderson M.M., Boucot A.J., Johnson J.J.* Eifelian brachiopods from Padauprin, Northern Shan States, Burma // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. 1969. Vol. 18, N 4. P. 105—163.
- Archbold N.W.* Studies on Western Australian Permian brachiopods. 3. The family *Linoproductidae* Stehli, 1954 // Proc. Roy. Soc. Victoria. 1983. Vol. 95, N 4. P. 237—254.
- Atkins D.* The ciliary feeding mechanism of the Megathyridae (Brachiopoda), and the growth stages of the lophophore // J. Mar. Biol.

- Assoc. U.K. 1960. Vol. 39, N 3. P. 459—479.
- Baker P.G.* New evidences of a spiriferid ancestor for the *Thecideidina* (Brachiopoda) // *Palaeontology*. 1984. Vol. 27, N 4. P. 857—866.
- Biernat G.* Middle Devonian brachiopods of the Bodzentyn Syncline (Holy Cross Mountains, Poland) // *Paleontol. pol.* 1966. N 17. P. 1—162.
- Bronn H.G.* Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere. Leipzig; Heidelberg, 1862. 518 S. (Malacozoa; Vol. 3, pt 1).
- Brousmiche C.* Etude de quelques Productida (Brachiopoda) du Maroc Presaharien // *Ann. paléontol. Invertebr.* 1975. T. 61, N 2. P. 119—163.
- Brunton C.H.C.* Silicified productoids from the Visean of Country Fermanagh (1) // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Zool.* 1966. Vol. 12, N 5. P. 12—243.
- Brunton C.H.C.* The functional morphology and palaeontology of the Dinantian brachiopod *Levitysia* // *Lethaia*. 1982. Vol. 15. P. 149—167.
- Brunton C.H.C., MacKinnon D.L.* The systematic position of the Jurassic brachiopod *Cadomella* // *Palaeontology*. 1972. Vol. 15, N 3. P. 405—411.
- Carter J.L.* New genera and species of Early Mississippian brachiopods from the Burlington Limestone // *J. Paleontol.* 1968. N 5. P. 1140—1152.
- Carter J.L.* Lower Carboniferous brachiopods from the Banff Formation of Western Alberta // *Bull. Geol. Surv. Canada*. 1987. N 387. P. 1—183.
- Chao J.T.* Productidae of China. Pt 1. Producti // *Palaeontol. sinica B*. 1927. Vol. 5, fasc. 2. P. 1—244.
- Chao J.T.* Productidae of China. Pt 2. Chonetinae, Productinae and Richthofeniinae // *Ibid.* 1928. Vol. 5, fasc. 3. P. 1—81.
- Chatterton B.D.E.* Brachiopods of the Murrumbidgee Group, Taemas, New South Wales // *Bull. Austral. Bur. Min. Res. Geol. and Geogr.* 1973. N 137. P. 1—146.
- Ching Yü-kan.* Genus *Chaoina* // A handbook of the stratigraphy and paleontology in Southwest China. Peking, 1974. 454 p.
- Ching Yü-kan, Liao Zhon-ting.* Genus *Vitiliproduc-tus* // *Ibid.*
- Ching Yü-kan, Liao Zhuo-ting, Fang Bing-xing.* Genus *Neoplicatifera* // *Ibid.*
- Ching Yü-kan, Zhu.* Brachiopods of the Kuhfeng formation in South Anhui and Nanking Hills // *Acta palaeontol. sinica*. 1978. Vol. 17, N 2. P. 101—130.
- Coleman P.J.* Permian Productacea of Western Australia // *Bull. Austral. Bur. Min. Res. Geol. and Geophys.* 1957. N 40. P. 1—188.
- Cooper G.A., Dutro J.T.* Devonian brachiopods of New Mexico // *Bull. Amer. Paleontol.* 1982. Vol. 82/83, N 315. P. 1—215.
- Cooper G.A., Grant R.* New Permian brachiopods from West Texas // *Smithsonian Contrib. Paleobiol.* 1969. Vol. 1. P. 1—20.
- Cooper G.A., Grant R.* Permian brachiopods of West Texas. 2 // *Ibid.* 1974. Vol. 15. P. 233—793.
- Cooper G.A., Grant R.E.* Permian brachiopods of West Texas. 3 // *Ibid.* 1975. Vol. 19, pt 1. P. 795—1921.
- Cooper P.* Devonian atrypoids from western and northern Canada // *Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap.* 1979. N 18. P. 289—331.
- Cowen R., Rudwick M.J.S.* A spiral brachiidium in the Jurassic chonetid brachiopod *Cadomella* // *Geol. Mag.* 1966. Vol. 103. P. 403—406.
- Crickmay C.H.* Significant new Devonian brachiopods from Western Canada. Calgary: De Mille, 1963. 63 p.
- Curry C.B.* Ecology and population structure of the recent brachiopod *Terebratulina* from Scotland // *Palaeontology*. 1982. Vol. 25, N 2. P. 227—246.
- Dunbar C.C.* Permian brachiopod faunas of Central East Greenland // *Medd. Grønland*. 1955. bd. 110, N 3. S. 169.
- Dunbar C.O., Condra G.* Brachiopoda of the Pennsylvanian system in Nebraska // *Nebr. Geol. Surv. Ser.* 2. 1932. N 5. P. 377.
- Fagerstrom J.A., Boellstroff J.D.* Pennsylvanian productoid *Juresania nebrascensis* // *Palaeontology*. 1964. Vol. 7, N 1. P. 23—28.
- Ferguson J.* *Linoprotonia*, a new genus of Lower Carboniferous productoid // *Yorkshire Geol. Soc. Proc.* 1971. Vol. 38, N 4. P. 549—564.
- Girty G.* The fauna of the phosphate beds of the Park City Formation in Idaho, Wyoming and Utah // *US Geol. Surv. Bull.* 1910. N 436. P. 1—82.
- Gordon M.* New spinose Early Meramec (Upper Mississippian) productoid brachiopods // *J. Paleontol.* 1966. Vol. 40, N 3. P. 573—584.
- Gordon M.* *Carlina*, a Late Mississippian Genus of Productidae from the Western United States // *Smithsonian Contrib. Paleobiol.* 1971. Vol. 3. P. 257—265.
- Gordon M.* Brachiopoda of the Amsden Formation (Mississippian and Pennsylvanian) of Wyoming. Wash. (D.C.), 1975. IV, 113 p. (Geol. Surv. Prof. Pap.; N 848-D).
- Grant R.E.* Unusual attachment of a Permian lino-productid brachiopod // *J. Paleontol.* 1963. Vol. 37, N 1. P. 134—140.
- Grant R.E.* Spines arrangement and life habits of the productoid brachiopod *Waagenoconcha* // *Ibid.* 1966. Vol. 40, N 5. P. 1063—1069.
- Grant R.E.* Structural adaptation in the Permian brachiopod genera, Salt Range, West Pakistan // *Ibid.* 1968. Vol. 42, N 1. P. 1—32.
- Grant R.E.* The lophophore and feeding mechanism of the Productidina (Brachiopoda) // *Ibid.* 1972. Vol. 46, N 2. P. 213—249.
- Grant R.E.* Permian brachiopods from Southern Thailand // *Ibid.* 1976. Vol. 50, N 3. P. 1—269.
- Gray J.E.* Synopsis of the contents of the British Museum. 42nd ed. L., 1840. 370 p.
- Gray J.E.* On the arrangement of the Brachiopoda // *Ann. Mag. Natur. Hist. Ser.* 2. 1848. Vol. 2, N 12. P. 435—440.
- Hall J.* Descriptions of Palaeozoic fossils // N.Y. State Cabinet Natur. Hist. Annu. Rep. 1857. N 10, app. C. P. 39—186.
- Hall J.* Report on the geological survey of the State of Iowa // *Palaeontology*. 1858. Vol. 1, pt 2. P. 473—729.
- Hall J.* Description and figures of the fossil Brachiopoda

- da of the Upper Helderberg, Hamilton, Portage and Chemung groups // N.Y. Surv. Palaeontol. 1867. Vol. 4, pt 1. P. 428.
- Hall J., Clarke J.M.* An introduction to the study of the genera Palaeozoic Brachiopoda // *Ibid.* 1893. Vol. 8, pt 1. P. 367.
- Hall J., Clarke J.M.* An introduction to the study of the Brachiopoda // *Annu. Rep. N.Y. State Geol., Palaeontol.* 1894. N 13, pt 2. P. 751—943.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics // *Annu. Rev. Entomol.* 1965. Vol. 10. P. 97—116.
- Hoare R.D.* Desmoinesian Brachiopoda and Mollusca from Southwest Missouri // *Univ. Mo. Stud.* 1961. Vol. 36. P. 262.
- Huang T.K.* Late Permian Brachiopoda of Southwest China // *Palaeontol. sinica. B.* 1932. Vol. 9, fasc. 1. P. 1—107.
- Imbrie J.* Brachiopods of the Traverse Group (Devonian) of Michigan. Pt 1 // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1959. Vol. 116, art. 4. P. 349—409.
- Jing Y., Hu Sh.* Brachiopods of the Kuhfeng Formation in South Anhui and Nanking Hills // *Acta palaeontol. sinica.* 1978. Vol. 17, N 2. P. 101—127.
- Johnson J.G.* Lower Givetian brachiopods from Central Nevada // *J. Paleontol.* 1971. Vol. 45, N 2. P. 301—326.
- Johnson J.G.* Chattertonia n.gen. (Brachiopoda), the chonetid-productid link // *Ibid.* 1976. Vol. 50, N 5. P. 789—791.
- Johnson J.G.* Devonian, Givetian age brachiopods and biostratigraphy, Central Nevada // *Geol. et palaeontol.* 1978. Vol. 12. P. 117—150.
- Johnson J.G.* Davidsonia and Davidsoniaceae, devonian strophomenid Brachiopods // *J. Paleontol.* 1982. Vol. 56, N 4. P. 973—976.
- Johnson J.G.* Revision of Lower Devonian (Emsian) brachiopod biostratigraphy and biogeography, Central Nevada // *Ibid.* 1986. Vol. 60, N 4. P. 825—844.
- Kemezis K.* Arrangements of costellae, setae and vascula in enteletacean brachiopods // *Ibid.* 1968. Vol. 42, N 1. P. 88—93.
- King R.E.* The geology of the Glass Mountains, Texas. Pt 2. Faunal summary and correlation of the Permian formations with descriptions of Brachiopoda // *Bull. Univ. Tex.* 1931. N 3042. P. 1—245.
- King W.* A monograph of the Permian fossils of England // *J. Palaeontogr. Soc. London.* 1850. Vol. 3. P. 1—58.
- King W.* Remarks on certain genera belonging to the class Palliobranchiata // *Ann. Mag. Nat. Hist.* 1846. Vol. 18. P. 83—94.
- Koninck D.* Recherches sur les animaux fossiles. Pt 1. Monographie des genres Productus et Chonetes. Liege, 1847. 246 p.
- Lazarev S.S., Poletaev V.I.* The development of the brachiopod mantle canal system at the Early-Middle Carboniferous boundary // *Biostratigraphic data for a Mid-Carboniferous boundary.* Leeds, 1982. P. 89—94.
- Legend-Blain M.* Les Gigantoproductides (Brachiopodes) du Sahara Aerian // *Bull. Soc. hist. natur. Afr. Nord.* 1973. Vol. 64, N 1/2. P. 79—157.
- Liao Zhuo-ting.* Uppermost Carboniferous brachiopods from Western Guizhou // *Acta palaeontol. sinica.* 1979. Vol. 18, N 6. P. 527—544.
- Maillieux E.* Note sue des fossiles devoniens de l'Afghanistan // *Mus. roy. hist. natur. Belg. Bull.* 1940. T. 16, N 41. P. 8.
- Martinez Chacón M.L.* Braquiopodes Carboniferos de la Cordillera Cantabrica // *Mem. Inst. geol. y minero Esp.* 1979. T. 96. P. 291.
- Martinez Chacón M.L., Winkler Prins C.* A Namurian brachiopod fauna from Mere (Prov. Oviedo, Spain) // *Scr. geol.* 1977. Vol. 38. P. 67.
- Masclé G., Termier G.* Nouvelle les donnees paleontologiques sur le Permocarbonefere de Lercara Friddi (Sicile) // *Riv. ital. paleontol. e stratigr.* 1970. Vol. 76, N 2. P. 187—196.
- Massa D., Termier G., Termier H.* Le Carbonifere de Libye occidentale, stratigraphie et paleontologie // *Comp. fr. petrol. Notes et mem.* 1974. Vol. 11. P. 139—206.
- Maxwell W.G.H.* Upper Devonian and Middle Carboniferous brachiopods of Queensland // *Pap. Univ. Queensl.* 1951. Vol. 3, N 14. P. 1—27.
- Mayr E.* Cladistic analysis or cladistic classification // *Ztschr. zool. Syst. und Evol. Forsch.* 1974. Bd. 12, N 2. S. 94—128.
- McKellar R.G.* An Upper Carboniferous brachiopod fauna from the Monto district, Queensland // *Geol. Surv. Queensl. Paleontol. Pap.* 1965. Vol. 328, N 1. P. 1—15.
- McKellar R.G.* The Devonian productoid brachiopod faunas of Queensland // *Ibid.* 1970. Vol. 342. P. 1—40.
- Muir-Wood H.* The British Carboniferous producti // *Mem. Geol. Surv. Gr. Brit. Palaeontol.* 1928. Vol. 3, pt 1. P. 1—217.
- Muir-Wood H.* The classification of the British Carboniferous brachiopod subfamily productinae // *Ann. Mag. Natur. Hist.* 1930. Vol. 5, N 25. P. 100—108.
- Muir-Wood H.* Productidina // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kans. press, 1965. Pt H: Brachiopoda, vol. 1. P. 439—510.
- Muir-Wood H., Cooper G.A.* Morphology, classification and life habits of the Productoides (Brachiopoda) // *Geol. Soc. Amer. Mem.* 1960. Vol. 81. P. 1—447.
- Muir-Wood H., Williams A.* Strophomenida // *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kans. press, 1965. Pt H: Brachiopoda, vol. 1. P. 361—521.
- Nakamura K.* Anidanthus and Megousia (Brachiopoda) from the Permian of Japan and Cambodia // *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4.* 1972. Vol. 15, N 3/4. P. 427—445.
- Nakamura K.* Additional occurrences of Urushtenoides (Brachiopoda) from the Permian of Asia // *Ibid.* 1979. Vol. 19, N 1/2. P. 221—233.
- Nakamura K., Shimisu D., Liao Zhou-ting.* Permian palaeobiogeography of brachiopods based on the faunal provinces // *The Tethys.* Tokyo: Univ. press, 1985. P. 185—198.
- Norris A.W.* Brachiopods (Schizophoria, Stropheodonta, Nervostrophia, Eostrophalosia and Devonoproductus) from the lower upper Devonian

- Waterways Formation of Northeastern Alberta // Bull. Geol. Surv. Canada. 1983. N 350. P. 1—45.
- Paeckelmann W.* Die Fauna des deutschen Unterkarbons. T. 2 // Preuss. geol. Landesanst. Abh. N.F. 1931. H. 136. S. 440.
- Perry D.G., Klapper G., Lenz A.C.* Age of the Ogilvie Formation (Devonian), Northern Yukon: based primarily on the occurrence of brachiopods and conodont // Canad. J. Earth Sci. 1974. Vol. 11, N 8. P. 1055—1097.
- Phillips J.* Illustrations of the geology of Yorkshire. L.: Murray, 1836. Pt 2: The Mountain Limestone district. 253 p.
- Prendergast K.L.* Permian Productinae and Strophalosiinae of Western Australia // J. Roy. Soc. W. Austral. 1943. Vol. 28. P. 1—73.
- Rickwood A.* A contribution to the life history and biology of the brachiopod *Pumilus antiquatus* Atkins // Trans. Roy. Soc. N.Z. Zool. 1968. Vol. 10, N 18. P. 163—182.
- Roberts J.* Devonian and Carboniferous brachiopods from the Bonaparte Gulf Basin, Northwestern Australia // Bull. Austral. Bur. Min. Res. Geol. and Geophys. 1971. N 122. P. 1—319.
- Roberts J.* Carboniferous Chonetacean and Productacean brachiopods from Eastern Australia // Palaeontology. 1976. Vol. 19, pt 1. P. 17—77.
- Rudwick M.* The growth and form of brachiopod shells // Geol. Mag. 1959. Vol. 96, N 1. P. 1—24.
- Rudwick M.* The function of zigzag deflexions in the commissures of fossil brachiopods // Palaeontology. 1964. Vol. 7, pt 1. P. 135—171.
- Rudwick M.J.* Living and fossil brachiopods. L.: Hutchinson, 1970. 199 p.
- Santleben Ch.* Zur Kenntnis der Productiden und Spiriferiden des bolivianischen Unterperms // Beih. geol. Jb. 1971. H. 111. S. 163.
- Schuchert Ch.* Brachiopoda // Zittel K. Text-book of paleontology. L.: MacMillan, 1913. Vol. 1/2. P. 355—420.
- Schuchert Ch., LeVene C.* Brachiopoda (generum et genetyporum index et bibliographia): Fossilium Catalogus. L. Animalia. Berlin: W. Junk, 1929. Pt 42. 140 p.
- Shiells K.A.G.* A new productid brachiopod from the Upper Visean of Scotland // Palaeontology. 1966. Vol. 9, pt 3. P. 426—447.
- Shiells K.A.G.* Kochiproductus coronus sp. nov. from the Scottish Visean and a possible mechanical advantage of its flange structure // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1968. Vol. 67, N 10. P. 477—510.
- Shiells K.A.G.* Rare flange-bearing productacean brachiopods from the Carboniferous of the British Isles // Scott. J. Geol. 1969. Vol. 5, pt 3. P. 224—246.
- Sowerby J.* Mineral conchology. L., 1812—1815. Vol. 1. 234 p.
- Stainbrook M.* Brachiopoda of the Independence Shale of Iowa // Geol. Soc. Amer. Mem. 1945. Vol. 14. P. 1—74.
- Stainbrook M.A.* Brachiopods of the Percha Shale of New Mexico and Arizona // J. Paleontol. 1947. Vol. 21, N 4. P. 297—328.
- Stainbrook M.A.* Brachiopoda and stratigraphy of the Aplington Formation of Northern Iowa // Ibid. 1950. Vol. 24, N 3. P. 365—385.
- Stehli F.G.* Lower Leonardian Brachiopoda of the Sierra Diable // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1954. Vol. 105, art. 3. P. 263—358.
- Stevens C.* Stratigraphic significance of Pennsylvanian brachiopods in the McCoy area, Colorado // J. Paleontol. 1961. Vol. 36, N 4. P. 617—629.
- Surgeon M., Hoare R.* Pennsylvanian brachiopods of Ohio // Bull. State Ohio Dep. Nat. Resour. Div. Geol. Surv. 1968. N 63. P. 95.
- Sutherland P.K., Harlow F.H.* Late Pennsylvanian brachiopods from North-Central New Mexico // J. Paleontol. 1967. Vol. 41, N 5. P. 1065—1089.
- Sutherland P.K., Harlow F.H.* Pennsylvanian brachiopods and biostratigraphy in southern Sangre de Cristo Mountains, New Mexico // N. Mex. Bur. Mines Resour. Mem. 1973. N 27. P. 1—173.
- Sutton A.H.* Taxonomy of Mississippian Productidae // J. Paleontol. 1938. Vol. 12, N 6. P. 537—569.
- Swedmark B.* Gwynia capsula (Jeffreys), and articulate brachiopod with brood protection // Nature. 1967. Vol. 213, N 5081. P. 1151—1152.
- Tan Zhen-xin.* Нижнекаменноугольные брахиоподы свиты Люцзятан в центральной части провинции Хунань (Китай) // Acta palaeontol. sinica. 1986. Vol. 25, N 4. P. 426—444.
- Tazawa Jun-ichi.* Waagenoconcha (Brachiopoda) from the Permian of the Southern Kitakami Mountains, Northeast Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1974. Vol. 16, N 2/3. P. 121—143.
- Tazawa Jun-ichi.* Uppermost Permian fossils from the Southern Kitakami Mountains, Northeast Japan // J. Geol. Soc. Jap. 1975. Vol. 81, N 10. P. 629—640.
- Tazawa Jun-ichi.* The Permian of Kesenuma, Kitakami Mountains: A preliminary report // Earth Sci. 1976. Vol. 30, N 3.
- Tazawa Jun-ichi.* Middle Permian brachiopods from Matsukawa, Kenenuma Region, Southern Kitakami Mountains // Bull. Saito Ho-on Kai Mus. Res. 1979. N 47. P. 23—32.
- Tazawa Jun-ichi.* Visean brachiopods from the Karumedate Formation, Southern Kitakami Mountains // Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Jap. N.S. 1980. N 119. P. 359—370.
- Tazawa Jun-ichi.* Early Carboniferous (Visean) brachiopods from the Hikoroichi Formation of the Kitakami Mountains, Northeast Japan // Ibid. 1984. N 133. P. 300—312.
- Termier H., Termier G.* Les productoides du Djoulien (Permien superieur) dans le Tethys orientale: essai sur l'agonie d'un phylum // Ann. Soc. géol. Nord. 1970. Vol. 90, N 4. P. 443—461.
- Thomas Iv.* The British Carboniferous Producti. 1. Genera Pustula and Overtonia // Mem. Geol. Surv. Gr. Brit. Paleontol. 1914. Vol. 1, pt 4. P. 199—366.
- Veevers J.* Devonian brachiopods from the Fitzroy Basin, Western Australia // Bull. Austral. Bur. Min. Res. Geol. and Geophys. 1959. N 45. P. 1—173.
- Verneuil E.* Paleontologie. Mollusques, Brachiopodes //

- Murchison R., Verneuil E., Keyserling A. *Geologie de la Russie d'Europe et des Montagnes de l'Oural*. St. Petersburg, 1845. Vol. 2, pt 3. P. 37—284.
- Waagen W.* Salt-Range fossils. Productus-limestone fossils. 4. Brachiopoda // *Palaeontol. Indica*. Ser. 13. 1882—1885. Vol. 1, pt 4. P. 329—770.
- Waterhouse J.B.* Permian brachiopod *Retimarginifera* n.gen. n.sp. from the Byro Group of Carnarvon basin, Western Australia // *J. Roy. Soc. West. Austral.* 1970. Vol. 53, N 4. P. 120—128.
- Waterhouse J.B.* New Permian and Triassic brachiopod taxa // *Dep. Geol. Univ. Queensl.* 1975. Vol. 7, N 1. P. 1—23.
- Waterhouse J.B.* Permian Brachiopoda and Mollusca from Northwest Nepal // *Palaeontographica A*. 1978. Vol. 160. P. 175.
- Waterhouse J.B.* Early Permian Brachiopods from Ke-Yao Hoi and Hear Krabi, Southern Thailand // *Mem. Geol. Surv. Div. Dep. Miner. Resour. Mangkok*. 1981. N 4. P. 43—146.
- Waterhouse J.B.* New Carboniferous brachiopod genera from Huai Bun Nak, Northeast Thailand // *Palaeontol. J.* 1982. Vol. 56, N 1/2. P. 39—52.
- Waterhouse J.B.* A Late Permian Lytoniid fauna from Northwest Thailand // *Pap. Dep. Geol. Univ. Queensl.* 1983. Vol. 10, N 3. P. 111—153.
- Waterhouse J.B., Bonham-Carter C.* Global distribution and character of Permian biomes based on brachiopod assemblages // *Canad. J. Earth Sci.* 1975. Vol. 12, N 7. P. 1085—1146.
- Waterhouse J.B., Gupta V.J.* Early Carboniferous brachiopods from the Syringothyris Limestone and Fenestella Shales of Kashmir // *Contrib. Himalayan Geol.* 1978. Vol. 1. P. 106—146.
- Waterhouse J.B., Gupta V.J.* Early Permian fossils from southern Tibet, like faunas from Peninsular India and Lesser Himalayas of Garhwal // *J. Geol. Soc. Ind.* 1979. Vol. 20, N 9. P. 461—464.
- Wiley E.O.* An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems // *Syst. Zool.* 1979. Vol. 28, N 3. P. 308—337.
- Williams A., Rowell A.J.* Brachiopod anatomy. Morphology // *Treatise on invertebrate paleontology*. Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kans. press, 1965. Pt H: Brachiopoda. P. 6—155.
- Winkler Prins C.F.* Carboniferous Productidina and Chonetidina of the Cantabrian Mountains (NW Spain): systematics, stratigraphy and palaeology // *Leide Geol. Med.* 1968. Vol. 43. P. 41—126.
- Yang De-li.* Paleontological atlas of Central-South China. Peking, 1977. Vol. 2. 856 p.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

Древнейшие продуктыды

Во всех случаях, кроме особо указанных, увеличение 3.

Фиг. 1—4. *Ralia primigenia* sp. nov.: 1 — голотип N 4217/2, раковина со стороны спинной створки; 2 — экз. N 4217/4, брюшная створка с частично снятой раковиной, виден отпечаток срединной септы; 3 — экз. N 4217/8, брюшная створка (внутренняя (вверху справа ее ядро); 4 — экз. N 4217/3, наружная поверхность спинной створки у переднего края (×10); Южная Монголия, Гобийский Алтай, южный склон хребта Джинсэту-Ула, в 700 м юго-западнее колодца Цахирин-Худук; эмский ярус, зона *Oculiroga angulata*.

Фиг. 5—7. *Eoproductella menakovae* Ržonsnickaja: 5 — экз. N 4114/121, брюшная створка снаружи; 6 — экз. N 4114/120, спинная створка изнутри: 6а — сверху, 6б — со стороны замочного края; 7 — экз. N 4114/123, брюшная створка с внутренней стороны; Таджикистан, Зеравшанский хребет, с. Шишкат; нижний девон, паджрутский горизонт.

Фиг. 8, 9. *Saucasiproductus* sp.: 8 — экз. N 4127/231: 8а — со спинной створки, 8б — макушечная часть брюшной створки; Закавказье, р. Арпа у с. Данзик; средний девон, зона *M. diluvianoides* — *R. irregularis*, обн. 19, сл. 39; 9 — экз. N 4127/160, две спинные створки на породе (×1); Закавказье, р. Арпа у с. Данзик; франский ярус, основание зоны *A. zickzack*, обн. 19, сл. 48 (Гречишников и др., 1983).

Фиг. 10—12. *Saucasiproductus gretchishnikovae* sp. nov.: 10 — экз. N 4127/102, внутреннее строение спинной створки; 11 — голотип N 4127/103; 12 — экз. N 4127/106, брюшные створки (×1); Закавказье, р. Джаанам-Дереси у с. Садерак; живетский ярус, зона *I. pseudowilliamsi*.

Т а б л и ц а II

Rugaurinae (1—3), *Jiguliconchinae* (4—9)

Фиг. 1—3. Gen. nov.; "*Rugauris*" *nurensis* (Nalivkin, 1973) (×3): 1, 2 — экз. N 4071/170, 4071/171 — фрагменты примакушечных частей спинных створок (внутренняя поверхность); 3 — скульптура брюшной створки; Центральный Казахстан, горы Тогузкунь, обр. II—10; нижний турне, низы кассинского горизонта.

Фиг. 4—6. *Jiguliconcha gracilicosta* (Lazarev, 1984): 4 — голотип, N 286/537, брюшная створка (×1); Самарская Лука, Яблоневоый Овраг; касимовский ярус, зона С₃В; 5 — экз. N 422/541, брюшная створка (×1); 6 — экз. N 422/540, спинная створка изнутри (×3); р. Северная Двина, правый берег, д. Заборье; касимовский ярус, дорогомилловский горизонт.

Фиг. 7—9. *Jiguliconcha gjeliensis* (Lazarev, 1984); 7 — экз. N 3542/214, брюшная створка (×1); 8 — экз. N 3542/3012, ядро раковины со стороны спинной створки (×3); 9 — голотип N 3542/221 (×1); 9а — брюшная створка; 9б — сбоку; Подмоскowie, известняковый карьер у ст. Гжель; гжельский ярус, речичский горизонт.

Т а б л и ц а III

Costispiniferinae (1—3), *Leioproductinae* (4—13)

Фиг. 1, 2. *Spinomarginifera helica* (Abich, 1878) (×1): 1 — экз. N 2071/209, со стороны спинной створки; 2 — экз. N 2071/210, сбоку; Закавказье, разезд Дорошам-2; джюльфинский ярус.

Фиг. 3. *Spinomarginifera* sp.: экз. N 2071/200, фрагмент примакушечной части раковины (×1); Закавказье, в 1,5 км от пос. Обгин, левый берег ущелья; джюльфинский ярус.

Фиг. 4—13. *Argdiviscus* sp.: 4—11 — соответственно экз. N 4071/51, 4071/53, 4071/56, 4071/52, 4071/36, 4071/39, 4071/37, 4071/38, раковины со стороны спинной створки показывают изменчивость замочного отростка (×3); 12 — экз. N 4071/44, внутренняя поверхность брюшной створки

(X1); Центральный Казахстан, урочище Килтитал: нижний фамен, мейстеровский горизонт; 13 — экз. N 4127/225, брюшная створка (X1); Закавказье, правый берег р. Арпа у с. Гюмушли; нижний фамен.

Фиг. 14, 15. *Ardiviscus naidovense* Pushkin, 1986: 14 — голотип N 4067/113 (X1); 14а — брюшная створка, 14б — сбоку; Белоруссия, скв. Найдовская-1, гл. 2104, 2 м; нижний фамен, задонский горизонт; 15 — экз. N 4067/67 (X1); там же, гл. 2103, 7 м.

Т а б л и ц а VI

Tyloplectinae (1—2), Semiproductinae (3—5)

Фиг. 1, 2. *Araxilevis intermedius* (Abich, 1878): 1 — экз. N 2071/220: 1а — брюшная створка (X1), 1б — то же, фрагмент (X10); 2 — экз. N 2071/221, макушечная часть раковины с замочным отростком (X3); Закавказье, разезд Дорошам-2; джувльфинский ярус.

Фиг. 3—5. *Acanthoproductus* sp.: 3 — экз. N 4071/138, фрагмент примакушечной части раковины с замочным отростком (X3); Центральный Казахстан, правый берег р. Талдысай, в 7,5 км от репера Актюбе; верхний фамен; 4 — экз. N 4071/156, раковина со стороны спинной створки (X3); Центральный Казахстан, северо-восточное подножье гор Тастартау; верхний фамен, каракиргирский горизонт; 5 — экз. N 4071/149, ядро брюшной створки (X1); Центральный Казахстан, правый берег р. Кипшак; верхний фамен, устькарагандинский горизонт.

Т а б л и ц а V

Semiproductinae (1), Semicostellinae (2—9)

Фиг. 1. *Margaritiproductus* sp.: экз. N 4071—145, макушечная часть внутренней поверхности спинной створки, справа от замочного отростка — зубная ямка (X3); Центральный Казахстан, северо-западный склон горы Кокшатау; верхний фамен, устькарагандинский горизонт.

Фиг. 2—9. *Rhytiophora* sp. nov.¹: 2 — экз. N 4127/237, внутренняя поверхность переднего края створки (X3); 3 — экз. N 4127/224, брюшная (слева) и спинная створки (X1); 4—6 — экз. N 4127/217, 4127/210, 4127/236, брюшные створки (X1); 7 — экз. N 4127/223, макушечная часть брюшной створки, частично сломанной (X3); 8 — экз. N 4127/215, спинная створка снаружи (X3); 9 — экз. N 4127/211, спинная створка изнутри (X1); Закавказье, р. Арпа, гора Геран-Каласы; нижний карбон, зона "Rugauris curtirostris".

Т а б л и ц а VI

Semicostellinae

Фиг. 1—8. *Rhytiophora* sp. nov.: экз. N 4127/221, 4127/213, 4127/218, 4127/212, 4127/214, 4127/238, 4127/209, 4127/222, примакушечные части спинных створок изнутри; Закавказье, р. Арпа, гора Геран-Каласы; турне, зона "Rugauris curtirostris".

Т а б л и ц а VII

Avoniinae

Фиг. 1—12. *Nigerinoplica* sp., примакушечные части раковин с замочным отростком (X3): 1—9 (=M. meisteri sensu Martynova, 1961); 10—12=M. graelonga sensu Martynova, 1961: 1 — экз. N 4071/63; Центральный Казахстан, р. Кара-Кингир, обр. III—18; фамен; 2, 3 — экз. N 4071/70, 4071/71, Центральный Казахстан, р. Кара-Кингир, обр. III/14; нижний фамен; 4—6 — экз. N 4071/67, 4071/68, 4071/66; Центральный Казахстан, левый берег р. Жаксы-Кон, ниже горы Кудайберды; верхний фамен; 7—9 — экз. N 4071/133, 4071/131, 4071/132; Центральный Казахстан, Аксаран-Акжалская зона, обр. 1503 в 7239; фамен; 10—12 — экз. N 4071/102, 4071/104, 4071/103; Центральный Казахстан, р. Кара-Кингир, обр. III—22; верхний фамен.

Т а б л и ц а VIII

Leioproductinae (1), Avoniinae (2—10), Semiproductinae (11—12)

Во всех случаях, кроме фиг. 1а и 2а, увеличение 3.

Фиг. 1. *Leioproductus* sp.: экз. N 4071/117, спинная створка изнутри; 1а — (X1), 1б — (X3); Казахстан, Бассейн р. Терсаккан, оз. Сарышон; верхний фамен, устькарагандинские (?) слои.

Фиг. 2—10. *Nigerinoplica nigerina* (Martynova); 2 — экз. N 4071/80: 2а — брюшная створка (X1), 2б — спинная створка изнутри; 3 — экз. N 4071/84, фрагмент спинной створки с замочным отростком; 4 — экз. N 4071/151, спинная створка изнутри (слепок); 5 — экз. N 4071/90,

¹ Этот вид под названием *Rugauris curtirostris* фигурирует как зональный в работе И.А. Гречишниковой и др. (1984).

ядро со стороны спинной створки; 6 — экз. N 4071/92, спинная створка изнутри; Казахстан, левый берег р. Жаксы-Кон, ниже горы Кудайберды; верхний фамен, каракингирские слои; 7 — экз. N 4071/89, спинная створка изнутри (слепок); Казахстан, р. Босога; верхний фамен, каракингирские слои; 8 — экз. N 4071/95, раковина со стороны спинной створки; Казахстан, гора Актас; верхний фамен, нижняя часть сульфидового горизонта; 9 — экз. N 4071/97, раковина со стороны спинной створки, виден сильноредуцированный зуб; 10 — экз. N 4071/98, со стороны замочного края; Казахстан, правобережье р. Сары-Кингир, район гряды Айржал; верхний фамен, мунарские слои.

Фиг. 11, 12. *Margaritiproductus celak* (Nalivkin): 11 — экз. N 4071/152, спинная створка изнутри с фрагментом брюшной створки, видны зубы; Казахстан, р. Кара-Кингир; верхний фамен, нижняя часть сульфидового горизонта; 12 — экз. N 4067/133, спинная створка изнутри с фрагментом брюшной створки, видны зубы; Казахстан, Аксаран-Акжалская зона; верхний фамен.

Т а б л и ц а IX

Anoviinae

Фиг. 1—3. *Nigerinoplica* sp.: 1 — экз. N 4071/114 (=M. simplicior Whidb., sensu Martynova, 1961), ядро со стороны спинной створки (X3); Центральный Казахстан, урочище Килтитал, обр. 2-к; верхний фамен; 2 — экз. N 4071/105 (=M. praelonga Sow., sensu Martynova, 1961), то же (X3); Центральный Казахстан, р. Кара-Кингир, обр. III-22; верхний фамен; 3 — экз. N 4071/115 (=M. simplicior Whidb., sensu Martynova, 1961), внутренняя поверхность спинной створки, у замочного отростка — частично сохранившаяся брюшная створка (X3); Центральный Казахстан; ущелье Айдагарлы, обр. 2/8; верхний фамен, верхи сульфидового горизонта.

Фиг. 4—7. *Nigerinoplica variplicata* (Martynova, 1970): 4 — экз. N 4071/124, примакушечная часть раковины (X3); 5 — экз. N 4071/125: 5a — брюшная створка с частично снятой раковиной (X3); 5б — скульптура ободранной поверхности створки (X10); 6 — экз. N 4071/127, слепок внутренней поверхности спинной створки (X3); 7 — экз. N 4071/128, раковина со стороны спинной створки (X3); Центральный Казахстан, район с. Мунара, обр. 2605; верхний фамен.

Фиг. 8. *Spinocarinifera* sp.: экз. N 4071/175, спинная и частично сохранившаяся брюшная створка изнутри (X3); Мугоджары, разрез Берчогур; турне, слои с *Imitoceras*.

Фиг. 9. *Spinocarinifera nigra* (Goss., 1888): экз. N 4127/68, спинная створка изнутри (X3); Закавказье, р. Арпа, гора Геран-Каласы; нижний карбон, зона *julia-nigra*.

Т а б л и ц а X

Avoniinae (1—6), Institiferinae (7—10)

Фиг. 1—6. *Spinocarinifera nigra* (Goss., 1888): 1 — экз. N 4127/30, спинная створка изнутри (X3); Закавказье, с. Кярки; нижний карбон, зона *julia-nigra*; 2 — экз. N 4127/67, спинная створка изнутри (X3); 3 — экз. N 4127/62, раковина со стороны спинной створки (X3); Закавказье, р. Арпа, гора Геран-Каласы; нижний карбон, зона *julia-nigra*; 4 — экз. N 4127/43, спинная створка изнутри (X3); 5 — экз. N 4127/45, скульптура брюшной створки, фрагмент (X10); 6 — экз. N 4127/44, спинная створка (X1); Закавказье, с. Кярки; нижний карбон, зона *julia-nigra*.

Фиг. 7—10. *Thomasella* sp.: 7 — экз. N 3820/114, брюшные створки (X3); 8 — экз. N 3820/112, то же, (X1); 9 — экз. N 3820/113, спинная створка (X3); 10 — экз. N 3820/111, брюшная створка (X3); Южный Урал, правый берег ручья Сибай, 6 км выше от д. Покровки; башкирский ярус, кордаилловская свита.

Т а б л и ц а XI

Dictyoclostinae

Фиг. 1—5. *Reticulatia* sp.: 1 — экз. N 3847/424, примакушечная часть раковины со стороны спинной створки (X3); 2 — экз. N 3847/425, фрагмент брюшной створки с отпечатками аддукторов (X3); Донбасс, Ворошиловградская обл., балка Карагуз; средний карбон, верхняя часть известняков К; 3 — экз. N 3847/464, спинная створка изнутри и фрагмент брюшной створки (X3); Донбасс, район г. Коммунарка, Красноречинская шахта, отвалы; средний карбон, известняки М; 4 — экз. N 3542/1078, фрагмент брюшной створки с мускульным полем (X1); Подмоскowie, левый берег р. Прони, у с. Алютово; средний карбон, верейский горизонт, алютовская толща; 5 — экз. N 3542/949, спинная створка с внутренней стороны (X3); 5a — общий вид примакушечной части раковины, 5б — септа сбоку; р. Москва, устье р. Медведки, отвалы карьера; касимовский ярус.

Фиг. 6. *Reticulatia inflatiformis* (E. Ivan., 1935): экз. N 3542/1090, спинная створка со стороны замочного края (X3); Подмоскowie, правый берег р. Мезень, карьер у ст. Пески; касимовский ярус, кривякинский горизонт.

Т а б л и ц а XII

Dictyoclostinae

Фиг. 1—5. *Reticulatia* sp.: 1 — экз. N 3847/439, макушечная часть раковины со сломанной брюшной створкой (×3); 2 — экз. N 3847/438, макушечная часть брюшной створки, внизу — отпечаток с мускульным полем (×3); Донбасс, с. Калиново, р. Лугань; верхи среднего карбона, известняки N₃; 3 — экз. N 3542/1094, мускульное поле брюшной створки (×3); Подмосковье, правый берег р. Мезень, карьер у ст. Пески; касимовский ярус, кревьякинский горизонт; 4 — экз. N 3542/1019, внутренняя поверхность спинной створки (×1); Подмосковье, д. Образцово; средний карбон, ?подольский горизонт; 5 — экз. N 3542/1021, внутренняя поверхность макушечной части брюшной створки с мускульным полем; Подмосковье, р. Москва, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт.

Т а б л и ц а XIII

Dictyoclostinae и др.

Фиг. 1. *Reticulatia ivanovi* (Lapina, 1957); экз. N 3542/1635, спинная створка изнутри (×1); Подмосковье, г. Озеры, карьер у д. Горы; московский ярус, подольский горизонт.

Фиг. 2—7. *Reticulatia inflatiformis* (E. Ivan., 1935): 2—4 — экз. N 132/1345, 132/1352, 132/1350, спинные створки изнутри (×1); Подмосковье, р. Ока, Шурово; московский ярус, подольский горизонт; 5 — экз. N 3542/1006, раковина со стороны брюшной створки (×1); Подмосковье, карьер Горки Ленинские; московский ярус, мячковский горизонт; 6 — экз. N 3542/1096, внутренняя поверхность брюшной створки (×1); Подмосковье, Пески IV; касимовский ярус, кревьякинский горизонт; 7 — экз. N 3542/953, раковина с частично выломанной брюшной створкой (×1); Подмосковье, р. Москва, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт.

Фиг. 8. Плитка с *Rugatia* cf. *boliviensis* (Orb., 1842), *Gemmulicosta gieliensis* (E. Ivan., 1935), *Tubersulculus pseudoaculeatus* (Krotov, 1888); экз. N 3542/833; Подмосковье, с. Гжель, известняковый карьер; гжельский ярус, речницкий горизонт.

Т а б л и ц а XIV

Dictyoclostinae (1—5), Marginiferinae (6—10)

Фиг. 1—4. *Chaoiella guenewaldti* (Krotov, 1888) (×1): 1 — экз. N 3820/96, брюшная створка; Урал, Уфимское плато, скважина; артинский ярус; 2 — экз. N 3820/81, раковина с частично выломанной брюшной створкой, видно внутреннее строение спинной створки; Урал, ст. Камай; артинский ярус, шуртанский горизонт; 3 — экз. N 334/288, брюшная створка с отпечатком мускульного поля; Урал, р. Сылта; Камайский лог; артинский ярус; 4 — экз. N 334/279, внутреннее строение спинной створки; Урал, р. Сылта, Камайский лог; артинский ярус.

Фиг. 5. *Rugatia uralica* (Tschern., 1902): экз. N 334/622, (×1): 5a — брюшная створка, 5b — внутренняя поверхность спинной створки; Урал, р. Сылта, Пермская ж.д., 592, 1—592,2 км.; артинский ярус.

Фиг. 6. *Eomarginifera lobata* (Sow., 1821): экз. N 2223/7000, внутреннее строение спинной створки (×3); Подмосковье, д. Заборье; серпуховский ярус, стешевский горизонт.

Фиг. 7—9. *Kozlowskia subcarbonica* (Rotai, 1939): 7 — экз. N 3847/151, внутреннее строение спинной створки (×1); 8 — экз. N 3847/131, то же (×1); 9 — экз. N 3847/462, то же (×3); Донбасс, пос. Старобешево, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; нижний карбон, известняк D₃.

Фиг. 10. *Kozlowskia* sp.: экз. N 422/200, раковина с выломанной брюшной створкой, в полости видны шипы, септа, брахиальный валик (×3); р. Пинега, правый берег, у д. Печки; московский ярус, подольский горизонт (под водорослевой плитой).

Т а б л и ц а XV

Productinae (1—6), Spyridiophorinae (7—9)

Фиг. 1—5. *Productus donetzius* Rotai, 1939: 1—3 — экз. N 3847/345, 3847/320, 3847/328, спинные створки изнутри, раковина местами ободрана, частично сохранилась брюшная створка (×3); Донбасс, пос. Старобешево, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; серпуховский ярус, желваковый горизонт между известняками D₃¹/D₃²; 4 — экз. N 3847/402, примакушечная часть спинной створки снаружи (×3); 5 — экз. N 3847/404, спинная створка изнутри, поверхность ободрана (×3); Донбасс, правый берег р. Берестовой, к востоку от дороги (и моста), ведущей к д. Фенино; башкирский ярус, известняки E₁.

Фиг. 6. *Companteris aljutovensis* Lazarev, 1981 и "*Linoproductus*" sp.: экз. N 3542/1346, ракушняк с почти целыми спинными створками (×1); Подмосковье, р. Проня, с. Алькутово; средний карбон, верейский горизонт, алькутовская толща.

Фиг. 7—9. *Alexenia reticulata* E. Ivan., 1935 (X3); 7 — экз. N 3773/267, спинная створка снаружи; 8 — экз. N 3773/265, раковина со стороны спинной створки; 9 — экз. N 3773/262, брюшная створка частично содрана, видно мускульное поле; р. Дон, правый берег, балка Лапушная; гжельский ярус, лапушенская свита.

Т а б л и ц а XVI

Productinae

Фиг. 1, 2. *Productus donetzianus* Rotai, 1939; 1 — экз. N 3847/322 (X10); 1a — передний край висцерального диска спинной створки (до линии перегиба), 1б — отпечатки шлейфов брюшной и спинной створок, отходящие от края спинной створки; 2 — экз. N 3847/379, брюшная створка (X1); Донбасс, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; верхи нижнего карбона, желваковый горизонт.

Фиг. 3—10. *Companteris aljutovensis* Lazarev, 1981: 3 — голотип N 3542/2098, брюшная створка (X1); 4 — экз. N 3542/2161, брюшная створка (X1); 5 — экз. N 3542/2160, внутренняя поверхность спинной створки (X1); 6 — экз. N 3542/2159, то же (X1); 7 — экз. N 3542/2130, отпечаток спинной створки снаружи (X1); 8 — экз. N 3542/2157, плитка со спинными створками (X1); 9 — экз. N 3542/2247, фрагмент спинной створки в породе (X3); 10 — экз. N 3542/2262, раковина со стороны спинной створки (X6,5); Подмоскowie, с. Альтютово; средний карбон, верейский горизонт, альтютовская толща.

Т а б л и ц а XVII

Spyridiophorinae (1—10); Retariinae (11)

Фиг. 1—10. *Alexenia reticulata* E. Ivan., 1935: 1 — экз. N 3542/2271, брюшная створка (X1); 2—4 — экз. N 3542/2273, 3542/2311, 3542/2278, спинные створки изнутри (X1); 5 — экз. N 3542/2277, внутренняя поверхность брюшной створки (X10); 6 — экз. N 3542/2310, передняя часть брюшной створки (в центре), слева — обломок створки *Echinaria* sp., справа — обломок створки *Kutorginella mosquensis* E. Ivan., 1951; Подмоскowie, р. Москва, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 7 — экз. N 286/1705, передний край брюшной створки (X1,3); Самарская Лука, Яблоневый Овраг; касимовский ярус, зона С₃В; 8 — экз. N 2802/870, брюшная створка (X1); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 5, сл. 1, касимовский ярус; 9 — экз. N 3542/2279, макушечная часть брюшной створки (X3); Подмоскowie, ст. Гжель, известняковый карьер; гжельский ярус, речичский горизонт; 10 — экз. N 3773/261, передняя часть брюшной створки (X1); р. Дон, балка Лапушная; гжельский ярус, лапушенская свита.

Фиг. 11. *Kutorginella* aff. *mosquensis* E. Ivanova, 1951: экз. N 422/503 (X1); 11a — со стороны брюшной створки, 11б — спинная створка изнутри; Архангельская обл., правый берег р. Пинеги у д. Печки; московский ярус, подольский горизонт.

Т а б л и ц а XVIII

Retariinae

Фиг. 1—4. *Kutorginella* sp. (X3): 1 — экз. N 3847/446, спинная створка изнутри; 2 — экз. N 3847/445, макушечная часть раковины, кончик макушки обломан так, что виден замочный отросток; 3 — экз. N 3847/458, раковина со стороны замочного края; 4 — экз. N 3847/441, ядро со стороны спинной створки; Донбасс, пос. Старобешево, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; верхи нижнего карбона, мергель ниже известняка D₂.

Фиг. 5—7. *Tubaria genuina* (Kutorga, 1844): 5 — экз. N 2802/1095, брюшная створка (X1); 6 — экз. N 2802/1096, макушечная часть спинной створки, фрагмент (X3); 7 — экз. N 2802/1097, то же (X3); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 3, сл. 2 (Дмитриев, Лазарев, Соловьева, 1977); средний карбон.

Т а б л и ц а XIX

Retariinae

Фиг. 1—8. *Kutorginella mosquensis* E. Ivanova, 1951: 1—2 — экз. N 3542/2996, 3542/2995, брюшные створки (X1); 3 — экз. 3542/2994, спинная створка изнутри (X1); 4 — экз. N 3542/2993, то же (X3); Подмоскowie, р. Москва, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 5 — экз. N 3542/2296, спинная створка (X3); 6 — экз. N 3542/2295, спинная створка изнутри (X1); р. Москва, Павловский карьер; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 7, 8 — экз. N 3542/2322, 3542/2321, спинные створки изнутри (X1); р. Москва, г. Воскресенск, карьер завода „Красный Строитель”; касимовский ярус, хамовнический горизонт.

Фиг. 9. *Thamnosia* sp.; экз. N 3820/83, ядро брюшной створки с шагреневой поверхностью в макушечной части (X3); Урал, ст. Камай; артинский ярус, шуртанская свита.

Фиг. 10. *Svalbardoproductus* sp.: экз. N 2802/1143, спинная створка изнутри (X1); Тиман, скв. Востей-102, глубина 1553—1558,3 м; пермь.

Фиг. 11. *Tubaria genuina* (Kutorga, 1844): экз. N 3820/108, раковина со стороны спинной створки (X3); Южный Урал, гора Юрак-Тай; нижняя пермь.

Т а б л и ц а XX

Marginiferinae

В тех случаях, когда не указано увеличение, изображения даны в натуральную величину.

Фиг. 1—4. *Kozlowskia kaschirica* (Ivanov): 1 — лектотип N 132/3108; 2 — экз. N 132/1144; 3 — экз. N 132/1150; 4 — экз. N 132/1192, внутренняя поверхность спинной створки; Подмоскосье, д. Нижнее Образцово; московский ярус, каширский горизонт.

Фиг. 5—11. *Kozlowskia pulchra* (Rotai): 5 — экз. N 132/777; 6 — экз. N 132/3109; 7 — экз. N 132/778; 8 — экз. N 132/884; 9 — экз. N 132/781; 10 — экз. N 132/771; Подмоскосье, д. Васькино; подольский горизонт; 11 — экз. N 132/933, внутренняя поверхность спинной створки (X3); Подмоскосье, р. Ока, г. Щурово; московский ярус, подольский горизонт.

Фиг. 12—18. *Kozlowskia ivanovi* sp. nov.: 12 — голотип N 3542/608; 12a — вид со стороны брюшной створки, 12б — то же (X3), 12в — сбоку; 13 — экз. N 3542/607; 14 — экз. N 3542/615; 15 — экз. N 3542/610; 16 — экз. N 3542/608; 17 — экз. N 3542/617, внутренняя поверхность спинной створки (X2); 18 — экз. N 3542/600, внутренняя поверхность спинной створки, справа — частично сохранившаяся брюшная створка (X3); Подмоскосье, карьер у ст. Домодедово; московский ярус, мячковский горизонт, верхняя часть новлинской толщи.

Фиг. 19—25. *Kozlowskia spinosa* (Ivanov): 19 — экз. N 3542/558; 20 — экз. N 3542/562; 21 — экз. N 3542/560; 22 — экз. N 3542/559; Подмоскосье, карьер у ст. Домодедово; кревкинский горизонт; 23 — экз. N 132/3120; Подмоскосье, ст. Пески; касимовский ярус, кревкинский горизонт; 24 — лектотип N 132/3119; 25 — экз. N 132/3118; Подмоскосье, с. Мячково; касимовский ярус, кревкинский горизонт.

Фиг. 26—32. *Kozlowskia borealiformis* sp. nov.: 26 — голотип N 3542/430; 26a—26д — раковина в разных положениях, 26a, 26г — (X3); 27 — экз. N 3542/370; 28 — экз. N 3542/357; 29 — экз. N 3542/367; 30 — экз. N 3542/440, внутренняя поверхность брюшной створки (X3); 31 — экз. N 3542/390; 31a — спинная створка снаружи, 31б — фрагмент (X3); Подмоскосье, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 32 — экз. N 3542/382 (X3); Подмоскосье, д. Перхурово; касимовский ярус, дорогомилловский горизонт.

Т а б л и ц а XXI

Marginiferinae

Размеры во всех случаях, кроме специально указанных, натуральные.

Фиг. 1—8. *Kozlowskia borealiformis* sp. nov.: 1 — экз. N 3542/391; 2 — экз. N 3542/347; 3 — экз. N 3542/392; 4 — экз. N 3542/389; 5 — экз. N 3542/314; 5a — внутренняя поверхность, 5б — то же (X3); 6 — экз. N 3542/390 (X3); 7 — экз. N 3542/459; Подмоскосье, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 8 — экз. N 132/3099; Подмоскосье, р. Москва, карьер завода "Красный Строитель"; касимовский ярус, хамовнический горизонт.

Фиг. 9—17. *Kozlowskia borealis* (Ivanov): 9 — экз. N 3542/216 (X3); 10 — экз. N 3542/227, внутренняя поверхность спинной створки; 11 — экз. N 3542/200, внутренняя поверхность спинной створки (X2); 12 — экз. N 3542/178, раковина с частично удаленной брюшной створкой, видна внутренняя поверхность спинной створки; 13 — экз. N 3542/89; 14 — экз. N 3542/85; 15 — экз. N 3542/82; 16 — экз. N 3542/177; Подмоскосье, ст. Гжель; гжельский ярус, русавкинский горизонт; 17 — экз. N 132/3103; Подмоскосье, д. Русавкино; гжельский ярус, русавкинский горизонт.

Фиг. 18—21. *Kozlowskia* sp.: экз. N 3542/58, 3542/30, 3542/57; Подмоскосье, ст. Гжель; гжельский ярус, русавкинский горизонт.

Фиг. 22, 23. *Kozlowskia obrotunda* (Ivanov): 22 — экз. N 3542/710; 23 — экз. N 3542/712; 23a — вид со стороны брюшной створки, 23б — сбоку; Подмоскосье, р. Ока, Приокский карьер; московский ярус, подольский горизонт.

Фиг. 24—29. *Kozlowskia* sp.: 24 — экз. N 3542/734; 24a — вид со стороны брюшной створки, 24б — сбоку, 24в — с макушки (X3); 25 — экз. N 3542/757; 25a — вид со стороны брюшной створки, 25б — то же (X3); 25—29 — соответственно экз. N 3542/740, 3542/741, 3542/744, 3542/729; все экземпляры получены из одного куска породы; г. Касимов, Баншевский карьер; московский ярус, мячковский горизонт.

Т а б л и ц а XXII

Marginiferinae

Фиг. 1—3. *Kozlowskia subcarbonica* (Rotai, 1939): 1 — экз. N 3847/247, ядро со стороны спинной створки (×3); 2 — экз. N 3847/211: 2а — передний край раковины в продольном разрезе, виден маргинальный валик с серией ветвящихся шлейфов (×20), 2б — фрагмент одного из шлейфов в точке ветвления (×1400), 2в — фрагмент одного из шлейфов в его основании, справа — раковинное вещество, укрепляющее основание шлейфа (×1050), 2г — основание маргинального валика (фрагмент), видно чередование слоев, продолжающихся в шлейфы со слоями, утолщающими маргинальный валик (×1050); 3 — экз. N 3847/58, ядро со стороны брюшной створки (×3); Донбасс, южный берег Бешевского водохранилища, балка Желваковая; серпуховский ярус, желваковый горизонт.

Т а б л и ц а XXIII

Kochiproductinae

Фиг. 1—3. *Gemmulicosta* sp.: 1, 2 — экз. N 286/1709, 286/1712, брюшные створки (×1); Самарская Лука, Яблоневый Овраг; касимовский ярус, зона СзВ; 3 — экз. N 3542/2329, спинная створка изнутри (×1); Подмосковье, р. Москва, Павловский карьер; касимовский ярус, хамовнический горизонт.

Фиг. 4—7. *Gemmulicosta gieliensis* (Ivanov, 1935): 4 — экз. N 3542/2300, раковина со стороны спинной створки (×1); Подмосковье, скв. 6-к — в 1,5 км к северу от ст. Гжель, слой 5 (у кровли); гжельский ярус, шелковская толща; 5 — экз. N 132/3000, примакушечная часть спинной створки изнутри (×3); 6 — экз. N 3542/2307, макушечная часть спинной створки (×3); 7 — экз. N 3542/2302, спинная створка изнутри (×1); Подмосковье, ст. Гжель, известняковый карьер; гжельский ярус, речичка толща.

Т а б л и ц а XXIV

Caucasiproductinae

Фиг. 1. *Caucasiproductinae* gen. et sp. indet.; экз. N 4127/228, брюшная створка (×1); Закавказье, разрез у с. Данзик, обн. 19, сл. 29 (Гречишников и др., 1983); эйфельский ярус, зона *Dagnachonetes caucasicus*.

Фиг. 2. *Caucasiproductus gretchishnikovae* Lazarev, 1987; экз. N 4127/101, спинная створка изнутри (×1); Закавказье, р. Джаанам-Дереси, около с. Садерак; живетский ярус, зона *Indospirifer pseudowilliamsi*.

Фиг. 3—13. *Caucasiproductus* sp. nov.: 3 — экз. N 4127/175, брюшная створка (×1); 4 — экз. N 4127/151, спинная створка изнутри (×1); 5 — экз. N 4127/155, то же (×3); 6 — экз. N 4127/152, то же (×3); 7 — экз. N 4127/184, спинная (слева) и брюшная створки в породе (×1); 8 — экз. N 4127/187, деформированная раковина со стороны спинной створки (×3); 9 — экз. N 4127/186, брюшная створка изнутри с мускульным полем (×3); 10 — экз. N 4127/178, ядро брюшной створки с частично сохранившейся раковиной (×3); 11 — экз. N 4127/185, спинная створка изнутри (×3); 12 — экз. N 4127/188, ядро брюшной створки с замочного края (×3); 13 — экз. N 4127/183, брюшная створка с замочного края; Закавказье, р. Джаанам-Дереси около с. Садерак; нижний фран, зона *Adolfia ziczac*.

Т а б л и ц а XXV

Caucasiproductinae (1—3), *Sentosiinae* (4—8), *Tubersulculinae* (9)

Фиг. 1—3. *Praewaagenoconcha* cf. *speciosa* (Hall, 1867): 1 — экз. N 4071/24, раковина со стороны спинной створки (×3); Центральный Казахстан, урочище Килтитал, обр. 2-к; верхний фамен; 2 — экз. N 4071/29, то же (×3); Центральный Казахстан, район горы Актас, обр. V—9, верхний фамен, верхняя часть сульфидового горизонта; 3 — экз. N 4071/25, спинная створка изнутри (×1); Центральный Казахстан, урочище Килтитал, обр. 2-К; верхний фамен.

Фиг. 4—7. ?*Laminatia* sp.: 4 — экз. N 4071/3, раковина со стороны спинной створки (×3); 5 — экз. N 4071/2, слепок внутренней поверхности спинной створки (×3); 6, 7 — экз. N 4071/12, 4071/15, раковины со стороны замочного края, кончик макушки сломан так, что виден замочный отросток (×3); Центральный Казахстан, район горы Актас, обр. V—7; верхний фамен, верхняя часть сульфидового горизонта.

Фиг. 8. *Uraloconchus iakovlevi* (Tchern., 1902): экз. N 3820/107 (×3): 8а — скульптура брюшной створки, 8б — макушечная часть спинной створки с замочным отростком; Южный Урал, район г. Стерлитамака, скв. 716 "Востокнефть", глубина 873,9—866 м; нижняя пермь.

Фиг. 9. *Tubersulculus pseudoaculeatus* (Krotov, 1888): экз. N 3542/3015, спинная створка изнутри (×3); Подмосковье, ст. Гжель, известняковый карьер; гжельский ярус, речички горизонт.

Т а б л и ц а XXVI

Echinoconchinae

Фиг. 1—6. *Echinaria* sp.: 1 — экз. N 3542/2291, скульптура брюшной створки (X3); 2 — экз. N 3542/2290, внутреннее строение спинной створки (X1); 3 — экз. N 3542/2288, макушечная часть брюшной створки (X3); 4 — экз. N 3542/2289, брюшные створки в породе (X1); Подмосковье, карьер Горки Ленинские; московский ярус, мячковский горизонт, низы; 5 — экз. N 3847/436, спинная створка снаружи (X1); 6 — экз. N 3847/435 (X1): 6a — брюшная створка, 6б — внутренняя поверхность спинной створки; Донбасс, р. Лугань, с. Калиново; ?верхи среднего карбона, известняки N.

Т а б л и ц а XXVII

Echinoconchinae

Фиг. 1. *Echinoconchus punctatus* (Sowerby, 1822): экз. N 2223/411, брюшная створка, скульптура (X1); Подмосковье, р. Мста, д. Ровно; серпуховский ярус, тарусский горизонт.

Фиг. 2—7. *Echinaria* sp.: 2 — экз. N 132/363, внутреннее строение спинной створки (X3); Москва, Дорогомилово; касимовский ярус; 3 — экз. N 3542/2315, внутреннее строение спинной створки (X1); 4 — экз. N 132/349, то же (X3); Подмосковье, р. Москва, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 5 — экз. N 3542/2292, внутреннее строение спинной створки (X3); 6 — экз. N 132/348, брюшная створка, скульптура (X3); р. Москва, завод "Красный Строитель"; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 7 — экз. N 286/1726, скульптура спинной створки (X3); Самарская Лука, карьер "Богатырь", второй уступ снизу, абс. отметка 113 м; гжельский ярус.

Т а б л и ц а XXVIII

Echinoconchinae

Фиг. 1—6. *Stepanoconchus postpunctatus* (Stepanov, 1961): 1 — экз. N 3820/50, мускульные гребни и срединная септа спинной створки в поперечном разрезе (X10); 2 — экз. N 3820/53, брюшная створка с частично ободранной поверхностью (X0,9); 3 — экз. N 3820/54, ядро брюшной створки (X0,9); 4 — экз. N 3820/49, раковина со стороны спинной створки, частично обломана, виден замочный отросток (X1); 5 — экз. N 3820/57, скульптура брюшной створки (X3); 6 — экз. N 3820/56, внутренняя поверхность спинной створки со срединной септой и основаниями мускульных гребней (X1); Южный Урал, гора Шах-Тау; ассельский ярус.

Т а б л и ц а XXIX

Karavankininae

Фиг. 1. *Echinoconchella elegans* (McCoy, 1844): экз. N 2223/412, брюшная створка (X3); Подмосковье, р. Мста, д. Ровно; нижний карбон.

Фиг. 2—9. *Karavankina* sp.: 2 — экз. N 3847/311, брюшная створка (X3); Донбасс, р. Берестовая, правый берег, у дороги, ведущей к д. Фенино; башкирский ярус, известняки Е; 3 — экз. N 3820/102, раковина со стороны спинной створки (X3); 4 — экз. N 3820/101, то же (X3); Южный Урал, р. Аскын, у д. Солонцы; нижнемосковский подъярус; 5 — экз. N 2802/831, брюшная створка (X3); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 2, сл. 1; средний карбон; 6 — экз. N 2802/1082, брюшная створка (X3); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 9, сл. 4; касимовский ярус; 7 — экз. N 2802/993, раковина со стороны спинной створки (X3); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 9, сл. 1; 8 — экз. N 3820/70, скульптура брюшной створки (X3); Южный Урал, гора Шах-Тау, нижняя пермь; 9 — экз. N 3820/67: 9a — брюшная створка (X1), 9б — то же, фрагмент (X3); Южный Урал, гора Шах-Тау; нижняя пермь.

Т а б л и ц а XXX

Calliprotoniinae

Фиг. 1—10. *Calliprotonia* cf. *sterlitamakensis* (Stepanov, 1937): 1 — экз. N 3773/142, брюшная створка (X3); г. Фролов, Арчединский карьер, второй сверху уступ; московский ярус, мячковский горизонт; 2 — экз. N 286/1713, спинная створка (X1); Самарская Лука, Яблоневый Овраг; касимовский ярус, зона С;В; 3 — экз. N 211/3603, внутреннее строение спинной створки (X1); г. Касимов, Баишевский карьер; московский ярус, ?мячковский горизонт; 4 — экз. N 3542/2286, брюшная створка (X1); 5 — экз. N 3542/2285, раковина со стороны спинной створки (X3); 6 — экз. N 3542/2283, внутреннее строение спинной створки (X3); 7 — экз. N 3542/2999, брюшная створка (X3); Подмосковье, ст. Гжель, известняковый карьер; гжельский ярус, речичная толща; 8 — экз. N 3773/260, брюшная створка (X3); правый берег р. Дон, балка Лапушная; гжельский ярус, лапушенская свита; 9 — экз. N 3820/72, внутреннее строение спинной створки (X1); Южный Урал, гора Шах-Тау; нижняя пермь; 10 — экз. N 3820/60, брюшная створка (X1); Южный Урал, гора Ярославка; нижняя пермь.

Т а б л и ц а XXXI

Bathymyoninae

Фиг. 1, 2. *Buntoxia* sp.: 1 — экз. N 148/7082, макушка брюшной створки (X3); Подмоскowie, р. Вашана, с. Богородицкое; серпуховский ярус, стешевский горизонт; 2 — экз. N 3847/460, слепок внутренней поверхности спинной створки (X1); Донбасс, р. Соленая, пос. Новотроицкий; башкирский ярус, известняк Г1.

Фиг. 3—7. *Buntoxia* aff. *mosquensis* (Ivanov, 1935): 3 — экз. N 202/808, скульптура передней части брюшной створки (X3); Подмоскowie, р. Проня, д. Альютово; средний карбон, верейский горизонт, альютовская толща; 4 — экз. N 132/444, то же (X3); Подмоскowie, р. Ока, Шурово; московский ярус, подольский горизонт; 5 — экз. N 3542/2400, замочный отросток снаружи (X3); Подмоскowie, с. Мячково, Тураевский карьер; московский ярус, мячковский горизонт; 6 — экз. N 132/431 (X3): 6a — передняя часть спинной створки, 6б — передняя часть брюшной створки; Подмоскowie, р. Москва, завод "Красный Строитель"; касимовский ярус, хамовнический горизонт.

Т а б л и ц а XXXII

Bathymyoninae (1), Juresaniinae (2—6)

Фиг. 1. *Buntoxia* sp.: экз. N 148/7081, скульптура передней части брюшной створки (X3); Подмоскowie, р. Вашана, с. Богородицкое; серпуховский ярус, стешевский горизонт.

Фиг. 2, 3. *Parajuresania* sp.: 2 — экз. N 3643/50 (X1); 2a — брюшная створка, 2б — спинная створка; Южный Урал, р. Урал, около устья р. Ташлы; московский ярус, каширский горизонт; 3 — экз. N 152/959, брюшная створка (X1); Архангельская обл., левый берег р. Онеги, выше д. Горки; касимовский ярус, кривякинский горизонт.

Фиг. 4. ?*Juresania* sp.: экз. N 286/1719, брюшная створка (X1); Самарская Лука, Яблоневый Овраг; касимовский ярус, зона С3В.

Фиг. 5. *Juresania* sp.: экз. N 2802/1061, брюшная створка (X3); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 9, сл. 3; касимовский ярус.

Фиг. 6, 7. *Subacula subpunctata* (Nikitin, 1890): 6 — экз. N 3542/2281, фрагмент брюшной створки (X3); Подмоскowie, р. Москва, устье р. Медведки; касимовский ярус, хамовнический горизонт; 7 — экз. N 3773/1: 7a — брюшная створка (X1), 7б — то же (X3); р. Дон, балка Паника, Липкинский карьер; гжельский ярус, лапушенская свита.

Т а б л и ц а XXXIII

Levipustulinae (1—7), Juresaniinae (8—11)

Фиг. 1—7. *Densepustula russiensis* (Semenova): 1 — экз. N 3542/2062, брюшная створка: 1a — (X1), 1б — (X3); 2 — экз. N 3542/2069, спинные створки в породе (X1); 3 — экз. N 3542/2060: 3a — спинные створки в породе (X1); 3б — фрагмент наружной поверхности спинной створки (X8); 4 — экз. N 3542/2059, примакушечная часть внутренней поверхности спинной створки (X3); 5 — экз. N 3542/2056, спинная створка с внутренней стороны, раковина частично снята (X3); 6 — экз. N 3542/2068, спинная створка с внутренней стороны (X1); 7 — экз. N 3542/2054, тангенциальное сечение примакушечной части спинной створки, видны опорные пластины, срединная септа, основание замочного отростка и частично кардинальные валики (X3); Подмоскowie, р. Мордвес, д. Нежежино; средний карбон, московский ярус, верейский горизонт, шацкая толща.

Фиг. 8—11. *Juresania juresanensis* (Tschern.): 8 — экз. N 3820/6, со стороны брюшной створки (X3); 9 — экз. N 3820/11, со стороны брюшной створки (X1); 10 — экз. N 3820/2, со стороны брюшной створки (X1); 11 — экз. N 3820/3, раковина со стороны брюшной створки в породе (X1); Южный Урал, правый берег р. Юрезань, примерно в 3 км ниже д. Идильбаево (Базраково); нижняя пермь, ассельский ярус, шиханский горизонт.

Т а б л и ц а XXXIV

Waagenoconchinae

Во всех случаях размеры натуральные, кроме фиг. 1в. *Balkhashoconcha*

Фиг. 1—3. *Balkhashoconcha balkhashensis* (Nasikanova, 1968): 1 — экз. N 2833/281: 1a — брюшная створка, 1б — с макушки, 1в — скульптура в передней части брюшной створки (X5); бассейн р. Колымы, правый берег р. Поповки в 2 км ниже устья ручья Широкий; глыба в нятвенской толще, магарский надгоризонт (обр. 28—16); 2 — экз. N 2833/310, спинная створка; местонахождение и возраст те же; 3 — экз. N 2833/284: 3a — брюшная створка, 3б — то же с макушки; бассейн р. Колымы, верхнее течение р. Зырянки, ручей Сарынь в 5 км от устья; магарский надгоризонт, магарская свита (обр. 95/5).

Фиг. 4, 5. *Waagenoconcha wimani* (Fredericks, 1934): 4 — экз. N 2833/311, ядро брюшной створки; Восточный Шпицберген; старостинская свита (обр. 12—2); 5 — экз. N 2833/302, отпечаток спинной створки; Шпицберген, о-в Северо-Восточная Земля, юго-западное побережье (обр. 71/1); старостинская свита.

Т а б л и ц а XXXV

Waagenoconchinae

Фиг. 1—4. *Balkhasheconcha gigantea* (Ganelin, 1984): 1 — голотип N 2833/242: 1a — брюшная створка, 1б — спинная створка; верховье р. Парень, левый берег, в 2 км выше устья ручья Волчек; магарский надгоризонт, хаямская свита (обр. 141—6а); 2 — экз. N 2833/273: 2a — брюшная створка, 2б — спинная створка, преимущественно отпечаток внутренней поверхности; местонахождение и возраст те же; 3 — экз. N 2833/248, внутреннее строение спинной створки южного экземпляра; местонахождение и возраст те же; 4 — экз. N 2833/272, брюшная створка; местонахождение и возраст те же.

Т а б л и ц а XXXVI

Devonoproductidae

Фиг. 1—5. *Poloniproductus varians* (Biernat, 1966): 1 — экз. N 4067/79, раковина со стороны спинной створки (×3); 2 — экз. N 4067/80, брюшная створка изнутри (×3); 3—5 — экз. N 4067/81, 4067/82, 4067/84, внутреннее строение спинных створок (×3); Польша, Свентокшишские горы, Scalų II; живетский ярус.

Фиг. 6—8. *Devonoproductus karasikae* (Ljaschenko, 1958): 6—8 — экз. N 218/442, 218/462, 218/445, ракушняк (×3); р. Ухта, правый берег, в 300 м ниже устья р. Нефтьиоль; нижний фран, верхнетиманский горизонт.

Фиг. 9. *Devonoproductus* sp.: экз. N 4127/234, спинная створка изнутри (×3); Закавказье, р. Арпа, разрез у с. Данзик; нижний фран, зона *Adolfia ziczac*.

Т а б л и ц а XXXVII

Gigantoproductinae (1—2), *Compressoproductinae* (3—4), *Striatiferae* (5), *Linoproductinae* (6—8), *Grandaurispininae* (9)

Фиг. 1. *Gigantoproductus* sp.: экз. N 2223/413, спинная створка (×3): 1a — со стороны замочного края, 1б — внутренняя поверхность примакушечной части; Подмоскowie, д. Кураково; визейский ярус, михайловский горизонт.

Фиг. 2. *Gigantoproductus* aff. *okensis* (Sarytch., 1928): экз. N 3542/2409; Подмоскowie, р. Ока, д. Квань; верхнее визе.

Фиг. 3, 4. *Compressoproductus* sp. (×3); 3 — экз. N 2071/212, обломок раковины со стороны спинной створки; 4 — экз. N 2071/213, макушка брюшной створки, рубец прикрепления; Закавказье, ж.-д. разрез Доросам-2; джультинский ярус, осыпь слоев с *Araxilevis*.

Фиг. 5. *Striatifera* sp.: экз. N 2802/1142, брюшная створка, посредине киль соответствует септе спинной створки (×1); Новая Земля, о-в Берга; нижний карбон.

Фиг. 6—8. "*Linoproductus*" sp.: 6 — экз. N 148/8294, внутреннее строение спинной створки (×3); Подмоскowie, р. Лютинка, д. Лютим; нижний карбон; 7 — экз. N 3542/1343, спинная створка изнутри (×3); 8 — экз. N 3542/1269, замочный край с замочным отростком (×3); Подмоскowie, р. Проня, д. Алютово; средний карбон, верейский горизонт, алютовская толща.

Фиг. 9. *Terrakea pinegensis* (Grigorjeva, 1962): экз. N 1120/725, раковина в породе (×1); Архангельская обл., р. Пинига, д. Шеймогора; нижеказанский подъярус.

Т а б л и ц а XXXVIII

Linoproductinae

Фиг. 1—9 "*Linoproductus*" sp.: 1—6 — экз. N 3542/1125, 3542/1188, 3542/1329, 3542/1339, 3542/1195, 3542/1347, брюшные створки, демонстрирующие изменчивость их формы (×1); 7—9 — экз. N 3542/1345, 3542/1268, 3542/1020, внутреннее строение спинных створок (×3); Подмоскowie, р. Проня, д. Алютово; средний карбон, верейский горизонт, алютовская толща.

Т а б л и ц а XXXIX

Yakovleviidae

Фиг. 1. *Sajakella* cf. *martianovi* (Serap., in Lapina, 1957): экз. N 3820/121, передний край брюшной створки с ободранной раковиной, более тонкие ребра сливаются и укрупняются по мере удаления от края (×3); Южный Урал, р. Аскын, д. Солонцы, слой 24—25; нижнебашкирский подъярус, горизонт р. Белой.

Фиг. 2, 3. *Muirwoodia* sp.: 2, 3 — экз. N 2802/801, 2802/800, брюшные створки (×1); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 3, сл. 2; средний карбон.

Фиг. 4—11. *Muirwoodia pseudoartensis* (Stuck., 1905): 1 — экз. N 2802/820, брюшная створка (×1); Пай-Хой, мыс Чайка, обн. 9, сл. 5; касимовский ярус; 5 — экз. N 286/1732, ядро спинной створки (×3); 6 — экз. N 286/1731, то же (×1); 7 — экз. N 286/1715, раковина со стороны

спинной створки (×1); 8, 9 — экз. N 286/1717, 286/1716, брюшные створки (×1); Самарская Лука, Яблоневый Овраг; касимовский ярус, зона С₃В; 10 — экз. N 150/2221, брюшная створка (×1); р. Северная Двина, правый берег, д. Ступино, карьер; касимовский ярус; 11 — экз. N 3542/2335, брюшная створка (×1); Подмосковь, ст. Гжель, известняковый карьер; гжельский ярус, речичский горизонт.

Фиг. 12, 13. *Yakovlevia kalusinensis* Fredericks, 1925: 12 — экз. N 2802/1145, слепок внутренней поверхности спинной створки (×3); Приморье, мыс Калузина; казанский ярус; 13 — экз. N 2802/1146, часть ядра спинной створки (×3); плоскость симметрии примерно совпадает с правой рамкой таблицы; Приморье, Находка; казанский ярус.

Т а б л и ц а X L

Представители строфалозинидин, ранее включавшиеся в состав *Productasea*

Фиг. 1. *Donalosis aff. multispinosa* Sokolskaja, 1948: экз. N 208/1001, створки в породе (×1); р. Дон, левый берег, у д. Даньшина, ниже Задонского карьера; нижний фамен, (?) задонский горизонт.

Фиг. 2—4. *Donalosis caperatiformis* (Abramjan, 1959): 2 — экз. N 4127/206, внутренняя поверхность спинной створки (×1); 3 — экз. N 4127/205, брюшная створка сбоку (×1); 4 — экз. N 4127/203, скульптура брюшной створки, фрагмент (×3); Закавказье, р. Арпа, гора Геран-Каласы, ниже слоя 1 (Гречишникова и др., 1984); верхний фамен, конодонтовая зона *velifer*.

Фиг. 5—7. *Araksalosis maxima* (Abramjan, 1957): 5 — экз. N 4127/128, спинная створка изнутри (×1); 6 — экз. N 4127/149, скульптура брюшной створки, фрагмент (×3); 7 — экз. N 4127/131, примакушечная часть раковины изнутри (×3); Закавказье, с. Кярки, южный склон горы 1777,1 м, слой 2 (Гречишникова и др., 1984); верхний фамен, брахиоподовая зона *julii-nigra*.

Фиг. 8—11. *Plicatiferina cf. neoplectatilis* (Stepanov, 1939): 8 — экз. N 2802/1133, раковина со стороны брюшной створки (×1); 9 — экз. N 2802/1137, спинная створка снаружи (×3); 10 — экз. N 2802/1134, спинная створка с внутренней стороны (×3); 11 — экз. N 2802/1136, отпечаток внутренней поверхности брюшной створки (×3); Пай-Хой, мыс Чайка; средний карбон, обн. 3, сл. 2 (Дмитриев, Лазарев, Соловьева, 1977).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Общие сведения о группе	3
Методический подход	4
Фактический материал	6
История изучения продуктид	7

Часть первая

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ БРАХИОПОД ПОДОТРЯДА PRODUCTIDINA

Глава I. Вопросы морфологии	15
Арея продуктид — систематический признак подоотрядного ранга	16
Строение замочного (кардинального) отростка	19
Скульптура раковин продуктидин	21
Радиальная и концентрическая скульптура	22
Высота полости раковины и строение лофофора. Брахиальные валики	30
Положение висцеральной (целомической) полости. Срединная септа, опорные пластины, мускульные гребни, антрон, альвеола, зигидий	34
Маргинальные образования	39
Серия шлейфов спинной створки	42
Замковое сочленение створок [зубы и зубные ямки]	45
Глава II. Происхождение продуктид и эволюция Productidina в девоне	46
Происхождение продуктид и основные направления эволюции подотряда Productidina	46
Продуктиды в эволюции и системе брахиопод	52
Глава III. Эволюция Productidina в карбоне и перми	55
Глава IV. Этапы и закономерности эволюции Productidina	60

Часть вторая

СИСТЕМА БРАХИОПОД ПОДОТРЯДА PRODUCTIDINA

Глава I. Общие вопросы систематики	63
Структурный и исторический подходы в систематике	63
О реальности филогенетических реконструкций	66
Параллелизмы — закономерность исторического процесса	67
Проблема монофилии	71
Глава II. Система подотряда Productidina (с филогенетическим обзором таксонов семейственной группы)	77
Глава III. Структура системы подотряда Productidina	131
Глава IV. О биостратиграфическом значении продуктидин	139
Заключение	151
Литература	153
Объяснения к фототаблицам	161

CONTENTS

Introduction	3
General information on the group	3
Method approach	4
Factual material. Acknowledgements	6
History of studies on productids	7

Part One

MORPHOLOGIC EVOLUTION OF BRACHIOPODS OF THE PRODUCTIDINA SUBORDER

Chapter I. Questions of morphology	15
Area of productids is a systematic feature of a suborder rank	16
Cardinal process structure	19
Productidina shell ornamentation	21
3a. Radial and concentric ornamentation	22
3b. Spines	30
Shell cavity height and the structure of lophophore. Brachial ridges	34
Position of the visceral (coelomic) cavity. Median septum, supporting plates, muscle ridges, antron, alveolus, zygidium, Marginal structures	39
A series of trails of the dorsal valve	42
Articulation of the valves (teeth and dental sockets)	45
Chapter II. Origin of productids and the evolution of Productidina in the Devonian	46
Origin of productids and the principal evolutionary trends of Productidina	46
Productids in the evolution and system of brachiopods	52
Chapter III. Productidina evolution in the Carboniferous and Permian	55
Chapter IV. Phases and regularities in the Productidina evolution	60

Part Two

THE SYSTEM OF BRACHIOPODS OF THE PRODUCTIDINA SUBORDER

Chapter I. General questions of the systematics	63
Structural and historical approaches in the systematics	63
On the real possibility of phylogenetic reconstructions	66
Parallelisms — a regularity of the historical process	67
Problem of the monophyly	71
Chapter II. The system of the Productidina suborder (with a phylogenetic review of the family group taxa)	77
Chapter III. Structure of the systems of the Productidina suborder	131
Chapter IV. On the biostratigraphic role of productidins	139
General conclusions	151
References	153
Tables and explanatory notes to them	161

Научное издание

Лазарев Станислав Самуилович

**ЭВОЛЮЦИЯ
И СИСТЕМА
ПРОДУКТИД**

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
АН СССР*

Редактор издательства

Е.Ю. Федорова

Художник

Л.А. Григорян

Художественный редактор

Н.Н. Михайлова

Технический редактор

О.В. Аредова

Корректор

Н.И. Харламова

Набор выполнен в издательстве
на электронной фотонаборной системе

ИБ № 47196

Подписано к печати 13.11.90

Формат 70×100^{1/16}. Бумага офсетная № 1

Гарнитура Таймс. Печать офсетная

Усл.печ.л. 14,3 + 3,3 вкл. Усл.кр.-отт. 17,9

Уч.-изд.л. 19,9. Тираж 590 экз.

Тип. зак. 912. Цена 4 руб.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199 034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12