

ВСЕСОЮЗНОЕ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ
ОБЩЕСТВО

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ
ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
ПО ДАННЫМ ПАЛЕОНТОЛОГИИ**

ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ПО ДАННЫМ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

ТРУДЫ XII СЕССИИ
ВСЕСОЮЗНОГО
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА



ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД
1968

Сборник включает статьи по вопросам эволюции и стратиграфического значения фораминифер, кораллов, брахиопод, двустворчатых и головоногих моллюсков, иглокожих и позвоночных животных палеозоя, мезозоя и кайнозоя.

Сборник рассчитан на широкий круг палеонтологов, геологов и биологов, интересующихся смежными вопросами этих наук.

Редактор проф. Г. Я. КРЫМГОЛЬЦ

Редакционная коллегия:

И. Е. ЗАНИНА (ученый секретарь),
Н. Д. ВАСИЛЕВСКАЯ, А. И. ЖАМОЙДА,
Е. А. МОДЗАЛЕВСКАЯ, Н. Н. СУББОТИНА,
В. А. СЫТОВА, А. И. ТОЛМАЧЕВ, Л. И. ХОЗАЦКИЙ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА ПО ДАННЫМ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Труды XII сессии Всесоюзного палеонтологического общества

*Утверждено к печати
Всесоюзным палеонтологическим обществом*

Редактор издательства И. Н. Ионина
Технический редактор И. М. Татарина
Корректоры К. И. Видре, В. А. Пузиков и Г. И. Шер

Сдано в набор 6/III 1968 г. Пописано к печати 8/VII 1968 г. Формат бумаги $70 \times 108^{1/16}$. Бум. л. $4^{3/4}$. Печ. л. $9^{1/4} + 2$ вкл. ($1/4$ печ. л.) = 13.30 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 13.55. Изд. № 3765. Тип. зак. № 942. М-23024. Тираж 1000. Бумага типографская № 1.

Цена 96 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука». Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ПРЕДИСЛОВИЕ

Ежегодные сессии стали традицией в жизни Всесоюзного палеонтологического общества. Они привлекают большое количество участников и, будучи посвящены определенному кругу вопросов, обеспечивают деловой контакт и непосредственное общение между членами Общества. Очередная XII сессия состоялась в Ленинграде 24—29 января 1967 г. Она совпала с полувековым юбилеем Общества, и некоторые связанные с этим событием материалы нашли свое место в настоящем сборнике.

На сессии было заслушано и подверглось обсуждению 54 доклада и сообщения, посвященных общим закономерностям органического мира в свете палеонтологических данных; 16 из них помещены ниже. Остальные уже опубликованы или будут опубликованы их авторами в других изданиях. Конечно, данные материалы представляют лишь малую долю того вклада, который внесли своими исследованиями советские палеонтологи в познание закономерностей развития органического мира. Они, однако, представляют безусловный интерес для широкого круга читателей-палеонтологов, геологов и биологов, отчетливо показывая, что изучение самых разнообразных групп древних организмов позволяет делать важные выводы, касающиеся не только систематики, морфологии, образа жизни, но и путей развития, филогенетических связей внутри этих групп и отдельных групп между собой, а также тех факторов, которые обуславливают развитие организмов. Выявление этих и других общих закономерностей является основой плодотворного применения палеонтологического метода в геологии, в частности в стратиграфии, и тем самым определяет их практическое значение.

Президент ВПО *И. И. Горский*

ПЯТЬДЕСЯТ ЛЕТ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

В 1916 г. (1 марта н. с.) было проведено первое организационное собрание, а 5 мая (н. с.) того же года состоялось торжественное открытие Русского палеонтологического общества.¹ Инициаторами создания общества, его организаторами и наиболее активными членами из 52 лиц, подписавших устав, были Н. Н. Яковлев, А. А. Борисьяк, М. Д. Залеский, А. Н. Криштофович, М. В. Павлова, А. Н. Рябинин, П. И. Степанов и М. Э. Янишевский, вошедшие в состав первого Совета общества.

В царской России существовало значительное количество научных обществ, но преимущественно гуманитарной направленности. Обществ с собственно палеонтологическим уклоном не было. Палеонтологические знания культивировались в Московском обществе испытателей природы, основанном в 1805 г., и в Обществе любителей естествознания, антро-

¹ С 1933 г. Общество стало называться Всероссийским, а с 1949 — Всесоюзным палеонтологическим обществом.

пологии и этнографии при Московском университете, основанном в 1863 г. Нельзя не упомянуть о большой роли Минералогического общества, созданного в Петербурге в 1817 г., которое уделяло большое внимание изучению геологического строения России. В его трудах можно найти значительное количество описаний осадочных пород с указанием ископаемых органических остатков и работы, посвященные описанию последних.

До создания палеонтологического общества палеонтологическая наука развивалась преимущественно при кафедрах университетов и Горного института в Петербурге, а также в Геологическом комитете, организованном в 1882 г. Здесь постепенно собралась довольно мощная группа палеонтологов, исследования которых по изучению древних фаун России составили целую библиотеку прекрасных монографий.

Кроме Петербурга и Москвы, обладавших наиболее многочисленными кадрами палеонтологов, в Казани, Харькове, Киеве, Одессе при университетских кафедрах работали профессора, занимавшиеся палеонтологическими исследованиями.

Словом, следует признать, что в предреволюционное время в России палеонтологи представляли собой значительную группу ученых, в которую входило много выдающихся исследователей, как это видно из вышеприведенного списка инициаторов и организаторов Общества.

Приведем несколько примеров. Наиболее активным из организаторов общества и первым его председателем был профессор Горного института Н. Н. Яковлев, известный своими работами в области палеонтологии беспозвоночных. Он много сделал для выяснения особенностей строения организмов в зависимости от условий среды обитания и образа жизни, для выявления роли внешних факторов. По любимой теме «Организм и среда» им выполнено большое количество исследований, в которых была показана неразрывная связь особенностей строения организмов с условиями среды обитания. В 1902 г. проф. Н. Н. Яковлев издал учебник палеонтологии, проникнутый от начала до конца идеями эволюции органического мира. Этот учебник переиздавался несколько раз, и тысячи студентов прошли по нему основы науки палеонтологии.

Проф. А. А. Борисяк в своей многообразной деятельности в области палеонтологии как основатель Палеонтологического музея, а затем Палеонтологического института АН СССР выдвигал идею развития советской палеонтологии как биологической эволюционной науки, пропагандируя данную идею в своих многочисленных выступлениях. Его учебник палеонтологии, вышедший немного позже учебника Н. Н. Яковлева, также отличался новизной изложения материала, в частности более полной и развернутой зоологической частью описаний.

К плеяде наших крупнейших палеонтологов, составляющих цвет русской палеонтологии, несомненно принадлежат, кроме упоминавшихся и особенно тесно связанных с обществом Н. Н. Яковлева и А. А. Борисяка, А. П. Карпинский, В. О. Ковалевский, С. Н. Никитин, Н. И. Андрусов, А. П. Павлов, А. О. Михальский, М. В. Павлова и др. Эти ученые по своим идейным установкам принадлежали к эволюционистам, дарвинская теория развития являлась для них основной философской идеей. В своих исследованиях они исходили из положений этой теории и на конкретном ископаемом материале стремились ее доказать и развить.

Особенно следует выделить труды А. П. Карпинского, давшего известные монографии по верхнепалеозойским аммоноидеям, по пермским оригинальным акулородным рыбам, по девонским водорослям и др. Характерно, что материалом для своих работ он в большинстве случаев выбирал малоизученные, иногда загадочные, ископаемые остатки и на основе их тщательного изучения выяснял их строение. В работе над

позднепалеозойскими головоногими А. П. Карпинский показал соотношение между онтогенетическим и филогенетическим развитием и построил родословную изученной группы.

Кроме палеонтологов-эволюционистов, стоявших на идейной платформе дарвинизма, работали крупные палеонтологи, интересовавшиеся ископаемым материалом не с точки зрения эволюционной, а больше с целью решения вопросов стратиграфии, обосновывая ее точным изучением морфологии остатков. В результате ими давались очень тщательно выполненные монографии. Таковы, например, работы И. И. Лагузена, Ф. Б. Шмидта, Ф. Н. Чернышева и отчасти В. И. Мёллера.

Работы этой группы также имели большое значение. Такова, например, работа Ф. Н. Чернышева «Верхнекаменноугольные брахиоподы Урала и Тимана», представляющая собой двухтомную монографию. По широте охвата материала, далеко вышедшего за пределы Урала и Тимана, по тщательности и полноте изучения данная работа получила мировую известность и была переведена на английский язык с целью облегчения работы иностранных ученых по изучению верхнепалеозойских брахиопод Индии и других частей Южной Азии.

Эти примеры приведены с целью показать, что ко времени организации Палеонтологического общества русская палеонтология достигла весьма высокого уровня и имела крупные успехи. По своему состоянию она была вполне подготовлена к организации общества и тем самым получила новую расширенную основу для дальнейшего расцвета.

Особенно успешно палеонтология ко времени организации Общества развивалась в Геологическом комитете. На него была возложена ответственная работа по составлению геологической карты Европейской России в масштабе 10 верст в дюйме. Составление этой карты нуждалось в разработке стратиграфии всех отложений, слагающих это обширное пространство. Необходимость изучения палеонтологических остатков для построения правильной стратиграфии и объясняется размах палеонтологических работ в Геологическом комитете.

Заканчивая краткую характеристику состояния русской палеонтологии к моменту организации Палеонтологического общества, мы можем с уверенностью сказать, что Общество получило хорошее наследство в виде быстро развивающейся науки и в этом была заложена возможность дальнейшего расцвета палеонтологии, руководимой Обществом.

Организаторы Общества подошли к порученному им делу весьма серьезно. Перед открытием Общества составленный М. Д. Залесским проект устава Общества был предварительно разослан палеонтологам, геологам, зоологам и ботаникам России для критического просмотра и необходимых добавлений. После окончательной выработки Устава Общества было назначено открытие Общества на 5 мая 1916 г.

На торжественном открытии первый председатель профессор палеонтологии Горного института Н. Н. Яковлев выступил с программной речью, в которой определил задачи Общества, основные направления его деятельности, по которым далее в основном и развивалась работа Общества, расширявшаяся вместе с ростом и развитием науки и охватывавшая все более и более широкие ее области.

Н. Н. Яковлев показал, что уже давно палеонтология перестала быть «служанкой геологии», обслуживающей последнюю определением ископаемых остатков и установлением относительного возраста отложений, в которых найдены эти остатки. Палеонтология — это самостоятельная биологическая наука, выясняющая происхождение и развитие жизни на Земле, закономерности, по которым происходит развитие жизни в связи с общим ходом истории Земли. При этом подчеркивалось, что все ископаемые остатки являются следами жизни различных организ-

мов; представляющих в своей последовательности остатки развивающегося органического мира, что существует связь между последовательными ступенями развития органического мира на Земле.

В то же время развитие органического мира стоит в самой тесной и непосредственной связи с последовательным ходом развития Земли, создающим изменяющиеся условия существования органического мира. Этим подчеркивается неразрывная связь организмов и среды их существования и вытекающая отсюда необходимость изучения организмов и их строения в связи с окружающей их обстановкой. Отсюда же вытекала самая тесная связь палеонтологии с геологией, литологией, стратиграфией, гидробиологией, зоологией, ботаникой и другими геологическими и биологическими науками. В качестве первоочередной задачи ставилось изучение отечественной палеонтологии во всей ее полноте и создание палеонтологических монографий на материалах, собранных в пределах нашей страны.

Идеи, заложенные в программной речи председателя Общества, послужили руководящими в работе Общества на долгие годы, постепенно развиваясь и углубляясь вместе с развитием палеонтологии.

Очень скоро после организации Общества произошло величайшее историческое событие в истории народов и прежде всего в истории нашего отечества. Произошла Великая Октябрьская социалистическая революция. В связи с капитальными изменениями развития нашей страны, ее промышленности, культуры и науки произошли и изменения в жизни нашего Общества. Особенно эти изменения сказались после окончания гражданской войны в связи с переходом к восстановлению и развитию народного хозяйства страны. Молодое советское государство с могучей энергией начало строить промышленность, вкладывая в это строительство максимум возможных средств и сил. Результаты народного подвига были поистине ошеломляющими. Быстрыми темпами наша отсталая страна превращалась во все более могучую индустриальную державу, которая требовала много топлива, металла, всякого рода иного сырья. Соответственно происходило развитие геологоразведочных работ, а с расширяющимися исследованиями недр росла и развивалась советская палеонтология. Все большее число вузов и втузов выпускало новые отряды геологов, в том числе и палеонтологов. Увеличивалось количество научно-исследовательских институтов, разрасталась геологическая служба страны, и к настоящему времени армия геологов всех родов оружия достигла около полумиллиона человек.

В связи с общим развитием науки быстро растет и палеонтологическое Общество, число членов которого в настоящее время превысило 1000 человек. Почетным президентом до конца своей жизни оставался член-корр. АН СССР проф. Н. Н. Яковлев, бывший первым председателем Общества.

Почетными членами Общества являются: В. В. Богачев, акад. О. С. Вялов, акад. Л. Ш. Давиташвили, член-корр. АН СССР И. И. Горский, Л. С. Либрович, Б. К. Лихарев, акад. Д. В. Наливкин, В. П. Нехорошев, Д. М. Раузер-Черноусова, С. В. Семихатова, Н. Н. Субботина, В. И. Яворский и 7 иностранных ученых: Б. Боучек (Чехословакия), Р. Козловский (Польша), Р. М. Сани (Индия), Ли Сы-гуан, Сунь Юнь-чу, Сы Синь-цзянь и Ян Чун-чен (КНР).

Общество имеет 14 отделений: Казахстанское, Азербайджанское, Сибирское, Узбекское, Эстонское, Таджикское, Киргизское, Литовское и в городах Львове, Киеве, Харькове, Саратове, Свердловске и Минске. Деятельностью Общества руководит Совет в следующем составе: И. И. Горский (президент), Д. Л. Степанов (вице-президент), член-корр. АН СССР Б. С. Соколов (вице-президент), З. А. Максимова (ученый

секретарь), И. П. Бутусова (казначей), Н. Е. Чернышева (зав. библиотекой), Л. В. Сибирякова (2-й секретарь), А. И. Толмачев, В. В. Меннер (без особых поручений).

Не считая специальных сессий, для которых каждый раз разрабатывается особая тематика, регулярная работа Общества происходит по следующим разделам: проблема вида в палеонтологии, систематика и филогения, история развития фаун и флор, палеоэкология, палеобиогеография, биостратиграфическое обоснование геологических границ, история палеонтологии (преимущественно отечественной) и критика реакционных течений в палеонтологии и др.

Общество принимает участие в съездах, конференциях и сессиях других учреждений и ведомств по вопросам, связанным с тематикой Общества. Общество ведет и популяризаторскую деятельность путем чтения лекций и докладов на популярные темы и выпуска брошюр и статей. Отделения Общества работают по планам, утвержденным Советом Общества.

За 50 лет существования Общества состоялось 278 общих собраний, 26 заседаний секции палеоботаники и 582 заседания в отделениях.

С 1955 г., кроме обычных текущих заседаний и собраний, вошло в практику проведение Обществом ежегодных сессий длительностью около 5—6 дней. Каждая сессия имела свой тематический план и была посвящена рассмотрению какого-либо вопроса или группы вопросов из области палеонтологии, ее связей с геологическими и другими биологическими науками, ее значения для развития некоторых родственных наук и т. п. Лучше всего характер тематики сессий выясняется из нижеприведенного перечня всех сессий.

1-я сессия (1955 г.) была посвящена вопросам, связанным с применением палеонтологического метода при создании унифицированных схем;

2-я сессия (1956 г.) касалась вопросов эволюции органического мира и формообразования, а также вопросов экологии и филогении различных групп древних животных и растений;

3-я сессия (1957 г.) была посвящена рассмотрению вопросов биостратиграфии континентальных толщ и их корреляции с морскими на основе палеонтологического метода;

4-я сессия (1958 г.) была юбилейной и была посвящена рассмотрению успехов советской палеонтологии за 40 лет Советской власти, доклады были направлены на оценку общего развития палеонтологии, успехов, достигнутых в изучении отдельных групп животных и растений, роста палеонтологических организаций и т. п.;

5-я сессия (1959 г.), касаясь роли биосферы в геологических процессах, выясняла тесную связь геологических наук с биологическими и их взаимное проникновение;

6-я сессия (1960 г.) была посвящена значению организмов при изучении тектонических процессов, рассматривались различные случаи использования ископаемых органических остатков для решения вопросов направления тектонических движений, выяснения направления перемещения отдельных блоков и т. п.;

7-я сессия (1961 г.) рассматривала философское значение палеонтологии при выработке теоретических закономерностей биологии и обосновании эволюционного мировоззрения;

8-я сессия (1962 г.) была посвящена вопросу палеонтологического обоснования объема и ранга стратиграфических подразделений;

9-я сессия (1963 г.) рассматривала вопросы палеогеографии, методики составления палеобиогеографических карт прошлого и их значения при установлении биостратиграфических границ;

10-я сессия (1964 г.) рассмотрела состояние изученности проблемы жизни на Земле, обсудила имеющиеся данные о древнейших ископаемых остатках и наметила первоочередные задачи палеонтологических исследований;

11-я сессия (1965 г.) была посвящена рассмотрению и оценке значения палеогеографических исследований для построения и разработки корреляционных стратиграфических схем;

12-я сессия (1966 г.) юбилейная, посвященная 50-летию существования Общества, рассмотрела общие закономерности развития органического мира на основе палеонтологических данных.

Сессии пользуются очень большим успехом. Каждая сессия собирает около 500 человек палеонтологов, биологов, геологов и работников других смежных специальностей, представляющих 130—150 организаций различных ведомств из 60—70 городов СССР. На одиннадцати сессиях было заслушано 460 докладов и сообщений.

Труды сессий издаются благодаря помощи Министерства геологии СССР и пользуются большим спросом. Изданы труды семи сессий и находятся в печати труды двух сессий.

Издательская деятельность Общества началась со времени его организации, но нельзя не отметить, что годы гражданской войны, а также Великой Отечественной войны сказались на издательской деятельности общества самым неблагоприятным образом. Всего за 50 лет издано 16 томов Ежегодника и 2 монографии. Издание Ежегодника финансировалось Министерством высшего и среднего образования. Однако с 30-х годов регулярность выпуска нарушилась в связи с трудностями финансирования. В 1957 г. был напечатан т. XVI, и после его выпуска издание прекратилось до 1965 г. Совет Общества решил привлечь в качестве юридических членов Общества научные и производственные организации, заинтересованные в деятельности Общества. В настоящее время юридическими членами Общества являются 11 учреждений: Министерство геологии РСФСР, Министерство геологии Узбекской ССР, ВСЕГЕИ, ВНИГРИ, Геологические управления — Северо-Казахстанское, Центрально-Казахстанское, Красноярское, Северо-Восточное, Ухтинское, Якутское, Уральское. Их помощь дает возможность продолжать издание Ежегодника.

Членами Общества ведется чрезвычайно большая работа по определению коллекций ископаемых остатков разного возраста и по консультации по палеонтологическим и стратиграфическим вопросам. Молодые специалисты обучались различным методам палеонтологических исследований. Особенно активно эта внеплановая работа велась в центральных учреждениях, имеющих крупные коллективы палеонтологов, — в Ленинграде, Москве, Львове, Новосибирске, Саратове, Киеве и др.

Членами Общества публикуется большое количество научных статей. Так, за 1964 г. в Ленинграде членами Общества было опубликовано более ста статей, членами Азербайджанского отделения — около 50, Киевского — около 35, Саратовского — 23, Харьковского — 20 и т. д.

Популяризация достижений советской геологии велась очень интенсивно в отделениях Общества, особенно Львовском, Саратовском и Киевском, и выражалась в чтении научно-популярных лекций в школах, на производстве и в колхозах, по радиовещанию и телевидению, в шефстве над краеведческими музеями, в публикации в газетах статей и заметок на научно-популярные темы.

Библиотека Общества насчитывает около 6000 томов. Ведется обмен с библиотеками СССР и зарубежных стран.

Члены Общества участвуют в международных геологических и палеонтологических сессиях, съездах, симпозиумах, в сессиях Междуна-

родного геологического конгресса, а также в заседаниях Международного палеонтологического союза.

На этом мы заканчиваем весьма краткую характеристику работы Общества и его современного состояния. Эта характеристика носит в значительной степени количественный характер и дает представление о росте Общества и развитии его тематики, о его возрастающей роли в научной жизни страны.

В заключение мы постараемся показать важнейшие особенности советской палеонтологии, которые она приобрела за истекшие 50 лет, показать ее преимущество перед палеонтологией дореволюционной.

1. Как мы указали в начале, палеонтология в дореволюционное время развивалась главным образом при кафедрах вузов и втузов, в отдельных научных-исследовательских институтах и особенно в Геологическом комитете. Уровень ученых палеонтологов был достаточно высок, а иногда весьма высок, но они работали или в одиночку или маленькими группами; были разрозненны и малочисленны. С течением времени количество палеонтологов постепенно и неуклонно росло, появлялись все новые и новые институты в АН СССР и в национальных АН, появлялись и быстро росли институты и лаборатории в министерствах геологии, нефтедобывающей промышленности, газовой промышленности и других, в новых университетах и горных вузах. Словом, палеонтология становится массовой наукой, включающей тысячи палеонтологов, становится могучей силой, которой по плечу решение крупных задач, причем создаются крупные научные коллективы, насчитывающие сотни участников. Особенно большое количество палеонтологов работает в промышленных министерствах, где они образуют палеонтологическую службу, как например в Министерстве геологии и министерствах угольной, нефтедобывающей и газовой промышленности. Палеонтологи, работающие в области промышленности, ведут большую определительскую работу. В итоге получается громадное количество материала (определений). Палеонтологи научно-исследовательских институтов ведут исследовательскую работу.

Техническое оснащение палеонтологов постепенно улучшается, но не так быстро, как бы этого хотелось.

2. Громадные по объему геологосъемочные и поисково-разведочные работы при чрезвычайно большом объеме бурения требуют обработки огромного количества керн. В связи с этим находят массовое применение методы микропалеонтологических исследований. Изучаются фораминиферы, остракоды, диатомовые, иные водоросли и другие микроорганизмы. Весьма большое распространение получили спорово-пыльцевые, или палинологические, лаборатории. Количество микропалеонтологических лабораторий измеряется у нас в стране многими десятками в связи с удобством применения микропалеонтологических методов и богатством результатов, получаемых при обработке мельчайших остатков. Проведенные у нас исследования верхнепалеозойских фораминифер получили заслуженную мировую известность, и наши специалисты приглашаются в США для обмена опытом. Наши палинологи также занимают почетное место в мировой науке. В последнее время стало распространяться микроскопическое исследование древних осадочных образований. При этом открывается целый мир микроскопических остатков, ранее не известных исследователям. Изучение остатков организмов, являющееся руководящим методом определения относительного возраста пород, в недавнее время ограничивалось, как правило, началом палеозоя, т. е. примерным возрастом в 600 млн лет. Более древние органические остатки встречались очень редко и являлись уникалами (не считая остатков синезеленых водорослей, встречающихся массами

в верхнем протерозое и реже в более древних отложениях). В настоящее время можно утверждать, что нам известны остатки организмов в породах древностью в 2,5 млрд лет, а возможно и еще более древние.

3. Требования геологической практики в изучении громадной территории СССР для составления разнообразных геологических карт, поисков месторождений полезных ископаемых и оценки их промышленного значения вызвали необходимость выполнения громадных по объему обобщающих работ в области палеонтологии и стратиграфии. Выполнены и выполняются работы, в которых принимали участие научные коллективы, насчитывающие сотни, а иногда свыше тысячи работников. Таковы работы по составлению стратиграфических схем и корреляции разрезов для всей территории СССР. Составлен монументальный труд «Основы палеонтологии» в 15 томах, дающий описание ископаемой флоры и фауны СССР, основанный на переработке громадного материала, на основе обновленной систематики. Этот уникальный труд советских палеонтологов удостоен Ленинской премии. Составляется многотомный труд «Стратиграфия СССР», в котором сотнями наших стратиграфов и палеонтологов освещаются новейшие данные последних лет по стратиграфии СССР.

Еще один грандиозный труд закончен в 1966 г. Это литолого-палеогеографический атлас СССР, в создании которого вместе с геологами, литологами, стратиграфами, геохимиками и другими специалистами крупная доля работы выполнена нашими палеонтологами и стратиграфами. Общее количество участников составления Атласа превышает тысячу человек. Атлас состоит из 4 томов, в которых содержится 184 основных и 52 дополнительные карты с обстоятельными объяснительными записками. Издано также значительное количество палеонтологических атласов, содержащих изображения и описания руководящих ископаемых по геологическим районам и по административным частям Советского Союза. Эти атласы являются руководствами и пособиями по определению ископаемых остатков флоры и фауны и приносят большую помощь в работе на местах. Можно было бы продолжить приведенный краткий список крупных работ в области палеонтологии и стратиграфии, но, мне кажется, можно ограничиться и указанными примерами. Необходимо, однако, подчеркнуть, что литература по палеонтологии и стратиграфии является в настоящее время крупной частью публикуемой естественнонаучной литературы, она содержит значительное число изданий разного рода, начиная от статей в журналах и кончая крупными фундаментальными монографиями и многотомными сводными работами обобщающего характера.

Выше мы останавливались преимущественно на количественной характеристике современной палеонтологии, стремясь показать ее крупный рост в разных направлениях. Надо остановиться также на некоторых сторонах и особенностях современной палеонтологии, характеризующих ее внутреннее содержание, научные достижения, преобладающие интересы и наиболее развивающиеся направления.

Характеризуя общее направление современной советской палеонтологии, его можно определить словом биологизация. Это может показаться странным, ибо палеонтология — наука биологическая. Однако нельзя упускать из вида, что палеонтология у нас, да и не только у нас, но и за границей, развивалась преимущественно как наука геологическая, будучи теснейшим образом связана с геологией, работая на нее и получая материалы и средства для работы от геологии. Нельзя не отметить также, что биологизация не только стала развиваться в палеонтологии, но и в самой геологии. Так, например, в геологии стало появляться все больше и больше работ по литологии, в которых

все большее внимание уделяется палеобиогеографии, ибо это связано с изучением многих полезных ископаемых, как-то: нефти, угля, фосфоритов, бокситов и т. д. Учение о фациях, широко применяемое при изучении перечисленных полезных ископаемых, также тесно связано с биологическим подходом к изучению формирования осадков.

В еще большей степени биологизация стала развиваться в палеонтологии. Кроме более углубленных исследований по палеобиогеографии и палеоэкологии, развилась особая линия изучения ископаемых остатков, так называемая тафономия, занимающаяся изучением захоронения и сохранения в ископаемом состоянии остатков растений и животных. Эта наука изучает условия, от которых зависит сохранение ископаемых остатков. Изучение экологии шло по линии изучения взаимоотношений организмов и среды. Выяснилась на многих примерах самая тесная взаимосвязь организма и среды не только в части появления и развития или уничтожения некоторых признаков у некоторых животных, но также в изучении направления развития населения целых бассейнов. Можно с несомненностью заключить, что палеонтология развивается в сторону все более углубленного изучения предмета и все чаще и чаще появляются работы, которые по своему содержанию следует относить к таким отраслям науки, как например палеофизиология, палеоневрология, палеопатология и т. п.

Человек проникает все глубже в изучение организмов прошлого и их образа жизни и условий жизни.

Конечно, изложенные достижения палеонтологии и связанных с нею наук это громадная заслуга всей армии советских ученых, работающих в области геологических и биологических наук, но среди этой армии, и обычно в первых рядах ее, мы встречаем членов Всесоюзного палеонтологического общества, являющегося во многом организующим началом в нашей науке.

ПРИВЕТСТВИЯ В СВЯЗИ С ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕМ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Проведение XII сессии ВПО совпало с юбилеем общества — 50-летием со дня его основания. В связи с этим были получены приветствия, поздравления и высказаны добрые пожелания рядом организаций и отдельных лиц. Часть их приводится ниже.

Дорогие друзья!

Преклонный возраст и состояние здоровья не позволяют мне присутствовать на XII сессии Всесоюзного палеонтологического общества, посвященной его пятидесятилетию, и потому я хочу передать Вам мой сердечный привет и пожелать успеха в работе сессии.

За 50 лет своего существования наше Общество из небольшой кучки энтузиастов выросло в солидный отряд, объединяющий более тысячи ученых, работающих в области палеонтологии. Организация Палеонтологического института Академии наук СССР, ряда кафедр палеонтологии, издание специального журнала, выпуск многотомного руководства, создание которого под силу лишь большому и высококвалифицированному коллективу ученых, — все это важнейшие вехи в развитии нашей науки.

Важным нововведением, уже ставшим традицией, является проведение ежегодных сессий Общества, которые помогают объединению палеонтологов, геологов, биологов и других специалистов, разрабатывающих важнейшие вопросы палеонтологии. На этих сессиях, как мне представляется, удачно сочетаются биологический и геологический подходы к проблемам палеонтологии, а также вопросы теоретической и прикладной науки. О необходимости такого сочетания я говорил в докладе на

годовом заседании Геологического комитета в 1926 г., и мне доставляет большую радость, что мысли, близкие высказанным тогда, вошли в программу Коммунистической партии Советского Союза.

За 50 лет, прошедших со времени создания Палеонтологического общества, значительно расширился круг разрабатываемых проблем, возник ряд совершенно новых направлений исследования ископаемых организмов, некоторые из них, несомненно, приведут к значительному углублению наших знаний. Очень перспективными, например, представляются мне исследования по палеогеохимии и палеобиохимии, которые, по-видимому, уже в ближайшем будущем позволят весьма точно восстанавливать не только химические и физические условия жизни ископаемых организмов, но и отдельные органические вещества, из которых они состояли.

Имея в виду это неуклонное развитие науки, мы не можем не думать о стоящих перед нами задачах. Мне представляется, что одним из наиболее важных моментов работы является постоянная забота о привлечении в Общество научной молодежи, в том числе студентов, принимающих участие в палеонтологических исследованиях. Очевидно, что будущее Общества зависит от активности молодых палеонтологов и потому следует возможно шире вовлекать их в работу Общества.

Очень важным является усиление научно-популярной работы по распространению палеонтологических знаний. В этом плане была бы также полезна публикация различных популярных и хорошо иллюстрированных книг, брошюр и альбомов.

К важнейшим организационным вопросам, стоящим на повестке дня, как мне представляется, относятся строительство нового здания для Палеонтологического музея и превращение журнала «Палеонтология» в ежемесячное издание.

В отношении проблематики палеонтологических исследований я хочу обратить внимание Общества лишь на один вопрос.

Как мне кажется, за последние годы несколько снизился интерес к разработке общих вопросов эволюции органического мира. Вместе с тем эти вопросы были, есть и всегда останутся важнейшими для палеонтологии, как и для ряда других биологических наук, имеющими не только теоретическое, но и большое практическое значение, и потому необходимо уделять им должное внимание. Особенно желательно, чтобы в их разработку включалась научная молодежь.

В заключение мне хочется от души пожелать Всесоюзному палеонтологическому обществу дальнейшего развития и активной деятельности на пользу нашей науки, и всем Вам, мои дорогие коллеги, доброго здоровья, больших творческих успехов и радостей в жизни.

Почетный президент ВПО
член-корр. АН СССР *П. Яковлев*

В связи с 50-летием Всесоюзного палеонтологического общества, отмечая его большие заслуги в деле объединения и подъема активности палеонтологов и стратиграфов Советского Союза и в разработке проблем, которые ставит перед палеонтологией и стратиграфией геологическая служба СССР, приветствую и поздравляю всех членов Всесоюзного палеонтологического общества с этой знаменательной датой. Желаю Обществу дальнейшего процветания, а его членам — новых творческих успехов в их деятельности на благо Родины.

Министр геологии СССР
академик *А. Сидоренко*

Президиум Академии наук СССР поздравляет членов Всесоюзного палеонтологического общества в связи с пятидесятилетним юбилеем и желает дальнейших успехов в деятельности Общества.

Келдыш, Сисакян

Отделение общей биологии АН СССР поздравляет Общество в связи с пятидесятилетием, уверено, что Общество в дальнейшем будет высоко нести знамя отечественной науки.

Быховский

Отделение наук о земле Академии наук поздравляет славным юбилеем пятидесятилетия Общества, отмечает большую плодотворную работу и желает дальнейшего процветания.

Академик секретарь *Виноградов*
Ученый секретарь *Тер-Аганесов*

Горячо поздравляю всех членов ВПО с пятидесятилетним юбилеем Общества.

Министр геологии КНР *Ли Сы-гуан*

Географическое общество СССР приветствует советских палеонтологов в связи с 50-летним юбилеем Палеонтологического общества, желает плодотворной работы, больших успехов.

Президиум

Присоединяемся к празднованию полувековой годовщины. Продолжайте работать на славу палеонтологии.

Норвежский палеонтологический музей

От имени Палеонтологического общества Дармштадта передаю сердечные поздравления Палеонтологическому обществу СССР в связи с его пятидесятилетием и искренние пожелания ему дальнейших успехов в работе и нашем содружестве.

Председатель Золле

Наши сердечные поздравления к пятидесятилетнему юбилею.

Палеонтологический институт Цюрихского университета
Кун-Шнайдер

Искренне поздравляем Всесоюзное палеонтологическое общество за его настоящую и прошлую деятельность, уверены в его блестящем будущем.

Арамбур, Пивто, Лееман
Музей института палеонтологии

От имени правления и членов Швейцарского палеонтологического общества приветствую Палеонтологическое общество СССР в связи с юбилеем и передаю сердечные пожелания дальнейшей успешной деятельности.

Шефер

Коллектив института зоологии Академии наук Казахстана сердечно поздравляет членов Всесоюзного палеонтологического общества пятидесятилетием, желает плодотворно провести юбилейную сессию Общества, дальнейших успехов работе.

*Галузо, Долгушин, Страутман, Кожамкулова,
Кузнецов, Нарумов, Орловская*

Участникам двенадцатой сессии Всесоюзного палеонтологического общества, дорогим коллегам, посылаю наилучшие пожелания.

Почетный член ВПО
академик *Козловский* (Варшава)

Палеонтологическое общество, членом которого я стал в 1923 г., а постоянным посетителем заседаний значительно раньше, было для меня одной из школ, которые я проходил в то время.

Небольшие доклады в Обществе на интересные палеонтологические темы и в особенности сообщения Николая Николаевича Яковлева по палеобиологическим вопросам развили и укрепили мои интересы в области палеоэкологии, за что приношу Обществу ко дню его 50-летия мою сердечную благодарность.

В знак большого уважения к полезнейшей деятельности Общества, в особенности за последнее десятилетие, когда оно объединило в себе палеонтологов всей нашей страны, передаю в библиотеку Общества все издания книги «Введение в палеоэкологию», которая явилась одним из результатов благотворного влияния Общества.

Р. Геккер

Поздравление от девяти членов Палеонтологического общества США Русскому Всесоюзному палеонтологическому обществу по случаю Вашего пятидесятилетия.

*Максим Элиас, Карл Брансон, Л. Р. Вильсон, Джорж Гуффман,
Катрин Сугерленд, Дэвид Киттс, Реджинальд Харрис, Томас Амсден,
Роберт Фей (Оклахома)*

Поздравляем с юбилеем, желаем новых успехов и достижений.

Н. Ог, А. Гейнц (Осло)

От имени действительных членов Палеонтологического общества Азербайджана стратиграфов с наилучшими пожеланиями горячо приветствуем, поздравляем участников сессии славным пятидесятилетним юбилеем Всесоюзного палеонтологического общества. За полвека основания Всесоюзного палеонтологического общества своей деятельностью оно возвеличило советскую эволюционную палеонтологию, пропагандируя ее прогрессивные идеи, оно оказало и оказывает повседневную помощь в подготовке кадров, организации Азербайджанского палеонтологического общества. Мы, палеонтологи и стратиграфы Азербайджана, с признательностью и благодарностью помним и произносим имена великих русских советских палеонтологов: Ковалевского, Карпинского, Андрусова, Борисяка, Наливкина, Богачева, Орлова, Ренгартена, Пчелинцева, Давиташвили и многих других, на трудах которых воспитывается молодое поколение.

Председатель Азербайджанского Палеонтологического общества,
академик *К. Ализаде*
Ученый секретарь *Гасанов*

Прошу Вас передать участникам XII сессии ВПО мое горячее поздравление, сердечное пожелание дальнейшего развития и процветания дорогого нам всем Всесоюзного палеонтологического общества, которое успешно объединяет огромный коллектив палеонтологов СССР в мощную и деятельную организацию энтузиастов, способствующих становлению нашей науки как производительной силы государства.

Искренне Ваш *А. Обур*

Поздравляю Общество с пятидесятилетием, желаю успешной активности на последующие века.

Глесснер (Аделаида)

К пятидесятилетию юбилею Всесоюзного палеонтологического общества шлю сердечные поздравления и пожелание успешной работы сессии.

Фойгт (Гамбург)

Искренне рад приветствовать всех членов Общества и его Совет в знаменательный день полувекового юбилея. Желаю больших успехов и глубоких достижений на поприще нашей любимой науки.

Войновский-Кригер

Совет Общества от имени всех членов ВПО выражает признательность приславшим приветствия в связи с пятидесятилетием Всесоюзного палеонтологического общества.

РЕЗОЛЮЦИЯ XII СЕССИИ ВСЕСОЮЗНОГО ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Юбилейная (XII) сессия была посвящена 50-летию Всесоюзного палеонтологического общества. За время своего существования Общество выросло из небольшой группы учредителей-энтузиастов в организацию, объединяющую большинство палеонтологов Советского Союза и насчитывающую 1190 членов. Общество провело значительную работу по объединению усилий специалистов в разработке наиболее актуальных теоретических и практических проблем палеонтологии, стратиграфии, фациального анализа и палеогеографии, что содействовало общему повышению научного уровня палеонтолого-стратиграфических исследований в Советском Союзе и обеспечению высокого качества большинства геолого-съемочных и поисково-разведочных работ. Особенно заметный рост активности Общества связан с последним десятилетием, когда начали созываться ежегодные сессии.

На юбилейной сессии ВПО было заслушано 54 доклада, касающихся общих закономерностей развития органического мира в свете палеонтологических данных. Постановка этих вопросов была обусловлена общим подъемом биологической науки в нашей стране и необходимостью всемерного расширения теоретических исследований в области палеонтологии. Кроме докладов, относившихся к основной тематике сессии, были заслушаны сообщения о создании Видовой палеонтологической картотеки СССР и другие.

В работе сессии приняло участие свыше 500 человек — представителей 130 научных учреждений МГ СССР и АН СССР, вузов и производственных геологических организаций из 66 городов, а также гости из Варшавы и Праги.

XII сессия Всесоюзного палеонтологического общества приняла следующие решения.

1. Важнейшим направлением практической работы палеонтологов Советского Союза является активное участие в разработке биостратиграфической основы для крупномасштабных геологических съемок, на которую перекладывается большинство производственных геологических организаций.

2. Важнейшими направлениями теоретических исследований следует считать дальнейшую разработку систематики на основе выяснения филогенетических связей, выяснение роли абиотических и биотических факторов, путей и темпов развития различных групп организмов и закономерностей их географического распространения в прошлые геологические эпохи. Особого внимания в настоящее время заслуживают исследования органических остатков из докембрийских отложений, позволяющие существенно расширить знания о ранних этапах эволюции

жизни на Земле и применение палеонтологического метода в стратиграфии.

3. Рекомендовать Совету ВПО и в дальнейшем концентрировать внимание палеонтологов на необходимости исследования закономерностей развития органического мира и их использования для решения стратиграфических задач геологии.

4. Публикация и распространение опубликованных палеонтологических монографий осуществляется до сих пор совершенно неудовлетворительно — рукописи находятся в издательствах (в особенности в издательстве «Недра») по нескольку лет, вследствие чего результаты работ не могут быть использованы в производстве и нередко теряется приоритет советской палеонтологии.

В связи с этим необходимо:

а) специально рассмотреть вопрос о важной роли монографий (в том числе палеонтологических) как особого типа издания, необходимого для прогресса науки;

б) пересмотреть практику распространения палеонтологических монографий, учитывая специфичность этого типа изданий — их неустареваемость;

в) рассмотреть вопрос о предоставлении права МГ СССР или АН СССР создания фонда длительного хранения палеонтологических монографий для удовлетворения периодически возникающего спроса как в нашей стране, так и за ее пределами.

5. Просить Совет ВПО возбудить перед президиумом АН СССР ходатайство об увеличении количества номеров «Палеонтологического журнала» до 6 в год.

Обратить внимание редакционных коллегий «Палеонтологического журнала» и «Ежегодника ВПО» на необходимость увеличения количества статей, содержащих теоретические обобщения.

6. Принять к сведению сообщение о Видовой палеонтологической картотеке СССР; считать постановку этой работы своевременной и рекомендовать членам ВПО принять в ней активное участие.

7. Отметить, что ВПО проделало определенную работу в области популяризации знаний о возникновении и развитии жизни на Земле. Однако популяризаторская деятельность Общества должна быть значительно усилена, для чего необходимо более активное участие членов ВПО в работе научно-популярных журналов и в подготовке брошюр и прочих изданий, доступных широкому кругу читателей.

8. Совету ВПО активизировать деятельность Комиссии по палеонтологической номенклатуре, учрежденной в 1964 г. решением X сессии Общества.

Считать целесообразным посвятить следующую (XIII) годовичную сессию ВПО обсуждению принципов систематики, предусмотрев организацию широкой дискуссии.

Сессия выражает благодарность ученому секретарю Общества З. А. Максимовой и Оргкомитету сессии, в частности членам Совета И. П. Бутусовой и Л. В. Сибиряковой, за подготовку и проведение юбилейной сессии ВПО.

Д. М. Раузер-Черноусова

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ФОРАМИНИФЕР И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ В БИОСТРАТИГРАФИИ

В связи с возросшим в XX в. значением фораминифер для практической геологии вопросы их эволюции за последние 40 лет привлекли к себе пристальное внимание микропалеонтологов. Не касаясь многочисленных работ, в которых эволюция фораминифер рассматривается под углом зрения их систематики и таксономии, я попытаюсь дать краткий анализ некоторых направлений изучения эволюции фораминифер со стратиграфическими целями.

В XIX столетии и в начале следующего расчленение и корреляция отложений с помощью фораминифер проводилась в основном путем установления смен видов и комплексов в разрезе без учета их эволюционного развития. Но уже Шенк (Schenk, 1928) указал на преимущественно фациальный характер смены комплексов, вследствие чего корреляция разрезов возможна лишь в пределах данной фашии и на ограниченной территории. Более широкое использование фораминифер, по его мнению, могло бы дать изучение их эволюции.

И по сей день исследование смены фораминифер в разрезах проводится нередко без разграничения моментов экологических, географических и эволюционных, чем вызваны справедливые упреки в адрес микропалеонтологов. До сих пор и сами микропалеонтологи (Glaessner, 1955; Sigal, 1961; Hottinger, 1963₁, 1963₂, 1963₃) неоднократно подчеркивали возможность повторения в разрезах экологических группировок в комплексах фораминифер и указывали на местное или узкорегionalное значение биостратиграфических схем, разрабатываемых без анализа эволюционных процессов. Однако за последние 40 лет в обосновании биостратиграфических схем по фораминиферам произошли существенные сдвиги.

С начала 20-х годов проблему эволюции фораминифер применительно к требованиям практической геологии пытались разрешить путем прослеживания во времени изменения одного или нескольких морфологических признаков, причем изменения направленного и закономерного. Такие исследования за рубежом получили наименование морфогенетических. Начиная с классических статей и монографий ван Флерка и Тана Сина Хока в работах такого характера эволюция признаков рассматривалась как в онтогенетическом, так и филогенетическом направлениях. Такие исследования над крупными фораминиферами проводили Ренц и Кюшпер, а над «мелкими» Папп и особенно Хофкер. Из более поздних последователей того же направления можно указать Шауба (нуммулиты) и Дрохера (миогипсиниды).

По представлениям этих авторов и ряда других, направленное развитие организмов, выраженное в биосериях, вызвано внутренними причи-

нами и не зависит от экологических, климатических и других факторов внешней среды. Эволюция признаков, по их мнению, может служить «индикатором» времени при детальном расчленении и корреляции отложений не только отдельных районов, но и в пределах крупных регионов. В исследованиях этого типа используются главным образом таксоны видовой категории.

Однако время и накопившиеся новые факты пошатнули основы этих построений. Так, например, один из авторов, установивший в более ранние годы направленное развитие в признаках боковых стенок у мюогипсинид, отказывается от этого, так как эта «биосерия» оказалась не выдерживающейся (Drooger, 1963). Этот же микропалеонтолог в той же статье считает невозможным использование в стратиграфии так называемых «примитивных» и «прогрессивных» признаков и «уровней» эволюции признаков рядов видов. Развитие признаков в рядах тождественных и близких видов и родов оказалось разновременным, идущим более сложными путями. Это установлено для стенок фузулинид (первоначально прямолинейно направленному развитию этого признака придавалось большое стратиграфическое значение), у орбитолин (Rat, 1963), у мюогипсинид (Drooger, 1963). «Постоянные признаки», выделяемые Бротценом (Brotzen, 1953) с целью прослеживания эволюции во времени, по Эдемсу (Adams, 1957), оказались непостоянными и т. д.

Против исследований такого типа, приводящих к полному отрыву организма от среды, резко выступали не только советские микропалеонтологи, но и зарубежные. Так, Глесснер (Glaessner, 1955) и Каммингс (Cummings, 1956) указали на недопустимость исследования только единичных признаков без взаимосвязи с другими признаками. Отрицательно к этому направлению отнеслись Граберт (Grabert, 1959), Хоттингер (Hottinger, 1963₂) и др. Исследования микропалеонтологами за последние 10—15 лет целых популяций видов выявили факты воздействия внешней среды на эволюционные процессы и установили быстрое расселение не только планктонных, но и бентонных фораминифер, что пошатнуло веру в биосерию как критерии биостратиграфии. Стало очевидным, что так называемые морфогенетические исследования оказались полезными при разработке стратиграфических схем только местных, редко регионального характера.

Но в то же время сам факт направленного развития фораминифер во времени продолжает привлекать внимание микропалеонтологов, подтверждается все шире и находит свое прямое применение в геологии. Однако теоретические предпосылки изучения направленной эволюции фораминифер в корне изменились, и научный уровень работ за последние 20—25 лет резко повысился.

Прежде всего, анализ эволюции фораминифер носит теперь филетический характер, т. е. изучается организм в целом, виды и роды в их развитии, с учетом коррелятивно связанных признаков, влияния среды, географических факторов и геологической истории. Такие исследования многочисленны в СССР начиная с конца 40-х годов, а также и за рубежом, особенно в ФРГ, Англии, Голландии, Франции и Швейцарии.

Для статей и монографий этого направления характерны следующие моменты.

1. Изучение популяций, а не особей видов, с применением математических методов, причем на значительно большем материале, чем в работах морфогенетического направления. Так, например, у Хофкера число вариантов нередко определяется только первыми десятками, тогда как у Беттенштедта, Граберт и других число вариантов обычно исчисляется сотнями, тысячами и десятками тысяч.

2. Использование биологических методов анализа, а также данных биологии наряду с геологическими методами. Широко обсуждаются вопросы о применимости в палеонтологии генетического критерия, об установлении таксономического ранга морфологических признаков путем изучения последовательных во времени популяций, о закреплении наследственной конституции генов, о составе аллелей, о гибридизации, о фенотипах и генотипах и др. Такие вопросы, редко поднимающиеся в палеонтологической литературе, могли быть поставлены и разрешены в силу обильности материалов по фораминиферам в работах Глесснера (Glaessner, 1955), Бернера (Barnard, 1963), Эдемса (Adams, 1957), Граберта (Grabert, 1959), Беттенштедта (Bettenstaedt, 1962), Дрогера (Drooger, 1963), Хенсона (Henson, 1948), Раузер-Черноусовой (1956), Кузнецовой (1963) и др.

3. Допущение наследственного закрепления и модификационной изменчивости и ее видообразующего значения (Brönnimann, 1965; Grabert, 1959; Lutze, 1965), хотя мутации большинство зарубежных исследователей продолжает считать основным и первичным фактором видообразования. Установление фактов исследования признаков модификационной изменчивости противоречит утверждениям Симпсона, Каутского и других о незначительной роли модификационной изменчивости в формирующих процессах или полному отрицанию этого фактора (Шиндевольф) и подтверждает общепринятые в этом отношении взгляды советских микропалеонтологов.

4. Признание роли факторов воздействия внешней среды на направленность и характер эволюции. Это влияние выражается в изменении прямолинейного хода эволюции, что раньше было принято объяснять только перерывами в осадконакоплении (Albers, 1952 и др.). Возврат к более мелким формам в ряду эволюционирующих лагенид указывается Эдемсом (Adams, 1957) и к мелким и тонкостенным акариинам и глобигеринам в эволюционном ряду этих форм — Н. Н. Субботиной (1960), хотя по числу камер прямолинейность эволюции в последнем случае сохраняется. Отклонения от прямолинейного хода под влиянием факторов внешней среды устанавливают Граберт и Беттенштедт. Прямое воздействие факторов среды на размеры раковин наблюдали многие авторы (Adams, Drooger, Veildor, Vigneaux и др.). В то же время, по мнению Хофкера (Hofker, 1959), Хоттингера (Hottinger, 1963) и многих других, размеры раковин — один из основных показателей направленной эволюции у фораминифер. Даже резкие морфологические изменения у орбитолин, расценивающиеся Ра (Rat, 1963) как эволюция по типу quantum evolution Симпсона, рассматриваются этим исследователем в связи с изменением условий обитания (появление в разрезе терригенных отложений).

5. Естественный отбор признается существенным фактором видообразования наряду с мутационной (и модификационной, по некоторым микропалеонтологам) изменчивостью и географической изоляцией. Результаты действия отбора Эдемс, Граберт и Беттенштедт видят в сокращении амплитуды изменчивости в рядах направленной эволюции. Яркими защитниками активного воздействия отбора (ортоселекции) на направление изменчивости фораминифер выступали Граберт (Grabert, 1959) и Беттенштедт (Bettenstaedt, 1962). Брөнниман (Brönnimann, 1965) также считает, что без признания направленного и длительно действующего отбора (ортоселекции) нельзя объяснить сам факт направленной эволюции фораминифер, поскольку большинство мутаций, как известно, летально.

6. Установление за последние годы фактов быстрого (в геологическом масштабе) и широкого расселения фораминифер в морях геологи-

ческого прошлого Земли способствовало существенному сдвигу в понимании процесса эволюции фораминифер. Значение этого момента в развитии микропалеонтологии очень хорошо показали Лёблик и Тэппен (Loeblich and Tappan, 1964). Космополитами, или широко распространенными, оказываются не только батиальные виды мелких фораминифер, но и крупные фораминиферы литорали (фузулиниды, а также мюгипсиниды), не говоря уже о мелких фораминиферах литорали и пелагиали. Проведенные ревизии боливинопсисов Хильтерманом (Hiltermann, 1963), лагенид Пожариской (Pozaryska, 1957), мюгипсинид Дрохером (Drooger, 1963) и другие доказали почти глобальное распространение многих бентосных форм. В силу этого во многих случаях отпали прежние предположения о независимом и параллельном развитии форм и видов в удаленных местах.

Из сказанного ясно, что филетическое направление исследований фораминифер имеет существенное стратиграфическое значение, особенно для разработки зональных шкал. Масштабность стратиграфических схем, обоснованных результатами таких работ, может быть различной — от региональной до межконтинентальной, и даже глобальной.

Близко по своему стратиграфическому значению и изучение конкретных филогенезов фораминифер, отличающееся от филетического направлением отсутствием внимания к направленности эволюционного процесса. Исследования конкретных филогенезов в биостратиграфическими выводами весьма многочисленны. Например, укажем статьи о конкретных филогенезах триптиков С. Е. Розовской (1950) и Майерса (Myers, 1958) о развитии фузулинелл и фузулин в статьях советских и американских авторов и неошвагеринид советских и японских микропалеонтологов. В результате тщательного исследования конкретных филогенезов обычно устанавливается на большом материале сложный ход эволюции, разновременность в развитии отдельных признаков у тождественных видов и у близко родственных видов в разных регионах, что заставляет с большой осторожностью подходить к использованию стадий и уровней развития как видов, так и родов со стратиграфическими целями, особенно в дробных схемах. Но изучение филогенезов родов и семейственных категорий (например, фузулинид) дало очень много для характеристики и корреляции единиц ярусного ранга.

Мы так подробно остановились на характеристике филогенетических направлений изучения эволюции фораминифер, чтобы показать, что стратиграфические выводы таких исследований обосновывались большим фактическим материалом на широких площадях и на достаточно углубленной теоретической базе. Эти исследования подготовили почву к рассмотрению проблемы эволюции фораминифер в связи со стратиграфическими вопросами с более широких позиций.

За последние 10—15 лет микропалеонтологи пытаются обосновать стратиграфические рубежи путем изучения особенностей характера эволюционного процесса, его формы, темпов, направления и сущности смен комплексов и фаун. Исследованию подвергаются не только видовые и родовые категории, но и более крупные таксоны (семейства и выше), полнее используются данные геологической истории и палеогеографии.

Таковы работы А. В. Фурсенко по развитию фораминифер в течение всего геологического времени, советских исследователей по палеозою, по пелагическим фораминиферам мезо- и кайнозоя и ряд зарубежных работ, особенно американских и швейцарских, по пелагическим фораминиферам мела и третичных отложений (Loeblich, Tappan, Berggren, Bolli, Hottinger, Jenkins и др.).

Основы этого направления заложены А. В. Фурсенко (1950, 1958). Им подчеркнуты особенности разных фаз этапов, отличия качественного и количественного характера эволюционирующих признаков в разные фазы этапов, становление элементов новой фауны в недрах еще старой фауны. Дальнейшее развитие это направление получило преимущественно у исследователей палеозойских фораминифер (Рейтлингер, Липина, Раузер-Черноусова, Соловьева и др.), но также у изучающих третичные фауны (Алимарина, Морозова, Шудкая и др.). Эти вопросы поднимались и зарубежными исследователями. Так, Бротцен отметил периодическое усиление изменчивости фораминифер и ее беспорядочный характер в моменты повышенной изменчивости и считал необходимым установление границ этапов эволюции фаун фораминифер в целом. Циффели (Ciffeli, 1960) указал на непостоянство морфологических признаков в начальные стадии эволюции. Дженкинс (Jenkins, 1965) считает эволюционные этапы планктонных фораминифер основой зональных схем межконтинентального ранга. Но эти идеи за рубежом пока еще не получили дальнейшего развития.

Исследования характера этапности и темпов эволюции разных таксономических категорий привело к уяснению и в эволюции фораминифер двух основных сторон эволюционного процесса, известных у многоклеточных животных. Советские микропалеонтологи, следуя за Северцовым, выделяют более кратковременные фазы ароморфоз — время появления новых качественных признаков, повышающих жизнеспособность организмов и определяющих моменты смены направления эволюции, и следующие за ароморфными более длительные фазы идиоадаптации и морфофизиологического приспособления. Ароморфные признаки, характеризующие определенный этап эволюции, остаются более или менее стабильными за время этого этапа. Идиоморфные признаки эволюционируют и подготавливают этим следующий этап, начинающийся с качественного скачка и смены направлений эволюции. Моменты ароморфозов у палеозойских фораминифер обычно приходится на рубежи геохронологических подразделений.

Сходная концепция процесса эволюции фораминифер изложена швейцарским микропалеонтологом Хоттингером (Hottinger, 1962, 1963₁, 1963₂). Он выделяет филетические признаки, постоянные для данной филетической ветви, и эволюционирующие, меняющиеся в основном количественно и в силу этого чаще используемые при различении разных видов. Однако Хоттингер не отмечает скачков в эволюции его «филетических» признаков. К теории морфогенеза Северцова он относится отрицательно. Вообще за рубежом больше принята концепция и терминология Симпсона. Ароморфозы у фораминифер в основном соответствуют *quantum evolution* Симпсона или типогенезу Шиндевольфа, а идиоадаптация — филетической эволюции плюс *speciation* Симпсона и в меньшей мере типостазе Шиндевольфа.

Путем изучения этапности в эволюции фораминифер более обоснованно устанавливаются рубежи в их развитии. Моменты смен направления изменчивости, а также отличительные черты фаз этапов эволюции и их особенностей на рубежах стратиграфических подразделений (последнему большое внимание уделяется Е. А. Рейтлингер, 1966) используются для обоснования не только крупных стратиграфических единиц, но и более мелких.

Рассмотрение этапности характера эволюции фораминифер возможно только на большом, хорошо проработанном материале как во времени, так и в пространстве. К этому единогласно приходят и зарубежные исследователи, предлагающие обосновывать стратиграфические подраз-

деления межрегионального, межконтинентального и глобального ранга эволюций нескольких (Jenkins, Hottinger) или многих (Loeblich, Tarran) филогенетических ветвей. Только при этом условии межконтинентальные и глобальные зональные схемы, разрабатываемые с успехом по фораминиферам за последние 10 лет, можно считать обоснованными. К таким схемам не могут относиться упреки в фаціальном характере биостратиграфических схем микропалеонтологов (Жижченко, 1958). Б. П. Жижченко, не будучи знаком с современным положением основ биостратиграфии в микропалеонтологии, не усмотрел разницы в обосновании биостратиграфических схем комплексами фораминифер в двадцатых годах нашего столетия и в настоящее время; в давнее время смена комплексов нередко могла отражать лишь фаціальную обстановку; в настоящее время последовательно сменяющиеся комплексы зональных схем соответствуют определенным этапам (или стадиям этапов) в эволюционном развитии фораминифер и, следовательно, эта смена сообществ фораминифер не зависит ни от фаций, ни от хода геологической истории узкого региона.

Значение эволюционного фактора в разработке стратиграфических схем по фораминиферам наиболее ярко показал Сигаль (Sigal, 1961). Он провел четкую границу между биостратиграфией, обосновываемой сменой комплексов фораминифер и других организмов, и зоностратиграфией, как он ее назвал, в основу которой положена эволюция фораминифер (а также других групп организмов). В первом случае, как подчеркнуто им, возможны возвраты сходных фаун при повторении близких условий, во втором случае процесс необратим.

Соглашаясь с положением Сигалья (Rauser-Chernousova, 1966), зоной, устанавливаемой по фораминиферам, можно называть подразделение яруса, выраженное толщей отложений в стратотипическом разрезе и охарактеризованное комплексом, чаще видовым, отвечающим определенному этапу эволюции фораминифер или фазе их эволюции в ярусе в целом. При эволюционном понимании зонального комплекса неизбежно признание широкой географической протяженности зон, не менее биогеографической провинции или крупного региона, так как процессы эволюции таксонов категорий вида и выше могут проходить лишь в пределах обширных территорий и акваторий. Подзоны могут иметь и более узкие пространственные границы, но должны обязательно отражать эволюционные моменты.

В заключение хочется подчеркнуть, что именно изучение эволюции фораминифер дало наиболее надежную базу для разработки дробных зональных хроностратиграфических схем и что микропалеонтологи в настоящее время на основе эволюционного учения уже могут приступить к зональному расчленению ярусов, располагая достаточными материалами и теоретической основой.

Л и т е р а т у р а

- Жижченко Б. П. Принципы стратиграфии и унифицированная схема кайнозоя. М. Гостоптехиздат, 1958.
- Кузнецова К. И. Биометрическое изучение раковин *Marginulina robusta* Reuss — основного элемента комплекса зоны *Epivirgatites nikitini* Подмосковского бассейна. Вопросы микропалеонтологии, вып. 7, 1963.
- Раузер-Черноусова Д. М. О низших таксономических единицах в систематике фораминифер. Вопросы микропалеонтологии, вып. 1, 1956.
- Рейтлингер Е. А. Некоторые вопросы классификации и эволюции эндотриин и примитивных фузулиин. Вопросы микропалеонтологии, вып. 10, 1966.
- Розовская С. Е. Род *Triticites*, его развитие и стратиграфическое значение. Тр. Палеонт. инст., т. 26, 1950.

- Субботина Н. Н. Пелагические фораминиферы палеогеновых отложений юга СССР. В сб. «Палеогеновые отложения юга европейской части СССР». Изд. АН СССР, 1960.
- Фурсенко А. В. Об эволюции фораминифер в связи с проблемами стратиграфии нефтяных месторождений. Вестн. Ленингр. унив., № 2, 1950.
- Фурсенко А. В. Основные этапы развития фораминифер в геологическом прошлом. Тр. Инст. геол. наук АН Белорусск. ССР, вып. 1, 1958.
- Adams G. C. A study of the morphology and variation of some Upper Lias foraminifera. *Micropaleontology*, vol. 3, № 3, 1957.
- Albers Jürgen. Taxonomie und Entwicklung einiger Arten von *Vaginulina* d'Orb. aus dem Barreme bei Hannover. *Mitteil. Geol. Staatsinst. Hamburg*, Hft. 21, 1952.
- Barnard T. Evolution in certain biocharacters of selected jurassic Lagenidae. «Evolutionary trends in foraminifera», dedicated J. M. Van der Vlerk, 1963.
- Bettenstaedt F. Evolutionsvorgänge bei fossilen Foraminiferen. *Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg*, № 31, 1962.
- Brönnimann Paul. La micropaléontologie, son caractère et ses tendances actuelles. *Arch. sci.*, 18, № 2, 1965.
- Brotzen F. Problems in the nomenclature of the foraminifera. *Micropaleontologist*, vol. 7, № 2, 1953.
- Ciffelli Richard. Variation of English Bathonian Lagenidae and its phylogenetic significance. *Journ. Paleont.*, vol. 34, № 3, 1960.
- Cummings Robert H. Revision of the Upper Palaeozoic textulariid foraminifera. *Micropaleontology*, 2, № 3, 1956.
- Dröger C. W. Evolutionary trends in the Miogypsinidae. «Evolutionary trends in foraminifera», dedicated J. M. Van der Vlerk, 1963.
- Glaessner M. Taxonomic, stratigraphic and ecologic studies of foraminifera, and their interrelations. *Micropaleontology*, 1, № 1, 1955.
- Grabert B. Phylogenetische Untersuchungen an *Gaudryina* und *Spiroplectinata* (Foram.) besonders aus dem nordwestdeutschen Apt und Alb. *Abh. Senkenb. naturh. Ges.*, 498, 1959.
- Henson F. R. S. Larger imperforate foraminifera of south-western Asia. Families *Lituolidae*, *Orbitolinidae* and *Meandropsiridae*. *British Museum (Natural History)*, 1948.
- Hiltermann H. Zur Entwicklung der Benthos-Foraminifere *Bolivinoidea*. «Evolutionary trends in foraminifera», dedicated J. M. Van der Vlerk, 1963.
- Hofker J. Orthogenesen von Foraminiferen. *N. Jahrb. Geol. u. Paläont., Abh.*, Bd. 108, Hft. 3, 1959.
- Hottinger L. Documents micropaleontologiques sur le Maroc: remarques generales et bibliographie analytique. *Service geolog. du Maroc*, t. 21 (Notes et Memoires, № 156), Rabat, 1962.
- Hottinger L. Quelques Foraminifères porcelanes oligocenes dans la série sédimentaire prébétique de Moratalla (Espagne méridionale). *Comp. rendu Soc. paleont. Suisse*, 42-e ass. ann. *Ecl. geol. helvet.*, vol. 56, № 2, 1963.
- Hottinger L. Les alveolines paléogènes, exemple d'un genre polyphyletique. «Evolutionary trends in foraminifera», dedicated J. M. Van der Vlerk, 1963.
- Hottinger L. Evolution et variation morphologique des *Palmula* et *Flabellinella* du Coniacien et du Santonien de Tarfaya (Maroc Méridional). *Colloque internat. de micropaleontologie. Dakar*, 6—11 mai 1963.
- Jenkins D. G. Planctonic foraminifera and Tertiary intercontinental correlations. *Micropaleontology*, 11, № 3, 1965.
- Loeblich A. R. and Tappan H. Foraminiferal Facts, Fallacies and Frontiers. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, vol. 75, 1964.
- Lutze G. F. Zur Foraminiferen-Fauna der Ostsee. *Meyniana*, Bd. 15, 1965.
- Myers, Donald A. Stratigraphic distribution of some fusulinids from the Thrifty formation. Upper Pennsylvanian. *Central Tex. Jour. Paleontol.*, vol. 32, № 4, 1958.
- Pozaryska Kr. Lagenidae du crétacé supérieur de Pologne. *Palaeont. polonica*, № 8, 1957.
- Rat P. L'accroissement de taille et les modifications architecturales corrélatives chez les orbitolines. «Evolutionary trend in foraminifera», dedicated J. M. Van der Vlerk, 1963.
- Rausser-Chernoussova D. M. Zur Frage der Zonen in der Biostratigraphie. *Ecl. geol. helvet.*, vol. 59, № 1, 1966.
- Schenk H. G. The biostratigraphic aspect of micropaleontology. *Journ. Paleont.*, vol. 2, № 2, 1928.
- Sigal J. Existe-t-il plusieurs stratigraphie? *Bull. trimestr. Serv. inf. géol.*, 13, № 51, 1961.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ФОРАМИНИФЕР

В настоящее время имеется огромный материал как по ископаемым, так и по современным фораминиферам. Достаточно сказать, что в последней книге по систематике фораминифер, предложенной американскими исследователями Лоблик и Тарпан (Loeblich and Tarran, 1964), дано описание 2435 родов, тогда как в 1948 г. было известно 765 родов, т. е. число родов менее чем за 20 лет возросло втрое. Поэтому при таком бурном росте наших данных очень важна правильная и наиболее приближающаяся к естественной систематика.

Основным критерием систематики фораминифер, позволяющим устанавливать как крупные, так и мелкие таксоны, до сих пор остается морфология скелета и в последнее время для некоторых групп стала привлекаться его анатомия.

Наиболее примитивными формами в отношении морфологии скелета являются однокамерные, от которых произошли более сложно устроенные многокамерные. Предполагается, что эволюция скелета фораминифер у всех групп шла в направлении его усложнения, все большей его дифференцировки и расчлененности. Так сказано А. В. Фурсенко (1959) в вводной главе к разделу, посвященному фораминиферам, в «Основах палеонтологии».

Весьма существенный материал для систематики дает изучение онтогенетического развития скелета фораминифер, стадии которого хорошо прослеживаются у многокамерных форм, особенно у форм с гетероморфным строением.

Американские исследователи тридцатых и сороковых годов, главным образом Кушман (Cushman, 1927, 1928, 1940), а еще более Гелловэй (Galloway, 1933), для систематики фораминифер использовали закон Геккеля о рекапитуляции признаков. Эти авторы во всех случаях рассматривали в онтогенетическом развитии скелета прохождение стадий, свойственных предкам.

Так, например, сложно устроенный скелет рода *Fabularia* в своем развитии, по их данным, должен был проходить взрослые состояния, свойственные родам *Quinqueloculina*, *Triloculina Biloculina*. Действительно, на ранних стадиях роста *Fabularia* обладает пятью камерами в обороте, что свойственно роду *Quinqueloculina*, затем камер становится три, как у *Triloculina*, и, наконец, на конечной стадии роста — две, как у *Biloculina*. Этот пример использовал еще В. А. Догель (1951) в своей книге «Общая протистология». Американские исследователи, как видно из приведенного примера, очень примитивно понимали геккелевский закон, стараясь в онтогенезе многокамерных фораминифер найти последовательные стадии развития нескольких родов. Все новообразования признавались ими лишь на последних стадиях онтогенеза, т. е. только в виде анаболий, по А. Н. Северцову (1939). Значительно осторожнее применен закон Геккеля советскими авторами в «Основах палеонтологии». При этом, помимо закона Геккеля, советские авторы применили к фораминиферам теорию филоэмбриогенеза А. Н. Северцова (1939), разработанную для многоклеточных. Особенно широко применили теорию филоэмбриогенеза Д. М. Раузер-Черноусова (1949), А. К. Богданович (1952) и А. В. Фурсенко (1950).

Всеми советскими микропалеонтологами для крупных таксонов принята система, предложенная в «Основах палеонтологии» (Простейшие, 1959). По этой системе получается довольно стройная картина развития фораминифер от примитивных однокамерных к продвинутым в эволю-

ции многокамерным скелетам, хотя, по мнению автора данной статьи, это не значит, что во всех случаях происходило именно так. Что же касается более мелких таксонов, особенно таких, как роды и виды, то с накоплением новых данных, показывающих, что типов строения скелета у фораминифер гораздо больше, чем предполагали 10 лет тому назад, концепция развития в сторону усложнения скелета, в частности в сторону его все большей расчлененности, очень часто оказывается неверной.

С появлением новых и притом весьма многочисленных данных о типах строения раковин фораминифер уже стало трудно базироваться на принципе усложнения их строения, как на ведущем в эволюции. В частности, трудно во всех без исключения случаях рассматривать расчлененность скелета, т. е. увеличение числа камер, как прогрессивный признак.

В настоящей статье делается попытка предложить к рассмотрению еще один путь эволюции фораминифер, касающийся изменения количества однозначных частей скелета у многокамерных форм и в первую очередь количество камер и изменение этого количества как в онтогенезе, так и в филогенезе.

Так же как и в отношении теории филоэмбриогенеза А. Н. Северцова, установленной для многоклеточных, но примененной и для фораминифер, предлагается использовать для представлений о развитии многокамерных фораминифер правило другого нашего соотечественника и учителя многих зоологов и палеонтологов, профессора Ленинградского университета В. А. Догеля. Имеется в виду олигомеризация гомологичных органов, развивавшаяся В. А. Догелем (1947, 1951, 1952, 1954) в ряде работ. Сам В. А. Догель считал, что одноклеточные развиваются по принципу полимеризации, т. е. что число однозначных органоидов у них в эволюционном процессе увеличивается, а не уменьшается, как следует по правилу олигомеризации. Бесспорно, что в отношении многих групп одноклеточных это справедливо. Правилу полимеризации следуют в своем развитии инфузории, по-видимому, и радиолярии и некоторые многокамерные, но сильно специализированные фораминиферы. Однако у большинства многокамерных фораминифер, как агглютинированных, так и секреторных, однозначные части скелета, к которым в первую очередь следует отнести камеры, в процессе эволюции фиксируются в количестве, а затем это количество сокращается, но не увеличивается. Таким образом, не только правило полимеризации, но и правило олигомеризации, которое следует назвать правилом В. А. Догеля, может быть применено к фораминиферам.

Олигомеризация, по В. А. Догелю, эволюционный процесс, ведущий к сокращению количества гомологичных органов у многоклеточных. К гомологичным органам относятся равнозначные органы, выполняющие одинаковую функцию. В. А. Догелем насчитывалось свыше 50 разных типов органов, из которых 40% относилось к разным покровно-защитным приспособлениям, как чешуи, кожно-скелетные спиккулы, роговые шипики и др.

Весь эволюционный процесс, приводивший в конечном этапе к сокращению числа равнозначных органов, сводился к двум этапам. На первом из них наблюдается множественная закладка многочисленных органов (зародышевая стадия), на втором — уменьшение числа первичных зачатков, т. е. собственно олигомеризация. Процесс олигомеризации в одних случаях касался немногих видов, в других же распространялся даже на типы. У фораминифер к первому этапу можно, с известным допущением, отнести раннюю часть скелета, которую у некоторых групп, например у нуммулитов, часто называют эмбриональной стадией. Этой стадии, по нашему мнению, соответствует первый оборот спирали у мелких фораминифер, в котором у многих насчитывается большее число камер,

чем в последующих оборотах. Ко второму этапу следует относить более поздние стадии роста, которым отвечают следующие за первым обороты спирали, где наблюдается сокращенное число камер. Кроме олигомеризации, отмеченной выше главным образом в онтогенезе, этот процесс наблюдается у многих фораминифер и в филогенезе.

Обратное по своим результатам явление, т. е. полимеризация однозначных органов у многоклеточных, по В. А. Догелю, встречается гораздо реже, чем олигомеризация. Отсюда В. А. Догель делает вывод, что олигомеризация не случайное явление, а закономерность. Уменьшение количества однозначных органов в эволюции организмов приводит к упрощению выполнения определенных функций, без снижения интенсивности этих функций. Действующей силой, от которой зависит олигомеризация однозначных органов, В. А. Догель считает физиологический отбор.

Процесс олигомеризации идет, по В. А. Догелю, разными путями. Может происходить редукция части гомологичных органов, может иметь место слияние нескольких органов воедино и, наконец, часть органов могут начать выполнять другие функции и таким путем перестают быть однозначными с оставшимися. Процесс олигомеризации наблюдается, по В. А. Догелю, у тех групп животных, которые уже достигли высокой организации и продолжают эволюционировать. Об этом судят, помимо морфологических признаков, еще и по богатству видами, приспособившимся к различным условиям существования.

Все только что сказанное относится и к фораминиферам. Именно у тех групп фораминифер, которые обладают широким распространением и встречаются на протяжении многих геологических эпох, все время изменяясь в определенном направлении, и наблюдается олигомеризация однозначных частей скелета. Те же формы, которые в своем развитии идут в обратном направлении, т. е. в направлении увеличения количества равнозначных частей скелета, относятся к формам, жившим относительно недолго в масштабе геологического времени и нацело вымершим в те или иные отрезки геологического времени. И хотя сам В. А. Догель считал, что простейшие развиваются по правилу полимеризации, примеров олигомеризации частей скелета у фораминифер можно привести очень много. Остановимся пока на двух главных примерах. Один из них касается группы относительно сложно устроенных агглютинированных фораминифер, входящих в отряд *Ataxophragmiida*, другой — группы планктонных фораминифер из сем. *Globigerinidae*.

У древних родов отряда *Ataxophragmiida*, относящихся по систематике французского микропалеонтолога Ж. Сигалья (Sigal, 1952) к сем. *Verneulinidae* и к его подсемейству *Eggerellinae*, на ранних стадиях роста раковины, к которым относится первый оборот спирали, число камер всегда больше, чем на более поздних стадиях. В онтогенезе число камер последовательно убывает, стабилизируясь на конечных стадиях роста. Весь ход мысли Ж. Сигалья, выразившийся в соподчинении родов по количеству камер на ранних стадиях развития и их убыванию на поздних, хорошо иллюстрирует правило олигомеризации В. А. Догеля.

Типовой род подсемейства *Eggerellinae*, т. е. *Eggerella Cushman*, 1933 (нижний мел — ныне, рис. 1, 2) характеризуется на ранних стадиях роста многорядным, точнее пятирядным, расположением камер, затем на более поздних стадиях наблюдается последовательное уменьшение числа рядов до 4, а затем до 3. Ж. Сигаль предложил для характеристики каждого рода формулу, в которой слева направо расположены числа, указывающие на количество рядов в онтогенезе. По этой формуле род *Eggerella* характеризуется числами 5—4—3. Род *Dorothia Plummer*, 1931 (альб — ныне, рис. 1, 1) характеризуется формулой 6—5—4—3—2. Здесь наблюдается последовательное уменьшение числа рядов до 5, затем

до 4, затем до 3 и на последней стадии роста до 2. Род *Marssonella* Cushman, 1933 (нижний мел — эоцен, рис. 1, 3) характеризуется формулой 5—4—3—2, т. е. здесь идет последовательное уменьшение числа рядов, начиная от 5 и кончая 2. Род *Plectina* Marsson, 1878 (сенон — ныне, рис. 1, 4) характеризуется формулой 5—2. В этом случае наблюдается выпадение четырехрядной и трехрядной стадий. Род *Goesella* Cushman, 1933 (сенон — ныне, рис. 1, 5) характеризуется формулой 5—4—3—2—1. Развитие идет путем последовательного уменьшения числа камер от 5 на ранней стадии к 4 и 3 на следующих. Двурядная стадия здесь выпадает и сразу после трехрядной наблюдается однорядная. Род *Karrieriella* Cushman, 1933 (эоцен — ныне, рис. 1, 8) характеризуется формулой 5—4—3—2, т. е. здесь идет последовательное уменьшение числа рядов, начиная от 5 и кончая 2.

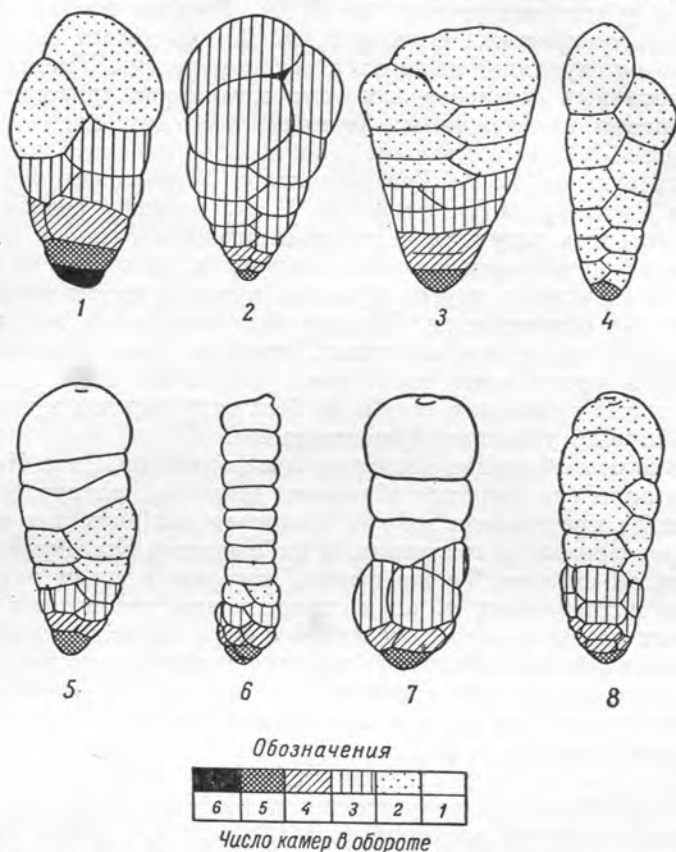


Рис. 1. Типы строения раковин фораминифер подсем. Eggerellinae.

1 — *Dorothia* (6—5—4—3—2), альб — ныне; 2 — *Eggerella* (5—4—3), нижний мел — ныне; 3 — *Marssonella* (5—4—3—2), нижний мел — эоцен; 4 — *Plectina* (5—2), сенон — ныне; 5 — *Goesella* (5—4—3—2—1), палеоцен — ныне; 6 — *Schenkiella* (5—4—3—2—1), палеоцен — ныне; 7 — *Listerella* (5—4—3—1), верхний мел — ныне; 8 — *Karrieriella* (5—4—3—2), эоцен — ныне.

1933 (сенон — ныне, рис. 1, 5) характеризуется формулой 5—4—3—2—1. Как видно из формулы, рост идет последовательно от 5 рядов в начале, путем сокращения числа камер на 1 камеру, до однорядной стадии, где в каждом ряду наблюдается всего по одной камере. Род *Schenkiella* Thalmann, 1942 (палеоцен — ныне, рис. 1, 6), отличающийся от рода *Goesella* строением устьевых аппаратов, по убыванию числа камер характеризуется той же формулой роста — 5—4—3—2—1. Род *Listerella* Cushman, 1933 (верхний мел — ныне, рис. 1, 7) характеризуется формулой 5—4—3—1. Развитие идет путем последовательного уменьшения числа камер от 5 на ранней стадии к 4 и 3 на следующих. Двурядная стадия здесь выпадает и сразу после трехрядной наблюдается однорядная. Род *Karrieriella* Cushman, 1933 (эоцен — ныне, рис. 1, 8) характеризуется формулой

5—4—3—2. Развитие идет путем последовательного уменьшения числа камер от 5 на ранней стадии к 4 и 3 на следующих и к 2 на последней стадии роста.

Другие роды подсемейства Eggerellinae также не противоречат правилу олигомерации, хотя материал не так отчетлив, как у вышеуказанных.

Закономерность в изменении числа рядов камер от большего числа к меньшему наблюдается и у других подсемейств рассматриваемого сем. Verneuilinidae (подсемейства Valvulininae и Verneuilinae), но в начальной части число камер у них меньше, чем у родов подсемейства Eggerellinae. В этом случае следует учесть, что развитие этих подсемейств (Valvulininae, Verneuilinae), по крайней мере у большинства родов, происходило в более позднее время (позднемеловое и палеогеновое).

Наглядные примеры уменьшения количества камер в обороте на поздних стадиях роста хорошо прослеживаются у многих миллиолит и офтальмидид. У последних в типичном случае раковина спирально-плоскостная, а затем становится двурядной или даже однорядной, хотя многие, возможно менее прогрессивные, роды, развиваются в обратном порядке.

Интересный пример развития дают роды мезозойских и кайнозойских групп сем. Lagenidae. У них спирально-плоскостная раковина на последних стадиях часто становится развернутой однорядной с прямолинейным расположением камер или с расположением их по дуге. Филогенетическое развитие лягенид, как показано во всех крупных работах по классификации фораминифер, шло от однокамерных форм, появившихся еще в палеозое, к линейнорядным и спиральным, а затем в мезозое и кайнозое снова давшим однорядные. Этот факт американский микропалеонтолог Гелловэй (Galloway, 1933) рассматривает как пример параллельного с другими однокамерными формами развития, а В. А. Догель (1951) считает, что здесь имеет место высокая степень специализации. В. А. Догель полагал, что в одних случаях, например в палеозое, однокамерность представляет собой признак примитивный, а в других, на поздних стадиях эволюции, черту высокой организации. Правда, В. А. Догель (1951) не находил возможным считать эту черту высшей организации за олигомеризацию. Автору же данной статьи думается, что это можно объяснить именно правилом олигомеризации В. А. Догеля.

В сем. Buliminidae развитие идет от четырехрядных форм к трехрядным, а некоторые роды (*Neobulimina*, *Virgulina*, *Hopkinsina*, *Bitubologenerina*) на поздней стадии становятся двурядными, другие же однорядными (*Rectobolivina*, *Bifarina*). Наблюдаются и формы, развивающиеся по формуле 3—1 с выпадением двурядной стадии (*Trifarina*) и по формуле 2—1 (*Siphogenerina*, *Tubulogenerina*) и совсем однорядные (*Unicosiphonina*). Никогда у булимид не наблюдается форм, у которых развитие шло бы от малого числа камер к увеличенному их числу.

Примеры, подобные приведенным, можно значительно умножить как по агглютинированным фораминиферам (все роды сем. Textulariidae, часть родов сем. Lituolidae и др.), так и по секреторным (сем. Ellipsoidinidae, Plectofrondiculariidae, Cassidulinidae, Chilostomellidae и многие другие).

Очень наглядный пример филогенетического развития по правилу олигомеризации представляют собой планктонные фораминиферы из сем. Globigerinidae (см. рис. 2). Уже в 1960 г. было замечено (Субботина, 1960), что на раннем этапе появления в геологической истории земли (раннемеловое время) планктонные фораминиферы были мелкие (от 0.09 до 0.3 мм), относительно плоские и многокамерные. Наблюдалось по шести, семи, восьми и более камер в последнем обороте. Число камер в первом обороте, как правило, тогда не подсчитывалось. По размерам камеры последнего оборота мало отличались одна от другой. У более молодых форм наблюдалось увеличение размеров скелета до 0.4—0.6 мм,

а иногда и до 0.8—0.9 мм и у большинства в последнем обороте число камер уменьшалось до 5 и 4 камер у позднемиоценовых форм и до 4 и 3 — у палеогеновых. При этом с уменьшением числа камер всегда наблюдалось увеличение их размеров. Часто у трехкамерных форм последняя камера

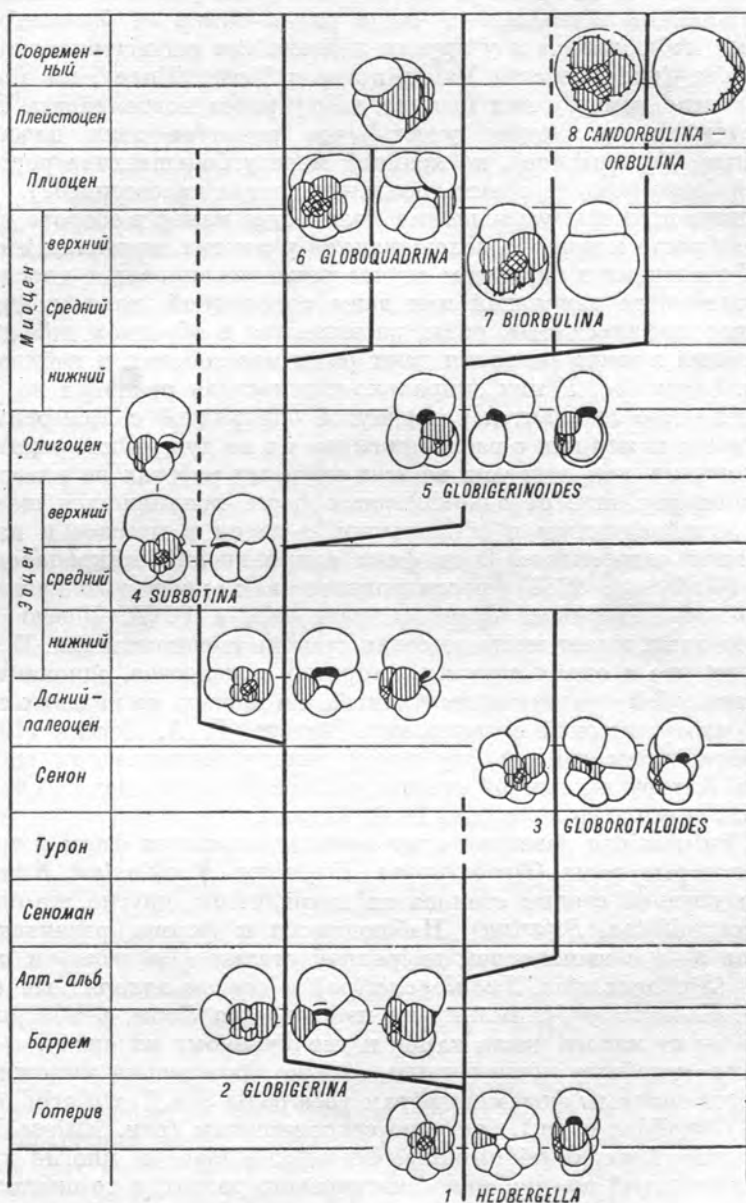


Рис. 2. Предполагаемая филогения глобигеринид.

равняется всей остальной части раковины. В миоцене, кроме ранее развившихся форм, появляются двукамерные и однокамерные представители родов *Biorbulina*, *Candorbulina* и *Orbulina*, у которых последняя наружная камера охватывает в виде «чехла» все более ранние, представляющие собой точную копию более древних четырехкамерных глобигерин.

В 1960 г. автором статьи было высказано предположение, что если камеры планктонных фораминифер рассматривать как равноценные и однозначные сегменты, то в процессе эволюции наблюдается уменьшение (олигомеризация) их числа, подобно тому, как В. А. Догель наблюдал у многих многоклеточных уменьшение числа гомологичных органов.

В настоящее время сделанные ранее наблюдения над ходом филогенетического развития глобигеринид могут быть значительно обогащены новыми данными, касающимися как увеличения числа родов, так и изменения числа камер. Почти у всех планктонных фораминифер на поздних стадиях наблюдается либо то же количество камер, что и на ранних, либо их становится меньше. Но никогда не становится камер больше.

В данном сообщении разобраны случаи явной олигомеризации числа однозначных частей скелета у некоторых групп фораминифер. Олигомеризация касалась в большинстве случаев родов, имеющих более или менее длительную историю своего существования в геологическом прошлом. Многие из них продолжают эволюционировать и в настоящее время и многие (как, например, планктонные фораминиферы) очень широко распространены.

Олигомеризация количества однозначных частей скелета, приводящая у планктонных фораминифер к меньшей расчлененности, в то же время не лишает его столь необходимой для животного защитной функции, а скорее повышает его защитные качества, так как скелет приобретает более компактную и обтекаемую форму. Ни в коем случае нельзя согласиться с предположением, что уменьшение у *Orbulina* в онтогенезе числа камер до одной наружной камеры является признаком старения или дегенерации. Нельзя забывать, что одновременно у подобных им однокамерных же *Candorbulina*, так же как и у трехкамерных *Globigerinoides trilobus* из среднемиоценовых отложений Предкарпатья, наблюдается усложненная структура стенки, которая приобретает целую систему пор. А поры, как известно, являются одной из жизненно необходимых особенностей скелета, способствующих выполнению ряда функций, связанных с общением животного с внешней средой.

Кроме изменения числа камер, у фораминифер правилу олигомеризации следуют и другие признаки. Так, у двух родственных между собой родов планктонных фораминифер, а именно: у *Acarinina* и *Turborotalia*, развитых первый с палеоценового до олигоценового времени, а второй с верхнеоценового и, по-видимому, до миоценового, наблюдается олигомеризация дополнительных скелетных образований в виде шипиков, покрывающих у первого всю наружную часть скелета, а у второго только первую камеру последнего оборота. Дифференцировку дополнительных скелетных образований можно наблюдать у многих глоботрунканид, булиминид и других, у которых имеется переход от диффузно распространенных структурных образований к локализованным.

Против правила олигомеризации у фораминифер наглядным примером служат многие роды сем. *Heterohelicidae*, у которых на ранних стадиях камер значительно меньше, чем на поздних, где их количество последовательно и значительно увеличивается (роды *Pseudotextularia*, *Ventilabrella* и др). Но все такие роды, как правило, весьма недолговечны в геологической истории и, дав ряд хороших руководящих, обильно представленных родов и видов, нацело исчезли.

Применение правила олигомеризации к систематике фораминифер позволит, как думается автору данной статьи, расширить имеющееся представление о развитии этих организмов в геологическом прошлом и наряду с применением теории филоэмбриогенеза А. Н. Северцова и закона рекапитуляции Геккеля даст возможность создать более естественную

филогенетическую схему, чем существующая сейчас, которая базируется главным образом на исторических данных о распространении и на самых общих данных о морфологии скелетов.

Л и т е р а т у р а

- Богданович А. К. Милиолиды и пенероплиды. Ископаемые фораминиферы СССР. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 64, 1952.
- Догель В. А. Явление полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1947.
- Догель В. А. Общая протистология. М., Советская наука, 1951.
- Догель В. А. Процесс олигомеризации и полимеризации числа органов во время эволюции животных. Уч. зап. ЛГУ, № 141, сер. биол. наук, вып. 28. Зоология, 1952.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов. Изд. ЛГУ, 1954.
- Раузер-Черноусова Д. М. Об онтогенезе некоторых палеозойских фораминифер. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, т. XX, 1949.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд. АН СССР, 1939.
- Субботина Н. Н. Пелагические фораминиферы палеогеновых отложений юга СССР. В кн. «Палеогеновые отложения юга европейской части СССР». М., Изд. АН СССР, 1960.
- Фурсенко А. В. Об эволюции фораминифер в связи с проблемами стратиграфии нефтяных месторождений. Вестн. ЛГУ, № 2, 1950.
- Фурсенко А. В. В кн. «Простейшие» (отв. ред. Д. М. Раузер-Черноусова и А. В. Фурсенко), общая часть. Основы палеонтологии, стр. 115—165. М., Изд. АН СССР, 1959.
- Cushman J. An outline of a reclassification of the Foraminifera. Contr. Cushman Lab. Foram. Res., vol. 3, pt. 1, 1927.
- Cushman J. Foraminifera, their Classification and Economic Use. Cushman Lab. Foram. Res., Spec. Publ. № 1, 1928.
- Cushman J. Foraminifera, their Classification and Economic Use. 3-d ed., revised and enlarged with an illustr. key to genera. 1940.
- Galloway J. A manual of Foraminifera, 1933.
- Loeblich A. R. and Tappan H. Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. C., Protista 2, Sarcodina, chiefly Thecamoebians and Foraminifera, vol. 1, 2, 1964.
- Sigal J. Ordre des Foraminifera. Traité de Paléontologie, vol. 1, 1952.

М. М. Марфенкова

ЗНАЧЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР ДЛЯ СТРАТИГРАФИИ НИЖНЕКАМЕННОУГОЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЧУЙСКОЙ ВПАДИНЫ И ЮЖНОЙ БЕТ-ПАК-ДАЛА

В связи с проведением Южно-Казахстанским геологическим управлением разведочных работ на нефть и газ в Чуйской впадине и геологическо-съемочных работ в Южной Бет-Пак-Дала возникла необходимость подробного расчленения отложений нижнего карбона. Для решения этой задачи имеет большое значение изучение фораминифер.

Первые сведения о раннекаменноугольных фораминиферах Центрального Казахстана даны В. Н. Крестовниковым и Д. М. Раузер-Черноусовой (1938). Позднее Д. М. Раузер-Черноусова (1948) описала комплекс фораминифер «этрэнских слоев»; в визейском ярусе ею выделено четыре комплекса, соответствующих ишимским, нижне-, средне- и верхнеговкинским слоям. В 1956 г. Н. С. Лебедева описала весьма своеобразный комплекс фораминифер из «этрэнских слоев» Тенизской впадины. Е. А. Рейтлингер (1959) изучены фораминиферы пограничных слоев де-

вова и карбона западной части Центрального Казахстана. В 1957—1960 гг. изучение фораминифер Карагандинского бассейна, Джекказганской впадины, р. Белеуты, сопки Кок-Тюбе проводила М. В. Вдовенко (1963). Для этих районов ею выделены комплексы фораминифер нижнего турне — сокурский и кассинский горизонты, а в визейском ярусе — ишимский, яговкинский, дальненский горизонты и белеутинский горизонт в намюрском ярусе.

Из нижнекаменноугольных отложений Большого Каратау и Таласского Алатау фораминиферы детально описаны О. И. Богуш и О. В. Юферевым (1962). Авторами установлено 9 фаунистических комплексов, которые



Схема расположения изученных разрезов нижнего карбона Южной Бет-Пак-Дала и Чуйской впадины.

I — Кызылтузская мульда: 1, 2 — ур. Каратуз, северо-западное крыло; 3 — район колодца Жонгельдыбулак, юго-восточное крыло; 4 — р. Малая Арна, южное крыло; 5 — ур. Сарой. II — Кишкенесорская мульда: 6 — северо-восточное крыло; 7 — северо-западное крыло. III — Сарыкамьская мульда: 8 — северо-западное крыло. Разрезы по скважинам: 9 — участок «Бестюбе»; 10 — участок Кентарал; 11 — участок Уч-Арал; 12 — район оз. Ащи-Коль; 13 — район станции Луговая.

позволяют выделить в каменноугольных отложениях нижний карбон и нижнюю часть среднего карбона (нижнюю часть башкирского яруса). Фораминиферы нижнекаменноугольных отложений Чуйской впадины и Южной Бет-Пак-Дала до сих пор оставались не изученными. В течение 1961—1965 гг. автором просмотрено свыше 2000 шлифов. Образцы были отобраны послойно из керна нефтеразведочных скважин Чуйской впадины, в ряде разрезов Бет-Пак-Дала, в единичных разрезах Малого Каратау и северных склонов Киргизского хребта (см. рисунок).

Нижнекаменноугольные отложения в Южной Бет-Пак-Дала имеют широкое развитие и слагают Кызылтузскую, Кишкенесорскую и Сарыкамьскую мульды, а также вскрыты скважинами под мощным чехлом рыхлых отложений мезо-кайнозоя в Чуйской впадине. Литологический состав отложений нижнего карбона лишь незначительно изменяется по простиранию и по разрезу. На основе многочисленных находок остатков фауны нижний карбон подразделен на турнейский, визейский и намюрский ярусы, залегающие в непрерывном разрезе.

Турнейский ярус

Нижнетурнейский подъярус. Граница нижнего турне проводится по горизонту кавернозных, брекчированных известняков темно-серого цвета, залегающих согласно на красноцветных песчаниках верхнего девона. В 1964 г. в верхней части последних в Сарыкамьской мульде нами впервые для Бет-Пак-Дала были собраны остатки рыб из класса Placodermi, среди которых имеются представители подклассов Antiarchi и Arthrodiga. Верхняя часть разреза нижнего турне представлена красноцветными полимиктовыми песчаниками и алевролитами с редкими мало-мощными прослоями светло-серых мелкозернистых песчаников с флорой. Мощность отложений нижнего турне колеблется в пределах 150—400 м.

Фораминиферы найдены в известняках нижней части. Они очень редки и представлены *Vicinesphaera angulata* Antr., *V. squalida* Antr., *Parathuramina* sp. Кроме того, встречены водоросли *Parachaetetes* sp.

Верхнетурнейский подъярус. Граница проводится по маломощному (до 1 м) горизонту седиментационной брекчи и известняков темно-серого цвета с кремнистыми стяжениями. Выше преобладают зеленоцветные мелкозернистые полимиктовые песчаники. Мощность верхнетурнейских отложений 500—640 м.

В известняках обнаружены *Earlandia elegans* (Raus. et Reitl.), *Vicinesphaera* cf. *angulata* Antr., *Parathuramina suleimanovi* Lip., *Eotuberitina reitlingerae* M.-MacLay, *Eotuberitina* sp.

Визейский ярус

Нижневизейский подъярус. Нижняя граница визейского яруса устанавливается по подошве спонголитов, переполненных спикулами кремнистых губок. Спонголитовый горизонт четко выделяется на местности по характерному желтовато-бурому цвету и специфическому петрографическому составу. Этот горизонт является маркирующим и содержит только остатки брахиопод и мшанок: *Chonetes ischica* NaI., *Spirifer plenus* NaI., *Dictyoclostus deruptus* (Rom.), *Reteporina turkestanica* Nikif., *Polypora sibirica* Yan.

Выше разрез нижнего визе представлен преимущественно зеленовато-серыми полимиктовыми песчаниками, темно-серыми алевролитами, мало-мощными прослоями органогенных и криптозернистых известняков. В песчаниках обычно наблюдаются остатки пелеципод, в известняках встречен малочисленный комплекс фораминифер: *Tuberitina malakhovae* Pojark., *Ammodiscus priscus* Raus., *Tetrataxis* ex gr. *eominima* Raus., *Planoarchaediscus spirillinoides* (Raus.), *Pl. longus* Skvor., *Endothyra* sp., *Eostaffella* sp. Мощность нижнего визе колеблется от 150 до 350 м.

Средневизейский подъярус. В отложениях среднего визе преобладают карбонатные фации. Они представлены розовато-серыми, темно-серыми и серыми органогенными, битуминозными известняками, переслаивающимися с зеленоцветными и темно-серыми полимиктовыми песчаниками и алевролитами. Мощность 175—250 м.

Известняки содержат следующий комплекс фораминифер: *Earlandia elegans* (Raus. et Reitl.), *Glomospira gordialis* (Jon. et Park.), *Plectogyra prisca* (Raus. et Reitl.), *Pl. pozneri* (Gan.), *Pl. aff. pozneri* (Gan.), *Pseudoendothyra struvei* (Moell.), *Ps. rhomboidea* Skvor., *Eostaffella subtilis* Durk., *Endostaffella schamordini* (Raus.), *Archaediscus karreri* Brady, *Arch. pauxillus* Schl., *Arch. aff. pauxillus* Schl., *Arch. aff. convexus* Grozd. et Leb., *Arch. aff. grandiculus* Schl., *Planoarchaediscus* aff. *spirillinoides* (Raus.), *Propermodiscus krestovnikovi* (Raus.), *Pr. koktjubensis* (Raus.), *Pr. aff. ulmeri* (Mikch.).

В средневизейское время наблюдается расцвет очень своеобразного, эндемичного комплекса фораминифер. Основное развитие в описываемом районе получило сем. *Archaeodiscidae*, составляющее 40% от всего количества фораминифер. Для многочисленных местных видов и разновидностей характерна своеобразная, плоскодисковидная форма раковины, многооборотность, эволютность двух-трех последних плоскоспиральных оборотов.

Верхневизейский подъярус. Верхняя часть разреза визейского яруса литологически представлена теми же породами с преобладанием темно-серых известняков (по количеству горизонтов к их мощности), более чистых, органогенных. Передки прослои серых оолитовых известняков. Мощность отложений до 300 м.

В известняках встречен довольно богатый разнообразный комплекс фораминифер: *Earlandia elegans* (Raus. et Reitl.), *Earl. vulgaris* (Raus.), *Earl. minor* (Raus.), *Neotuberitina maljavkini* (Mikch.), *Plectogyra similis* (Raus. et Reitl.), *Pl. bradyi* (Mikch.), *Globoendothyra* aff. *globulus* (Eichw.), *Endothyranopsis crassus* (Brady), *Mediocris breviscula* (Gan.), *Med. mediocris* (Viss.), *Palaeotextularia consobrina* Lip., *Climacammina* sp., *Tetrataxis ovalis* Vdov., *T. eominima* Raus., *T. dzhezkazganicus* Vdov., *Globivalvulina* aff. *parva* Tchern., *Archaeodiscus karreri* Brady, *Arch. convexus* Grozd. et Leb., *Arch. itinerarius* var. *suppressa* Schl., *Arch. vischerensis* Grozd. et Leb., *Arch.* aff. *vischerensis* Grozd. et Leb., *Asteroarchaediscus baschkiricus* (Krest. et Theod.), *Ast. rugosus* (Raus.), *Neoarchaediscus incertus* Grozd. et Leb., *Howchinia gibba* (Moell.), *H. declivis* (Gan.).

Поздневизейское время характеризуется богатым и разнообразным комплексом фораминифер, но преобладающим семейством является также *Archaeodiscidae*. Здесь широкое развитие получают новые эндемичные представители рода *Planoarchaediscus*, которым присуща плоскодисковидная форма раковины, крупные размеры, многооборотность, плоскоспиральное навивание (первые 1—2 оборота с небольшим отклонением от оси навивания), эволютность 2—3 последних оборотов.

Характерно появление рода *Loeblichia*, *Tetrataxis ovalis*, *Asteroarchaediscus rugosus*, *Ast. baschkiricus*, *Neoarchaediscus incertus*.

Наморский ярус

Верхняя часть нижнекаменноугольных отложений сложена темно-серыми, почти черными, органогенными известняками с прослоями пелитоморфных известняков, темно-серых алевропелитов и полимиктовых песчаников. Мощность наморского яруса составляет 900—1200 м.

В горизонтах известняков встречены *Earlandia elegans* (Raus. et Reitl.), *Neotuberitina maljavkini* (Mikch.), *Glomospira gordialis* (Jon. et Park.), *Ammovertella*(?) sp., *Janischewskina typica* Mikch., *Plectogyra bradyi* (Mikch.), *Endothyranopsis crassus* (Brady), *Pseudoendothyra struvei* (Moell.), *Ps.* aff. *intermedia* (Schl.), *Ps.* aff. *kremenskensis* Rossow., *Eostaffela mosquensis* Viss., *Eost. pseudostruvei* Raus. var. *angusta* Kir., *Mediocris breviscula* (Gan.), *M. mediocris* (Viss.), *Palaeotextularia consobrina* var. *intermedia* Lip., *P.* cf. *consobrina* Lip., *P.* aff. *longiseptata* var. *magna* Lip., *Spiroplectamina*(?) *minima* Vdov., *Sp.*(?) *exotica* Vdov., *Tetrataxis dzhezkazganicus* Vdov., *T. ovalis* Vdov., *T.* aff. *kingiricus* Vdov., *T. conica* Ehrenb., *Globivalvulina parva* Tchern., *G.* aff. *parva* Tchern., *Archaeodiscus paucillus* Schl., *Arch.* aff. *paucillus* Schl., *Arch. convexus* Grozd. et Leb., *Arch.* aff. *grandiculus* Schl., *Asteroarchaediscus rugosus* (Raus.), *Ast.* aff. *rugosus* (Raus.), *Ast.*

baschkiricus (Krest. et Theod.), *Ast. ovoides* (Raus.), *Ast. pustulus* Grozd. et Leb., *Neoarchaediscus postrugosus* (Reitl.), *N. parvus* Raus. var. *regularis* (Sul.), *N. timanicus* (Reitl.), *N. incertus* (Grozd. et Leb.), *N. aff. gregorii* (Dain), *Planoarchaediscus ex gr. minimus* (Grozd. et Leb.), *Propermodiscus krestovnikovi* (Raus.), *P. ex gr. stilus* (Grozd. et Leb.), *Howchinia gibba* (Moell.).

В раннеамюрское время наблюдается развитие разнообразного сообщества фораминифер. Однако преимущественное распространение имеет сем. Archaediscidae, составляющее 54% от общего состава, причем 40% из них составляют эндемичные представители, принадлежащие родам *Archaediscus*, *Asteroarchaediscus*, *Neoarchaediscus*, *Planoarchaediscus*, *Propermodiscus*.

Отличительной чертой амюрского комплекса фораминифер является резкое увеличение представителей с зазубренной поверхностью внутренних оборотов — *Asteroarchaediscus rugosus*, *Ast. baschkiricus*, *Ast. ovoides*, *Ast. pustulus*, *Neoarchaediscus postrugosus*, *N. parvus* var. *regularis*, *N. timanicus*.

Весьма характерно широкое развитие родов *Loeblichia*, *Pseudoendothyra*, а также *Spiroplectammina*(?) *minima*, *Sp.*(?) *exotica*, *Tetrataxis dzhezkazganicus*, *T. aff. kingiricus*, *T. ovalis*.

Своеобразие фораминифер нижнего карбона Чуйской впадины и Южной Бет-Пак-Дала вызывает большие затруднения при сопоставлении с раннекаменноугольными фораминиферами других районов СССР. Особенность бетпакдалинского комплекса фораминифер заключается в том, что он до 50—60% представлен новыми видами. Кроме того, встречены виды, близкие к известным, но обладающие рядом отличительных признаков. Совсем небольшую часть составляют виды широкого распространения. В вертикальном распределении фораминифер наблюдается прерывистость, в связи с тем что фораминиферы описываемого района приурочены к горизонтам известняков, причем даже карбонатные фации не всегда содержат фораминиферы.

Сопоставление комплекса фораминифер турнейского яруса Чуйской впадины и Южной Бет-Пак-Дала с другими районами почти не представляется возможным из-за обедненности комплекса фораминифер. Наличие общих форм: *Vicinesphaera angulata*, *Neotuberitina maljavkini*, *Parathurammina suleimanovi*, *Parachaetetes* sp. в какой-то мере позволяет сравнивать его с комплексом турнейского яруса Джезказганской мульды (Вдовенко, 1963). Турнейский комплекс очень беден и представлен только однокамерными раковинами; спиральносвернутые, многокамерные не встречены вообще.

Нижневизейский комплекс фораминифер также очень беден, примитивен, сопоставляется с ишимским горизонтом Джезказганской впадины (Вдовенко, 1963) и в некоторой степени сходен с нанайским горизонтом Северной Ферганы (Поярко, Скворцов, 1965).

Комплекс фораминифер среднеvizейского подъяруса сопоставляется с яговкинским горизонтом Джезказганской впадины (Вдовенко, 1963) и тождествен II комплексу фораминифер, выделенному Д. М. Раузер-Черноусовой (1948) для Центрального Казахстана. Как для отложений нижнего, так и среднего визе изученного района характерно отсутствие гаплофрагмелл, литуотубелл, редки плектогиры, зоштаффеллы, имеющие широкое развитие в европейской части СССР и Тянь-Шане.

Верхневизейский комплекс фораминифер более многочисленный и хорошо сопоставляется с дальненским горизонтом Джезказганской впадины (Вдовенко, 1963) и III комплексом Д. М. Раузер-Черноусовой (1948).

Отличительной особенностью является отсутствие форший, форшиелл, литуотубелл. Несомненный интерес представляет появление в поздне-визейское время рода *Loeblichia*, до сих пор известного только из отложений нижнего карбона Донецкого бассейна.

Комплекс фораминифер в отложениях намюрского яруса многочислен и довольно разнообразен, имеет более молодой облик и хорошо сопоставляется с комплексом белеутинского горизонта Центрального Казахстана (Вдовенко, 1963).

Изучение фораминифер Чуйской впадины и Южной Бет-Пак-Дала позволило наблюдать неравномерное вертикальное распределение их, связанное с изменением палеогеографических условий.

Начавшаяся в фамене трансгрессия моря продолжается и в турнейском веке, в течение которого происходило накопление преимущественно кластических осадков. Наличие в отложениях довольно обильных растительных остатков свидетельствует, по-видимому, о том, что морской бассейн был неглубоким, с большим количеством островов. Разрез отложений турне пестрый, с характерной сменой состава в вертикальном разрезе, связанный, вероятно, с колебательными движениями. Карбонатные фации представлены маломощными прослоями, содержат очень бедную, редкую фауну фораминифер. Турнейское море в рассматриваемом районе характеризуется аномальной соленостью, мелководьем, неблагоприятными условиями для развития фораминифер.

В ранневизейское время продолжают сохраняться неблагоприятные для существования фораминифер условия. Среди отложений этого возраста встречены спонголиты, свидетельствующие об обогащенности вод морского бассейна кремнеземом (SiO_2). Это привело к обедненности фораминифер в нижневизейское время; встречены единичные представители архедисцид и тетратаксисов.

Начиная со второй половины визе в бетпакдалинском морском бассейне происходит накопление карбонатных осадков с подчиненным количеством прослоев алевролитов и полимиктовых песчаников. С этим этапом связана вспышка видообразования фораминифер, причем изолированность бассейна привела к созданию эндемичного состава фауны. Особенно четко это выражено среди архедисцид.

В намюрском веке в связи с преобладанием восходящих движений на территории Южной Бет-Пак-Дала и Чуйской впадины происходит регрессия моря, с чем связано преобладание в верхней части разреза мелководных осадков: пелитоморфных известняков, алевролитов, песчаников. К этой части разреза приурочены преимущественно тетратаксисы и астероархедискусы очень мелких размеров. В среднекаменноугольное время продолжается поднятие территории и накопление терригенных осадков, в которых фораминиферы не обнаружены.

Таким образом, рассматриваемая территория в раннекаменноугольное время представляла обособленный бассейн. Своеобразие комплексов фораминифер затрудняет их применение для расчленения соответствующих отложений биостратиграфической схемы, разработанной в европейской части СССР и Тянь-Шане. Для этого региона необходима своя, местная схема биостратиграфии, основанная на монографическом изучении фораминифер и других групп фауны.

Л и т е р а т у р а

- Богущ О. И. и Юферев О. В. Фораминиферы и стратиграфия каменноугольных отложений Каратау и Таласского Алатау. Изд. Сиб. отд. АН СССР, 1962.
Вдовенко М. В. К вопросу о стратиграфическом распространении фораминифер в нижнем карбоне Центрального Казахстана. Матер. по геол., геофиз. и

- геохим. Украины, Казахстана и Забайкалья. Сб. 1. Киев, Изд. Киевск. гос. унив., 1963.
- Крестовников В. Н., Раузер-Черноусова Д. М. О фораминиферах из переходных от девона к карбону слоев (зона Etroeungt) Казахстана, Южного Урала и Самарской Луки. Докл. ДАН СССР, т. 20, № 7—8, 1938.
- Лебедева Н. С. Фораминиферы этренских отложений Тенизской впадины. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 98, 1956.
- Поярков Б. В., Скворцов В. П. Расчленение визейского яруса северной Ферганы (по данным изучения фораминифер). Новые данные по стратиграфии Тянь-Шаня. Инст. геол. АН Кирг. ССР. Изд. «Илим», 1965.
- Раузер-Черноусова Д. М. Материалы к фауне фораминифер каменноугольных отложений Центрального Казахстана. Тр. инст. геол. АН СССР, вып. 66, геол. сер., № 21, 1948.
- Рейтлингер Е. А. Фораминиферы пограничных слоев девона и карбона западной части Центрального Казахстана. Докл. АН СССР, т. 127, № 3, 1959.

Е. Ф. Попович

О ХАРАКТЕРЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ОПЕРКУЛИН ЭОЦЕНА ЮЖНЫХ ЕРГЕНЕЙ

Для современной палеонтологии характерно широкое внедрение методов математической статистики, в частности многомерного анализа. Под многомерным анализом подразумевается статистический анализ данных, состоящих из совокупности результатов измерений некоторого числа параметров биологической информации отдельных видов или видовых сообществ. Математической моделью, на которой обосновывается этот анализ, является многомерное нормальное распределение или комбинация нормальных распределений. При одномерном нормальном распределении изучается эффект, являющийся суммой влияния многих независимых случайных факторов. В многомерном случае нормальное распределение нередко является суммой многих и независимых явлений биологических, экологических и других факторов. Мы не будем останавливаться на определениях и терминах элементарной математической статистики, с которыми можно ознакомиться в любом соответствующем учебнике или пособии (например, в книге В. Ю. Урбаха «Биометрические методы», изд. «Наука», 1964).

Овладение методами многомерного анализа позволяет более полно освещать сложный характер таксономических, филогенетических и экологических проблем в палеонтологии. Несмотря на то что отдельные методы многомерного анализа применялись в палеонтологии сравнительно давно, однако лишь развитие и широкое внедрение электронной счетной техники позволяет полнее использовать сложный аппарат многомерной статистики. Применение электронно-вычислительной техники в палеонтологии позволяет добиваться значительных успехов при обработке массового палеонтологического материала (Reyment, 1961, 1963). Многомерный анализ предпочтителен в ситуации, когда в основе таксономических различий лежит степень близости скорее видовых признаков, чем родовых (Миллер, Кан, 1965), а также при изучении формо- и видообразования (Раузер-Черноусова, Рейтлингер, 1962).

Одной из проблем количественной палеонтологии являются методы и обоснование выделения устойчивых и некоррелированных (линейно не связанных) между собой признаков — параметров палеонтологического объекта, которые можно было бы рассматривать в качестве таксонов низшей или более высокой категории. К числу методов, позволяющих разрешать во многих случаях вышеуказанные проблемы, принадлежит метод «корреляционных плеяд» (Терентьев, 1959). Важным следствием выделения этим методом «признаков-индикаторов» является отнесение

последних к признакам, для которых характерна независимость в эволюции и относительно большое значение внутренних факторов развития по сравнению с внешними (Берг, 1964).

Не менее важной проблемой в палеобиометрии является изучение закономерностей начальных форм изменчивости, позволяющих проследить пути формообразования индивидуумов популяции. Разрешение задач подобного рода позволяет получить аппарат главного компонентного анализа. Насколько известно автору, в отечественной палеонтологической литературе не освещается методика ведения расчета путем «извлечения» главных компонент, поэтому ниже дается принципиальное краткое описание этого метода.

По Т. Андерсону (1963), главные компоненты — это линейные комбинации статистических или случайных величин, характеризующиеся дисперсиями, обладающими специфическими свойствами. Иными словами, если анализируются многие произвольно выбранные параметры палеонтологических объектов и нас интересуют именно отклонения, то применяемый метод сокращения первоначального числа параметров состоит в том, что линейные комбинации, имеющие малые дисперсии, опускаются, а рассматриваются лишь линейные комбинации с большими дисперсиями, т. е. те из выбранных первоначально параметров, для которых характерна значительная изменчивость.

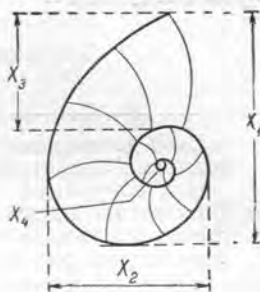
Главные компоненты являются характеристическими векторами ковариационной матрицы, и следовательно, извлечение главных компонент сводится к нахождению и биологической интерпретации характеристических векторов и корней ковариационной (или корреляционной) матрицы (Андерсон, 1963; Reyment, 1961, 1963). Компоненты извлекаются таким путем, что первая компонента является линейной комбинацией (преобразователем исходной величины к вектору главных компонент) с самой большой дисперсией; вторая компонента является линейной комбинацией, независимой от первой со следующей большой дисперсией, и так далее. Число главных компонент обычно меньше, чем число выбранных параметров.

Количественное значение получаемых характеристических корней и векторов ковариационных (или корреляционных) матриц позволяет оценивать и степень изменчивости выбранных параметров палеонтологических объектов.

В качестве примера использования метода главных компонент для выявления сильно изменчивых признаков-параметров рассматривается результат изучения крупных фораминифер *Operculina granulosa* Leu m. (A) (кровля бахчисарайского яруса) и *Operculina alpina* Dou v. (A) из эоценовых отложений (куберлинский горизонт бодракского яруса) Южных Ергеней.

Материал получен из керна структурных скважин, пробуренных в районе г. Элисты (Калмыцкая АССР). Для исследования было отобрано по 32 индивидуума каждой популяции. С целью исключения влияния онтогенетических изменений и полового диморфизма измерены были лишь взрослые особи и только А-формы популяций. Подобный подбор выборки определялся постановкой задачи.

Для изучения изменчивости признаков (в дальнейшем мы будем их называть параметрами биологической информации, или просто параметрами)



Параметры информации раковин оперкулин. А-форма.

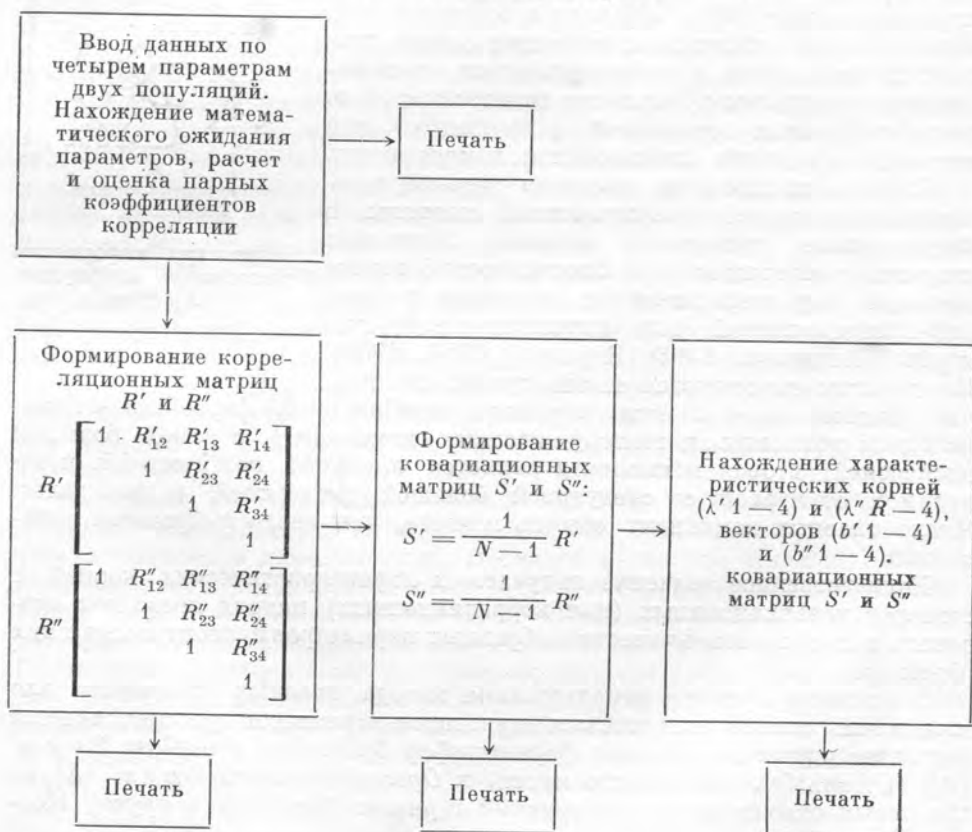
раковин оперкулин были измерены следующие диагностические параметры (Голев, 1961) (см. рисунок).

- X_1 — максимальный диаметр, измеренный по линии, проходящий через внешний край последней камеры и протоконх А-формы;
- X_2 — диаметр, измеренный по линии, перпендикулярной к линии максимального диаметра;
- X_3 — высота последнего оборота;
- X_4 — диаметр протоконха.

Данные измерения произвольно помещались в таблицах для двух популяций. Дальнейшие расчеты производились с помощью электронно-вычислительной машины (ЭВМ) типа «Минск-2» по программе, принципы которой изложены Т. Андерсоном (1963) и Р. Рейментом (Reyment, 1963).

Упрощенная блок-схема расчета ведения четырехкомпонентного (по числу выбранных параметров-признаков) главного компонентного анализа следующая:

Упрощенная блок-схема расчета главных компонент по четырем параметрам



Для упрощения блок-схемы не указывается ряд промежуточных, но необходимых при расчетах действий: перевод десятичных величин в двоичную систему записи, ввод констант и т. п. и первоначальных данных измерения по четырем параметрам.

Первоначально рассчитываются парные коэффициенты корреляции между всеми признаками (указанные действия совершаются над измерениями каждой популяции оперкулин).

Следующий этап — формирование корреляционных матриц R_1 и R_2 и затем ковариационных матриц S_1 и S_2 (дисперсионно-ковариационные матрицы более «чувствительны» и выдают больше информации).

Далее находятся характеристические корни и векторы двух полученных ковариационных матриц (S'_1 — по результатам измерений *O. granulosa* и S'_2 — для раковин *O. alpina*). Результат расчета корней приведен в таблице.

Т а б л и ц а
«Доли» изменчивости параметров у оперкулин

Виды	Характеристические корни (λ) вект.	«Доли» изменчивости параметров (V), %
<i>O. granulosa</i> Leym. (A)	$\lambda'_1 = 0.00943$	95.5
	$\lambda'_2 = 0.00485$	V_1 2.8
	$\lambda'_3 = 0.00128$	1.23
	$\lambda'_4 = 0.00047$	0.47
<i>O. alpina</i> Douv. (A)	$\lambda''_1 = 0.00974$	96.2
	$\lambda''_2 = 0.00421$	V_2 2.54
	$\lambda''_3 = 0.00136$	1.18
	$\lambda''_4 = 0.00038$	0.28

Как видно из приложенной таблицы конечных данных, наибольший процент изменчивости падает на максимальный диаметр (X_1) и высоту последнего оборота (X_3), и небольшие изменения испытывают другие параметры. Таким образом, в результате четырехмерного главного компонентного анализа ряда основных параметров получены сведения, что при изучении изменчивости крупных фораминифер из рода оперкулин таксономическое значение в большей степени следует придавать максимальному диаметру и высоте последнего оборота раковины.

Л и т е р а т у р а

- Андерсон Т. Введение в многомерный статистический анализ. М., Физматгиз, 1963.
- Берг Р. Л. Корреляционные плеяды и стабилизирующий отбор. В сб. «Применение математических методов в биологии». Изд. ЛГУ, 1964.
- Голев Б. Т. Представители рода *Operculina* и *Neooperculinoides* из эоценовых отложений Буковинско-Покутских Карпат. Палеонтол. сб., № 1, Львов, Изд. Львовск. унив., 1961.
- Миллер Е. Л., Дж. С. Кан. Статистический анализ в геологических науках. М., изд. «Мир», 1965.
- Раузер-Черноусова Д. М., Е. А. Рейтлингер. О формообразовании фораминифер. Вопросы микропалеонтологии, вып. 2, 1962.
- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол., № 9, 1959.
- Reyment R. A. Quadrivariate principal component analysis of *Globigerina yeguanensis*. Stockholm contrib. in Geology, vol. VIII, № 3, 1961.
- Reyment R. A. Paleontological applicability of certain recent advances in multivariate statistical analysis. Geol. förening. i Stockholm Förhand., vol. 85, pt. 2, 1963.

Е. В. Краснов

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ СКЛЕРАКТИНИЙ

Кораллы отряда Scleractinia Воугне известны большинству советских и зарубежных палеонтологов под названием «шестилучевых», или «гексакораллов». Недостаточная изученность филогении этой группы

организмов привела к значительным разногласиям при определении ее таксономического ранга. В одних работах эта группа рассматривается как подкласс (Соколов, 1955; Бендукидзе и Чиковани, 1962), в других как отряд (Vaughan and Wells, 1943; Wells, 1956; Краснов, 1963, 1964, 1965; Ивановский, 1965), наконец, Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952) объединил мезозойских и кайнозойских «гексакораллов» вместе с палеозойскими «тетракораллами» в составе отряда Madrogoraria.

В связи с тем, что исследованиями А. Ортманна, М. Огильви, О. Шиндевольфа, Ж. Аллуато и некоторых других палеонтологов убедительно доказано наличие у различных групп кораллов палеозоя, мезозоя и кайнозоя (и в частности, у «тетракораллов» и «гексакораллов») как радиальной, так и двусторонне-серияльной симметрии, мы считаем необходимым отказаться от употребления терминов «гексакораллы», «шестилучевые кораллы» в пользу предложенного Д. Буриом (Bourne, 1900) названия Scleractinia.

О родстве ругоз и склерактиний

До настоящего времени среди палеонтологов нет общепринятой точки зрения на происхождение склерактиний и вопрос этот дебатировался начиная с конца XIX в.

Ж. Дьюэрден (Duerden, 1902), Н. Н. Яковлев (1910, 1925), П. Раймонд (Raymond, 1921), Э. Дакэ (Dacque, 1935), Д. Хилл (1963) считали, что склерактинии и ругозы развивались независимо друг от друга. Н. Н. Яковлев (1925, стр. 82), в частности, писал: «Rugosa происходят от актиний, близких к Zoantheae, и представляют скелетобразующих потомков этой прародительской группы актиний. Zoantheae представляют бесскелетных потомков той же группы. Hexacoralla представляют скелетобразующих полипов, производных от Actiniae». Группа актиний, от которой, по Н. Н. Яковлеву, произошли ругозы и собственно Actiniae, связывалась единым корнем. Для этого исходного предка ругоз и склерактиний предполагалось существование шести первичных септ.

Многие исследователи отличительными признаками ругоз считали двустороннюю симметрию септального аппарата, наличие четырех первичных септ, перистое расположение септ, боковое приращение полипов к субстрату, явление помолодения у единичных форм, наличие днщц. Для склерактиний соответственно предусматривались обязательными радиальная симметрия септального аппарата, шесть первичных септ, осевое приращение к субстрату.

Другая группа исследователей, среди которых В. Хаак (Haacke, 1879), Э. Геккель (Haesckel, 1896), М. Огильви (Ogilvie, 1896—1897), А. Ортманн (Ortmann, 1889), В. Вейссермель (Weissermel, 1925), О. Шиндевольф (Schindewolf, 1939), Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952), Б. С. Соколов (1960), Е. В. Краснов (1963), считают неоправданным резкое противопоставление ругоз и склерактиний, находят в них много общих черт и генетически связывают эти две группы. Наиболее четко выразился по этому поводу О. Шиндевольф, подчеркнувший, что морфологические, онтогенетические и пространственно-временные данные приводят к единственно возможному и разумному выводу о филогенетической связи ругоз и склерактиний.

Ж. Аллуато в упомянутой, исключительно интересной сводке, критически пересмотрев старые и проанализировав полученные им и его сорудниками огромные материалы по морфологии, микроструктуре и гистологии современных и ископаемых представителей отряда Scleractinia, пришел к следующим выводам:

а) двусторонняя симметрия септального аппарата возвращается в мезозое и кайнозое к склерактиниям, а радиальная симметрия не является редкой у палеозойских ругоз;

б) при микроскопическом изучении склерактиний в них встречены все виды симметрии от 3- до 9-лучевых;

в) как в палеозое, так в мезозое и кайнозое у кораллов было мало форм, имеющих типичную радиальную симметрию.

Ж. Аллуато установил единство гистологических структур септ ругоз и склерактиний, направленность в развитии эндотекальных элементов их скелета и стенок. Все это привело его к признанию настолько тесного родства ругоз и склерактиний, что он стал рассматривать их в составе одного отряда.

Из недавно опубликованной работы Т. Г. Ильиной (1965) впервые стали известны ругозы мезозойского (раннетриасового) возраста, исследование которых позволило внести ясность в вопрос о происхождении склерактиний. Наибольший интерес представляют данные, полученные Т. Г. Ильиной, по представителям рода *Plerophyllum* Hinde, известного как из перми, так и из триаса. В частности, вид *P. dzjulfense* Iljin а переходит из поздней перми в ранний триас, где дает начало целому ряду новых видов, в том числе *P. differentiatum* Iljin а, обладающему очень сходными чертами со склерактиниями.

В онтогенезе представителей рода *Plerophyllum* на ранних стадиях возникают шесть протосепт в следующей последовательности: вначале аксиальная, состоящая из слившихся главной и противоположной септ, затем боковые и соседние с противоположной. Радиальный план симметрии в дальнейшем не сохраняется, так как метасепты в главных секстантах возникают, примыкая к боковым протосептам, а в противоположных — примыкая к протосептам, соседним с противоположной. Дальнейшее включение метасепт происходит в соответствии с законом Кундта только в четырех секстантах — около главной и около боковых протосепт по двусторонне-сериальному типу симметрии.

На наиболее взрослых стадиях онтогенеза *Plerophyllum* метасепты вновь утрачивают двусторонне-сериальную симметрию и располагаются радиально, как это происходит у многих склерактиний. По длине и толщине метасепты взрослых кораллитов *Plerophyllum*, *Pleramplexus* дифференцируются на септы 1-го, 2-го, а иногда и 3-го цикла.

У позднепермских и раннетриасовых плерофиллид Закавказья наблюдалась значительная «...изменчивость признаков, стабильных у более древних их представителей» (Ильина, 1965, стр. 34). Главная септа у плерофиллид располагается в пределах одного и того же вида на выпуклой, на вогнутой и даже на боковой сторонах. В онтогенезе часто наблюдается преобразование булавовидных септ с утолщениями на осевых концах в клиновидные.

Таким образом, целый ряд признаков указывает на то, что представители сем. Plerophyllidae и, в частности, род *Plerophyllum* являются переходными от ругоз к склерактиниям (Schindewolf, 1939; Соколов, 1960; Ильина, 1965).

Изучение склерактиний подтверждает родство их с ругозами. Так, двусторонне-сериальный способ заложения септ встречается у *Pleuros-milia* From., *Thamnasteria* Les., *Dermosmilia* Kobu, *Calamophyllia* Blainv., *Placogyra* Kobu, *Amphiastraea* Etall., *Actinaraea* d'Orb., *Epistreptophyllum* Milasch., *Stylina* Lam., *Icaunchelia* Beuv.

У некоторых представителей родов *Stylina* Lam., *Comophyllia* d'Orb., *Epistreptophyllum* Milasch. в процессе онтогенеза наблюдалась смена радиальной симметрии заложения протосепт двусторонне-сериальным заложением метасепт. У единственного титонского представи-

теля рода *Glenaraea* Ро́хта (*G. jurensis* Красно́в, 1964) протосепты закладываются совершенно необычно. У юных особей возникают 4 протосепты. С увеличением размеров количество септ увеличивается до 6, а у вполне взрослых индивидуумов — до 8—9. При этом следует отметить слабую дифференциацию септ различных циклов заложения, которые лишь несколько отличаются по длине и толщине, а в отдельных случаях вообще не отличаются. У титонских видов рода *Amphiastraea* Etall. число протосепт равно 5, у рода *Actinaraea* d'Orb. метасепты закладываются и растут лишь в четырех секстантах — около главной и боковых протосепт. Главная и противоположная главной протосепты сохраняются у представителей рода *Epistreptophyllum* Milasch., относящихся к одному из высокоорганизованных подотрядов склерактиний Fungiina.

Изучение онтогенеза кораллов методом параллельных срезов показало большое разнообразие типов заложения и развития септальных аппаратов. Основные типы септальных аппаратов юрских и меловых склерактиний следующие: радиальный, радиальный с появлением главной и противоположной септ на взрослых стадиях онтогенеза, радиальный, сменяющийся в процессе онтогенеза двусторонне-сериальным, двусторонний с четырьмя протосептами, двусторонний с пятью протосептами, линейно-двусторонний, асимметричный. Более подробно типы заложения септ у склерактиний описаны автором в специальной статье, сданной в печать ежегодника Всесоюзного палеонтологического общества.

У многих мезозойских склерактиний встречено столь характерное для ругоз перистое расположение септ и срастание их боковых поверхностей с внутренними краями септ последующих циклов. Это явление изучено на богатом материале по юрским склерактиниям Крыма, Карпат и Молдавии. Наиболее часто перистое расположение и срастание септ отмечено у *Thamnasteria* Les., *Microsolena* Lam., *Comophyllia* d'Orb., *Brachyseris* All., *Actinaraea* d'Orb.

Н. Н. Яковлев (1956) и некоторые другие исследователи считали, что в процессе филогенеза ругозы утрачивают тенденцию к боковому прикреплению и рогообразной форме кораллитов и в конце палеозоя переходят исключительно к цилиндрическим и прямым коническим формам. Но, как показывает изучение мезозойских склерактиний, и у них нередко встречаются рогообразно согнутые одиночные кораллы не только с осевым, но и с боковым прикреплением. Среди них титонские *Pleurosmilia* Fгом., *Epistreptophyllum* Milasch.

В коллекции К. К. Фохта¹ по крымской юре, собранной к VII Международному геологическому конгрессу в 1897 г., имеется спирально свернутый экземпляр оксфордской *Montlivaltia* Lamouig. с сохранившимся местом прикрепления кораллита к субстрату. Если придать этому одиночному кораллу положение, которое он занимал когда-то на морском дне, то изумленному взору представляется картина, при которой устье кораллита и место прикрепления его к субстрату находятся почти на одном уровне. При этом устье кораллита обращено не вверх, как у подавляющего числа известных *Anthozoa*, а вниз с небольшим боковым наклоном.

Палеоэкологические реконструкции поселений отмеченных одиночных склерактиний *Pleurosmilia*, *Epistreptophyllum*, *Montlivaltia* позволяют сделать вывод, что согнутость и боковое прикрепление кораллов являются результатом воздействия на них движущейся воды, осадков и других факторов внешней среды. Обитая, подобно ругозам, в условиях прибрежного мелководья и среди рифовых фаций, одиночные склерактинии чаще всего

¹ Коллекция К. К. Фохта хранится в Музее кафедры исторической геологии Ленинградского государственного университета (колл. 98).

располагались рогообразно, поворачиваясь выпуклой стороной в сторону берега, что защищало чашку от вредных воздействий ила и песка. Одним из доказательств такого расположения является, по нашему мнению, отсутствие на выпуклой стороне кораллов эпитекальных образований, которые сошлифовываются водой, откатывавшейся с берега, тогда как на вогнутой стороне эпитека сохраняется.

О родстве склерактиний и ругоз говорит и наличие в их скелете днищ. Хотя изучение горизонтальных элементов скелета склерактиний показывает, что у многих представителей этой группы днища отсутствуют и вместо них развиваются диссепименты, имеются многочисленные юрские и меловые *Cyathophora* Mich., *Cryptocoenia* d'Orb., *Thecosmilia* Edw. с прекрасно развитыми днищами. У многих каменноугольных и пермских ругоз днища в периферических зонах кораллитов также теряют свою индивидуальность (расщепление днищ). Эти факты указывают на определенную направленность в развитии ругоз и склерактиний.

При определении характерных признаков ругоз часто указывают на явление помолодения (термин Н. Н. Яковлева, 1910), наиболее наглядно демонстрируемое у среднедевонских *Ceratophyllum ceratites* (Fresch) и некоторых *Zaphrentis*. Сущность помолодения, по Н. Н. Яковлеву, заключается в возникновении внутри материнской чашки полипа «дочерней» чашки. По достижении ею определенных размеров в ней появляется еще одна и т. д. В результате образуется серия вложенных одна в другую чашек. Морфологически близкая картина наблюдается при внутричашечном почковании, хотя при помолодении настоящего разномержения не происходит и все сужения чашки происходят у полипов одного поколения. Аналогичное явление имеет место и у склерактиний. Позднеюрские одиночные полипы, относящиеся к *Epistreptophyllum* Milasch., *Montlivaltia* Lamour., развивавшиеся до определенного момента в виде высоких равномерно расширявшихся конусовидных форм, вдруг резко сужаются по ширине, а затем продолжают рост уже в этом суженном состоянии (Краснов, 1965). Вероятнее всего, явление помолодения связано с экологическими приспособлениями кораллов, обитавших в условиях значительного приноса терригенного материала и «стремящихся» избежать поступления этого материала во внутреннюю полость разовым или неоднократным (в зависимости от обстоятельств) сужением чашек.

Большое значение в последние годы приобрело изучение гистологических структур кораллов. Некоторые палеонтологи, например Ван Хунчжен (Wang, 1950), считают, что гистологические структуры скелетных элементов, и прежде всего септ, должны быть положены в основу систематики. Однако изучение гистологии кораллов находится пока лишь в стадии накопления фактов и делать далеко идущие выводы по ним было бы опрометчиво. Можно констатировать лишь однотипность гистологических структур септ ругоз и склерактиний. Как у тех, так и у других выделяются три основных типа: склеродермитно-трабекулярный, пластинчатый и турбиноидный. Первый из этих типов преобладает у склерактиний, второй и третий — у ругоз.

Чтобы закончить сопоставление отдельных признаков, считавшихся до недавнего времени типичными для одной группы кораллов и нетипичными для другой, отметим, что перистость септ, столь характерная для склерактиний, иногда встречается и у ругоз (*Calostylis*).

Все вышесказанное показывает, что дифференциация отдельных групп коралловых полипов не может более основываться на отдельных, даже кажущихся неизбежно типичными признаках и в основу их действительного разделения должен быть положен филогенез.

Основные направления филогенеза

Из-за недостаточной изученности склерактиний лишь Д. Уэллсу (Wells, 1956) удалось создать достаточно стройную схему их филогенеза. В этой схеме наиболее четко выделяются ветви, отвечающие подотрядам системы Т. Вогана и Д. Уэллса (Vaughan and Wells, 1943): *Astrocoeniina*, *Fungiina*, *Faviina*, *Caryophylliina*. Подчеркивая преемственность линий развития склерактиний от ругоз, Д. Уэллс сопоставляет их с тремя подотрядами ругоз: *Cystiphyllina*, *Columnariina*, *Streptelasmatina*.

На этом основании он делает вывод, что склерактинии, как и ругозы, не являются монофилетическими группами. К аналогичному выводу еще в 1896 г. пришла М. Огильви. Кроме Уэллса, полифилетический характер ругоз и склерактиний отмечают М. Леконт, Ж. Аллуато, Г. Колошвари.

Сторонниками монофилетического происхождения склерактиний являются О. Шиндевольф, Б. С. Соколов, Т. Г. Ильина, А. Б. Ивановский, рассматривающие склерактинии в качестве потомков *Polyscoeliina*. Наиболее полно эта точка зрения отражена в последней работе Т. Г. Ильиной, посвященной позднепермским и раннетриасовым ругозам Закавказья. Составленная ею схема родственных связей ругоз и склерактиний исходит из того положения, что, «по-видимому, все три более древних подотряда склерактиний ведут начало от сем. *Plerophyllidae* и, в частности, от рода *Plerophyllum*, являющегося их непосредственным предком. В основе шестилучевых кораллов, очевидно, лежит род *Triadophyllum*, относящийся еще к промежуточной группе» (Ильина, 1965, стр. 34).

Г. Колошвари (Kolosváry, 1960) в своих филогенетических построениях развивает классификацию мадрепоровых кораллов, предложенную Ж. Аллуато в 1952 г. Подразделив кораллы по характеру развития на три группы — консервативную, эластичную и прогрессивно-регрессивную, Г. Колошвари следующим образом группирует подотряды классификации Ж. Аллуато:

Группы развития	Подотряды	
	по Г. Колошвари, 1953	по Ж. Аллуато, 1952
I. Консервативная	<i>Amphiastraeina</i>	<i>Archaeocaeniina</i>
II. Эластичная	<i>Stylinina</i>	<i>Stylinina</i>
	<i>Archaeocaeniina</i>	<i>Astraeoina</i>
	<i>Meandriina</i>	<i>Meandriina</i>
III. Прогрессивно-регрессивная	<i>Astraeoina</i>	<i>Amphiastraeina</i>
	<i>Caryophylliina</i>	<i>Caryophylliina</i>
	<i>Fungiina</i>	<i>Fungiina</i>
	<i>Eupsammiina</i>	<i>Eupsammiina</i>

Г. Колошвари считает, что в развитии постпалеозойских мадрепоровых кораллов было два основных направления — ветвь *Fungiina* и ветвь *Astraeoina*. Они обособились, по мнению Г. Колошвари, где-то в палеозое, а в мезозое и кайнозое разошлись, давая боковые ветви. Для направления *Fungiina* боковой ветвью он считает *Eupsammiina*, а для направления *Astraeoina* — все остальные подотряды.

Схема Колошвари представляет значительный интерес, так как в ней нашли отражение важные элементы реальной эволюции наиболее древ-

них триасовых склерактиний, хорошо известных автору схемы по большим материалам из Венгрии и Чехословакии.

Рассмотрим далее в самых общих чертах эволюцию наиболее древних триасовых склерактиний. Уже с первого момента своего появления склерактинии выступают как сильно дифференцированная группа, в которой выделяются:

1) колониальные представители семейств *Pinacophylliidae*, *Stylophylliidae*, *Syathophoriidae*, *Stylinidae*, сохранившие в строении скелета черты, присущие ругозам (наличие днищ, способ включения септ, отсутствие пористости скелетных элементов, археотекальная стенка и др.);

2) одиночные кораллы семейств *Montlivaltiidae*, *Conophylliidae*, *Proscyclolitiidae* (септы сплошные или пористые, стенка археотекальная или паратекальная);

3) колониальные кораллы, относящиеся к сем. *Thamnasteriidae* (септы пористые, стенка между кораллитами отсутствует, имеются синаптикулы).

Эти три группы склерактиний намечаются уже с анизийского века триаса и прослеживаются в дальнейшем как самостоятельные филогенетические ветви, претерпевающие различные осложнения, но сохраняя характерные черты. Мы предлагаем для направлений филогенеза склерактиний — археоценидное для первой группы, астреидное — для второй и фунгидное — для третьей. Самым удивительным образом направления развития склерактиний сопоставляются с направлениями развития ругоз — колюмнариидным, стрептелеазматидным и цистициллидным. Изучением позднепермских и триасовых плерофиллид (Ильина, 1965) подтверждается, что астреидная ветвь развития одиночных склерактиний появилась как прямое продолжение одиночных стрептелеазматид. Колюмнарииды обнаруживают сходство с археоценидами в основных признаках строения скелета, однако связующие звенья между ними следует искать, по нашему мнению, не среди высокоспециализированных пермских ругоз, обладающих сложной осевой колонной, как это имеет место, например, у *Waagenophyllum*, а среди более древних *Lithostrotionidae* или даже среди *Favistellidae*, являющихся вероятными предковыми семействами для склерактиний, относящихся к *Actinastraeidae* и *Syathophoridae*. При поисках исходных форм для фунгидной ветви склерактиний, представленной исключительно колониальными *Thamnasteriidae* с пористыми стенками, обращают на себя внимание представители единственного среди ругоз сем. *Calostylidae*, обладающие пористостью септ и радиальным типом септального аппарата.

Нетрудно заметить, что при сопоставлениях ругоз и склерактиний мы оперировали представителями, весьма удаленными по времени существования, но близкими по комплексу морфологических признаков. Из рассмотрения направлений филогенеза склерактиний и ругоз можно сделать следующий вывод: ругозы и склерактинии в течение всего времени своего существования развивались по трем направлениям, в пределах которых основные черты сходства (способ размножения, строение стенок, пористость септ) устойчиво сохранялись. Поэтому существующие классификации ругоз и особенно склерактиний как не отражающие филогенеза требуют пересмотра. В их нынешнем понимании ругозы и склерактинии — категории искусственные. В новой системе вместо ругоз и склерактиний следует ввести один подкласс, подразделяемый на три отряда в соответствии с тремя направлениями развития этих групп. Бесскелетные ныне существующие формы (*Actinaria*, *Corallimorpharia*), обычно объединяемые со скелетообразующими кораллами в один подкласс, очевидно заслуживают выделения в самостоятельный таксон высшего порядка (подкласс или даже класс), так как полную утрату скелета вряд ли можно сравнивать с его частичными изменениями.

Понимая вид как категорию органического мира, объективно существующую, нельзя не признать вместе с тем, что выделение видов зачастую имеет субъективный характер. Проблема установления вида у склерактиний является одной из труднейших. Будучи донными, чаще всего прикрепленными организмами, склерактинии исключительно быстро реагируют на мельчайшие изменения во внешней среде морфологическими изменениями в строении скелета и мягких тканей. Для выделения видов склерактиний почти полностью неприемлемы такие признаки, как характер роста колоний (форма роста), размеры отдельных кораллитов, форма чашек, степень их углубленности. Указанные признаки часто непостоянны даже у особей одной и той же колонии и отражают экологическую изменчивость признаков, не передающуюся по наследству. Для определения критериев вида автором изучались изменения, происходившие с представителями всех подотрядов классификации Ж. Аллуато (Alloiteau, 1952) от триасовых до современных. Установлено, что каждый вид характеризуется комплексом признаков, из которых наиболее важные: характер заложения септ в онтогенезе, число септ, относительные размеры септ разных циклов, иногда размеры чашек, расстояние между центрами кораллитов, диаметр столбика, строение и размеры короны сваек, высота кораллитов.

Рассмотрим некоторые примеры.

У всех видов подотрядов *Archaeosaeiniina*, *Stylinina*, *Amphiastraeina*, *Fungiina* размеры чашек и расстояния между центрами кораллитов варьируют в широких пределах, не обнаруживая закономерности, но септальный аппарат развивается направленно. Все известные виды рода *Stylinia* Lam. по строению септального аппарата делятся на три группы (с 6, 8 и 10 протосептами), прослеживаемые с триаса до конца раннего мела. У триасовых форм рода *Astinastraea* d'Orb. число септ первого цикла заложения равно 5. В юре появляются виды с 6 и 8 протосептами, а в мелу вновь преобладают виды с 5 протосептами. У видов *Amphiastraea* Etall. и *Thamnasteria* Les. преобладает закладка септ в числе, кратном 6, но встречаются также виды с 8 и 10 септами первого цикла. У юрских и меловых *Latiphyllia* From. и *Ovalastraea* d'Orb. септы закладываются всегда в числе, кратном 6, количество септ значительно варьирует даже у близких одновозрастных видов. Размеры чашек отличаются относительным постоянством.

В подотряде *Meandriina* у родов *Rhipidogyra* Edw., *Placogyra* Kobu, *Psammogyra* From. для диагностики важны размеры чашек и кораллитов в поперечнике. У *Rhipidogyra*, к примеру, по времени происходит растяжение чашек по длинной оси и одновременное сжатие — по короткой. Септы у всех *Meandriina* закладываются в числе, кратном 2.

Представители *Caryophylliina* отличаются постоянством размеров чашки, высоты кораллитов, диаметров столбиков, размеров и строения короны сваек. Направленные изменения обнаруживают септальный аппарат, прогрессивно растет число септ во времени. Не вполне ясно значение для разграничения видов таких признаков, как высота кораллитов, размер чашки и другие размеры.

Наиболее необычно видообразование у представителей подотряда *Eupsammiiina*, прослеженное на представителях рода *Eupsammia* Edw. с миоценовых до ныне живущих видов. Число септ у подавляющего большинства видов постоянно и достигает 96, но миоценовые виды значительно крупнее современных.

Вышеприведенные данные показывают, что комплексы признаков, характеризующие роды и виды в различных подотрядах склерактиний, различны.

Типы изменчивости

На ископаемом материале устанавливаются изменения, претерпеваемые склерактиниями в процессе онтогенеза (возрастная изменчивость), изменения взрослых форм, зависящие исключительно от влияния внешней среды и не передающиеся по наследству (экологическая или адаптационная изменчивость) и, наконец, направленные изменения в процессе филогенеза отдельных представителей и групп (эволюционная изменчивость).

Остановимся лишь на двух примерах, характеризующих возрастную изменчивость склерактиний. Ж. Лафюст (Lafuste, 1957), изучая остатки стилинид из верхнего оксфорда Франции, выделил в составе рода *Stylina* подрод *Heliostylina*, представители которого в процессе онтогенеза временно приобретают двусторонне-сериальную симметрию септального аппарата, тогда как на ранних и вполне взрослых стадиях их развития симметрия — радиальная (шестилучевая). Переходная стадия, названная десятилучевой, характеризуется следующей формулой септального аппарата: $6C_28C_3$, тогда как взрослые стадии имеют септальный аппарат, построенный по формуле $6C_16C_212C_3$.

Исключительно интересные возрастные и экологические изменения наблюдала Н. С. Бендукидзе у представителей позднемелового вида *Diploctenium lunatum* (Vug.). Вот какими представляются эти изменения, по данным Н. С. Бендукидзе (1965, стр. 23): «В начале онтогенеза колония проходит стадию одиночного кораллита, прикрепленного конусообразной ножкой, потом флабеллоидную стадию, напоминая *Phylosmilia* Fom., затем чашечка постепенно приобретает веерообразную форму, тяжелея, коралл теряет устойчивость в условиях подвижной воды на рыхлом грубозернистом грунте, ложится на бок. В случае удовлетворительного водообмена он продолжает расти как в дистальном, так и в проксимальном направлениях». Далее Н. С. Бендукидзе указывает, что ножка *Diploctenium lunatum* (Vug.), после того как колония принимает горизонтальное положение на грунте, растет подобно одиночному кораллу. Длина ножки зависит от условий обитания.

Об экологической изменчивости склерактиний автором написана специальная статья (Краснов, 1965), поэтому здесь ограничимся лишь самыми общими положениями. Приток пищевых частиц, осадки, гидродинамический режим, характер грунта оказывают исключительно большое влияние на морфологию кораллов. Экологическими причинами вызываются изменения в общей форме колоний и одиночных полипов, в ориентировке устьевых частей полипов и отдельных особей в колониальных полипниках, в обволакивании коралловыми колониями посторонних предметов, возвышающихся над морским дном, в изменениях формы и размеров кораллитов, в исчезновении и появлении эпитекальных наростов.

Наиболее интересным типом изменчивости склерактиний является, несомненно, эволюционная изменчивость, но конкретных описаний подобных явлений мы до сих пор не имеем. Можно лишь констатировать, что в процессе филогенеза этой группы организмов происходили направленные изменения следующих признаков:

- 1) стенки сменялись в следующей последовательности: археотека — септотека — паратека — синаптикулетека;
- 2) происходил переход от кораллов со сплошными септами и стенками к кораллам с пористыми септами и стенками;
- 3) исчезали днища;

- 4) появлялись короны сваек;
- 5) появлялись синаптикулы;
- 6) прогрессивно усложнялось строение септальных аппаратов;
- 7) в некоторых ветвях осуществлялся переход от одиночных форм к колониям.

Темп эволюции склерактиний

Во времени происходит быстрая смена не только видовых, но и родовых комплексов склерактиний, существовавших в одинаковых или близких фациальных условиях. Для каждого века и его частей устанавливается характерный комплекс родов и видов склерактиний. При значительных видовых отличиях склерактиний из различных палеозоогеографических провинций родовой состав достаточно однотипен даже в самых удаленных местонахождениях.

Совместное нахождение склерактиний и аммонитов позволило установить одновременность преобразований в развитии этих столь далеко отстоящих групп организмов, связанную, как нам кажется, прежде всего с действием абиотических факторов. К таким факторам относятся изменения физико-географических условий обитания фаун. Воздействие изменений физико-географических условий на эволюцию организмов осуществлялось через обмен веществ, наследование приобретенных признаков и естественный отбор. Вместе с тем многие склерактинии из различных филогенетических ветвей обнаруживают конвергентное развитие в связи с обитанием в сходных условиях. Распознать конвергенцию в развитии склерактиний вполне возможно, если видеть в ископаемом остатке не один-два признака, а их комплекс.

Изучение закономерностей эволюции склерактиний имеет важное значение для геологической практики в связи с разработкой детальных био-стратиграфических схем карбонатных отложений мезозоя и кайнозоя, перспективных на нефть, газ и другие полезные ископаемые. Склерактинии были и остаются важнейшими рифостроящими организмами, поэтому их изучение важно также для познания палеогеографии и тектонических особенностей многих районов земного шара.

Литература

- Бендукидзе Н. С. и Чиковани А. А. Подкласс *Nehaxocoralla*. Шестилучевые кораллы. Основы палеонтологии, т. 2, стр. 354—417. Изд. АН СССР, 1962.
- Бендукидзе Н. С. К экологии, онтогенезу и систематике представителей верхнемелового рода *Diploctenium* Goldf. В сб. «Склерактинии мезозоя СССР». М., изд. «Наука», 1965.
- Ивановский А. Б. Древнейшие ругозы. М., изд. «Наука», 1965.
- Ильина Т. Г. Четырехлучевые кораллы поздней перми и раннего триаса Закавказья. М., изд. «Наука», 1965.
- Краснов Е. В. Стратиграфия и кораллы титона Байдарской, Хайтинской и Варнаутской долин Горного Крыма. Автореферат диссертации. 1963.
- Краснов Е. В. Новые титонские кораллы Крыма. Палеонт. журн., № 4, 1964.
- Краснов Е. В. Об экологических особенностях титонских склерактиний Крыма и их генетических связях. В сб. «Склерактинии мезозоя СССР». М., изд. «Наука», 1965.
- Соколов Б. С. Табуляты палеозоя европейской части СССР. Введение. Общие вопросы систематики и истории развития табулят (с характеристикой морфологически близких групп). Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 85, 1955.
- Соколов Б. С. Пермские кораллы юго-восточной части Омолонского массива. Палеонт. сб., 2. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 154, 1960.
- Хилл Д. Возможные промежуточные формы между альционариями и табулятами, табулятами и ругозами, а также ругозами и шестилучевыми кораллами. Тр. XXI Междунар. геол. конгресса, вып. 1. М., ИЛ, 1963.
- Яковлев Н. Н. О происхождении характерных особенностей *Rugosa*. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 66, 1910.
- Яковлев Н. Н. Учебник палеонтологии. Л.—М., Госиздат, 1925.

- Яковлев Н. Н. Организм и среда. Изд. АН СССР, 1956.
- Alloiteau J. Madreporaria. Dans «Traité de Paleontologie», t. 1, Paris, 1952.
- Bourne J. C. Anthozoa in: Treatise on zoology, 117, 1900.
- Dacque E. Organische Morphologie und Paläontologie. Bd. VIII, 1935.
- Duerden J. Order of appearance of the mesenteries and septa in the Madreporaria (The Morphology of the Madreporaria, 1). Relationships of the Rugosa (Tetracoralla) to the living Zoantaea. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) 9. London, 1902.
- Haacke W. Über das System und den Stammbaum der Corallen-Classe. Zool. Anz. 2. Leipzig, 1879.
- Haeckel E. Systematische Phylogenie Entwurf eines natürlichen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte, 2. Systematische Phylogenie der wirbellosen Thiere (Invertebrata), XVIII. Berlin, 1896.
- Kolosváry G. Système des phénomènes vitaux. Act. XI Congr. Internat. Philos., vol. 6. Bruxelles, 1953.
- Kolosváry G. The phylogenetic classification of the Madreporarian corals. Journ. paleontol., vol. 34, No. 5. London, 1960.
- Lafuste I. La symétrie et le développement de l'appareil septae chez quelques polypiers anthozoaires de la famille des Stylinidae. Bull. Soc. Geol. France, sér. 6, t. 7, fasc. 1—3. Paris, 1957.
- Ogilvie M. Korallen der Stramberger Schichten. Palaeontographica, Suppl. Bd. 2. 1896—1897.
- Ortmann A. Beobachtungen an Steinkorallen von der Südküste Ceylons. Zool. Ib. Abth. System. usw., 4. Iena, 1889.
- Raymond P. The history of corals and the «limelles» ocens. Amer. J. Sci., 2, New Haven, Conn. 1921.
- Schindewolf O. H. Stammesgeschichtliche Ergebnisse an Korallen. Paläontol. Z., Bd. 21, 1939.
- Vaughan T. W. and Wells J. W. Revision of the suborders, families and genera of the scleractinia. Geol. Soc. America, sp. pap. No. 44, 1943.
- Wang H. C. A Revision of the Zoantharia Rugosa in the Light of Thier Minute Skeletae Structures. Trans. Roy. Soc. London, 1950.
- Weissermel W. Die Korallen des deutschen Muschelkalks. I. Unter. Muschelkalk. Preuss. geol. Landesanst. Jahrb. (Berlin). Bd. 46, 1925.
- Wells J. W. Scleractinia. In: Treatise on Invertebrate Paleontology, Part F, 1956.

Л. М. Донакова, Е. И. Качанов, А. К. Проскурина

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ РАННЕКАМЕННОУГОЛЬНОЙ ФАУНЫ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ МАГНИТОГОРСКОГО СИНКЛИНОРИЯ

Магнитогорский синклиорий характеризуется широким распространением, хорошей обнаженностью и слабым метаморфизмом осадочных и вулканогенных пород нижнего карбона. Органические остатки¹ в них довольно многочисленны, но встречаются спорадически в отдельных прослоях известняков, однако значительные по мощности турнейские и в меньшей степени ниже- и средневизейские толщи оказываются недостаточно или совсем ими не охарактеризованными. Количество разрезов, в которых можно наблюдать взаимоотношения отложений нескольких горизонтов, незначительно. Вместе с тем детальное изучение их² показало, что, дополняя друг друга, они позволяют составить достаточно полный разрез нижнекаменноугольных отложений и тем самым дают материал для разрешения важного вопроса о развитии фауны в раннем карбоне на рассматриваемой территории.

¹ Упомянутые ниже фораминиферы определены А. К. Проскуриной (Челябинская геологическая экспедиция); кораллы монографически изучены Е. И. Качановым (Челябинская геологическая экспедиция), брахиоподы — Л. М. Донаковой (ВСЕГЕИ).

² С севера на юг: по рекам Малому Кизилу и Анальку (у пос. Смеловский), у оз. Мулдак-Куль, на горе Магнитной, в Кременном логу, по рекам Уралу (пос. 2 — Плотина — пос. Агапово), Сухой Речке, Янгельке (д. Борисово — пос. Искра), на горе Круглой, по рекам Большому Кизилу, Кипчаку (выше пос. Обручевский), Худолазу.

Единая стратиграфическая шкала				Урал							
система	отдел	ярус	подъярус	Родовая зона	Унифицированная региональная стратиграфическая схема, 1964		Магнитогорский район				
					местная зона	горизонт	этап	стадия	комплексы видов		
Каменноугольная	Нижний	Визейский	верхний	Намюрский	верхний	<i>Reticuloceras</i>	<i>Pseudostaffella antiqua, Eostaffella postmosquensis</i>	Сюранский	Визейско-намюрский	поздневизейско-намюрская	VIII
				нижний	<i>Homoceras</i>	<i>Eostaffella protvae, Gigantoproductus latissimus</i>	Устьсарбайский				
					<i>Eumorphoceras</i>						
			средний	Dibunophyllum	подзона D ₃	<i>Endothyranopsis sphaericus, Striatifera striata</i>	Нижнегубахинский	VII			
					подзона D ₂	<i>Endothyranopsis crassus, Gigantoproductus giganteus</i>	Ладейнинский				
					подзона D ₁	<i>Archaediscus moelleri gigas, Gigantoproductus maximus</i>	Губашкинский				
		нижний	Seminula	подзона S ₂	<i>Lepidodendron glincanum</i>	Западноуральский	IV				
				подзона S ₁				ранневизейская	V узунзяльск		
				подзона C ₂					III гумбейский		
		Турнейский	верхний	Caninia	подзона C ₂	<i>Palaeotextularia diversa, Plicatifera humerosa</i>	Косвинский	Турнейский	позднетурнейская	II Косвинский	
					подзона C ₁	<i>Spinoendothyra costifera, Plicatifera hyperborea</i>	Кизеловский			I Кизеловский	

Местоположение района на юго-восточной окраине Новоземельско-Уральской зоогеографической провинции, по соседству с Казахстанской зоогеографической провинцией, повышает актуальность изучения здесь закономерностей развития и путей миграции фауны.

Раннекаменноугольные фораминиферы, кораллы и брахиоподы Магнитогорского синклинория в своем развитии прошли несколько этапов. В развитии фораминифер и кораллов выделяются два этапа: турнейский и визейско-намюрский, в развитии брахиопод — три: турнейский, визейский и намюрский (таблица).

Турнейский этап

Турнейский этап развития брахиопод соответствует по продолжительности турнейскому веку. Аналогичный этап развития фораминифер и кораллов закончился в Магнитогорском синклинории позднее, к концу косьвинского времени.¹

Фаунистически достоверно датированные нижнетурнейские отложения в Магнитогорском синклинории известны в очень редких пунктах (Либрович, 1936; Плюсин и Плюшина, 1962; Попова, 1963). Остатки брахиопод и кораллов в них единичны, имеют плохую сохранность и изучены совершенно недостаточно. Раннетурнейские фораминиферы изучены несколько лучше. В известняках, вскрытых скв. 707 на г. Магнитной, обнаружен небогатый комплекс фораминифер, относящийся к зоне *Quasiendothyra kobeitusana* (Raus.).

Позднетурнейская стадия. Позднетурнейская стадия развития фораминифер характеризуется расцветом турнейских плектогир, турнейеллид и однокамерных примитивных форм. Среди них удалось выделить два последовательно сменяющих друг друга комплекса.

I (кизеловский) комплекс составляют *Tournayella discoidea* Dain, *T. kisella* Malakh., *T. regularis* Malakh., *T. subangulata* (Moell.), *T. gigantea* var. *minoris* Lip., *Septatournayella segmentata* (Dain), *Carbonella spectabilis* Dain, *Quasiendothyra rotayi* Leb., *Plectogyra latispiralis* (Lip.), *Pl. rjausakensis* (N. Thern.), *Pl. inflata* (Lip.), *Pl. recta* (Lip.), *Pl. costifera* (Lip.), *Pl. paracostifera* (Lip.), *Pl. spinosa* (N. Thern.), *Pl. tenuiseptata* (Lip.), *Pl. tuberculata* (Lip.) и др.

II (косьвинский) комплекс² фораминифер соответствует одноименному комплексу кораллов и ранневизейскому комплексу брахиопод. В его состав, по нашим данным, входят *Tournayella discoidea* Dain, *T. moelleri* Malakh., *T. gigantea* var. *minoris* Lip., *Haplophragmella flexuosa* Malakh., *Ammobaculites multicameratus* Lip., *Dainella* sp., *Plectogyra inflata* (Lip.), *Pl. costifera* (Lip.), *Pl. paracostifera* (Lip.), *Pl. tenuiseptata* (Lip.), *Pl. spinosa* (N. Thern.), *Pl. kosvensis* (Lip.), *Pl. latispiralis* (Lip.), *Pl. ex gr. similis* (Raus. et Reitl.), *Palaeotextularia irregularis* Malakh., *Spiroplectamina nana* Lip., *Tetrataxis expansus* Malakh. и др. Общий фон этого комплекса составляют формы, имевшие распространение и в кизеловское время (*Earlandia*, *Parathurammia*, *Glomospira*, *Brunsia*, *Tournayella*, *Plectogyra*). Наряду с этим характерно увеличение роли плектогир с низкими, медленно возрастающими в высоту оборотами и большим числом камер (*Plectogyra inflata*, *Pl. cf. recta*, *Pl. costifera*, *Pl. paracostifera*, *Pl. tenuiseptata*, *Pl. spinosa*).

¹ По Унифицированной региональной стратиграфической схеме Урала (1964 г.) косьвинский горизонт относится к нижнему визе.

² Ранее описан Т. В. Прониной (1962) под названием «луньевского комплекса».

К концу косьвинского времени турнейеллиды почти полностью вымирают. Из визейских форм появляются *Plectogyra* ex gr. *similis*, дайеллы, гапрофрагмеллы и тетрааксисы.

Позднетурнейские кораллы Магнитогорского синклинория описывались Д. Д. Дегтяревым (1964) и Е. И. Качановым (1965) в составе единого позднетурнейского комплекса. Дальнейшее изучение позволило нам выделить в его составе два последовательно сменяющихся во времени комплекса: I кизеловский и II косьвинский.

Кизеловский комплекс включает *Syringopora capillacea* Ludw., *Caninia cornucopia* Mich. in Ger v., *Caninophyllum tomiense* (Tolm.), *Siphonophyllia cylindrica cylindrica* Мс Соу, *Uralimia aseptata* Rog., *Uralinia multiplex* (Ludw.), *Cyathoclisia tabernaculum* Dingw., *C. modavense* (Salee), *Zaphrentites* cf. *pseudoparallelus* (Huds.) и др.

Среди ругоз наиболее характерны типично позднетурнейские *Uralinia aseptata*, *Amplexus cornuformis* (единичные экземпляры), а также *Caninophyllum tomiense*, *Cyathoclisia tabernaculum* (в массовых скоплениях). Из синрингопор лишь *Syringopora capillacea* характерна только для этого комплекса.

Косьвинский комплекс образуют *Siphonophyllia cylindrica cylindrica* Мс Соу, *Keyserlingophyllum concavitabulatum* Katch. (in mnscri.), *Amplexus cornuformis* Ludw., *Cyathoclisia tabernaculum* Dingw., *Cyathaxonia cornu* Mich., *Diphyphyllum obrutchevskiensis* Katch. (in mnscri.), *Thysanophyllum simplex* Рерна и др. Его состав свидетельствует о новой фазе эволюции кораллов, выразившейся в вымирании типично турнейских *Uralinia*, *Syringopora capillacea*, сокращении числа каниноидных (*Caninia cornucopia*, *Siphonophyllia cylindrica*) и клизиофилоидных (*Cyathoclisia*) кораллов древнего облика и появлении первых визейских элементов — рода *Diphyphyllum* (примитивный вид). Но присутствующие и преобладающие здесь позднетурнейские виды, переходящие из кизеловского комплекса, подтверждают эволюцию и преемственность в развитии кораллов и указывают на продолжение единой позднетурнейской стадии их развития.

Позднетурнейский комплекс¹ брахиопод включает небольшое число видов, среди которых как типично турнейские для Урала могут быть названы следующие: *Rugosochonetes hardrensis* (Phill.), *Plicatifer a zilimi* (Nal.), *Pustula pustulosiformis* Rot., *Palaechoristites desinuatatus* (Liss.), *Spirifer tornacensis* Kon., *Sp. kisilicus* Nal. (in mnscri.), *Sp. attenuatus* Sow.

Визейский этап

Визейский этап характеризуется значительным обновлением всех групп фауны, выразившимся в вымирании особей многих примитивных родов, резком угасании еще продолжающих существовать и появлении в пышном расцвете представителей новых визейских родов.

В развитии фораминифер и кораллов устанавливается единый визейско-наюрский этап, соответствующий времени отложения осадков визейского яруса (без косьвинского горизонта) и усть-сарбайского горизонта нижнего наюра. В развитии брахиопод отчетливо выделяется самостоятельный визейский этап развития.

Момент наступления данного этапа совпадает с границей турнейского и визейского веков. Так как различные группы организмов эволю-

¹ Краткие сведения о комплексах брахиопод даны ранее Л. М. Донаковой (Донакова, Струве, 1959).

ционировали несколькими темпами, граница турнейского и визейского ярусов в Магнитогорском синклинии трактуется исследователями по-разному. Так, смена этапов развития брахиопод совпадает по времени с началом отложения косьвинских осадков, а фораминифер и кораллов — с его окончанием.

В течение данного этапа фораминиферы, кораллы и брахиоподы прошли три стадии развития различной продолжительности для каждой группы.

Ранневизейская стадия. Эта стадия развития фораминифер и кораллов охватывает время отложения осадков нижней половины западно-уральского горизонта; аналогичная стадия развития брахиопод началась еще с косьвинского времени.

Ранневизейская стадия находит свое выражение в III (гумбейском) комплексе¹ фораминифер, которому соответствует III комплекс кораллов и II (ранневизейский) комплекс брахиопод.

Гумбейский комплекс фораминифер составляют *Dainella chomatica* (Dain), *D. ventrosa* Вгaзhн., *Plectogyra inflata* (Lip.), *Pl. recta* (Lip.), *Pl. aff. parakosvensis* (Lip.), *Pl. tenuiseptata* (Lip.), *Pl. aff. latispiralis* (Lip.), *Pl. recta* (Lip.), *Pl. similis* (Raus. et Reitl.), *Endothyranopsis aff. convexus* (Raus.), *Mediocris mediocris* (Viss.), *M. breviscula* (Gan.), *Eostaffella prisca* Raus. var. *settella* Gan., *Palaeotextularia cf. consobrina* Lip., *Tetrataxis aff. expansus* Malakh. и др. Он характеризуется присутствием большого количества разнообразных визейских элементов наряду с доживающими турнейскими формами.

III комплекс кораллов в Магнитогорском синклинии впервые был описан в 1963 г. (Качанов, 1965). В настоящее время может быть проведена его более полная характеристика. В этот комплекс входят следующие виды: *Aulocystella sokolovi* Katch., *Neomultithecopora simplex* Katch., *Bifossularia degtjarevi* Katch. (in mnsr.), *Suhnoclasma urbanowitschi* Stuck., *S. koninski* (E. et H.), *Cyathoclisia modavense* (Salee), *Diphyphyllum obruchevskiensis* Katch. (in mnsr.), *Thysanophyllum pseudovermiculare* (MCCoy) и др.

Среди ругоз вымирают *Syphonophyllia*, *Keyserlingophyllum*, резко сокращаются и к концу визе вымирают последние *Cyathoclisia* и примитивные *Caninia* (*C. coruscopia*), *Caninophyllum* (*C. tomiense*), *Thysanophyllum* (*T. simplex* и древнего облика *Th. pseudovermiculare*). Среди табулят вымирают первые низкоорганизованные *Aulocystella duynensis*. Из вновь появившихся необходимо отметить *Palaeosmia*, *Diphyphyllum* и *Neomultithecopora*.

В состав ранневизейского комплекса брахиопод входят следующие виды: *Rhipidomella michelini* (Eveil), *Chonetes dalmaniana* Kon., *Megachonetes papilionacea* (Phill.), *Argentiprædactylus margaritaceus* (Phill.), *Daviesiella comoides* (Sow.), *Plicatijera humerosa* (Sow.), *Pl. christiani* (Kon.), *Echinoconchus elegans* (MCCoy), *Linoprædactylus laevicostus* (White), *Paleochoristites cinctus* (Keys.), *Davidsonia struvei* Donak. (in mnsr.) и др.

Присутствие *Megachonetes papilionacea*, *Daviesiella comoides*, *Plicatijera humerosa*, *Pl. christiani*, *Paleochoristites cinctus* и первых представителей рода *Echinoconchus*, совокупность которых очень характерна на Урале для начала раннего визе, не дает оснований рассматривать данную стадию развития брахиопод как позднетурнейскую, что, однако, не согласуется с данными изучения фораминифер и кораллов (см. таблицу). Вызывает интерес появление уже в раннем визе пред-

¹ Впервые выделен З. Г. Поповой (1963).

ставителей рода *Davidsonina* (новый вид), тогда как в литературе имеются указания на находки остатков давидсонин лишь в верхневизейских отложениях Урала, Новой Земли, Подмосковного бассейна и Средней Азии.

Средневизейская стадия. Эта стадия развития всех трех изучавшихся групп фауны охватывает время отложения осадков верхней половины западноуральского горизонта и узун-зяльского горизонта и отличается значительным обновлением родового и видового состава. Узун-зяльский горизонт выделяется нами впервые в объеме усть-илимского и нижней части губашкинского горизонтов Унифицированной региональной схемы Урала (1964) и относится к верхней части среднего визе.

В средневизейской стадии развития фораминифер и кораллов удается выделить две фазы развития (находящие свое выражение в двух комплексах видов): IV (усть-греховская) и V (узун-зяльская). В развитии брахиопод наблюдается единая средневизейская фаза.

IV (усть-греховский)¹ комплекс фораминифер включает следующие виды: *Plectogyra prisca* (Raus. et Reitl.), *Pl. similis* (Raus. et Reitl.), *Pl. ex gr. omphalota* (Raus. et Reitl.), *Globoendothyra* sp., *Endothyranopsis ex gr. crassus* (Brady), *Pseudoendothyra ex gr. struvei* (Moell.), *Mediocris mediocris* Viss., *M. breviscula* (Gan.), *Eostaffella* aff. *proikensis* Raus. var. *mstensis* Gan., *E. ex gr. mosquensis* Viss., *Archaediscus ex gr. karreri* Brady, *A. convexus* Grozd. et Leb., *A. grandiculus* Schlyk., *Propermodiscus krestovnikovi* (Raus.), *Permodiscus* aff. *rotundus* N. Thern. и др.

Комплексу состоит из многочисленных и разнообразных визейских представителей эндотирид, фузулинид, текстулярид и архедисцид. Из древних форм присутствуют однокамерные фораминиферы, гломоспиры и брусии. Следует отметить более раннее появление представителей рода *Permodiscus* по сравнению с *Archaediscus*.

IV комплекс² кораллов составляют представители немногих родов и видов: *Neomultithecopora simplex* Katch., *Sychnoelasma urbanowitschi* Stuck., *Cyathoclisia uralensis* (Stuck.), *Palaeosmia murchisoni murchisoni* E. et H., *Dibunophyllum* sp., *Lithostrotion caespitosum* (Mart.), *Diphyphyllum obrutchevskiense* Katch. (in mnscrip.) и др.

Здесь велика роль космозоитов, которыми являются все спрингопоры. Доживают последние турнейские формы (*Cyathoclisia*). Из визейских родов впервые появляются *Dibunophyllum* и *Lithostrotion* и продолжают существовать ранее появившиеся *Palaeosmia*.

V узун-зяльский комплекс фораминифер включает следующие формы: *Forschia* sp., *Forschiella* cf. *prisca* Mikh., *Haplophragmella tetraloculi* Raus., *Dainella chomatica* (Dain), *D. chomatica* (Dain) var. *magna* Brazhn., *Criborespira panderi* Moell., *Janischewskina* sp., *Plectogyra prisca* (Raus. et Reitl.), *Pl. similis* (Raus. et Reitl.), *Pl. omphalota* (Raus. et Reitl.), *Globoendothyra globulus* (Eichw.), *Endothyranopsis crassus* (Brady), *E. crassus* (Brady) var. *compressa* (Raus. et Reitl.), *E. convexus* (Raus.), *Pseudoendothyra struvei* (Moell.), *Mediocris mediocris* (Viss.), *Eostaffella proikensis* Raus., *E. mosquensis* Viss., *Tetrataxis angusta* Viss., *T. cf. media* Viss., *Valvulinella* sp., *Archaediscus moelleri* Raus., *A. grandiculus* Schlyk., *Propermodiscus krestovnikovi* (Raus.) и др. Как видно из этого списка, богатый и разнообразный комплекс фораминифер характеризуется разви-

¹ Впервые изучен и назван З. Г. Поповой в 1962 г.

² Отдельные представители этого и последующих комплексов кораллов описывались А. Я. Пэрна (1923), Д. Д. Дегтяревым (1961), Е. И. Качановым (1964, 1965, 1967).

тием типичных визейских родов и видов при полном отсутствии турнейских элементов. В это время отмечается крупная вспышка видообразования эоштаффелл и псевдоэндоптер и многообразие архедисцид из групп *Archaediscus karreri* и *A. moelleri*.

V комплекс¹ кораллов очень богат и разнообразен и существенно отличается как от IV средневизейского, так и от VI поздневизейского комплексов. Назван он по хр. Узун-Зял, на восточных склонах которого имеются отложения с многочисленными остатками кораллов. Этот комплекс составляют *Chaetetes subcapillaris* Sok., *Remesia multiseptata* Katch. (in mnsr.), *Palaeosmilia murchisoni* E. et H., *P. multiplex* (Keys.), *Clisiophyllum densilamellatum* Perna, *Dibunophyllum turbinatum* (McCoy), *D. denbiense* Sibly, *Aulophyllum fungites* (Flem.), *Gangamophyllum boreale cincta* Gor., *Lithostrotion junceum* (Flem.), *L. columellata latovesiculosa* Dobr., *L. laminacolumellata minor* Dobr., *L. complexocolumellata* Abaschk., *Aulina novella* Katch. (in mnsr.), *Lonsdaleia arctica* Gor., *Corwenia socialis* (Perna) и др.

В это время в Магнитогорском синклинии впервые появляются очень сложные и высокоорганизованные формы пяти типично визейских родов ругоз: *Clisiophyllum*, *Aulophyllum*, *Gangamophyllum*, *Aulina*, *Corwenia*. Значительно пополнился видовой состав *Palaeosmilia*, *Dibunophyllum*, *Lithostrotion*, *Lonsdaleia*. В эволюции сиригопор, которые абсолютно преобладают среди табулят, никаких изменений не наблюдается. В связи с изменившимися условиями на Урал снова проникли хететиды, представленные высокоорганизованными видами *Chaetetes*. В развитии ругоз в средневизейское время можно отметить тенденцию более раннего появления здесь многих видов по сравнению с появлением их на Русской платформе, в Донбассе и в Англо-Бельгийском бассейне.

В состав средневизейского комплекса брахиопод входят следующие виды: *Chonetipustula carringtoniana* (Dav.), *Argentiprædus margaritaceus* (Phill.), *Plicatifera plicatilis* (Sow.), *Echinoconchus punctatus* (Mart.), *E. subelegans* (Thom.), *Buxtomia scabricula* (Mart.), *Lino-productus laevicostus* (White), *L. corrugato-hemisphaericus* (Vaugh.), *Gigantoprodus mirus* (Frcks.), *G. maximus* (McCoy), *G. hemisphaericus* (Sow.), *Spirifer duplicicostus* Phill., *Athyris expansa* Phill., *Athyris planosulcata* Phill. и др. Характерным для средневизейского времени является широкое развитие древних гигантопродуктов с тонкой раковиной без вторичной складчатости и появление представителей видов и родов брахиопод, неизвестных в раннем визе.

Поздневизейская и поздневизейско-намюрская стадии. В развитии фораминифер и кораллов наблюдается единая, поздневизейско-намюрская стадия развития, тогда как в развитии брахиопод отчетливо выделяются поздневизейская стадия и намюрский этап.

Поздневизейские комплексы фораминифер, кораллов и брахиопод характеризуют время отложения осадков ладейнинского и нижнегубахинского горизонтов верхнего визе и отличаются богатством и разнообразием родового состава.

В развитии кораллов выделяются два комплекса: VI поздневизейский и VII ранненамюрский?, в развитии фораминифер — три комплекса: VI и VII поздневизейские и VIII намюрский:²

¹ Выделен Е. И. Качановым (1965).

² Отложения самых верхов карбонатной толщи кизильской свиты (сюранский горизонт верхнего намюра по Унифицированной региональной схеме 1964 г.) на изученной нами территории пользуются незначительным распространением. Остатки фораминифер и кораллов в них не были найдены.

VI комплекс фораминифер составляют следующие формы: *Forschia mikhailovi* Dain, *Lituotubella glomospiroides* var. *magna* Raus., *Cribrospira mikhailovi* Raus., *Janischewskina orbiculata* (Gan.), *Plectogyra omphalota* (Raus. et Reitl.), *Globoendothyra globulus* (Eichw.), *Gl. magna* (Grozd. et Leb.), *Bradyina rotula* (Eichw.), *Eostaffella ikensis* Viss., *E. raguschensis* Gan., *E. parva* (Moell.), *Climacammina prisca* Lip., *Archaediscus moelleri* Raus., *A. moelleri* var. *gigas* Raus., *A. maximus* Grozd. et Leb., *Asteroarchaediscus ovoides* (Raus.), *Propermodiscus krestovnikovi* (Raus.), *Howchinia gibba* (Moell.) и др.

Большого видового разнообразия достигают плектогиры, глобоэндогиры, эндотиранопсисы, зоштаффеллы, псевдоэндогиры, текстулярииды, тетратакситы и архедисциды. Среди плектогир наиболее характерными формами являются *Plectogyra omphalota* и ее варианты. Продолжают существование старые и появляются новые многочисленные *Pl. ex gr. similis*.

Глобоэндогиры разнообразны и часто встречаются очень крупные формы с толстой стенкой (*Globoendothyra magna*, *Gl. cf. antoninae*). Эндотиранопсисы меняют свою форму от сжато-овоидной до сферической, и на фоне других эндотиранопсисов наиболее характерным является *Endothyranopsis crassus* var. *sphaerica*. Из других групп *Bradyina rotula* и *Howchinia gibba* становятся почти повсеместно распространенными типичными видами. Фузулиниды очень разнообразны и многочисленны. Появляются новые псевдоэндогиры с выпуклой раковиной и слабо килеватой периферией, напоминающие формы из группы *Pseudoendothyra bradyi*. От богатого узун-зяльского комплекса зоштаффелл VI комплекс отличается повсеместным распространением многочисленных представителей *Eostaffella ikensis* и первым появлением единичных килеватых форм *E. ikensis* var. *tenebrosa*. Расцвета достигают многочисленные архедисциды из групп *Archaediscus karreri*, *A. moelleri* и *Propermodiscus krestovnikovi*. Отмечается появление первых форм с шиповатой и угловатой поверхностью оборотов из группы *Asteroarchaediscus baschkiricus*, наиболее распространенными из которой являются *A. ovoides*. Характерной формой комплекса является *Archaediscus moelleri* var. *gigas*. Впервые отмечается для VI комплекса представитель рода *Climacammina*.

VII комплекс фораминифер составляют *Plectogyra omphalota* (Raus. et Reitl.), *Globoendothyra globulus* (Eichw.), *Endothyranopsis crassus* (Brady) var. *sphaerica* (Raus. et Reitl.), *Bradyina cribrastomatata* (Raus. et Reitl.), *Br. ex gr. rotula* (Eichw.), *Eostaffella ikensis* Viss., *E. ikensis* var. *tenebrosa* Viss., *E. ex gr. parva* Moell., *E. aff. oblonga* Gan., *E. aff. exilis* Grozd. et Leb., *Globivalvulina* sp., *Archaediscus karreri* Brady, *A. moelleri* Raus., *Asteroarchaediscus baschkiricus* (Krest. et Theod.), *As. parvus* (Raus.), *Propermodiscus krestovnikovi* (Raus.), *Howchinia gibba* (Moell.) и др.

VII комплекс фораминифер обеднен по числу видов и особей в сравнении с VI ладейнинским комплексом фораминифер и в нем преобладают формы небольших размеров. Большинство видов, характерных для VI комплекса, присутствуют и в VII. Появляются представители *Globivalvulina*. Зоштаффеллы развиваются, с одной стороны, в сторону усиления килеватости (*E. ikensis* var. *tenebrosa*). С другой стороны, широко развиты округлые зоштаффеллы из группы *E. parva*.

Большого разнообразия достигают архедисциды с утолщающейся стенкой и уменьшающимся просветом камер из группы *Asteroarchaediscus baschkiricus*. В то же время встречены представители архедисцид с гладкими стенками из группы *Archaediscus karreri* и *Propermodiscus*

krestovnikovi, но гораздо более крупных размеров. Присутствуют архедискусы типа *A. moelleri* var. *gigas* и *A. maximus*.

В поздневизейский¹ комплекс кораллов входят *Chaetetes tenuiradiatus* Sow., *Chaetetes capillaris* (Phill.), *Ch. (Boswellia) contractus* Spiro, *Ch. (Boswellia) torquis* Spiro, *Chaetetella repens* Sok., *Chaetetella (Chaetetiporella) crustacea* Sok., *Roemeripora clara* Katch., *Neomulthithecopora uralica* Katch., *N. berkhi* (Gor.), *Caninia juddi* (Thoms.), *Palaeosmilia murchisoni* E. et H., *P. nodosa* Kab., *Dibunophyllum turbinatum* (McCoy), *D. vaughani* Salee, *Gangamophyllum boreale* Gor., *G. mosquensis* Dobr., *Kizilia concavitulabulata* Degt., *Lithostrotion rossicum* (Stuck.), *L. baschkiricum* Perna, *L. basaltiforme* (Phill.), *Diphyphyllum latseptatum* McCoy, *Nemistium multiforme* Degt., *Paralithostrotion jermolaevi* Gor., *Lonsdaleia agapoviensis* Katch., *L. similis* Dobr., *L. longiseptata* Gor. и др.

Среди хететид развиваются представители родов, имеющие толстые трабекулярные стенки (*Boswellia*), меандрирующие и извилистые стенки и пластинчатую форму колоний (*Chaetetella*, *Chaetetiporella*), что свидетельствует о наступлении новой, более высокой стадии эволюции этих животных. Среди ругоз появляются особи новых родов (*Aulina*, *Nemistium*, *Paralithostrotion*, *Nervophyllum*), наблюдается вспышка видообразования среди *Dibunophyllum*, а особенно у *Lithostrotion* и *Lonsdaleia*. Каниноидные, зафрентоидные и амлексоидные кораллы единичны, хотя и довольно характерны. Табуляты, в том числе и сирингопоры, слабо распространены в позднем визе, что находится, по всей вероятности, в связи с неблагоприятными для них условиями существования в открытых морях нормальной солености и газового состава, почти без поступления терригенного материала. Среди кораллов очень много западноевропейских и космополитных форм, значительно число уральских видов; местные виды сравнительно немногочисленны.

Поздневизейский комплекс брахиопод составляют *Chonetes dalmaniana* Kon., *Megachonetes papilionacea* (Phill.), *Avonia rarituberculata* (Jan.), *Argentiprædactylus laticostatus* (Jan.), *Plicatifer plicatilis* (Sow.), *Pustula pustulosa* (Phill.), *Overtonia fimbriata* (Sow.), *Buxtonia scabricula* (Mart.), *Canocrinella undata* (Defr.), *Gigantoprædactylus giganteus* (Mart.), *G. giganteiformis* (Liss.), *G. superbus* (Sar.), *G. irregularis* (Jan.), *G. latissimus* (Sow.), *G. edelburgensis* (Phill.), *Striatifera striata* (Fisch.), *Productus productus* Mart., *Dictyoclostus insculptus* (M.-W.) *Spirifer trigonalis uralicus* Donak. (in mnsr.), *Sp. gorskii* Ein., *Sp. bilobatus* Jan., *Sp. duplicicostus* Phill., *Sp. striatus* Mart., *Davidsonina septosa* (Phill.), *D. carbonaria* (McCoy), *D. gigantea* (Jan.), *Punctospirifer proprius* Donak. (in mnsr.), *Athyris variabilis* Moell. и др.

В поздневизейское время появляются представители родов *Avonia*, *Canocrinella* и *Productus*; достигают расцвета гигантопродуктусы, очень крупного размера и обычно с толстой массивной раковиной со вторичной складчатостью. Только к концу этого времени появляются обладающие тонкой раковиной *G. irregularis*, *G. latissimus*, *G. edelburgensis* и *G. superbus*, вымирающие в раннем намюре. Очень характерны для позднего визе давидсоны и крупные атирисы либо с гладкими плоскими раковинами, либо с плоскими раковинами, несущими грубые радиальные складки. Широкое развитие получают в это время *Striatifera striata* и гигантские хонетиды с плоской раковиной (*Chonetes dalmaniana*, *Megachonetes papilionacea*).

¹ Выделен Д. Д. Дегтяревым (1961).

VIII (намюрский) комплекс фораминифер составляют следующие формы: *Plectogyra* ex gr. *similis* (Raus. et Reitl.), *Endothyranopsis crassus* (Brady) var. *sphaerica* (Raus. et Reitl.), *Bradyina cribrosotomata* (Raus. et Reitl.), *Eostaffella* ex gr. *parva* Moell., *E. postmosquensis* Kir., *E. pseudostruvei* (Raus. et Bel.), *Globivalvulina* ex gr. *parva* H. Thern., *Astroarchaediscus baschkiricus* (Krest. et Theod.), *Howchinia gibba* (Moell.) и др. Данный комплекс характеризуется присутствием многих доживающих визейских форм. Среди фузулинид появляются элементы более молодой фауны — *Eostaffella* ex gr. *parva*, среднекаменноугольного облика — *E. pseudostruvei* и *E. postmosquensis*, многочисленны архедискусы со «звездчатым» строением из группы *Astroarchaediscus baschkiricus*. Небольшое количество материала и недостаточная изученность не позволяют выделить самостоятельный намюрский этап развития фораминифер.

Коралловый комплекс отложений, сопоставляемых по остаткам брахиопод с образованием усть-сарбайского горизонта нижнего намюра, изучен далеко еще не полно ввиду малого количества имевшегося материала, но, несмотря на это, в настоящей работе удалось впервые выделить ранненамюрский комплекс кораллов и дать его характеристику. В него входят следующие виды: *Chaetetes (Boswellia) boswelli* Her., *Ch. (Boswellia) contractus* Spiro, *Ch. (Boswellia) torquis* Spiro, *Ch. (Boswellia) heritschi* Sok., *Chaetetipora* cf. *subloxonema* Vass., *Palaeosmilia* sp., *Enniskilenia enniskilenia* (E. et H.), *Dibunophyllum* sp., *Lithostrotion asiatica* Y. et H., *L. confluens* Katch. (in mnscrip.), *L. complexocolumellata* A b a s c h k. и др. Этот комплекс отличается значительным обеднением состава. Преобладают немногие космополитные и широко распространенные визейские виды. Характерны мелкие рогообразные формы зафрентонидных ругоз, среди клизиофиллид — ветвистые *Lithostrotion*.

Некоторое обновление происходит среди хететид с появлением новых видов, представители которых имеют толстые трабекулярные сплошные стенки и сферическую форму колоний (*Boswellia*). Впервые в морях Магнитогорского синклиория появляются хететиды с настоящими меандрирующими стенками и сферической колонией (*Chaetetipora*). Табуляты, в том числе и сирингопоры, возможно в связи с сохранением довольно неблагоприятных для них условий обитания, редки и представлены космополитными и широко распространенными видами.

Таким образом, какого-либо резкого скачка в изменении фораминифер и кораллов в поздневизейско-намюрскую стадию пока установить не удастся. Имеющиеся отличия между поздневизейским и намюрским комплексами вполне могут быть объяснены сменой фацальной обстановки: обмелением морского бассейна и увеличением поступления терригенного материала.

Намюрский этап

Намюрский этап пока отмечается только в развитии брахиопод и по времени и продолжительности совпадает с намюрским веком. Выделяются ранне- и поздненамюрские стадии.

Ранненамюрская стадия. В состав ранненамюрского комплекса входят *Enteletes mesolobus* (Jan.), *Meekella eximia* (Eichw.), *Chonetipustula ferganensis* (Jan.), *Avonia multituberculata* (Jan.), *Argentiprædulus laticostatus* (Jan.), *Plicatifera mesoloba* (Phill.), *Krotovia karpinskiana* (Jan.), *K. spinulosa* (Sow.), *Buxtonia scabricula* (Mart.), *Linoprædulus corrugatus* (McCoy), *Canocrinella undata* (Defr.), *Gigantoprædulus latissimus* (Sow.), *G. edelburgensis* (Phill.), *G. lebedevi* Rot.

(in mnscri.), *G. protvensis* (Sar.), *Striatifera striata* (Fisch.), *St. tenella* Sar., *St. magna* Jan., *Productus productus* Mart., *Pr. redesdalensis* M.-W., *Marginifera schartimensis* Jan., *M. praecursor* (M.-W.), *Dictyoclostus subinsculptus* Rot., *D. postinsculptus* Rot., *D. hindi* (M.-W.), *D. pinquis* (M.-W.), *D. sulcatus* (Sow.), *Teguliferina chabarnensis* (Jan.), *Goniophoria monstrosa* Jan., *G. carinata* Jan., *Spirifer bisulcatus* Sow., *Sp. integrilobus* Phill., *Sp. lutugini* Rot., *Neospirifer uschkarasensis* Litv., *N. librovitschi* Donak. (in mnscri.), *Brachythyris gracilis* (Jan.), *Choristites moelleri* (Jan.) и др. Для данного комплекса характерно значительное пополнение родового и видового состава.

В начале раннего намюра появляются представители новых родов, неизвестных в визе: *Enteleles*, *Meekella*, *Teguliferina*, *Goniophoria*, *Neospirifer*, *Choristites*; появляются и достигают расцвета многие виды родов, существующих с визе.

Полностью вымирают в раннем намюре последние гигантопродуктусы, представленные формами с тонкой раковиной без вторичной складчатости, стриаиферы, а также представители родов *Daviesiella* и *Megachonetes*.

Поздненамюрская стадия. В состав поздненамюрского брахиоподового комплекса, изученного Л. М. Донаковой в разрезах по р. Худолаз и в более южных районах синклинория,¹ входят следующие виды: *Enteleles mesolobus* (Jan.), *Meekella eximia* (Eichw.), *Chonetipustula ferganensis* (Jan.), *Avonia rarituberculata* (Jan.), *Krotovia karpinskiana* (Jan.), *K. karpinskiana subcostata* Rot., *Overtonia fimbriata* (Sow.), *Linoproductus corrugatus* (McCoу), *Productus productus* Mart., *Marginifera schartimensis* Jan., *M. praecursor* (M.-W.), *Dictyoclostus insculptus* (M.-W.), *D. subinsculptus* Rot., *D. postinsculptus* Rot., *D. sulcatus* (Sow.), *D. pinquis* (M.-W.), *D. antiquatus grandis* Rot., *Teguliferina chabarnensis* (Jan.), *Goniophoria monstrosa* Jan., *G. carinata* Jan., *Janischewskyella angulata* (Linn.), *Spirifer bisulcatus* Sow., *Sp. varians* Rot., *Neospirifer uschkarasensis* Litv., *N. librovitschi* Donak. (in mnscri.), *Choristites moelleri* (Jan.), *Choristites baschkiricus* (Jan.), *Martinia minima* Jan. и др.

В поздненамюрском (сюранском) комплексе большое значение имеют представители родов *Enteleles*, *Meekella*, *Krotovia*, *Neospirifer* и *Choristites*, а также ранненамюрские виды, достигающие расцвета в поздненамюрское время. Полностью отсутствуют представители визейских родов *Daviesiella*, *Megachonetes*, *Gigantoproductus* и *Striatifera*.

Рассмотренные комплексы фораминифер, кораллов и брахиопод используются для стратиграфического расчленения нижнекаменноугольных отложений Магнитогорского синклинория на ярусы и подъярусы, начиная с верхнетурнейского (таблица), и горизонты. Эти комплексы достаточно широко распространены и позволяют коррелировать разновозрастные отложения смежных и некоторых удаленных регионов.

Однако если выделение и расчленение визейского яруса по данным всех групп фауны не вызывают разногласий, то по вопросу об объеме турнейского яруса и проведении границы между турне и визе имеются расхождения между данными изучения брахиопод, с одной стороны, фораминифер и кораллов — с другой. Так, по брахиоподам возраст отложений косьвинского горизонта датируется как ранневизейский, что принято и в Унифицированной региональной схеме Урала (1964) и соответственно граница между турнейским и визейским ярусами проводится в основании слоев с *Plicatifera humerosa* (Sow.). В то же время фора-

¹ За пределами территории, исследованной Е. И. Качановым и А. К. Проскуриной.

миниферовый и коралловый комплексы косьвинского горизонта являются еще позднеурнейскими, и на этом основании граница между турнейским и визейским ярусами проводится в его кровле.

Что касается намюрского яруса, то оба его подъяруса могут быть выделены в рассматриваемом районе лишь на основании богатых брахиоподовых комплексов, так как в развитии фораминифер и кораллов намюрский этап в настоящее время обособить не удается.

Литература

- Дегтярев Д. Д. Четырехлучевые кораллы кизильской свиты (Южный Урал). Свердловский горный институт; аннотации н.-и. работ. Свердловск, 1961.
- Дегтярев Д. Д. Кораллы березовской свиты (нижний карбон Магнитогорского синклинория). Свердловский горный институт; аннотации н.-и. работ. Свердловск, 1964.
- Дегтярев Д. Д. Новые рогозы из нижнего карбона Южного Урала. Палеонт. журн., № 1, 1965.
- Донакова Л. М. и Струве Н. В. К стратиграфии каменноугольных отложений Магнитогорского синклинория. Информ. сб. ВСЕГЕИ, № 10. Л., 1959.
- Качанов Е. И. Новые визейские кораллы восточного склона Южного Урала. Палеонт. журн., № 1, 1964.
- Качанов Е. И. Роль кораллов в разработке биостратиграфической схемы нижнекаменноугольных отложений восточного склона Южного Урала. Тр. I Всесоюз. симпозиума по изучению ископаемых кораллов, вып. 2. М., 1965.
- Либрович Л. С. Геологическое строение Кизило-Уртазымского района на Южном Урале. Тр. ЦНИГРИ, вып. 81, 1936.
- Плюснин К. П. и Плюснина А. А. К стратиграфии нижнего карбона Магнитогорского синклинория. Матер. по геол. и полезн. ископаемым Урала, вып. 10. М., Госгеолтехиздат, 1962.
- Попова З. Г. Некоторые новые данные о нижнем карбоне Магнитогорского синклинория. Докл. АН СССР, т. 150, № 1, 1963.
- Пронина Т. В. Луньевский горизонт визейского яруса на восточном склоне Южного Урала. Сб. Стратиграфические схемы палеозойских отложений. Карбон. Тр. совещания при ВНИГНИ. М., 1962.
- Пэрн А. Я. Кораллы из нижнекаменноугольных отложений восточного склона Южного Урала. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 175, 1923.
- Унифицированная схема нижнекаменноугольных отложений Урала, Пайхоя и Новой Земли, 1964.

Т. Н. Смирнова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ СЕМЕЙСТВА DALLINIDAE ВЕЕСЧЕР

Развитие брахиопод, как и любой большой группы, происходит неравномерно. На фоне общего регресса брахиопод отмечаются отдельные группы, не обнаруживающие признаков упадка. В частности, изучение развития представителей сем. *Dallinidae* Веесчер, относящегося к надсемейству *Terebratellacea* и отряду *Terebratulida*, позволяет судить об их расцвете в современных морях.

Исследование эволюции даллинид оказалось возможным при использовании онтогенетического метода.

Далеко не все группы беспозвоночных представляют собой благоприятный материал для онто-филогенетических исследований. Наиболее перспективными являются аммоноидеи, у которых на одном экземпляре при условии хорошей сохранности можно проследить все возрастные стадии. Этому вопросу посвящено большое количество работ, в частности большое значение имеют работы В. Е. Руженцева (1939). Гораздо больше трудностей встречается при изучении онтогенеза скелетных образований брахиопод. На каждом их экземпляре сохраняются признаки только одной возрастной стадии. Кроме того, возрастные из-

менения брахиопод гораздо менее четкие, чем у аммоидей. Исключение составляет надсемейство Terebratellacea, представители которого в процессе онтогенетического развития претерпевают существенные изменения, что фиксируется разновозрастными экземплярами. Имея серию последовательно увеличивающихся раковин, можно восстановить развитие вида в онтогенезе, выяснить родственные взаимоотношения между представителями близких групп, установить систематическое значение различных признаков. Изучение развития большого количества представителей теребрателладей позволяет наметить некоторые закономерности развития этой интересной группы.

Наибольший интерес для онтогенетических исследований представляют два семейства: Dallinidae Beecher, 1893 и Terebratellidae King, 1850, обладающих петлей, четко меняющейся в онтогенезе.

Нами проводились исследования развития ручных поддержек у даллинид. Вопросу развития современных даллинид посвящены работы Е. Делоншана (Deslongchamps, 1884), Г. Фриэля (Friele, 1877), П. Фишера и Д. Элерта (Fischer, Oehlert, 1892), Ч. Бичера (Beecher, 1892—1895), И. Томсона (Thomson, 1916—1918, 1925, 1927), Р. Аллана (Allan, 1940), Е. Д. Конжуковой (1948, 1957), Д. Эткинса (Atkins, 1959) и других.

Меньшее число работ освещает онтогенетические изменения ископаемых даллинид. Изучение этого вопроса было начато К. Муром (Moore, 1860), проследившим возрастные изменения петли у *Hamplopinia buckmani* (Moore) из нижней юры Англии. Почти через сто лет исследования были продолжены Г. Эллиотом (Elliott, 1947), Г. Купером (Cooper, 1955), Ю. И. Кацем (1962), Л. И. Бабановой (1964) и Т. Н. Смирновой (1962, 1963).

Нами доказывается, что прогрессивное развитие даллинид непосредственно связано с наличием прогрессивного, важного для жизни животного органа — ручных поддержек, представленных петлей. Прогрессивный характер развития петли подтверждается следующими положениями.

1. Петля даллинид является органом развивающимся, резко меняющимся в процессе онтогенеза.

2. Развитие даллинид сопровождается значительным увеличением размеров петли.

3. Изучение индивидуального развития представителей различных родов даллинид в течение большого промежутка времени (мезозой — ныне) позволило наблюдать гетерохронию в развитии, заключающуюся в более ранней закладке петли в процессе филогенеза, что свидетельствует о прогрессивном направлении эволюции группы.

4. Результатом развития ручных поддержек даллинид является появление у них свободных петель, не связанных с септой. Образование у других семейств теребрателладей гомеоморфно сходных петель подтверждает биологическую рациональность преобразования петли у даллинид. Всякое же изменение органа, обеспечивающее выживание особей, является прогрессивным.

Ниже приводится анализ указанных положений.

В онтогенетическом развитии даллинид отмечаются четыре четкие возрастные стадии петли, последовательно сменяющие друг друга: кампагиформная, френулиниформная, теребраталиформная и даллиниформная. Кампагиформная стадия развития петли характеризуется образованием колпачка на переднем конце септы, раздвоением его в слиянием нисходящих ветвей петли с растущей передней частью колпачка. На френулиниформной стадии развития по бокам растущего колпачка образуются разрывы. В дальнейшем разрывы растут таким

образом, что отделяют нисходящие и восходящие ветви. На теребраталиформной стадии развития нисходящие ветви петли причленяются к септе, загибаются назад и переходят в восходящие ветви петли. Даллиниформная петля характеризуется исчезновением соединения нисходящих ветвей с септой. Петля свисает свободно, септа становится значительно короче (таблица).

Геологическая история даллинид подтверждает возрастную последовательность стадий петли. Первые даллиниды с примитивной кампагиформной петлей, представленные родом *Eodallina* Elliott, 1959, из-

Таблица
Относительная скорость роста петли у даллинид

Роды	$K : B^1$	$\Phi : B$	$T : B$	$B_1 : B$	Взрослая петля	Время существования
<i>Aulacothyris</i> Douville . . .	0.45	0.6	0.7	—	Даллиниформная.	J_{1-3}
<i>Zeillerina</i> Kyansep	—	—	0.75	—	То же.	J_3-Cr_1
<i>Eudesia</i> King	—	—	0.80	—	»	J_3-Cr_1
<i>Belothyris</i> Smirnova	0.73	—	0.80	0.83	»	Cr_1
<i>Psilothyris</i> Cooper	0.5	0.75	0.80	0.83	»	Cr_1
<i>Kingena</i> Davidson	—	—	—	0.5	Теребраталиформная.	$J-Cr_2$
<i>Terebrataliopsis</i> Smirnova	0.5	0.75	—	0.8	То же.	Cr_1
<i>Gemmarcula</i> Elliott	0.4	0.46	—	0.54	»	Cr_1
<i>Tulipina</i> Smirnova	0.74	—	—	0.85	Френулиниформная.	Cr_1
<i>Macandrevia</i> King	0.16	0.20	0.24	0.32	Даллиниформная.	$N-R$
<i>Dallina</i> Beecher	0.17	0.25	0.30	0.33—0	То же.	$N-R$
<i>Terebratalia</i> Beecher	0.13	0.18	—	0.25	Теребраталиформная.	$N-R$
<i>Laqueus</i> Dall	0.12	0.18	—	0.26	То же.	$N-R$
<i>Dallinella</i> Thomson	0.14	0.19	—	0.26	»	$N-R$
<i>Frenulina</i> Dall	0.5	—	—	0.8	Френулиниформная.	R

вестны с раннего триаса. Даллиниды с такой петлей доминируют до ранней юры включительно. К ним относятся роды *Aulacothyropsis* D ag u s, 1959 и *Pseudorugitella* D ag u s из среднего и верхнего триаса Кавказа. В раннеюрское время появляется впервые род *Aulacothyris* Douville, 1879 с прогрессивной уже свободной петлей, находящейся на самой высокой стадии развития — даллиниформной. Изучение онтогенетического развития его представителей (Бабанова, 1964) позволило обнаружить все последовательные стадии развития петли от кампагиформной до даллиниформной. Таким образом, можно считать, что к раннеюрскому времени уже окончательно вырабатывается тип развития петли, характеризующий семейство. Изменения петли в онтогенезе наблюдаются у многих представителей надсемейства Terebratulaceae. Напротив, ручные поддержки у надсемейства Terebratulacea (также отряд Terebratulida) изменяются в процессе онтогенеза в основном не-

¹ $K : B$ — отношение длины раковины с кампагиформной петлей к длине взрослой раковины; $\Phi : B$ — отношение длины раковины с френулиниформной петлей к длине взрослой раковины; $T : B$ — отношение длины раковины с теребраталиформной петлей к длине взрослой раковины; $B_1 : B$ — отношение длины раковины с только что появившейся петлей на последней стадии к длине взрослой раковины.

значительно, петля не имеет четко выраженных стадий. А. Н. Северцев (1945, стр. 75) пишет: «Условия в течение различных периодов жизни, а именно: периодов морфогенеза, роста и половозрелого состояния (я перечисляю только самые крупные периоды), различны, а следовательно, и способы, которыми животное борется, должны быть различными. Другими словами, те особенности организации, которые имеют отношение к внешней среде (органы питания, добывания пищи, защиты, передвижения), в течение индивидуального развития изменяются весьма сильно. Я особенно подчеркиваю, что здесь дело идет о тех органах, которые прямо или косвенно имеют отношение к окружающей среде в данный период жизни».

Лофофор, который является средством доставки пищи и вместе с ним поддерживающий его ручной аппарат в течение всей жизни животного тесно связаны с внешней средой. У даллинид, а также у большинства Terebratulacea, изменение формы лофофора сопровождается изменением облика петли, на каждом этапе развития поддерживающей лофофор по всей длине. У Terebratulacea лофофор только частично поддерживается обычно короткой, простой петлей. По-видимому, наличие сильно изменяющейся петли у даллинид, обеспечивающей максимальную опору лофофору на всех этапах развития, явилось ценным приобретением для жизнедеятельности организма. Даллиниды, как и другие теребрателлацеи, обладающие метаморфозом петли, имеют биологическое преимущество перед теребратулацеями. Можно предположить, что приобретение изменяющейся петли имело большое значение для выживания изучаемой группы.

Интересную картину дает сравнение количества современных родов и общего числа родов у обоих надсемейств отряда Terebratulida. У надсемейства Terebratulacea из известных 150 родов в современных морях обитают только 13, т. е. меньше 1%. В состав надсемейства Terebratellacea входит около 85 родов, из них в настоящее время существует 13 родов, т. е. более 45%. Из общего числа даллинидных родов, равного 36, продолжают существовать 14 родов, что составляет более трети всех родов этого семейства. При сравнении числа ископаемых родов теребратулацей (по периодам и эпохам) и современных отмечается, что в настоящее время представлено наибольшее число родов. В триасе известны 3 рода, в юре — 6 родов, в нижнем мелу — 10 родов, в верхнем мелу — 3 рода, в палеогене даллиниды не найдены, в неогеновых отложениях и в современных морях — 14 родов. Таким образом, на фоне общего угасания брахиопод выявляются семейства прогрессирующих форм.

Доказательства второго и третьего положений, указанных выше, удобно рассматривать одновременно. Основой этих доказательств являются данные по онтогенетическому развитию петли у шестнадцати родов даллинид. У остальных родов даллинид стадии индивидуального развития неизвестны.

Наблюдения над возрастными изменениями размеров петли и септы у *Aulacothyris karabugasensis* Moiss. и *A. pala* (Buch) показали значительное увеличение их относительной длины по мере роста. На кампагиформной стадии петля составляет 0.4—0.5 от длины спинной створки, септа — около 0.3. На френулиниформной стадии развития относительная длина петли равна 0.5—0.6, септы — 0.3—0.4 от длины створки. Теребраталиформная стадия развития петли характеризуется петлей, составляющей 0.6—0.8 от длины спинной створки, относительная длина септы около 0.5. Даллиниформная петля почти достигает переднего края. Септа очень длинная, составляет около 0.8 от длины спинной створки. Итак, относительная длина петли по мере роста увеличивается от 0.4 до 0.9—1.0, одновременно длина септы возрастает от 0.3 до 0.8,

т. е. мы имеем дело с интенсивно развивающимся органом — петлей и коррелятивно связанной с ней септой.

Рассмотрим, при каких размерах раковины появляются определенные стадии развития петли. За единицу берутся размеры морфологически взрослых раковин, т. е. таких, у которых все части, в том числе и петля, остаются неизменными. У рассматриваемого рода относительные размеры раковины на различных стадиях развития петли выражаются следующими цифрами: на кампагиформной стадии — 0.45, на френулиниформной стадии — 0.6, на теребраталиформной — 0.7. Момент появления даллиниформной петли Л. И. Бабановой не отмечается.

Три рода: *Eudesia* King, 1850, *Zeillerina* K у a n s e r, 1959 и *Kingenia* Davidson, 1852 появились в юре и продолжали существовать в раннем мелу. Первые два рода ранее относились к сем. Zeilleridae. Проведенные нами исследования молодых стадий позволили обнаружить у них теребраталиформную петлю, что заставляет относить их к сем. Dallinidae. У рода *Zeillerina* K у a n s e r теребраталиформная петля выявлена при относительных размерах раковины 0.75 (рис. 1), у рода *Eudesia* King при 0.8 (рис. 2).

Подробно исследованы стадии возрастных изменений у раннемелового рода *Tulipina* Smirn., 1962, взрослая петля которого находится на френулиниформной стадии развития. Удалось проследить переходы от кампагиформной стадии развития к френулиниформной. Для исследуемого рода характерно незначительное увеличение относительной длины петли и септы, которое произошло в течение становления этих двух стадий развития петли. При вычислении относительных размеров раковины выяснилось: кампагиформная стадия развития петли появляется при относительных размерах раковины 0.74, френулиниформная стадия — при 0.85.

Были изучены возрастные стадии у раннемелового рода *Terebrataliopsis* Smirn., 1960, взрослая петля которого находится на теребраталиформной стадии развития. Петля на кампагиформной стадии составляет 0.5—0.6 длины спинной створки, септа — 0.5—0.6; на френулиниформной стадии петля составляет 0.6, септа — 0.4; на теребраталиформной стадии петля — 0.72, септа — 0.5. Кампагиформная стадия петли наблюдается на раковине с относительной длиной 0.5, френулиниформная — 0.75, теребраталиформная петля впервые наблюдается при относительной длине раковины 0.8.

Подробно изучены возрастные стадии петли у рода *Gemmarcula* Elliott, 1947. Автором рода подробно описаны кампагиформная, френулиниформная и взрослая теребраталиформная стадии. Относительные размеры петли и септы увеличиваются по мере роста. Из приведенных Г. Эллиотом (Elliott, 1947) рисунков следует, что кампагиформная петля появляется при относительных размерах раковины 0.4, френулиниформная — при 0.46 и теребраталиформная — при 0.54.

У рода *Belothyris* Smirn., 1960, обладающего во взрослом состоянии даллиниформной петлей, устанавливаются кампагиформная, теребраталиформная и даллиниформная стадии развития петли. Петля на кампагиформной стадии составляет 0.5 длины спинной створки, на теребраталиформной стадии — 0.56, на даллиниформной стадии — 0.6—0.7. Размеры раковины на кампагиформной стадии составляют 0.73 от

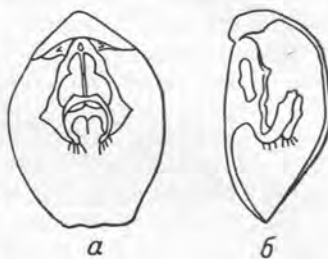


Рис. 1. Теребраталиформная стадия развития петли у рода *Zeillerina* K у a n s e r.

а — вид сверху; б — вид сбоку.

длины взрослой раковины, теребраталиформной — 0.8, появление даллиниформной петли отмечается при относительных размерах раковины 0.9.

У раннемелового рода *Psilothyris* Соорег автором рода (Соорег, 1955) наблюдались кампагиформная, френулиниформная и даллиниформная стадии развития петли. Выяснилось, что кампагиформная петля представлена у раковин, длина которых составляет около 0.5 длины взрослых представителей, френулиниформная — при 0.75, даллиниформная петля появляется при 0.83.

Были изучены также стадии онтогенетического развития петли рода *Kafirnigania* Katz, взрослые экземпляры которого имеют петлю на те-

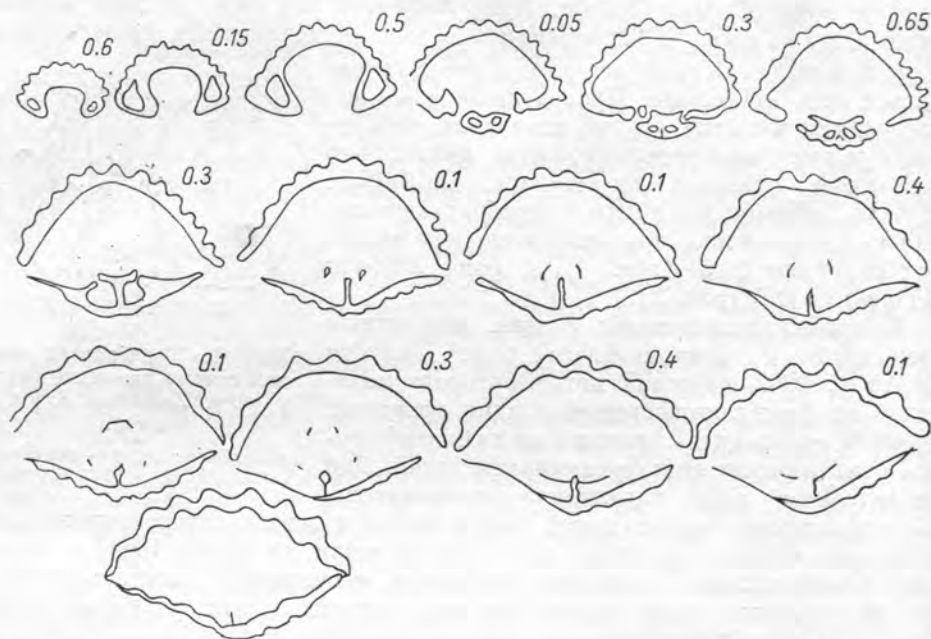


Рис. 2. Схема поперечных пришлифовок через раковину *Eudesia tekedgikenica* sp. nov. на теребраталиформной стадии развития петли.

ребраталиформной стадии. Об относительных размерах раковины на каждой стадии развития можно судить очень приблизительно, поскольку в работе Ю. И. Каца (1962) не указаны размеры раковин. Судя по рисункам, можно сказать, что кампагиформная стадия развития петли появляется при относительной длине раковины около 0.65, теребраталиформная стадия впервые наблюдалась на экземпляре, относительная длина которого около 0.8. Как и в других случаях, с ростом раковины наблюдалось увеличение размеров петли.

Этим ограничиваются сведения относительно развития ручных подержек у мезозойских даллинид. Суммируя изложенные данные, можно заключить, что размеры петли и связанной с ней септы в процессе индивидуального развития увеличиваются. Для родов с петлей, находящейся на теребраталиформной и даллиниформной стадиях, примитивная кампагиформная петля наблюдается при относительной длине раковины 0.45—0.75, френулиниформная стадия — 0.4—0.75, теребраталиформная — 0.61—0.8. Появление характерной для взрослых экземпляров петли наблюдается при относительных размерах раковины 0.5—0.8, наиболее часто при 0.8.

У примитивного рода *Tulipina* Smirn., 1962 с френулиниформной петлей эти соотношения возрастают вследствие того, что период формирования петли включает всего две стадии, вместо трех или четырех у более прогрессивных родов.

Изучение онтогенетического развития петли у современных родов показало, что развитие петли у них происходит убыстренно по сравнению с развитием мезозойских родов. В качестве примеров рассмотрим появление петли на различных стадиях у некоторых современных родов.

У рода *Macandrevia* King, 1859 кампагиформная петля появляется при относительной длине раковины 0.16, френулиниформная — при 0.2, теребраталиформная — при 0.24, даллиниформная впервые появляется при 0.32. Относительные размеры петли увеличиваются в процессе роста приблизительно от 0.5 до 0.75 конечной длины раковины.

У рода *Laqueus* Dall, 1870 наблюдается появление кампагиформной петли при относительных размерах раковины 0.12, френулиниформной — при 0.18, теребраталиформная петля возникает при размерах раковины 0.26.

Кампагиформная петля у рода *Terebratalia* Beescher, 1893 была обнаружена у *T. obsoleta* Sow. при относительной длине раковины 0.13, френулиниформная — при 0.18, появление теребраталиформной петли отмечается при относительных размерах раковины 0.25.

Сравнение скорости формирования петли у родов с однотипной петлей позволяет отметить более быстрое развитие петли у кайнозойских родов. У мезозойских представителей с взрослой даллиниформной петлей кампагиформная петля формируется при относительных размерах раковины 0.5—0.73. У неогеновых и современных родов эта стадия наступает при относительных размерах раковины 0.16—0.17. Таким образом, у кайнозойских родов наблюдается значительно более ранняя закладка кампагиформной петли, скорость закладки кампагиформной петли увеличивается приблизительно в 3—4 раза. Френулиниформная петля для мезозойских родов образуется при относительных размерах раковины 0.6—0.75, а у кайнозойских — 0.2—0.25. И в этом случае наблюдается убыстренная закладка, в три раза превышающая скорость закладки петли у мезозойских родов. Теребраталиформная стадия петли мезозойских даллинид отмечается у раковин с относительной величиной петли 0.7—0.86, у кайнозойских — 0.2—0.3. Здесь также наблюдается более ранняя закладка теребраталиформной петли у кайнозойских родов, превышающая в три раза скорость закладки петли у мезозойских родов. Появление петли конечного типа у мезозойских родов наблюдается при относительных размерах раковины 0.8—0.83, у кайнозойских — от 0.17 до 0.32—0.5, т. е. пропорции ускорения выдерживаются и в данном случае.

Очень близкая картина отмечается при сравнении скорости формирования петли у родов с теребраталиформной петлей на взрослой стадии. У мезозойских родов кампагиформная стадия развития петли наблюдается при относительных размерах раковины 0.4—0.5, у кайнозойских — при 0.12—0.13, т. е. в три раза скорее. Френулиниформная петля закладывается при 0.46—0.75 у мезозойских и при 0.18 у кайнозойских родов. «Взрослая» петля появляется у мезозойских даллинид при 0.8—0.54, у кайнозойских — при 0.25. Как и в предыдущем случае, пропорции ускоренной закладки выдерживаются.

Известно всего два рода даллинид с френулиниформной петлей: раннемеловой *Tulipina* Smirn. и современный *Frenulina* Dall. Кампагиформная стадия у первого появляется при относительных размерах раковины 0.74, у второго — при 0.5, френулиниформная петля у обоих наблюдается при относительных размерах раковины 0.8. В данном случае мы наблюдаем как бы первый этап сдвига стадий, более раннюю

закладку кампагиформной петли у современного рода и одновременное возникновение конечной стадии петли. При сравнении скорости возникновения стадий петли с таковой у более развитых родов (с теребраталиформной и даллиниформной петлей) у последних наблюдается более резкое смещение стадий развития, направленное в сторону более ранней закладки начальных стадий петли (рис. 3).

Приведенный выше фактический материал позволяет сделать следующие выводы.

Во-первых, сравнение скорости развития петли мезозойских и кайнозойских даллинид показало значительно более раннюю закладку петли у последних, в связи с чем произошло соответственное смещение и последующих стадий в сторону более раннего их возникновения. В данном случае мы имеем дело с разновидностью гетерохронии, ускоренным развитием путем более ранней закладки органов. Орган, достигнув взрослого состояния, продолжает развиваться, к его индивидуальному развитию как бы надстраивается лишняя дополнительная стадия. Организму «не выгодно» затянувшееся развитие, при котором поздно начинается взрослая стадия, поэтому обычно наблюдается ускорение в развитии органа, у которого появились новые стадии. Таким образом, начальные особенности сдвигаются в своем развитии на все более ранние стадии онтогенеза. А. Н. Северцов пишет: «... фактически запаздывание развития при надставке стадий не происходит, оно компенсируется двумя другими процессами, встречающимися то вместе, то раздельно, а именно: ускорением развития и более ранней закладкой органов в течение эмбрионального развития. Оба процесса встречаются то вместе, то раздельно» (1945, стр. 144).

У нас нет достоверных данных о том, что кроме ранней закладки органов имеет место и ускорение развития, заключающееся в том, что орган у животного развивается быстрее, чем у его предков, за счет большей интенсивности процесса развития, независимо от времени закладки ранних стадий органа. Возможно, явление ускоренного развития было выражено незначительно, поэтому его трудно обнаружить при подсчетах, или оно вовсе отсутствовало.

Во-вторых, при прослеживании онтогенетического развития петли во всех случаях наблюдалось увеличение ее размеров как за счет удлинения, так и за счет расширения. На ранних стадиях развития петля узкая, довольно короткая, не превышающая половины длины спинной створки. В процессе развития петля становится более длинной, всегда превышает половину длины створки, чаще составляет $\frac{2}{3}$ этой длины. Одновременно петля становится более широкой. Согласно теории прогрессивного развития А. Н. Северцова (1945, стр. 93), филогенетическое увеличение размеров органов является важнейшим признаком прогрессивного органа.

В качестве иллюстрации четвертого высказанного нами ранее положения можно привести примеры образования у наиболее развитых представителей семейств Terebratellidae и Zeilleridae свободных петель. Развитие сем. Zeilleridae до сих пор не изучено. Стадии онтогенетического развития у первого семейства резко отличаются от таковых у даллинид. Начальная магадиформная стадия развития характеризуется образованием кольца на септе. Нисходящие ветви петли соединяются с септой. На магеллиформной стадии сильно разрастается кольцо, начинается его расчленение на переднем конце. На теребрателлиформной стадии нисходящие ветви отступают от септы, оставаясь связанными с нею при помощи соединительных пластин. Пластины кольца превращаются в восходящие ветви петли. Конечная магелланиформная стадия развития петли характеризуется свободной, не связанной с септой пет-

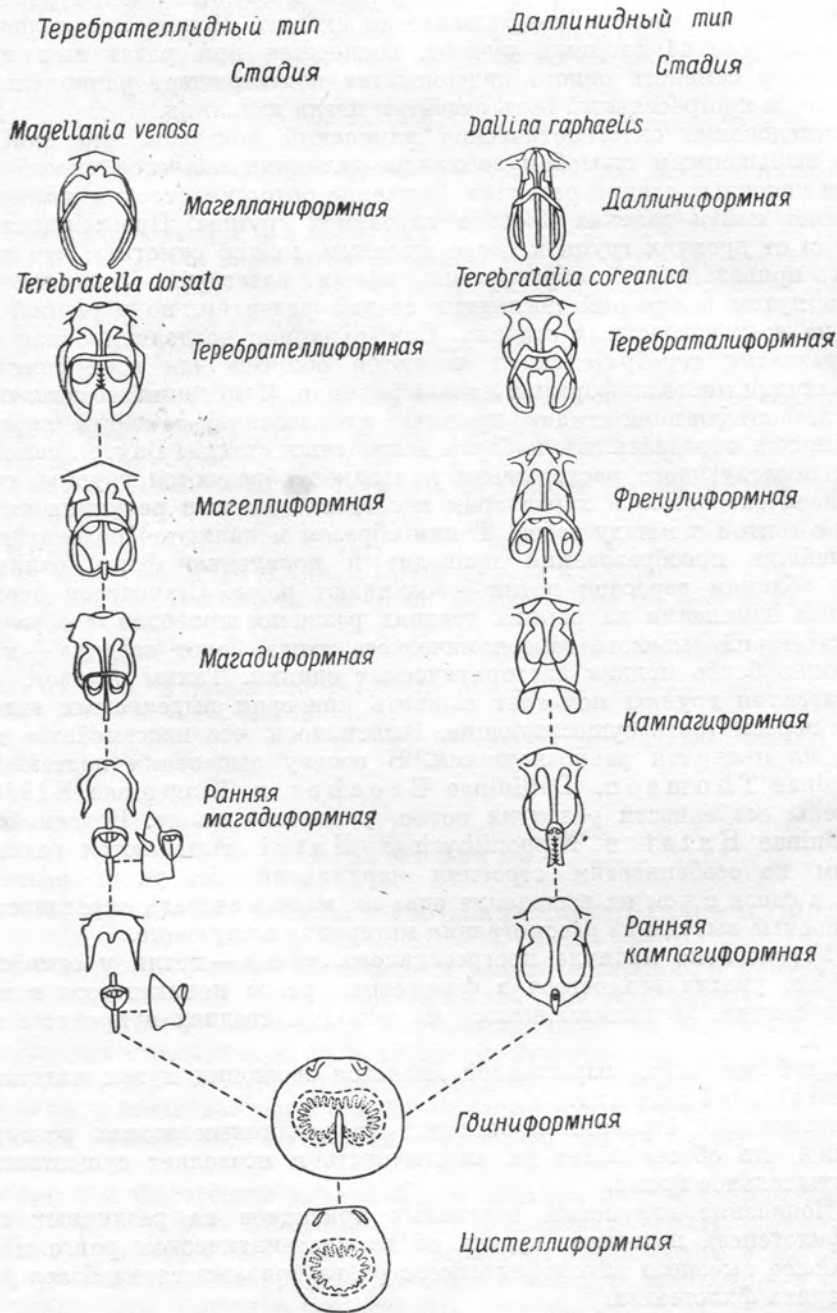


Рис. 3. Схема сопоставления теребрателлидного и даллинидного типов развития петли у представителей надсемейства Terebratellacea (по Ц. Бичеру, 1893).

лей. Из схемы сопоставления даллинидного и теребрателлидного типов развития петли видно, что предпоследняя и последняя стадии развития петли у обоих семейств морфологически сходны. Можно предположить, что приобретение сходных ручных поддержек при различных путях развития у семейств одного надсемейства подтверждает рациональный, а значит, и прогрессивный путь развития петли даллинид.

Исследования онтогенетических изменений показали, что наиболее четко выраженным способом эволюции даллинид является способ надставки конечных стадий развития. Значение онтогенетических изменений позволяет найти далеких предков изучаемой группы. Прослеживая изменения от древних групп к более молодым, можно отметить, что изменения, приводящие к образованию новых категорий, возникают не только путем изменений последних стадий развития, но в равной степени на всех возрастных стадиях. Самые ранние послеличиночные стадии развития теребрателлацей являются общими для всех семейств. Это — стадии дистеллиформная и гвиниформная. Изменения, возникающие на послегвиниформной стадии, приводят к образованию семейств, характеризующихся определенным набором возрастных стадий. Внутри семейств различаются скоростью и характером последовательности редукции ветвей петли с септой и между собой. Таким образом появляются подсемейства. Дальнейшие преобразования приводят к появлению форм, отличающихся обликом взрослой петли — возникают роды. Становится очевидным, что изменения на ранних стадиях развития приводят к образованию категорий высокого таксономического ранга, более поздние — к образованию более мелких систематических единиц. Таким образом, знание развития группы помогает выявить критерии выделяемых категорий и пересмотреть существующие. Выяснилось, что подсемейства даллинид не являются равнозначными. В основу выделения подсемейств *Laqueninae* Thomson, *Dallininae* Beecher и *Kingeninae* Elliott положены особенности развития петли, указанные выше. Подсемейства *Frenulininae* Hatai и *Nipponithyrinae* Hatai выделяются главным образом по особенностям строения кардиналия, без учета развития петли, в связи с чем их выделение едва ли можно считать оправданным.

Основные выводы из рассмотрения материала следующие.

1. Установлено наличие прогрессивного органа — петли у семейства *Dallinidae*, увеличивающегося в филогенезе, резко меняющегося в процессе развития, закладывающегося на молодых стадиях в процессе филогенеза.

2. Наиболее четко выраженной является эволюция путем надставки конечных стадий развития.

3. Изменения строения происходят на различных этапах развития даллинид, что обеспечивает их пластичность и позволяет существовать продолжительное время.

4. Появление изменений отдельных признаков на различных стадиях филогенеза позволяет судить об их систематическом ранге. Признаки более высокого таксономического ранга появляются на более ранних стадиях филогенеза.

Л и т е р а т у р а

- Бабанова Л. И. Находки брахиопод из рода *Dictyothyris* Douv. в верхнеюрских отложениях Карадага в Крыму. В сб. «Материалы по литол. и палеонт. левобережья Украины». Харьков, 1964.
- Каз Ю. И. Новые роды поздне меловых брахиопод Таджикской депрессии и прилежащих к ней регионов. Зап. геол. отд. Харьк. гос. унив., т. 15, 1962.
- Конжукова Е. Д. О постэмбриональном развитии раковины и брахиального

- аппарата некоторых тихоокеанских брахиопод. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1948.
- Конжукова Е. Д. Плеченогие (Brachiopoda) дальневосточных морей СССР. Исследование дальневост. морей, вып. IV. Изд. АН СССР, 1957.
- Руженцев В. Е. Значение онтогенеза для естественной систематики аммонитов. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 1939.
- Северцов А. Н. Общие вопросы эволюции. Собр. соч., т. 3, 1945.
- Смирнова Т. Н. Новые данные по нижнемеловым даллинидам. Палеонт. журн., № 2, 1962.
- Смирнова Т. Н. Раннемеловые брахиоподы Крыма и Сев. Кавказа. Автореферат канд. диссерт., 1963.
- Allan R. S. A revision of the classification of the Terebratuloid Brachiopoda. Records Canterbury Mus., t. 4, No. 6, 1940.
- Atkins D. The growth stages of the lophophore and loop of the brachiopod *Terebratalia transversa* (Sowerby). Journ. of Morphology, vol. 105, No. 3, 1959.
- Beecher C. Revision of the families of loop-bearing Brachiopoda. Trans. Connect. Acad. Arts. Sci., vol. IX, 1892—1895.
- Cooper G. New cretaceous Brachiopoda from Arizona. Smith. misc. coll., vol. 131, No. 4, 1955.
- Deslongchamps E. E. Note sur les modifications à apporter à la classification des Terebratulids. Bull. Soc. Linn. Normandie, sér. 2, vol. 8, 1884.
- Elliott G. The development of British Aptian Brachiopods Proc. Geol. Assoc., vol. 58, 1947.
- Fischer P., Oehlert D. Sur l'évolution de l'appareil brachial de quelques Brachiopodes. C. R. Acad. Sci., vol. 115, 1892.
- Friele H. The development of the skeleton in the genus *Waldheimia*. Archiv for Mathematik of Naturv., vol. 2, 1877.
- King W. Monograph of the permian fossils of England, vol. 3, 1850.
- Moore C. On new Brachiopoda and on the development of the loop in *Terebratella*. Geologist, vol. 3, 1860.
- Thomson J. A. The Classification of the Terebratellidae. Geological Mag., No. 3, 1916—1918.
- Thomson J. A. A revision of the subfamilies of the Terebratulidae. Ann. Mag. Nat. Hist., ser. 9, vol. 18, 1925.
- Thomson J. A. Brachiopod morphology and genera (Recent and Tertiary). New Zealand Board Sci. Art. Man., No. 7, 1927.

Ю. Г. Чельцов

К ВОПРОСУ О ФИЛОГЕНИИ АКЧАГЫЛЬСКИХ CARDIIDAE И MACTRIDAE

Изучение особенностей появления и развития кардиид и мактрид, составляющих основную массу акчагыльской конхилиофауны, представляется существенно важным для решения вопросов биостратиграфии акчагыльских отложений и происхождения акчагыльской фауны. В связи с этим автором было произведено детальное исследование межвидовых отношений у представителей семейств *Cardiidae* и *Mastridae* на большом материале, происходящем главным образом из акчагыльских отложений Туркмении.

Вопросами филогенеза акчагыльской конхилиофауны занимались немногие исследователи. Впервые Н. Ю. Успенская (1931) рассмотрела крыловидно расширенных кардиид отдельно от церастодерм и разделила их на три генетические группы: *Cardium nikitini*, *C. radiiferum* и *C. dahestanicum*. Эти генетические группы признал и В. П. Колесников (1950), но посчитал возможным вывести группу *Cardium* (*Avicardium*) *radiiferum* из группы *C. (Avicardium) nikitini*. Однако, хотя В. П. Колесников считает удачными генетические схемы Н. Ю. Успенской, сам он не прибегает к составлению схем, намечает лишь генетические группы не только крыловидно расширенных кардиид (которых поместил в составе предложенного им подрода *Avicardium*), но и авимактр и церастодерм. При этом он несколько дополнил предложенные Н. Ю. Успенской генетические группы авикардиумов.

К. А. Ализаде (1932, 1954) также признал правильным выделенные Н. Ю. Успенской генетические группы крыловидно расширенных кардиид и рассмотрел развитие каждой из них отдельно. Он впервые составил генетические схемы развития авимактр и церастодерм.

В свое время Н. Ю. Успенская отметила, что направление развития в группе *Cardium nikitini* заключается в сглаживании ребер в закилевой и прикилевой части. К. А. Ализаде первый указал, что в начале акчагыла кардииды представлены нормальными формами с нормальным развитием замка. Постепенно, в условиях замкнутого бассейна, кардииды и мактриды изменяются как по общим очертаниям, так и по развитию замочного аппарата. От густоробристых кардиид происходят кардииды с редко расставленными ребрами, а все ветви развития заканчиваются гладкими или почти гладкими формами. Все редкоробрисые кардииды становятся менее вздутыми и принимают крыловидно расширенную форму, замок ослабевает, уплощаются ребра.

При всех достоинствах недостатком схем филогении кардиид и мактрид, опубликованных вышеперечисленными исследователями, было то, что на них показаны лишь филогенетические связи (как, например, на прилагаемых рис. 1—3), т. е. не прослеживалось дальнейшее существование исходного вида после того, как от него отделился новый вид. Это объясняется недостаточностью материала и отсутствием детальных биостратиграфических исследований. Как показывает опыт, имеют место случаи, когда оба вида (исходный и производный от него) существуют как бы «параллельно» и иногда одновременно угасают (вымирают).

Основываясь на указанных принципах и в результате наблюдений над индивидуальным развитием (онтогенезом), морфологического сходства, наличия малочисленных переходных форм между близко родственными видами, учитывая тенденцию в направлении развития того или иного признака, нам удалось установить развитие акчагыльских кардиид и мактрид (см. схемы рис. 4 и 5). Эти схемы, конечно, не смогли охватить всей акчагыльской фауны и отражают специфику развития моллюсков туркменской части акчагыльского моря. Но разнообразие акчагыльской фауны в пределах Туркмении позволило все же охватить большую часть акчагыльских видов мактрид и кардиид. Следует отметить, что пришлось несколько, а иногда и значительно дополнить ранее установленные генетические группы и пересмотреть как видовой состав, так и генетические связи отдельных видов.

В результате многолетних полевых исследований автора были подробно изучены многочисленные разрезы акчагыла Копет-Дага, Красноводского полуострова, Прикарабогазья, Чильмамедкумов и т. д. с детальным отбором и изучением фауны. Это изучение подтвердило существующие представления о делении акчагыла на нижний, средний и верхний подъярусы. Каждому из этих стратиграфических подразделений свойственны определенные сообщества и видовые составы фауны моллюсков, которые становятся все более богатыми и разнообразными с течением акчагыльского времени.

Наиболее раннему этапу (нижний акчагыл) отвечает мало разнообразный и бедный в видовом отношении комплекс моллюсков, представленный единичными видами родов *Cardium*, *Avimactra*, *Potamides*, *Clessiniola*, причем в начале раннеакчагыльского времени известны только представители *Avimactra* и *Clessiniola*. *Potamides* появляется несколько позднее, а *Cardium* — только в конце раннеакчагыльского времени. Это доказывает, что основные и вместе с тем исходные формы акчагыльской конхилиофауны появились не сразу и не одновременно.

Среднему этапу (средний акчагыл) отвечает расцвет акчагыльской фауны. Здесь появляются не только новые виды из указанных ранее

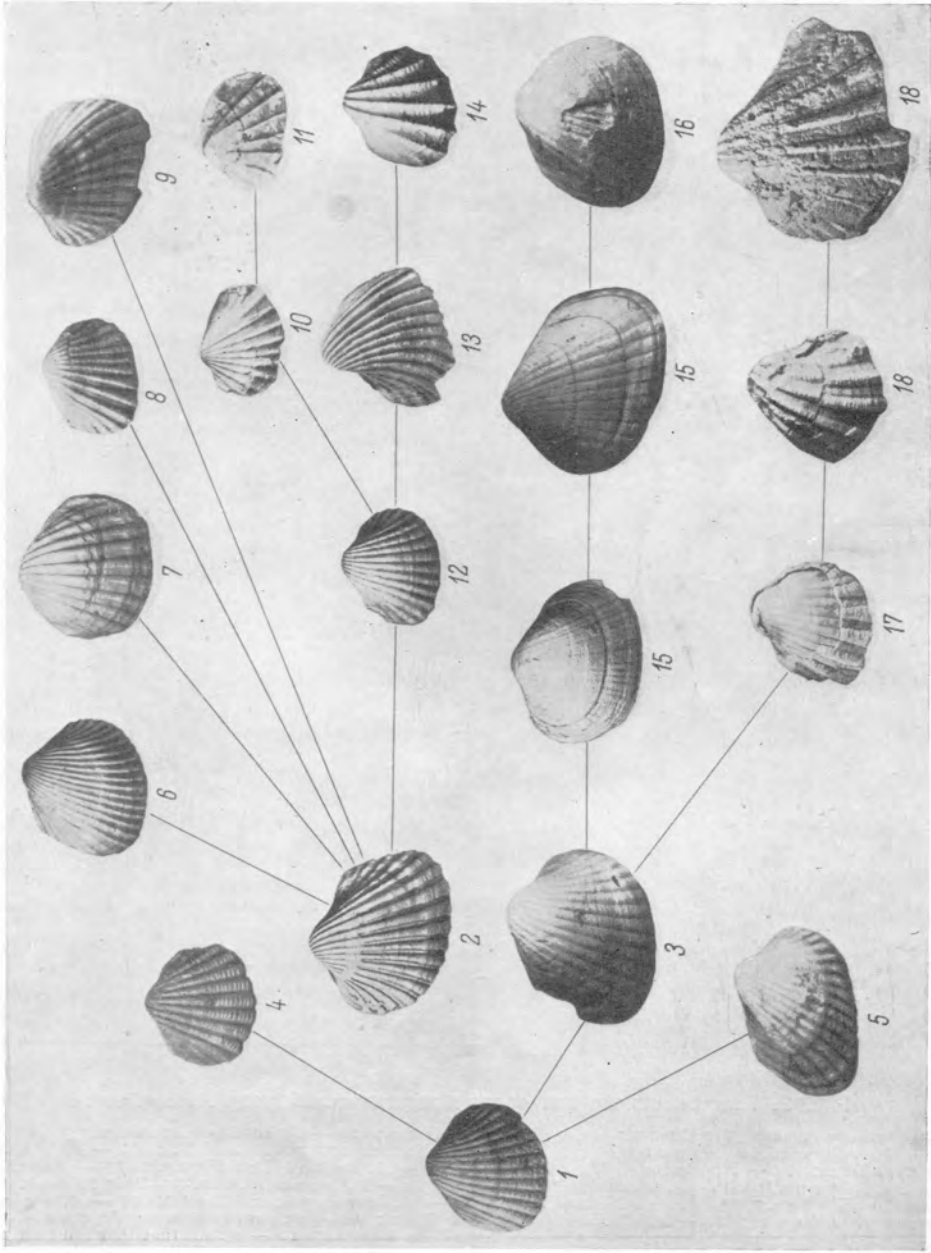


Рис. 1. Генетические связи среди представителей рода *Cardium*.

1 — *Cardium dombra* Andrus.; 2 — *C. dombra* var. *humulica* Andrus.; 3 — *C. dombra* var. *sulacensis* Andrus.; 4 — *C. rogdti* Andrus.; 5 — *C. davidaschvili* Koles.; 6 — *C. sacroscostatum* sp. nov.; 7 — *C. varium* Tscheltz.; 8 — *C. adacnoides* Ebers.; 9 — *C. copiosum* Tscheltz.; 10 — *C. simkevici* Andrus.; 11 — *C. plicaticostatum* Tscheltz.; 12 — *C. pseudoedule* Andrus.; 13 — *C. altum* Tscheltz.; 14 — *C. praehyrcania* Ebers.; 15 — *C. honschimi* Andrus.; 16 — *C. norohouskii* Andrus.; 17 — *C. latecostatum* Tscheltz.; 18 — *C. sultini* magnum Tscheltz.

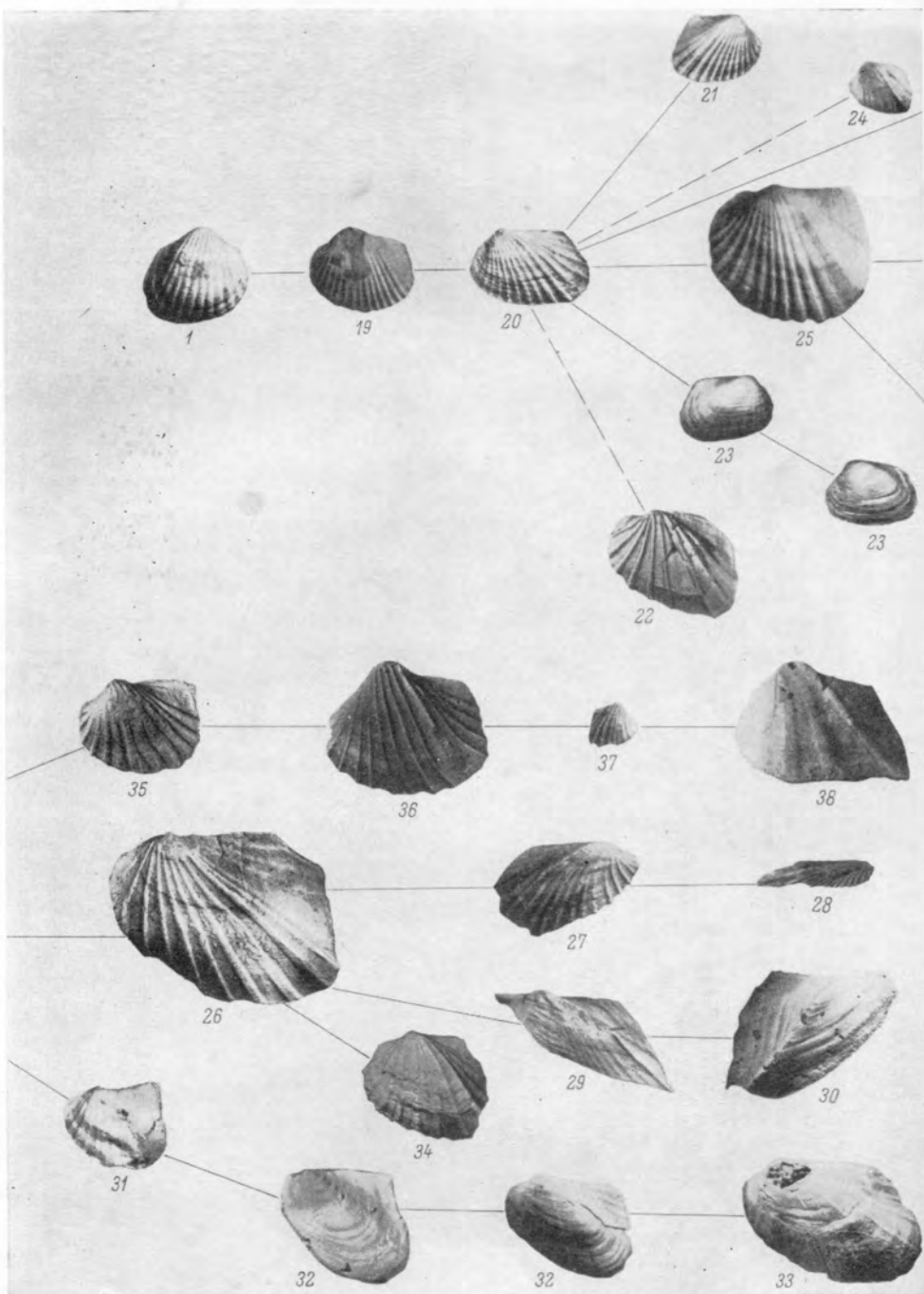


Рис. 2. Генетические связи среди представителей рода *Avicardium*.

1 — *Cardium dombra* Andrus.; 19 — *C. abreki* Usp.; 20 — *Avicardium hamischense* (Usp.); 21 — *A. subtrapezinum* Tscheltz.; 22 — *A. delicatum* sp. nov. (in litt.); 23 — *A. subleve* Tscheltz.; 24 — *A. alexinum* Tscheltz.; 25 — *A. nikitini* (Andrus.); 26 — *A. radiferum* (Andrus.); 27 — *A. trinacria* (Andrus.); 28 — *A. longum* sp. nov. (in litt.); 29 — *A. uspenskaiae* Koles.; 30 — *A. carinatum* Alz.; 31 — *A. hoshmensilicum* (Usp.); 32 — *A. maincaricum* (Andrus.); 33 — *A. alaniovatum* Tscheltz.; 34 — *A. paradacniforme* Tscheltz.; 35 — *A. dahestanicum* Usp.; 36 — *A. jumudicum* (Andrus.); 37 — *A. acutum* Tscheltz.; 38 — *A. aequale* Tscheltz.

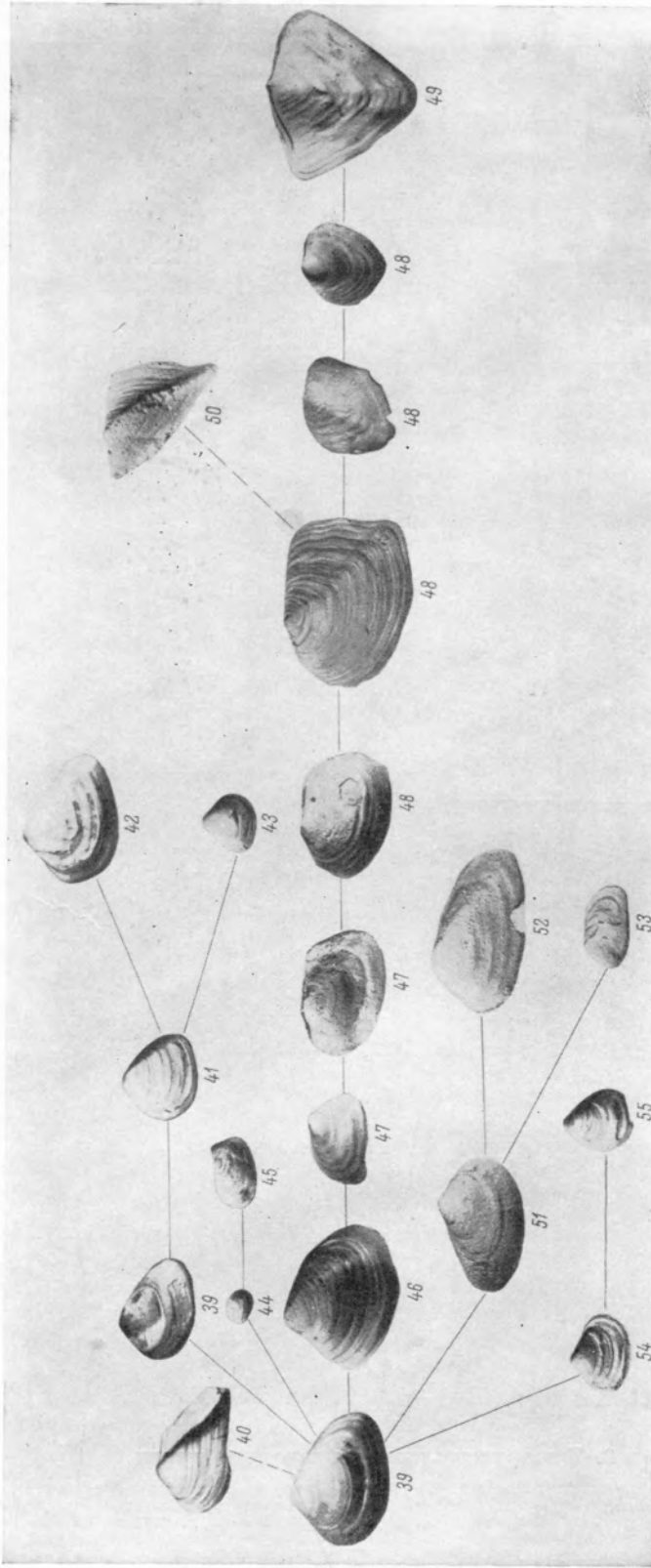


Рис. 3. Генетические связи среди представителей рода *Avimactra*.

39 — *Avimactra subcaspia* (Andrus); 40 — *A. acutecarinata* (Andrus); 41 — *A. imago* (Andrus); 42 — *A. gedroitzii sumbarica* subsp. nov. (in litt.); 43 — *A. triquetra* Tscheltz.; 44 — *A. pisum* (Andrus); 45 — *A. modiolopsis* Tscheltz.; 46 — *A. ovata* Tscheltz.; 47 — *A. subovata* Tscheltz.; 48 — *A. proaeniculooides* Tscheltz.; 49 — *A. aviculooides* Andrus; 50 — *A. angulatocarinata* Tscheltz.; 51 — *A. karabagastica* (Andrus); 52 — *A. starropolitana turhmena* subsp. nov. (in litt.); 53 — *A. parallelata* Tscheltz.; 54 — *A. penjukovi* (Andrus); 55 — *A. mostranzei* (Andrus).

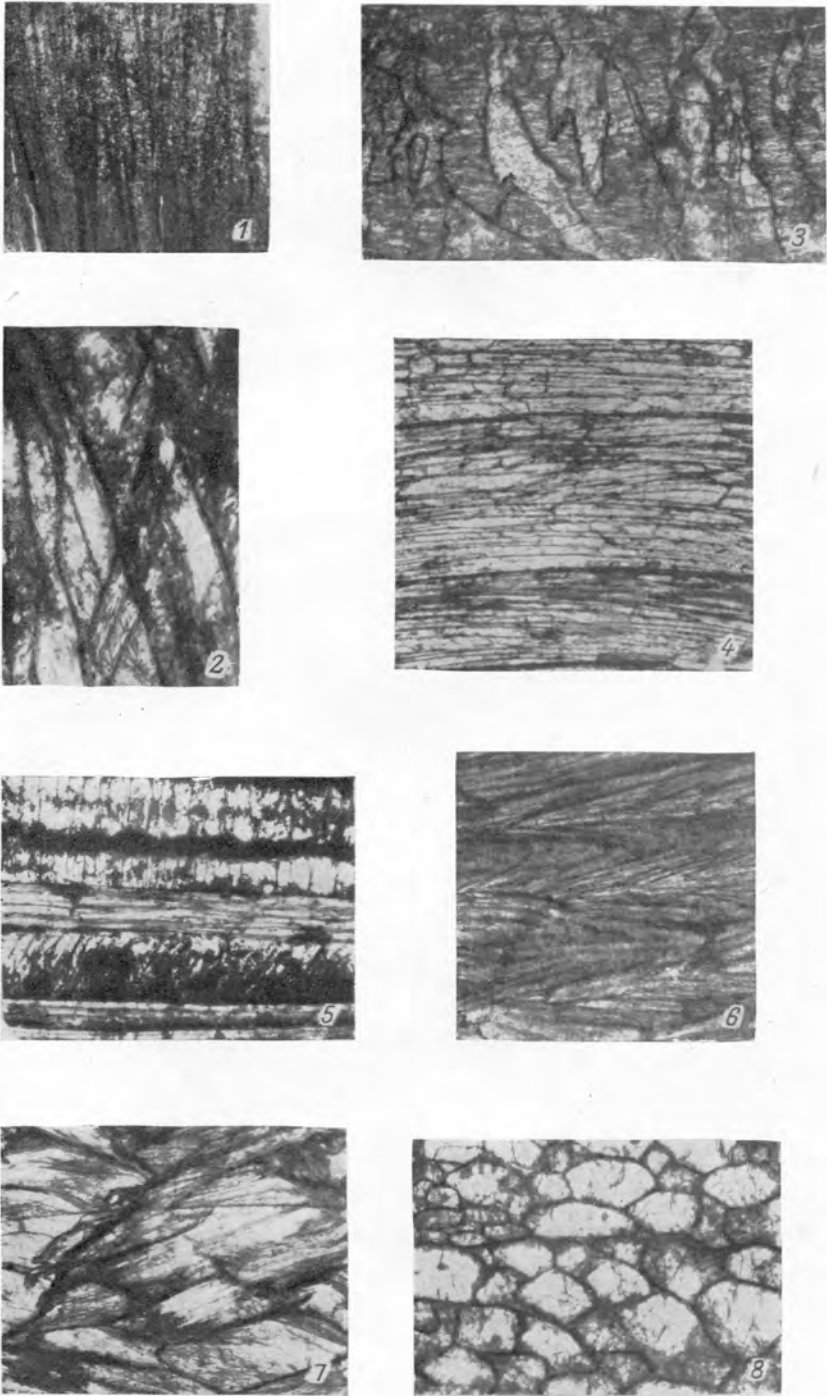


Рис. 2. Типы микроструктуры раковины устриц.

1 — нормальная призматическая структура; $\times 40$ (*Exogyra olisiponensis* Schagger);
 2 — субконическая структура; $\times 100$ (*Amphidonta aralensis* Arksh.); 3 — фурилли-
 латная структура; $\times 40$ (*Gryphaea dilatata* Sow); 4 — правильная листоватая
 структура; $\times 60$ (*Arclostrea unguolata* Schloth.); 5 — правильная листоватая
 структура с прослоями вертикальных и наклонных листов; $\times 40$ (*Ostrea edulis*
 Linné); 6 — перистая листоватая структура; $\times 40$ (*Ceratostreon flabellatum* Goldf.);
 7 — субромбическая структура; $\times 60$ (*Gryphaea dilatata* Sow.); 8 — вакуолярная
 структура; $\times 60$ (*Pycnodonta radiata* Fish. de Waldh.)

родов, но и возникает своеобразная, эндемичная группа, которая рассматривается в ранге нового рода *Avicardium*, относящегося к подсемейству *Limnocardiinae* — солоноватоводных кардиид. Возникают своеобразные авимактры [*Avimactra aviculoides* Andrus., *A. acutecarinata*

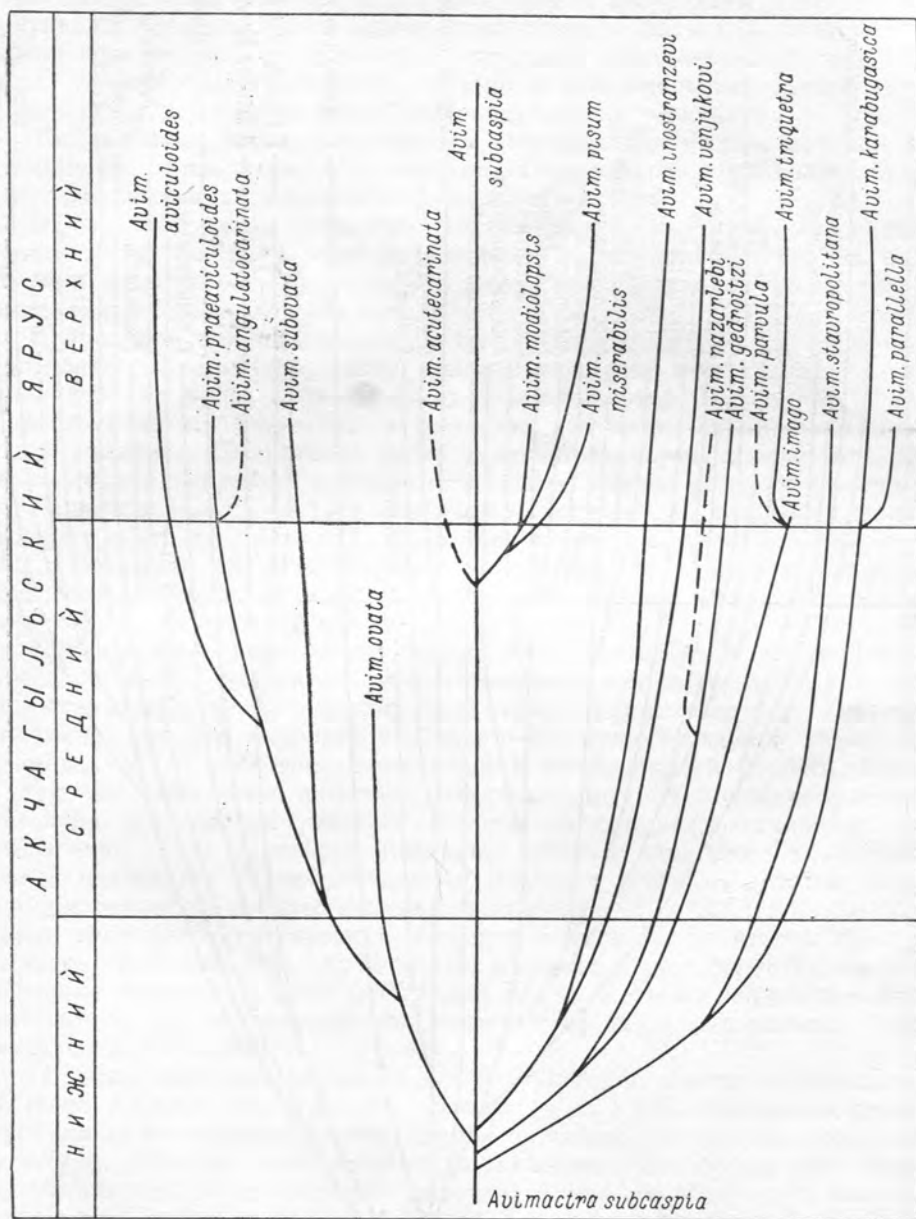


Рис. 4. Генетическая схема филогении акчагыльских Mactridae.

(Andrus.) и др.], составляющие эндемичную и резко отличную от типичных раннеакчагыльских мактрид группу.

Начало позднеакчагыльского этапа (верхний акчагыл) характеризуется также вспышкой видообразования. С одной стороны, появляются виды, обычно возникающие на концах филогенетических ветвей (спе-

специализированные формы), а, с другой — виды, которые могут быть предками тех или иных групп гораздо более поздних, апшеронских, кардид. Уместно подчеркнуть, что во второй половине позднеакчагыльского этапа проникают и развиваются в акчагыльском море представители сем. Dreissenidae.

Большая часть специализированных видов, возникших, очевидно, как результат приспособления среднеакчагыльской фауны к начавшемуся опреснению бассейна, погибает к середине позднеакчагыльского времени. С опреснением бассейна связано и проникновение дрейссенид и некоторых гастропод во второй половине позднего акчагыла.

Так в общих чертах развивается акчагыльская фауна, проходя три стадии: появление, расцвет и угасание. Теперь перейдем к более детальному рассмотрению развития акчагыльских мактрин.

В основании нижнеакчагыльских отложений, как уже было сказано выше, фауна мактрин мало разнообразна. Здесь распространена лишь *Avimactra subcaspia* (Andrus.), которая свойственна как мелководным, так и более глубоководным участкам раннеакчагыльского моря.

В процессе приспособления к условиям замкнутого солоноватоводного бассейна, при отсутствии конкурентов, этот вид занимает новые экологические ниши и значительно видоизменяется. Изменчивость идет в нескольких направлениях и приводит вскоре к образованию новых видов авимактр. Появляются более удлиненные формы с более низкой и обособленной макушкой и оттянутым задним концом раковин [*Avimactra karabugasica* (Andrus.)] и еще более укороченные, с высокой макушкой [*A. imago* (Andrus.)]. Несколько позже появляются более округлые и овальные, крупные формы (*A. ovata* Tscheltz.) и почти равно-сторонние раковины с оттянутым передним концом и обособленной макушкой [*A. venjukovi* (Andrus.)].

Почти все эти виды имеют большое вертикальное распространение и прослеживаются вплоть до начала позднего акчагыла, а *A. subcaspia*, *A. karabugasica* и *A. venjukovi* продолжают существовать и в позднем акчагыле. Все эти наиболее долговременно существовавшие формы отделились от *A. subcaspia*, проницшей в акчагыльский бассейн. Вместе с ней эти авимактры намечают отличные друг от друга направления развития акчагыльских мактрин, каждое из которых развивается самостоятельно. Так, во второй половине раннего акчагыла от *Avimactra imago* отделяется более удлиненная форма с резко оттянутым задним концом раковины и более высокой макушкой — *A. gedroitsi* Koles., которая существует до середины позднего акчагыла. Во второй половине раннего акчагыла от *A. karabugasica* отделяется еще более удлиненная, довольно крупная *A. stavoropolitana* Koles., а от *A. venjukovi* — очень высокая, почти равно-сторонняя, также с оттянутым передним концом маленькая *A. inostranzevi*.

В конце среднего акчагыла от *A. subcaspia*, очевидно, происходят *A. pisum* (Andrus.) и *A. acuteccarinata* (Andrus.). Возможно, существует какая-то промежуточная форма округлых очертаний, переходная между *A. subcaspia* и указанными двумя видами. Эта форма фиксируется на ранних стадиях онтогенеза раковины *Avimactra pisum* и *A. acuteccarinata*. От *A. pisum* в начале позднего акчагыла отделяется *A. modiolopsis* Tscheltz., а от *A. karabugasica* — очень удлиненная форма с низенькой и сильно сдвинутой вперед макушкой — *A. parallella* Tscheltz.

Как видно из схемы генетического развития мактрин, все указанные группы (*A. karabugasica*, *A. imago*, *A. venjukovi* и *A. subcaspia*) развиваются в течение среднеакчагыльского времени замедленно. И только в конце среднего и в начале позднего акчагыла происходит вспышка видообразования.

Иначе развивается пятая группа — *A. ovata* Tscheltz. — *A. aviculoides* Andrus. Эволюция этой группы приурочена главным образом к среднему акчагылу. Так, во второй половине раннего акчагыла от *A. ovata* отделяется *A. subovata* Tscheltz., которая прослеживается до начала позднего акчагыла включительно. Из последней развивается *A. praeaviculoides* Tscheltz., которая, отделяясь в начале среднего акчагыла, во второй половине среднего акчагыла в свою очередь дает начало *A. aviculoides* Andrus. — одной из своеобразных, специализированных форм акчагыльских мактрид. По-видимому, от той же *A. praeaviculoides* в начале позднего акчагыла отделяется и другой, также весьма своеобразный вид, — *A. angulatocarinata* Tscheltz.

Таким образом, эволюция акчагыльских мактрид идет в направлении от форм обычного очертания, мактровидных, к более уклоняющимся, специализированным, формам. Как известно, последние возникают обычно на концах филогенетических ветвей и характеризуются помимо значительной индивидуальной изменчивости тем, что существуют кратковременно. При изменении гидрологического режима бассейна они погибают, не оставляя приспособленного потомства. Некоторые из этих видов обнаруживают при этом поразительное внешнее сходство с отдельными позднеакчагыльскими видами рода *Avicardium* (*Avimactra praeaviculoides* — *Avicardium mainacanicum*; *Avimactra angulatocarinata* — *Avicardium uspenskaiae*; *Avimactra acutecarinata* — *Avicardium aequale*), что объясняется конвергенцией признаков. Подобные специализированные авикардиумы также приурочены к концам филогенетических ветвей (Чельцов, 1964).

Развитие кардиид в акчагыле идет несколько иначе. В конце раннеакчагыльского времени появляются первые представители подрода *Cerastoderma*, очень напоминающие виды группы *Cardium edule* L. Акчагыльские формы объединяются обычно под названием *Cardium dombra* Andrus. Представители только этого вида и известны в нижнеакчагыльских отложениях. Поэтому несомненно, что *Cardium dombra* обязан своим происхождением какому-то единственному исходному виду, проникшему в акчагыльский бассейн.

Cardium dombra отличается значительной индивидуальной изменчивостью, которая вначале не сказывается на форме раковины, а проявляется в строении наружной поверхности: изменяется количество ребер, величина и характер межреберных промежутков и т. д.

Развитие кардиид начинается в самом начале среднего акчагыла и идет сразу же по нескольким направлениям. Сначала возникают две разновидности *Cardium dombra*, сходные с ним в очертаниях и отличающиеся лишь шириной ребер и межреберных промежутков и различным количеством ребер. Это *Cardium dombra* var. *kumuchica* Andrus. — более узкорребристая разновидность с широкими и плоскими межреберными промежутками и часто несколько большим числом ребер — и *C. dombra* var. *sulacense* Andrus. — разновидность с более широкими ребрами, узкими межреберными промежутками и обычно меньшим числом ребер. Эти разновидности с трудом отделяются от *C. dombra*, и до настоящего времени не установлено, рассматривать ли их как подвид или вид, так как они встречаются совместно с типичными формами *C. dombra*. Этим разновидностям (*C. dombra*, *C. dombra* var. *kumuchica* и *C. dombra* var. *sulacense*) и обязано своим возникновением все разнообразие позднейших акчагыльских *Cerastoderma*.

В группе *C. dombra* var. *kumuchica* возникают обычно узкорребристые, иногда густорребристые формы. Причем в среднем акчагыле эволюция этой группы идет медленно. Очевидно, в начале среднего акчагыла от *C. dombra* var. *kumuchica* отделяется часторребристый *C. saepcostatum*

sp. nov. (in litt.); в середине среднего акчагыла выделяется умеренно часторребристый *C. pseudoedule* Andrus. Во второй половине среднего акчагыла последний вид, возможно, дает начало *C. simkeviči* Andrus. — виду с узкими, редкими ребрами и с широкими межребристыми промежутками. Все три упомянутых вида обычно имеют крышеобразные средние ребра.

Вспышка видообразования наблюдается в конце среднего и в начале позднего акчагыла. Из *Cardium simkeviči* выделяется очень редкорребристый, нитевиднорребристый *C. plicaticostatum* Tscheltz. От *Cardium pseudoedule* отделяется большая группа видов, разнящихся друг от друга главным образом по форме раковины: прямоугольный, сравнительно редкорребристый, с сильно сдвинутой вперед макушкой *C. conspectum* Tscheltz.; субквадратный, сильно выпуклый *C. acobae* Tscheltz.; высокомакушечный, крышеобразно ребристый, чешуйчатый *C. altum* Tscheltz. От последнего, вероятно, уже в верхнем акчагыле отходят резко и крышеобразно ребристые, чешуйчатые *C. praehyrcania* Ebers. и *C. konjuschewskii* Alz., весьма напоминающие апшеронских *Hyrcania*.

От *Cardium dombra* var. *kumuchica* в начале верхнего акчагыла берет начало ряд округлорребристых видов: часторребристый *C. adacnoides* Ebers., напоминающий апшеронских *Adacna*, затем более редко- и широкоребристый *C. varium* Tscheltz. и, наконец, очень своеобразный, неправильнооформенный, различно- и округлорребристый *C. copiosum* Tscheltz.

От *Cardium dombra* var. *sulacense* развиваются две небольшие группы акчагыльских кардиумов. Первая группа — это широко- и уплощенно-ребристые *Cardium konschini* Andrus. и *C. novakovskii* Andrus. (причем последний вид более выпуклый, с почти исчезающими ребрами), возникающие уже в первой половине среднего акчагыла. Вторая группа развивается позднее, главным образом в конце среднего и в начале верхнего акчагыла, и начинается небольшим и широкоребристым *Cardium laticostatum* Tscheltz., от которого, вероятно, несколько позднее отделяется широко- и редкорребристый, сильно чешуйчатый *C. sulini* Alz., отдельные подвиды которого достигают очень крупных для *Cerastoderma* размеров.

Из *Cardium dombra* Andrus. в течение среднеакчагыльского времени выделяются сильно неравносторонний, трапециевидный *C. davidaschvilii* Koles. и маленький, умеренно равносторонний, с округлыми, сильно чешуйчатыми ребрами *Cardium vogdti* Andrus., а в начале позднего акчагыла — сильно выпуклый, килеватый и чешуйчаторребристый *C. ebersini* Koles. Так развиваются акчагыльские *Cerastoderma*.

Очень любопытно возникновение авикардиумов. От *C. dombra* в начале среднеакчагыльского времени ответвляется еще один довольно тонкорребристый *Cardium* с расширенным закилевым полем, развитие которого идет в ином направлении, чем у церастодерм. Н. Ю. Успенская (1931) выделила этот вид под названием *Cardium abreki* и первая признала его исходной формой для развития крыловидно расширенных кардиид, которые потом были выделены в отдельный род *Avicardium* и отнесены даже к другому подсемейству — подсемейству *Limnocardiinae* (солонатоводных кардиид). С выводом о том, что *C. abreki* является исходной формой для развития крыловидно расширенных кардиид, согласился и В. П. Колесников (1950), отделивший эту группу кардиид от *Cerastoderma*. Род *Avicardium* очень характерен для среднего акчагыла, в начале которого и начинается его развитие. В начале от *C. abreki* отделяется достаточно удлиненный, с уже значительно крыловидно расширенным закилевым полем *Avicardium kamischense* (Usp.). Оче-

видно, вскоре, в первой половине среднего акчагыла, от него отделяются более высокий и выпуклый *Avicardium dahestanicum* (Usp.) и более удлинённый, плоский, крупный, очень крыловидно расширенный *Avicardium nikitini* (Andrus.). В дальнейшем из последних трех видов развиваются три группы авикардиумов, причем интенсивное видообразование в каждой из групп начинается во второй половине среднего акчагыла. Из *Avicardium nikitini* в середине среднеакчагыльского времени выделяются *Avicardium radiiferum* (Andrus.) и *A. hoshmensilicum* (Usp.), из которых в свою очередь во второй половине среднеакчагыльского времени и в начале позднеакчагыльского образуется ряд новых видов, объединяющихся в подгруппы. От *Avicardium radiiferum* во второй половине среднеакчагыльского времени отделяются резкокилеватые, с оттянутым вперед передним концом раковины *Avicardium uspenskaiae* Koles. (более высокий, сглаженнорребристый с более прямолинейным килем) и *A. trinacria* (Andrus.) (более удлинённый, с более высокой, резко загнутой вперед макушкой, четкими ребрами и S-образным килем). Крайней формой последней ветви представляется более удлинённый и неравносторонний, мелкий, отличающийся еще явственной ребристостью закилевого поля *Avicardium longum* sp. nov. (in litt.). Он появляется несколько позже, но также во второй половине среднеакчагыльского времени. В начале позднего акчагыла в этой подгруппе возникают еще два более специализированных вида: от *A. uspenskaiae* отделяется столь же высокий, резкокилеватый с S-образным, часто гребневидным килем, не явственно ребристый *Avicardium carinatum* Alz.; а от *A. radiiferum* — небольшой, более выпуклый, менее удлинённый, иногда округлых очертаний *Avicardium paradacniforme* Tscheltz.

В другой подгруппе — *Avicardium hoshmensilicum* (Usp.) — в конце среднеакчагыльского и в начале позднеакчагыльского времени образуются последовательно два не явственно ребристых и бескилевых вида: угловатый и обычно более высокий *A. mainacanicum* (Andrus.) и овальный, более удлинённый *A. planiovatum* Tscheltz. Интенсивное видообразование в группе *Avicardium kamischense* начинается также во второй половине среднеакчагыльского времени с близкого к *A. kamischense* вида — *A. subtrapezinum* Tscheltz., имеющего более правильное, трапециевидное очертание и маленькую макушку. В дальнейшем из *A. kamischense* образуются тонко- и редкорребристый, килеватый, очевидно, тонкостворчатый *Avicardium delicatum* sp. nov. (in litt.), четкорребристый, сильно неравносторонний, удлинённый *A. rubraquale* Tscheltz., а также не явственно ребристый, выпуклый, сильно неравносторонний *A. subleve* Tscheltz. Возможно, что резкокилеватый, с шипами на килевом ребре, сильно неравносторонний, небольших размеров, не явственно ребристый *A. alexinum* Tscheltz. относится к этой группе, но не исключено, что он может быть связан и с другой группой — *Avicardium dahestanicum* (Usp.). Последняя группа развивается главным образом во второй половине среднего акчагыла, когда от *A. dahestanicum* отделяются два новых вида: *A. jumudicum* (Andrus.) — редко- и гребнеобразнорребристый, острокилеватый — и *A. kumli* (Usp.) — с крыловидно расширенным передним полем. В это же время образуется, очевидно, почти равносторонний *Avicardium arguni* (Usp.). В начале позднего акчагыла от *A. dahestanicum* берет начало остро- и гребневиднокилеватый, сглаженнорребристый, треугольный *Avicardium acutum* Tscheltz., от которого в свою очередь образуются редко- и толсторребристый, гребневиднокилеватый, трапециевидный *Avicardium aequale* Tscheltz. и, возможно, выше уже охарактеризованный *Avicardium alexinum* Tscheltz.

Таким образом, развитие кардиид начинается несколько позже, чем развитие акчагыльских мактрид, — в начале среднего акчагыла, тогда как эволюция мактрид начинается с раннеакчагыльского времени. Вспышка видообразования наблюдается и в начале позднеакчагыльского времени. Начинается развитие кардиид с типичных *Cerastoderma* и далее идет через все более и более уклоняющиеся формы вплоть до возникновения специализированных, своеобразных авикардиумов, имеющих значительно трансформировавшийся замок.

Замок представителей рода *Avicardium* изменяется в сторону полного исчезновения кардинальных зубов при сохранении боковых и даже некотором усилении задних боковых зубов (Эберзин, Чельцов, 1966), тогда как у представителей *Cerastoderma* ослабевают и начинают исчезать боковые зубы, а один из кардинальных сохраняется и усиливается, т. е. развитие замка представителей *Cerastoderma* идет в сторону формирования замка апшеронских кардиид.

Кардииды акчагыла, испытав интенсивную вспышку видообразования, связанную, по-видимому, с изменившимися условиями существования (опреснением) в начале позднеакчагыльского времени, и не приспособившись, в основном погибают уже в середине позднего акчагыла. Представители рода *Avicardium* вымирают полностью, а часть церастодерм, будучи более эврибионтными, приспосабливаются к новым условиям существования, видоизменяясь при этом. Они, по-видимому, и дают начало апшеронским кардидам. Так, *Cardium adacnoides* Ebers. мог явиться предковой формой для развития апшеронских *Adacna*. Редкорребристые *Cardium konjushevskii* Alz. и *C. praehyrkania* Ebers. по характеру наружной и внутренней поверхности очень близки к апшеронским *Hyrkania*. Развитие *Cardium plicaticostatum* Tscheltz. могло привести к образованию ребристых апшероний (*Parapscheronia*), а виды из группы *Cardium konschini* Andrus. могли привести к возникновению монодакт.

Таким образом, в истории развития важнейших представителей акчагыльской конхилиофауны устанавливается строго закономерное явление: сначала в акчагыльском море появляются малочисленные и мало разнообразные виды моллюсков, которые затем дают в результате быстрых темпов эволюции пышное и многочисленное потомство, вымирающее уже в конце акчагыла.

Развитие акчагыльских кардиид и мактрид — яркий пример возникновения своеобразной солоноватоводной фауны двустворчатых моллюсков из морских предков в условиях бассейна с пониженной соленостью.

Литература

- Ализаде К. А. Некоторые новые виды фауны в акчагыле. Изв. Азерб. нефт. инст., вып. 1 (2), 1932.
- Ализаде К. А. Акчагыльский ярус Азербайджана. Изд. АН Азерб. ССР, Баку, 1954.
- Колесников В. П. Акчагыльские и апшеронские моллюски. Палеонтология СССР, т. X, ч. 3, вып. 12. Изд. АН СССР, 1950.
- Успенская Н. Ю. Cardiidae акчагыла. Труды Главн. геол.-разв. управл., вып. 121, 1931.
- Чельцов Ю. Г. Явление конвергенции у акчагыльских мактрид и кардиид. Палеонт. журн., № 4, 1964.
- Эберзин А. Г., Чельцов Ю. Г. О замочном аппарате авикардиумов. Палеонт. сб. Львовск. геол. общ., № 3, вып. I, 1966.

МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИН НЕКОТОРЫХ МЕЛОВЫХ УСТРИЦ

Исследование структуры раковины двустворчатых моллюсков было начато еще в середине прошлого века. Карпентер (Carpenter, 1844—1848), изучавший структуру раковин двустворок, брахиопод и усоногих, исследовал полупрозрачные шлифы в проходящем и отраженном свете. Он выделил и описал 5 основных типов структуры раковин двустворчатых моллюсков: призматическую, перламутровую, трубчатую, листоватую и вакуолярную. Кроме того, Карпентер попытался выявить некоторые особенности микроструктуры, важные для установления систематического положения отдельных семейств двустворчатых моллюсков. При рассмотрении структуры раковин современных *Ostrea* и *Crassostrea* им было отмечено их значительное сходство; в то же время автор подчеркнул ее заметное отличие от структуры раннеюрской *Gryphaea*.

В дальнейшем (1844—1930 гг.) более или менее детально изучался минералогический состав раковины и кристаллографические свойства карбоната кальция, образующего раковины двустворчатых моллюсков. Изучение раковины двустворок с помощью поляризационного микроскопа позволило открыть новые формы агрегатного состояния карбоната кальция, кроме известных уже и многократно описанных кальцита и арагонита. В 1902 г. была описана сферолитовая разновидность арагонита, названная «ватеритом». Позднее тонко игольчатая разновидность кальцита получила название «люблинита». Некоторыми авторами, кроме того, приводились отдельные сведения, касающиеся отличий данного вида от других видов того же семейства (Leydolt, 1856; Rose, 1858; Nathusius-Königsborn, 1877; Müller, 1885; Moynier de Villepoix, 1892; Kelly, 1901; Biedermann, 1901, 1902, 1911; Prenant, 1927).

Изучение строения раковины двустворчатых моллюсков проводилось также при помощи дифракции x -лучей и ультразвука. В результате были получены отдельные интересные сведения, касающиеся деталей микроскопического строения раковин некоторых двустворок, по большей части современных (Römer, 1903; Bütschli, 1908; Rubbel, 1911; Karny, 1913; Cayeux, 1916; Schmidt, 1921₁, 1921₂, 1923, 1924, 1925).

Дальнейший этап в изучении микроструктуры раковин двустворчатых моллюсков связывается с именем датского конхиолога Бёггильда (Böggild, 1930). Его большая монография была посвящена систематическому описанию микроскопического строения раковин двустворчатых, брюхоногих и некоторых головоногих моллюсков, как современных, так и ископаемых. В этой работе были описаны все основные типы микроструктуры раковин. Кроме известной уже призматической, перламутровой и листоватой структур, им были даны детальные описания следующих четырех типов: гомогенной, волокнистой, перекрещенно-пластинчатой и сложной перекрещенно-пластинчатой структуры. Основной целью автора было выяснение соотношения кальцита и арагонита в раковинах моллюсков и описание их кристаллической формы. Бёггильд установил отсутствие каких бы то ни было следов арагонита в раковинах современных и ископаемых устриц. Им было указано также наличие своеобразной вакуолярной структуры у меловых *Rusnodonta*, а у юрских грифей отмечалось развитие структуры, аналогичной перекрещенно-пластинчатой структуре раковин, состоящих из арагонита.

Последующие исследования касались обычно деталей строения отдельных элементов структуры раковин некоторых видов современных двустворок. Так, работы Шмидта (Schmidt, 1931) были посвящены детальному описанию строения призматического слоя современной *Ostrea edulis*.

Особое значение имело появление работы советского зоолога И. Ф. Овчинникова (1931), посвященной вопросу систематического значения микроскопического строения раковин некоторых пресноводных двусторчатых и брюхоногих моллюсков. Автор впервые показал, что микроструктура раковин моллюсков имеет важное систематическое значение и позволяет выделять различные таксономические категории — от вида до семейства включительно.

В середине XX в. начинается изучение структуры раковин с помощью электронного микроскопа. Появляется большое количество работ, посвященных в основном познанию ультраструктуры конхиолина и кристаллов карбоната кальция в раковинах современных двусторчатых моллюсков, биохимии органической основы и процессов кристаллизации карбоната кальция на этой основе (Pfefferkorn, 1950; Ranson, 1952; Roche, Eysse-ric-Lafon, 1951; Grégoire, 1957, 1960, 1961₁, 1961₂; Grégoire, Duchateau et Florkin, 1955; Wada, 1957, 1961; Watabe and Wada, 1956; Watabe, Scharp, Gordon and Wilbur, 1958; Tsujii, Scharp, Gordon and Wilbur, 1958; Tsujii, 1960; Tanaka, Hataño and Itasaka, 1960; Lutts, Grandjean et Grégoire, 1960; Kobayashi, 1964; Watabe and Wilbur, 1964; Watabe, 1965).

Изучение биохимии органической основы (конхиолина) раковин двусторчатых моллюсков показало наличие нескольких, как правило не менее трех, типов ее: протеина (в виде α - и β -кератина), склеропотеина и полипептида. Характерно, что состав протеинов является важным признаком в установлении рода у двусторчатых моллюсков (Kobayashi, 1962; fide Watabe and Wilbur, 1964). При кислотном гидролизе протеиновой основы найдено до 19 составляющих ее аминокислот, количественные соотношения которых характерны для видов (Watabe, 1965; Watabe and Wilbur, 1964). В результате исследования ультраструктуры протеиновой основы было установлено, что ее строение также может характеризовать таксономические группы (Grégoire, 1957, 1960). В свою очередь, способ кристаллизации карбоната кальция в раковинах зависит от количественного и качественного состава их органической основы (Ranson, 1952).

Исходя из полученных литературных данных, мы предприняли изучение микроскопического строения раковин некоторых меловых устриц в ориентированных шлифах в поляризованном свете с целью установления систематического значения указанного признака. Шлифованию подвергались нижние (левые) створки устриц, причем брались строго ориентированные продольные сечения от макушки до нижнего края.

Материалом для исследования послужило 130 шлифов раковин меловых устриц, относящихся к 9 родам, 22 видам.

Методика исследования

При подготовке образцов для шлифования была использована новая методика заливки заранее пришлифованных раковин пластмассой этакрил АКР-15, употребляемой обычно в зубном протезировании. Этакрил АКР-15 состоит из окрашенного в розовый цвет порошка (полимера метилметакрилата с некоторыми эфирами метакриловой кислоты) и бесцветной жидкости (мономера метилметакрилата и этилметакрилата). В результате совместной полимеризации указанных компонентов получается густая тестообразная пластмасса.

Пластмасса готовится в чистой стеклянной или фарфоровой посуде, закрытой крышкой. Отмеренное количество жидкого мономера наливается в фарфоровый стакан; затем туда же насыпается заранее отвешенное количество порошка полимера. Наилучшие результаты получаются при пропорции 1 : 2,5 первого по отношению ко второму. Полученную жидкую массу фарфоровой или стеклянной лопаточкой перемешивают до полного

растворения порошка. Для предотвращения улетучивания жидкости стакан накрывается стеклом или крышкой, после чего масса выстаивается при нормальной комнатной температуре до полного и равномерного поглощения мономера. Этот процесс, называемый набуханием, длится 10—12 мин. в зависимости от температуры помещения. Массу можно считать готовой к употреблению, если она приобрела консистенцию мягкого теста и перестала прилипать к стеклянной лопаточке и стенкам стакана.

Пришлифованная в заданном направлении раковина облекается тестообразной пластмассой, которая плотно прижимается ко всем ее неровностям. Затем образцы помещаются в стеклянные стаканы, погруженные в бачок с водой комнатной температуры. Путем медленного нагревания, постепенно, в течение 2—3 ч. вода доводится до кипения, которое продолжается около 1 ч., после чего подогревание водяной бани прекращается. Образцы извлекаются из стакана только после полного охлаждения воды.

Полученные образцы шлифуются с помощью различных абразивов на шлифовальном круге. Почти готовые шлифы перед покрыванием покровным стеклом обрабатываются 1% фосфовольфрамовой кислотой или горячим насыщенным раствором динатриевой соли этилен-диамин-тетрауксусной кислоты. Время протравливания устанавливается экспериментально и составляет примерно от 3 до 20 мин. Употребление этих травителей, обладающих слабым и медленным действием, очень удобно; они вызывают осветление только тех участков, которые состоят из химически чистого кальцита. Так как все структуры в раковине связаны с органической основой (конхиолином), они соответственно растворяются медленнее, чем химически чистый кальцит. В результате такого «мягкого» протравливания эти структуры проявляются и становятся более отчетливыми.

Протравленные шлифы промываются чистой холодной водой с помощью мягкой кисточки, высушиваются и покрываются покровными стеклами. Полученные шлифы изучались под бинокулярным микроскопом МБС-2 и поляризационным микроскопом при различных увеличениях.

Строение раковины устриц

Раковина двустворчатых моллюсков, как правило, трехслойная. Тонкий наружный конхиолиновый слой, или периостракум, налегает на кальцитовый или арагонитовый остракум, составляющий основную часть раковины. В свою очередь остракум подразделяется на внешний, призматический слой, или эктоостракум, и внутренний, пластинчатый слой, или эндоостракум (Oberling, 1955, 1964). Иногда раковина может быть двухслойной; периостракум в таком случае налегает непосредственно на эндоостракум, или пластинчатый слой (рис. 1). Устрицы, как правило, относятся к последней группе, однако иногда могут присутствовать и все три слоя.

На верхней створке устриц чрезвычайно тонкий периостракум (толщиной порядка 0.0001 мм) налегает на призматический слой (толщиной порядка 0.3—0.4 мм), образованный узкими (до 0.1 мк) призмами, иногда сросшимися между собой. Призмы располагаются перпендикулярно к слою, служащему им основанием, но по отношению к поверхности раковины они могут быть слегка наклонны. Периостракум и верхняя часть призматического слоя могут быть пигментированы. В основании находится пластинчатый слой, образующий наиболее существенную часть раковины.

Нижняя створка устриц, обычно более массивная, чем верхняя, как правило, не обладает призматическим слоем; здесь периостракум налегает непосредственно на мощный пластинчатый слой. В толще последнего в обеих створках могут быть развиты замкнутые чечевицеобразные полости или камеры. Обычно они бывают заполнены морской водой с резким

запахом сероводорода, который появляется в результате анаэробного гниения содержащегося в них материала. Иногда камеры бывают заполнены своеобразным веществом, которое по внешнему виду удивительно напоминает мел. Это «мелоподобное» вещество, очень пористое и непрозрачное, также пропитано морской водой. По мнению Корринги (Corringa, 1952) и Янга (Yonge, 1960), эта «мелоподобная» масса представляет собой наиболее экономичную форму «строительного» материала, так как она содержит около одной пятой вещества, необходимого для построения монолитного пластинчатого слоя.

Возникновение камер связывается с различными причинами. Во-первых, — с изменением объема тела моллюска в результате осмотических явлений или после периода размножения. Имеет место постоянное соответствие между размером тела, полостью раковины и пространством, облекаемым мантией. При колебаниях солености воды в эстуариях ткань мантии изменяется: разбухает при понижении солености и сокращается при ее повышении. Такое неравномерное изменение объема тела моллюска вызывает отложение дополнительных слоев кальцита на внутренней поверхности раковины (Worsnop and Orton, 1923). Уменьшение объема тела моллюска имеет также место после периода размножения, когда разбухшие генитальные железы возвращаются в свой первоначальный объем.

Во-вторых, причиной возникновения камер является, вероятно, необходимость уменьшения веса раковины для удержания ее на поверхности мягких илистых грунтов (Зернов, 1913).

По мнению других авторов, камерность представляет собой патологическое явление, вызываемое попаданием частиц ила или песка в мантию, или же болезнями мантии (Милашевич, 1916; Борисьяк, 1899; White, 1884; Schäfle, 1929).

К. Циттель (по О. С. Вялову, 1948) связывал появление камер с ускоренным ростом раковины. Вероятно, каждая из указанных причин могла вызывать в отдельных случаях появление камерности. Скорость роста раковин и экономия «строительного» материала при увеличении общих размеров, а следовательно, и площади опоры, по-видимому, коррелятивно связаны между собой.

Структуры эктостракума

Призматический слой, как правило, очень тонкий, обычно присутствует только на верхней и отсутствует на нижней створке (например, у современной *Ostrea edulis*). Строение призматического слоя *O. edulis* детально

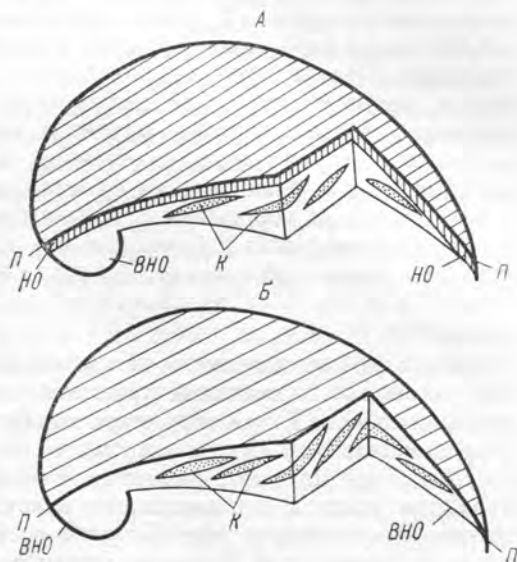


Рис. 1. Схематический трехмерный разрез раковины устрицы.

А — нижняя створка, перистоо́стракум налегает на эктоо́стракум. Б — то же, перистоо́стракум налегает на эндоо́стракум. п — перистоо́стракум; но — наружный о́стракум (эктоо́стракум); вно — внутренний о́стракум (эндоо́стракум); к — камеры.

изучено Шмидтом (Schmidt, 1925, 1931). Этот слой имеет очень незначительную толщину, всего 0.1—0.2 мм, и состоит из призм кальцита, расположенных перпендикулярно к основанию слоя, но иногда наклонно по отношению к верхней поверхности слоя.

В поперечном сечении призмы имеют почти гексагональную форму, а в продольном — имеют вид плотно прилегающих друг к другу столбиков. Каждая призма облечена конхиолиновой оболочкой. При скрещенных николях в поперечном сечении наблюдается эффект слабого двойного преломления; в продольном сечении погасание призм гетерогенное. Электронография призм *O. edulis* показывает, что они представляют собой столбики, по всей длине которых расположены параллельные поперечные бороздки. Эта поперечная полосчатость, характерная для кальцитовых призм, представляет собой следы нарастания последних. Таким образом, каждая отдельная призма является как бы «штабелем», сложенным из отдельных дискоидальных элементов, и, таким образом, по способу образования не является единым кристаллом (Grégoire, 1960).

В отличие от современных *Ostrea* среди представителей меловых родов *Exogyra*, *Amphidonta* и *Gryphaea* s. s. наблюдается развитие эктостракума и на левой, нижней створке. Толщина этого слоя колеблется от 1 до 4 мм у разных родов. Как правило, этот слой резко отграничен от нижележащих слоев.

Структура эктостракума раковины рода *Exogyra* представляется наиболее близкой к нормальной призматической структуре других двустворчатых моллюсков. Такая структура характеризуется тем, что каждая призма обладает гомогенным строением, но в поляризованном свете различные части призмы погасают различно. Оси призм перпендикулярны или почти перпендикулярны к поверхности раковины. Толщина призм в призматическом слое раковин рода *Exogyra* составляет 0.01—0.02 мм, а их длина равна толщине слоя. Толщина призм не выдерживается по всей их длине; по направлению к наружной части слоя они становятся толще, достигая 0.03—0.04 мм в поперечнике. Как правило, у основания слоя призмы сростаются (рис. 2, 1, см. вкл. стр. 75).

Весьма своеобразна структура эктостракума у представителей рода *Amphidonta* (рис. 2, 2). В раковинах этого рода эктостракум достигает значительного развития — до 5—7 мм толщины. В общем слое выделяются отдельные, более тонкие слойки, очень четко разграниченные между собой. Основными элементарными единицами являются тонкие волокна — «призмы» кальцита, сросшиеся у основания слоя и расположенные почти перпендикулярно к нему. Толщина волокон не превышает 0.01 мм. Постепенно вверх они расходятся под углом в 30° в виде латинской буквы V; однако в верхней части слоя направление их резко изменяется, концы волокон кальцита сильно изгибаются параллельно друг другу и пересекаются с верхней границей слоя под углом до 20°. Погасание «призм» гетерогенное. Эти элементы имеют субконическую форму; поэтому данный тип структуры назван нами субконическим.

Наиболее специфической структурой эктостракума меловых устриц представляется структура, названная нами фурциллиатной.¹ В продольном сечении эта структура представляет собой систему древовидно ветвящихся, вертикальных крупных кристаллов кальцита неправильной формы, иногда сросшихся у основания и дающих неправильное разветвление в верхней части слоя. Промежутки между вертикальными или наклонными кристаллами заполнены тонкими (от 0.01 до 0.02 мм в толщину) пластинками

¹ От латинского *furcillatus* — разветвляющийся, разветвленный.

кальцита, параллельными между собой и более или менее параллельными поверхности раковины. Погасание гетерогенное. Этот своеобразный тип структуры встречается у представителей рода *Gryphaea* s. s. (рис. 2, 3).

Структура эндостракума

Изучение микроскопического строения пластинчатого слоя меловых устриц показало широкое развитие правильной листоватой структуры, присутствующей в раковинах всех родов сем. *Ostreidae*. Листоватая структура называется правильной, если составляющие ее листки кальцита параллельны между собой и по большей части одновременно параллельны поверхности раковины (рис. 2, 4). Листки кальцита плотно прилегают друг к другу; толщина их, как правило, составляет 0.03—0.05 мм. Каждый листок кальцита представляет собой слой толщиной в один кристалл. В поляризованном свете погасание даже в пределах одного листка гетерогенное. Иногда листки кальцита в одном слое параллельны между собой, но по отношению к поверхности раковины располагаются перпендикулярно или наклонно. Такое чередование слоев горизонтальных листов со слоями вертикальных или наклонных листов характерно для представителей рода *Ostrea* s. s. (рис. 2, 5).

Другой тип правильной листоватой структуры может быть назван перистой структурой. Она построена короткими пластинками кальцита, также параллельными между собой. Толщина пластинок составляет 0.01—0.02 мм. Угол погасания равен 30°. Пластинки расходятся от осевой линии, параллельной поверхности раковины, под углом 20—25°; в соседних слоях эти пластинки расположены в противоположных направлениях (рис 2, 6). Подобная структура встречается у представителей родов *Ceratostreon* и *Pycnodonta*. Эти структуры аналогичны «зигзаговой» структуре некоторых *Pectinidae*.

Обычно правильная листоватая структура в раковинах меловых устриц сочетается с одним или двумя другими типами структуры. Однако представители родов *Lopha* и *Arctostrea* не имеют иных типов структуры, кроме указанного. Нужно отметить также значительное развитие камерности у отдельных представителей этих родов.

Следующий весьма специфический тип структуры эндостракума встречается в раковинах родов *Gryphaea* s. s., *Lioostrea* и *Amphidonta*. Эта структура, называемая нами субромбической, состоит из ромбоэдров кальцита более или менее правильной формы, с углами, приблизительно равными 50° или 130°. Ромбоэдры кальцита построены короткими толстыми пластинками; толщина их приблизительно равна 0.07—0.08 мм при длине около 0.2—0.25 мм. Нагромождение ромбоэдров образует более или менее правильный столбик, почти перпендикулярный или слегка наклонный к поверхности раковины. Границы отдельных ромбоэдров выдерживаются плохо, отдельные пластинки часто перекрещиваются (рис. 2, 7). Погасание ромбоэдров гетерогенное. Эта структура аналогична перекрещенно-пластинчатой структуре некоторых двустворчатых моллюсков, обладающих арагонитовой раковиной; однако описываемая структура строится ромбоэдрами кальцита.

Другой тип структуры, также очень своеобразный, характеризует представителей рода *Pycnodonta*. Это так называемая вакуолярная структура, построенная многогранниками различной величины, неправильной формы. Никакого порядка в расположении многогранников не наблюдается, но в более толстых слоях они крупнее, чем в тонких. Величина многогранников определяется порядком нескольких миллиметров (рис. 2, 8). В вертикальном сечении слои с вакуолярной структурой имеют вид ноздреватого куска хлеба.

Заключение

Существующий опыт выделения систематических категорий сем. *Ostreidae* основан на морфологии их раковин. При этом наибольшее таксономическое значение придавалось таким признакам, как форма и скульптура раковины. Установление номенклатурного ранга подобных приспособительных признаков в ряде случаев очень затруднительно. Поэтому уже назрела необходимость изыскания иных, более стабильных признаков, которые могли бы быть положены в основу выделения различных таксонов, особенно при установлении родов сем. *Ostreidae*.

Таким признаком, по-видимому, является микроскопическое строение раковин устриц. Как указывалось выше, каждый род характеризуется строго определенным сочетанием типов микроструктуры. Изученные виды, происходящие из самых разнообразных по литологическому составу отложений меловой системы, не обнаруживают различий в «типовых» для каждого рода наборах типов микроструктуры. Таким образом, микроструктура раковины меловых устриц может иметь важное систематическое значение при выявлении их родовых категорий наряду с известными морфологическими признаками.

Литература

- Борисяк А. А. Введение в изучение ископаемых пелеципод. Зап. Мин. общ., сер. 2, ч. 3, вып. 1, 1899.
- Вялов О. С. Принципы классификации семейства *Ostreidae*. Тр. Львов. геол. общ., палеонт. сер., вып. 1, 1948.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Ак. наук, сер. VIII, т. 32, № 1, 1913.
- Милашевич К. О. Моллюски русских морей. Черное и Азовское моря, т. 1, 1916.
- Овчинников И. Ф. Микроскопическая структура раковины как признак рода и вида у пресноводных моллюсков. Ежег. Зоол. инст. АН СССР, т. 32, 1931.
- Biedermann W. Untersuchungen ueber Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Iena, Zeitschr. Naturw., Bd. 36, 1901.
- Biedermann W. Ueber die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei Bildung der Skelette wirbelloster Tiere namentlich der Molluskenschalen. Zeitschr. allg. Physiol., Bd. 1, 1902.
- Biedermann W. Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen. In H. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 3, Hft. 1, Teil 1, 1911.
- Böggild O. B. The shell structure of the mollusks. Kong. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter Naturvidensk. Math. afd. 9, Raekke II, 1930.
- Bütschli O. Untersuchungen ueber organische Kalkgebilde, nebst Bemerkungen ueber organische Kieselgebilde, insbesondere ueber das spezifische Gewicht in Beziehung zu der Structur, die chemische Zusammensetzung und Anderes. Abhandl. K. Gesellsch. Wiss., Göttingen, Math.-phys. Kl., (2), Bd. 6, 1908.
- Carpenter W. On the microscopic structure of Shells. Rep. Brit. Assoc. Advanced Sci., 1844—1848.
- Cayeux L. Introduction à l'Etude petrographie des Roches sedimentaires. Paris, 1916.
- Grégoire Ch. Topography of the organic components in mother-of-pearl. J. Biophys., Biochem., Cytol., vol. 3, 1957.
- Grégoire Ch. Further studies on structure of organic components in mother-of-pearl, especially in Pelecypods (part I). Bull. Inst. royal. Sc. natur. Belg., vol. 36, 1960.
- Grégoire Ch. Sur la structure submicroscopique de la conchioline associée aux prismes des coquilles de mollusques. Bull. Inst. royal. des Sci. nat. de Belg., t. 37, No. 3, 1961.
- Grégoire Ch. Structure of the conchiolin cases of the prismes in *Mytilus edulis* Linné. J. Biophys., Biochem., Cytol., vol. 9, No. 2, 1961.
- Grégoire Ch., Duchateau Ch. et Florkin M. La trame protidique des nacres et des perles. Ann. Inst. Océanogr., vol. 31, 1955.
- Karny H. Optische Untersuchungen zur Aufklärung der Muschelschalen. I. Aviculidae. II. Unionidae. Sitzber. K. Akad. Wiss. zu Wien, Math.-Naturwiss. Kl., vol. 122, Abt. III, 1913.

- Kelly A. Beitrag zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich. Iena. Zeitschr. Naturwiss., Bd. 35, 1901.
- Kobayashi T. Introduction to the shell structure of Bivalvian Molluscs. Earth. sci., No. 73, 1964.
- Kørringa P. Recent advances in oyster biology. Quart. Rev. Biol., vol. 27, No. 3—4, 1952.
- Leydolt F. Ueber die Struktur und Zusammensetzung der prismatischen Kalkhaloides nebst einem Anhang ueber die Struktur der kalkigen Teile einiger wirbellosen Thiere. Sitzber. K. Akad. Wiss. zu Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Bd. 19, 1856.
- Lutts A., Grandjean J. et Grégoire Ch. X-ray diffraction patterns from the prisms of mollusk shells. Arch. intern. Physiol. Bioch., vol. 68, 1960.
- Moynier de Villepoix R. Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques. J. Anat. Physiol., vol. 28, 1892.
- Müller F. Untersuchungen ueber die Bildung und die Struktur der Schalen bei den Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Jahrg., 8, 1885.
- Nathusius-Königsborn W. Untersuchungen ueber nichtcelluläre Organismen namentlich Crustaceenpanzer, Molluskenschalen und Eihüllen. Berlin, 1877 (Fide Schmidt W. J. 1923—1924).
- Oberling J. J. Shell structure of West American Pelecypoda. Journ. Washingt. Acad. Sci., vol. 45, № 4, 1955.
- Oberling J. J. Observations on some Structural Features of Pelecypod Shell. Mitteilungen d. Naturforsch. Gesellsch. in Bern, N. F., vol. 20, 1964.
- Pfefferkorn G. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Kalkspat und dessen Realkristallbau. Optic, vol. 7, 1950.
- Prenant M. Les formes mineralogiques du calcaire chez les êtres vivants et le problème de leur déterminisme. Biol. Rev., vol. 2, 1927.
- Ranson G. Les huitres et le calcaire. Calcaire et substratum organique chez les mollusques et quelques invertébrés marins. C. R. Ac. Sc., vol. 234, 1952.
- Römer O. Untersuchungen ueber den feineren Bau einiger Muschelschalen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 75, 1903.
- Roche J., Ranson G. et Eysseric-Lafon M. Sur la composition des scleroprotéines des coquilles des mollusques (conchiolines). C. R. Soc. Biol., vol. 145, 1951.
- Rose G. Ueber die heteromorphen Zustände der kohlen sauren Kalkerde. II. Vorkommen des Aragonites und Kalkspaths in der organischen Natur. Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, 1858.
- Rubbel A. Ueber Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur. Zool. Jahrb., Abt. Anat., vol. 32, 1911.
- Schäffle L. Ueber Lias- und Doggeraustern. Geol. und Pal. Abhandlungen, N. F. Bd. 17, Hft. 2, 1929.
- Schmidt W. J. Einige Ergebnisse einer Untersuchung ueber den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen. Biol. Zentralbl., Bd. 41, 1921.
- Schmidt W. J. Ueber den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen. Zeitschr. allg. Physiol., Bd. 19, 1921.
- Schmidt W. J. Bau und Bildung der Perlmuttermasse. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 45, 1923.
- Schmidt W. J. Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Licht. Bonn, 1924.
- Schmidt W. J. Bau und Bildung der Prismen in den Muschelschalen. Eine Anleitung zu ihrer Untersuchung. Mikrokosmos, vol. 18, 1925.
- Schmidt W. J. Ueber die Prismenschicht der Schale von Ostrea edulis L. Zeitschr. Morphol. Okol. der Tiere, Abteilung Anat., Bd. 21, 1931.
- Tanaka Sh., Hatano H. and Itasaka O. Biochemical studies on pearl. IX. Amino acid composition of conchiolin in pearl and shell. Bull. Chem. Soc. Japan, vol. 33, 1960.
- Tsujii T. Studies on the mechanism of shell-and pearl-formation in Mollusca. J. Fac. Fisheries Prefect. Univ. of Mie, vol. 5, 1960.
- Tsujii T., Sharp D., Gordon D. and Wilbur K. M. Studies on shell formation. VII. The submicroscopic structure of the shell of the Oyster Crassostrea virginica. J. Biophys., Biochim., Cytol., vol. 4, 1958.
- Wada K. Elektron-microscopic observations on the shell structures of pearl oyster (Pinctada martensii). I. Observations of the calcite crystals in prismatic layers. Bull. Natl. Pearl Res. Lab., vol. 1, 1956.
- Wada K. Yd. III. On the laminary structures of shells. Bull. Natl. Pearl Res. Lab., vol. 2, 1957.
- Wada K. Crystal growth of molluscon shells. Bull. Natl. Pearl Res. Lab., vol. 7, 1961.
- Watabe N. Studies on shell formation. XI. Crystallmatrix relationships in the inner layers of mollusk shells. J. Ultrastruct. Res., vol. 12, № 3—4, 1965.

- Watabe N., Sharp D., Gordon and Wilbur K. M. Studies on shell formation. VIII. Electron microscopy of crystal growth in the nacreous layer of the oyster *Crassostrea virginica*. J. Biophys., Biochem., Cytol., vol. 4, 1958.
- Watabe N. and Wada K. On the shell structures of Japanese pearl oyster, *Pinctada martensii* Dunker. I. Prismatic layer. Rep. Fac. Fisheries, Pref. Univ. Mie, vol. 2, 1956.
- Watabe N. and Wilbur K. Physiology of Mollusks. London, 1964.
- Worsnop E. and Orton J. H. The cause of chambering in oysters and other Lamellibranches. Nature, vol. III, 1923.
- White C. A. Fossil Ostreidae of North America, U. S. Geol. Surv. Annual Report, 4, 1882—1883 (1884).
- Yonge C. M. Oysters. New naturalist, spec. vol. London, 1960.

И. С. Барсков

К ЭВОЛЮЦИИ ОТРЯДА PSEUDORTHO CERATIDA (ГОЛОВОНОГИЕ МОЛЛЮСКИ)

Отряд Pseudorthoceratida был выделен автором (Барсков, 1963) из состава отряда Orthoceratida. Основной морфологической чертой, отличающей представителей первого отряда, является наличие у них отложений внутри сифона. Коррелятивно связанными с этим основным признаком являются различия в строении перегородочных трубок и сегментов сифона. У псевдортоцератид преобладают отогнутые (циртохоанитовые и субциртохоанитовые) перегородочные трубки, как правило прямые (ортохоанитовые). Сегменты сифона у псевдортоцератид обычно расширяются в камерах, часто весьма значительно; у ортоцератид сегменты сифона, за редким исключением, цилиндрические.

Весьма существенными кажутся в настоящее время отличия между двумя отрядами в строении начальных частей раковины, позволяющих судить об онтогенезе их представителей. Строение начальных частей раковины известно далеко не для всех родов. Однако оно известно для типичных представителей обоих отрядов.

Строение начальных частей раковины у рода *Orthoceras* наиболее детально описано З. Г. Балашовым (1957). Первая камера фрагмокона (начальная камера) имеет субсферическую форму и отделяется от остальных камер резким пережимом. Первый сегмент сифона лишь незначительно вдаётся в начальную камеру. Эмбриональная раковина состояла из одной воздушной (первой сферической камеры) и из жилой камеры длиной в ту часть раковины, которая впоследствии была занята примерно 10 камерами. В этом месте на раковине отмечается заметный пережим.

Типичные представители псевдортоцератид (рода *Pseudorthoceras*, *Pseudocyrtoceras*, *Dolorthoceras* и др.) обладали начальной раковинной колпачковидной формы, не отделяющейся пережимом от остальной части раковины. Первый сегмент сифона располагается целиком в начальной камере. Эмбриональная раковина состояла из 3—7 воздушных и жилой камер.

Как полагает В. Н. Шиманский (1954, 1962), в первом случае индивидуальное развитие происходило с метаморфозом, во втором случае развитие было прямым.

Проводя грубую аналогию, можно сказать, что ортоцератиды отличаются от псевдортоцератид по типу индивидуального развития так же, как аммоидеи от свернутых наутилоидей. В этом отношении ортоцератиды (в узком понимании) сходны с бактритоидеями и белемноидеями, псевдортоцератиды — с актиноцератоидеями, онкоцератидами и свернутыми наутилоидеями.

Как уже упоминалось, основной и наиболее характерной чертой, отличающей ортоцератид от псевдортоцератид, является наличие у последних внутрисифонных отложений. Форма отложений и способ их образования уже давно стали одним из основных признаков для выделения семейств (Kobayashi, 1937; Flower and Caster, 1935; Flower, 1939, 1962; Журавлева, 1959, и др.).

В Свитом была сделана попытка объединить семейства, представители которых обладают внутрисифонными отложениями, в одну филетическую ветвь (Sweet, 1964). В. Свит выделил их в качестве надсемейства Pseudorthocerataceae в составе отряда Orthoceratida. Однако в состав надсемейства Pseudorthocerataceae не вошли некоторые из семейств (Geisonoceratidae, Troedssonellidae), представители которых имеют отложения внутри сифона. Кроме того, близкие роды *Troedssonella* и *Mysterioceras* помещены в разные семейства разных надсемейств. Все это привело В. Свита к предположению о полифилетическом происхождении отряда Orthoceratida.

Предложенное нами ранее выделение отряда Pseudorthoceratida, объединяющего все формы с внутрисифонными отложениями, снимает все эти затруднения и позволяет дать схему филогении отряда.

В составе отряда Pseudorthoceratida в настоящее время нами рассматриваются восемь семейств: Pseudorthoceratidae (с подсемействами Pseudorthoceratinae, Spyroceratinae и Cayutoceratinae), Dawsonoceratidae, Geisonoceratidae, Greenlandoceratidae, Paraphragmitidae, Pseudactinoceratidae, Proteoceratidae, Troedssonellidae.

Семейства Geisonoceratidae и Dawsonoceratidae обладают аннулосифонными (кольчатыми) отложениями внутри сифона. У типичных представителей сем. Paraphragmitidae внутрисифонные отложения не наблюдались. Однако строение сифона и строение начальных частей раковины говорит об их принадлежности к псевдортоцератидам. Остальные семейства, входящие в состав отряда, обладают париетальными (пристенными) внутрисифонными отложениями. По направлению роста среди париетальных отложений могут быть выделены три типа (рис. 1). Опистонеккальные париетальные отложения — отложения, которые начинают образовываться на перегородочных трубках (некках) и затем распространяются по соединительным кольцам сифона назад, выстилая соединительные кольца. Билокальные париетальные отложения — отложения, которые от места образования на перегородочных трубках протягиваются вперед и назад по соединительным кольцам. Пропеккальные париетальные отложения — отложения, которые протягиваются только вперед по соединительным кольцам от места образования на перегородочных трубках.

Разные семейства псевдортоцератид характеризуются разным типом внутрисифонных отложений, а по наличию отложений выделяется сам отряд Pseudorthoceratida. Естественно поэтому поставить вопрос о том, какую биологическую роль играли внутрисифонные отложения и как их развитие связано с эволюцией организмов.

В настоящее время всеми исследователями признается, что основной функцией отложений внутри сифона является утяжеление наполненных газом камер фрагмокона, что позволяет удерживать раковину в горизонтальном положении. Для головоногих с прямой раковинной необходимостью удерживать раковину в горизонтальном положении является одним из важнейших моментов в жизни. Очевидно, что способ, которым достигается эта ориентировка и стабилизация, находится в прямой связи со способностью животного ориентироваться в пространстве, следовательно, с развитием нервной системы. Поэтому внутрисифонные отложения, которые отражают способ ориентировки и его развитие, могут быть использованы для выявления эволюции организмов.

Исходной группой псевдортоцератид являются, несомненно, примитивные головоногие отряда *Ellesmeroceratida*. Эллесмероцератиды обладали широким сифоном с толстыми соединительными кольцами и короткими воздушными камерами. Ориентировка раковины у них осуществлялась за счет веса широкого, вентрально расположенного сифона и, по-видимому, за счет толстых соединительных колец. При переходе к псевдортоцератидам наблюдается утонение соединительных колец и уменьшение диаметра сифона. Следовательно, прежний механизм ориентировки и стабилизации раковины был утерян. Функцию грубой ориентировки стали выполнять отложения внутри камер фрагмокона. Тонкая ориентировка и стабилизация осуществлялись за счет камерных отложений внутрисифонных отложений.

Древнейшим, предковым семейством псевдортоцератид является *Tridssonellidae*. Первые представители семейства — роды *Buttsoceras*, *Glenisteroceras*, *Oxfordoceras* — появились в раннем ордовике Северной Америки. Трэдссонеллиды обладали опистонеккальными отложениями внутри сифона. При таком способе образования слой отложений быстро перекрывали соединительные кольца и прерывали сообщение сифона с камерами. Очевидно, что это было невыгодным, так как регулирование количества газа в камерах становилось невозможным. Они могли нести лишь пассивную гидростатическую функцию. Вместе с тем для осуществления ориентировки образование отложений было необходимым. Нахождение оптимального способа образования и расположения отложений с тем, чтобы возможно больше сохранить сообщение сифона с камерами и образовывать достаточное количество отложений, составляет суть эволюции последних и отражает эволюцию этой группы организмов.

От трэдссонеллид в среднем ордовике отделилось семейство *Geisonoceratidae*. У представителей этого семейства внутрисифонные отложения стали наслаиваться клубкообразно на перегородочных трубках в перегородочном отверстии и не распространялись на соединительные кольца (аннуло-сифонатные отложения). Соединительные кольца оставались свободными. Отложения теперь не препятствовали сообщению сифона с камерами. Вместе с тем при таком способе образования количество отложений ограничивалось размером перегородочного отверстия. При сильном развитии отложения «закупоривали» сегменты сифона. Это привело к тому, что большая часть функции ориентации и стабилизации раковины перешла к камерным отложениям. Весьма характерным следствием этого было то, что сифон у большинства геизооцератид сместился к дорсальной стороне. Это давало возможность более мощного развития камерных отложений на вентральной стороне. Такая «передача» функций внутрисифонных отложений камерным была, в определенном смысле, шагом назад. Это было менее выгодным, так как образование камерных отложений является более опосредованным, чем образование внутрисифонных, которые отлагались в непосредственном контакте с живой тканью сифона.

Представители сем. *Geisonoceratidae* существовали от среднего ордовика до среднего девона. Расцвет семейства приходился на середину силура.

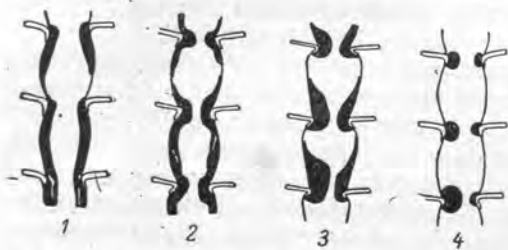


Рис. 1. Типы внутрисифонных отложений.

1 — опистонеккальные парietальные отложения; 2 — билкальные парietальные отложения; 3 — про-неккальные парietальные отложения; 4 — аннуло-сифонатные отложения.

От гейзоцератид в конце ордовика отделилось сем. Dawsonoceratidae. Представители последнего семейства обладают также аннулосифонатными отложениями внутри сифона, но характеризуются отогнутыми и прижатыми к выпуклой стороне перегородки перегородочными трубками (для таких трубок предлагается название «гиподиртохоанитовые перегородочные трубки»). Биологическое значение этого признака в настоящее время не выяснено, однако, по аналогии с актиноцератидами, ему придан ранг семейства (Flower, 1962). Два рода, входящих в рассматриваемое семейство, существовали на протяжении силура.

Морфологические изменения, которые могут быть объяснены функционально, привели к отделению от гейзоцератид сем. Paraphragmitidae. Эти изменения заключались в том, что раковина приобрела эндогастрическую согнутость. Такая, казалось бы, неудобная для плавания форма раковины с апикальным концом, загнутым книзу, позволяла существенно понизить общий центр тяжести животного и сделать его устойчивее. Для стабилизации раковины такой формы было достаточно небольшого количества отложений в самых апикальных частях раковины. Поэтому становится вполне понятным, почему внутрисифонные отложения у представителей этого семейства практически неизвестны: они могли развиваться очень слабо. Эндогастрическая согнутость раковины привела к тому, что жилая камера в устьевой части сужалась, или имела пережим, или у некоторых представителей (род *Paraphragmites* и др.) приобрела изгиб, возвращавший переднюю часть тела животного в горизонтальное положение.

Следует отметить, что парафрагмитиды в достаточной степени условно выводятся из гейзоцератид. Точно те же функциональные и морфологические изменения могли привести к отделению парафрагмитид от сем. Pseudorthoceratidae. Основанием, на котором парафрагмитиды выводятся все же из гейзоцератид, является дорсальное положение сифона у представителей обоих этих семейств — явление, в общем не характерное для семейства Pseudorthoceratidae. Парафрагмитиды были распространены от середины до конца силурийского периода.

Другой путь развития от исходного сем. Troedssonellidae был, по-видимому, более постепенным. В отличие от пути, приведшего к отделению гейзоцератид, внутрисифонные отложения продолжали здесь наслаиваться на соединительные кольца. В этом случае наблюдается ряд последовательных изменений в строении отложений, которые приводили к задержке момента смыкания отложений и, следовательно, момента, когда прерывалось сообщение сифона с камерами.

Первым шагом на этом пути было то, что отложения стали распространяться не только назад от перегородочных трубок, но также и вперед и несколько утолщались вблизи перегородочного отверстия (билокальные парietальные отложения). Естественно, что такой способ образования отложений несколько задерживал момент смыкания отложений.

Представители семейств Greenlandoceratidae и Proteoceratidae, для которых характерен билокальный тип отложений, были распространены в среднем и верхнем ордовике. Различия между семействами касаются формы и скульптуры раковины. Не исключено, что разделение этих семейств условно.

Следующим шагом был переход к пронекальному типу внутрисифонных отложений: отложения распространяются только вперед от места возникновения на перегородочных трубках. Как правило, отложения и утолщались сильнее, чем при предыдущем способе образования. Появилась возможность дольше сохранять сообщение сифона с камерами и в то же время образовывать достаточно мощные внутрисифонные отложения. Все это привело к отделению от протеоцератид сем. Pseudorthoceratidae. Уже

с раннего силура, когда встречаются первые представители семейства, оно разделилось на две ветви, рассматриваемые в ранге подсемейств. Представители одного из них (*Sprungoceratinae*) характеризуются удлинненными продольно-эллипсоидальными сегментами сифона, представители другого (*Cauroceratinae*) имеют сфероидальные и поперечно-эллипсоидальные сегменты. Кроме того, последнее подсемейство характеризуется этапностью в развитии внутрисифонных отложений. Отложения первого этапа — это типичные утолщающиеся пронеккальные отложения. Позже они сменяются отложениями, наслаивающимися подобно отложениям биллокального или даже опистонеккального типа. Наиболее вероятным объяснением этому является предположение, что переход от биллокальных к пронеккальным отложениям произошел путем архаляксиса — изменений на ранних стадиях онтогенеза (А. Н. Северцов). У спироцератин новый тип отложений сразу же перешел на все последующие стадии; у кайутоцератин на поздних стадиях сохранился еще старый тип отложений.

Представители отошедшего от кайутоцератин подсемейства *Pseudorthoceratinae*, как и спироцератины, обладают пронеккальными внутрисифонными отложениями на всех стадиях онтогенеза, но имеют, как кайутоцератины, сфероидальные сегменты сифона. Весьма характерно, что и у спироцератин, и у псевдортоцератин сегменты сифона максимально расширены в передней части, у самой перегородочной трубки. Вплоть до того, что здесь образуется коленообразный перегиб соединительного кольца (так называемые «сегменты с плечиками»). Это может быть объяснено тем, что при такой форме сегментов пронеккальные внутрисифонные отложения подходили к отложениям, впереди лежащим под прямым углом. Отложения, таким образом, сжимали, «защемляли» часть мягкой ткани сифона. Вследствие этого в месте перегиба связь сифона с камерами могла сохраняться дольше всего, что было, несомненно, выгодным. Сем. *Pseudorthoceratidae* было распространено от раннего силура до конца палеозойской эры. Максимального развития семейство достигало в середине девона.

Раннесилурийские кайутоцератины дали также начало новому сем. *Pseudactinoceratidae*. При переходе к этому семейству не произошло смены типов внутрисифонных отложений. Отложения остались пронеккальными. Существенным было то, что отложения очень сильно утолщались, наслаиваясь клубкообразно. Вперед от места возникновения на перегородочных трубках отложения прикреплялись к соединительному кольцу. Назад отложения тоже утолщались сильно, но не сходили с перегородочных трубок. В результате внутрисифонные отложения сжимали мягкую ткань сифона столь сильно, что в каждом сегменте образовывалась поперечная складка мягкой ткани. Через эту складку осуществлялась связь сифона со всеми камерами фрагмокона на протяжении всей жизни животного. Сохранение постоянной связи сифона со всеми камерами фрагмокона и обособляет рассматриваемое семейство от других псевдортоцератид. По наличию структур внутри сифона, обеспечивающих постоянную связь его с камерами, псевдактиноцератиды сходны с актиноцероидами. Однако их отличают существенно разные способы, которыми достигается это сообщение. Так как существуют серьезные разногласия в понимании объема сем. *Pseudactinoceratidae*, укажем, что нами семейство понимается в составе следующих родов: *Pseudactinoceras*, *Bergoceras*, *Buchanoceras*, *Campyloceras*, *Cyrtactinoceras*, *Eusthenoceras*, *Macroloxoceras*, *Paraloxoceras*. Семейство было распространено от позднего силура до конца раннего карбона.

Схема эволюции внутрисифонных отложений представлена на рис. 2. Филогенетическая схема отряда *Pseudorthoceratida* в ранге семейств дана на рис. 3.

Весьма существенной для практических стратиграфических целей представляется намечающаяся этапность в развитии отряда Pseudorthoceratida, этапность, приуроченная в своем проявлении к определенным стратиграфическим рубежам. Начало ордовика характеризуется появлением

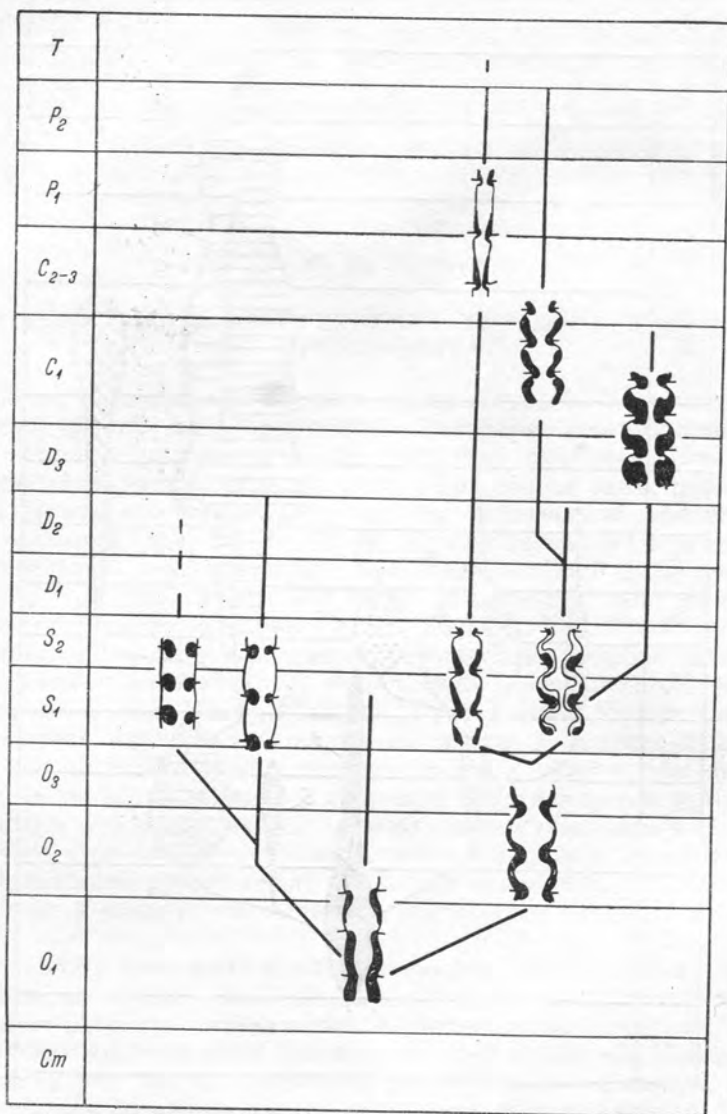


Рис. 2. Схема эволюции внутрисифонных отложений в отряде Pseudorthoceratida.

первых представителей отряда, обладающих опистонеккальными отложениями внутри сифона (сем. Troedssonellidae). На рубеже нижнего и среднего ордовика появляются псевдортоцератида, имеющие внутрисифонные отложения биллокального типа (семейства Greenlandoceratidae и Proteoceratidae). Расцвет последнего семейства приходится на поздний ордовик. На границе ордовика и силура появляются первые представители отряда, обладающие пронеккальными внутрисифонными отложениями.

В дальнейшем, по-видимому, возможно будет выделить более мелкие эволюционные этапы, выражающиеся в видовых и родовых комплексах, которые будут характеризовать отделы и ярусы ордовика и силура.

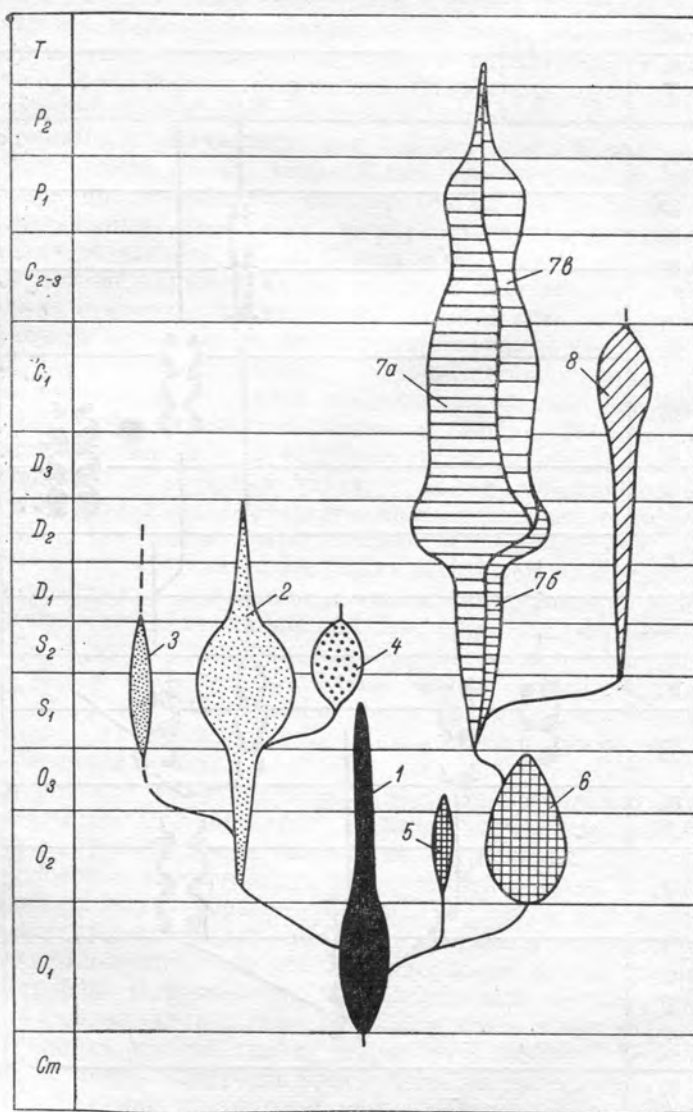


Рис. 3. Филогенетическая схема отряда Pseudorthoceratida.

Семейства: 1 — Troedssonellidae; 2 — Geisonoceratidae; 3 — Dawsonoceratidae; 4 — Paraphragmitidae; 5 — Greenlandoceratidae; 6 — Protooceratidae; 7 — Pseudorthoceratidae (7a — Spyroceratinae, 7b — Cayutoceratinae); 8 — Pseudactinoceratidae.

Литература

- Балашов З. Г. Протококх древненалеозойского представителя рода *Orthoceras*. Докл. АН СССР, т. 386, № 5, 1957.
 Барсков И. С. Система и филогения псевдоцератид. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 38, вып. 5, 1963.
 Журавлева Ф. А. О семействе Michelinoceratidae Flower, 1945. Материалы к «Основам палеонтологии», вып. 3, 1959.

- Шиманский В. Н. Прямые наутилоидеи и бактриоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. Тр. ПИН АН СССР, т. 44, 1954.
- Шиманский В. Н. Подкласс Ectocochlia. Надотряд Nautiloidea. Основы палеонтологии. Головоногие, 1, 1962.
- Flower R. H. Study on the Pseudorthoceratidae. Paleontologica Americana, vol. 2, № 10, 1939.
- Flower R. H. Notes on Michelinoceratida. New Mexico Inst. Mines and Technology, monograph 10, 1962.
- Flower R. H. and Caster K. E. The cephalopod fauna of the Conewango Series of the Upper Devonian of New York and Pennsylvania. Bull. Amer. Paleontology, vol. 22, № 75, 1935.
- Kobayashi T. On the Stereoplasmoceratidae. Japan Journ. Geol. and Geogr., vol. 3, № 3—4, 1937.
- Sweet W. C. Order Orthoceratida. In Treatise on Invertebrate Paleontology, pt. K. Mollusca, 3, 1964.

Ю. А. Арендт

РЕГРЕССИВНЫЕ И НЕОТЕНИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ У КРИНОИДЕЙ HYPOCRINIDAE¹

Семейство палеозойских морских лилий *Hypocrinidae* заметно выделяется среди других групп криноидей благодаря отчетливости происходивших в нем регрессивных морфологических преобразований. Большое количество гипокринид автор обнаружил при сборах раннепермских иглокожих в Приуралье, относящихся к так называемой красноуфимской фауне, открытой в 1924 г. Г. Н. Фредериксом и исследовавшейся Н. Н. Яковлевым, проявившим к ней очень большой интерес (Яковлев, 1926, 1927, 1930, 1937, 1956). Эти сборы дали тысячи чашечек представителей данного семейства (Арендт, 1964₁, 1964₂).

Важнейшее значение в эволюции морских лилий имело, как известно, возникновение и развитие рук, общая длина которых часто могла быть весьма значительной. Именно благодаря развитию и усовершенствованию этого аппарата пассивного питания (а также в известной степени и стебля), позволявшего контролировать для извлечения пищевых частиц большие массы воды, криноидеи одержали верх над всеми другими «прикрепленными иглокожими». Последние полностью вымерли, большей частью уже в раннем и среднем палеозое, тогда как морские лилии не только преодолели рубеж между палеозоем и мезозоем, но дожили до современности, а коматулиды являются сейчас скорее процветающей группой.

Однако среди криноидей имелись и группы (*Hypocrinidae* и в меньшей мере некоторые другие), наиболее характерной особенностью которых была постепенная редукция аппарата рук, некогда хорошо развитого у их предков. У многих крайних форм гипокринид руки полностью атрофировались и произошел ряд других изменений регрессивного характера, а у некоторых безруких форм исчез также и стебель. Таким образом были утрачены характернейшие для криноидей как класса иглокожих особенности. Попытаемся проследить в общих чертах ход этого процесса и по возможности проанализировать его причины.

Представители силурийско-девонского семейства *Gasterocomidae*, исходного для *Hypocrinidae*, были, судя по строению скелета, организованы в общем значительно более сложно. Чашечка и тем более крона у них обычно крупнее, особенно в сравнении с полностью безрукими гипокринидами, а стебель, помимо центрального, может иметь еще и перифери-

¹ Автор выражает благодарность М. А. Шишкину за сделанные им замечания к статье.

ческие каналы. *RR*, как правило, массивнее, с более крупными фасетками для рук, всегда несшими осевые нервные каналы; руки, несомненно, лучше развиты, во всех известных случаях более или менее сильно разветвлялись.¹ Лишь изредка у гастерокомид утрачивались одна или две руки (*Nanocrinus*, *Scoliocrinus*). Крышечка состояла из многочисленных довольно неправильных по расположению и форме табличек, а перипрокт мог быть окружен особыми табличками (*Gasterocoma*). Подобные же примыкающие к перипроктору таблички наблюдаются у исходных или близких к таковым гипокринид (*Edapocrinus*, *Thetidicrinus* и др.).

Строение последних значительно проще, чем гастерокомид. Стебель не имеет периферических каналов, а фасетки рук, хотя и довольно крупные, но без осевых каналов, крышечка состоит лишь из двух венчиков табличек, *OO* и эпиральных, а у рода *Bolbocrinus* только из *OO* и может иметь хорошо выраженный мадрепорит.

Еще более простым (но все же относительно сложным для гипокринид) строением теки отличались роды *Hypocrinus* и *Cranocrinus*, имевшие полностью развитые основные венчики табличек, в том числе и *RR*. Перипрокт у них, как у огромного большинства гипокринид и гастерокомид (а также цистоидей), находился сбоку теки, а не в крышечке. Под ней в пределах теки помещались рот и части амбулакральных желобков; *O* интеррадиуса *CD* могла нести мадрепорит или гидropору. Характерны довольно узкий и, по-видимому, невысокий стебель, а также относительно узкие фасетки рук, вероятно, очень коротких. Интересно, что у приуральского представителя рода *Hypocrinus* на указанных фасетках обнаружены небольшие осевые нервные каналы, полное отсутствие которых считалось И. Ваннером одним из основных отличий гипокринид от гастерокомид (Wanner, 1916, 1920, 1924).

От близких к *Hypocrinus* и *Cranocrinus* форм, по предположению Ваннера, по всей вероятности справедливому, вели начало соответственно гипокриниды с одной рукой и полностью безрукие; некоторые из них известны уже с раннего карбона. На легкость, с которой у *Hypocrinus* могла осуществляться атрофия уже очень слабых рук, указывает, например, экземпляр из Приуралья, у которого, по-видимому благодаря небольшой рано полученной травме одной из *RR*, полностью были утрачены две руки (рис. 1). Похожий экземпляр был описан Ваннером (1916). У рода *Sycocrinites* произошла атрофия четырех рук, но несшие их *RR* сохранились. У *Metasyocrinus* помимо атрофии четырех рук частично редуцирована также одна *R*, у *Parasyocrinus* она полностью исчезла, и, наконец, у *Monobrachioocrinus* остались только *R* и рука радиуса *D*. С редуциацией *RR* у этих форм было связано смещение перипрокта из интеррадиального положения в радиальное. Сохранение одной руки было, вероятно, благоприятнее для этих организмов, чем полная утрата всех рук, о чем скорее всего свидетельствуют обычно более крупные размеры одноруких представителей. Имелись и такие формы, у которых руки исчезли, но *RR* полностью сохранились, благодаря чему не уменьшился объем теки.

Cranocrinus имел нормально развитые *RR* и пять рук, причем их фасетки у пермских представителей были полого наклонены к продольной оси чашечки или параллельны ей. Руки, таким образом, скорее всего занимали близкое к горизонтальному положение. У *Tenagocrinus* руки и *RR* были уже сильно редуцированы, а перипрокт испытал некоторое смещение. У *Embryocrinus* руки совершенно исчезли, но рудиментарные *RR* чаще сохранялись, хотя нередко тоже полностью исчезали. На этом морфологи-

¹ В статье использованы общепринятые обозначения инфрабазальных, базальных, радиальных и оральных табличек (в единственном и множественном числе) — *IV*, *IBB*; *B*, *BB*; *R*, *RR*; *O*, *OO*. При обозначении радиусов и интеррадиусов принята система П. Г. Карпентера.

ческие преобразования не закончились. У *Hemistreptacron*, навсегда утраченного *RR*, произошло некоторое «вращение» венчика *OO* и перемещение перипрокта, что слабее выражено у раннепермских приуральских видов и сильнее у позднепермских тиморских. *OO* у *Acariaiocrinus* окончательно сместились по отношению к *BB* (угол смещения 36°) и стали правильно чередоваться с ними, а перипрокт расположился на границе двух *OO*. Таким же образом сместились *OO* *Coenocystis*, тогда как его перипрокт, напротив, оказался на границе двух *BB*. У криноидей, *RR* кото-

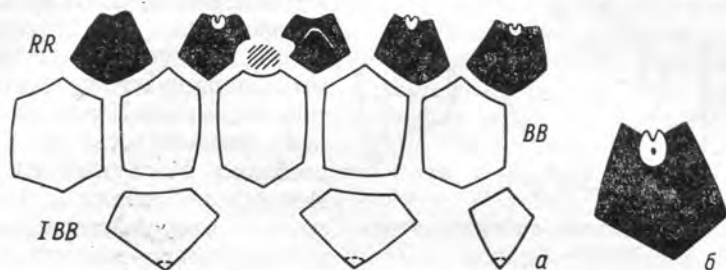


Рис. 1. Представители рода *Hypocrinus*.

a — анализ чашечки экземпляра, лишённого двух рук; *b* — *R* с осевым нервным каналом. Нижняя пермь, Приуралье. *RR* зачернены, отверстие перипрокта заштриховано.

рых полно развиты, *OO*, как известно, не смещены по отношению к *BB*, но находятся на их продолжении. Наконец, большой интерес представляет ранее слабо изученная (из-за наличия лишь одного экземпляра с Тимора) крайняя форма данного семейства — род *Pilidiocrinus* (рис. 2, *a—в*). У этой единственной в своем роде криноидей, большой материал по которой недавно собран в Приуралье, не только не было рук и *RR*, но также и стебля, и она прирастала к твердому субстрату основанием



Рис. 2. Представители рода *Pilidiocrinus*, выросшие на твердый субстрат.

a — вид теки *P. permicus* W a n n e r сбоку, верхняя пермь, Тимор (по Wanner, 1937); *b* — тека сбоку; *в* — тека сверху, выросшая на фрагмент стебля криноидей. Нижняя пермь, Приуралье.

чашечки. Наружный перипрокт ее либо утрачивался, либо располагался, подобно *Acariaiocrinus*, между двумя *OO*, нередко немного смещаясь вверх.

Морфологические преобразования у *Hypocrinidae* были разнообразными. Так, у некоторых форм при отсутствии *RR* *OO* не были смещены по отношению к *BB*, в то время как перипрокт был смещен в радиальное положение (*Lageniocrinus*), у других *BB* были неодинаковой величины (*Clithrocrinus*), у третьих *BB* и *IBB* слились в единое образование (*Atremacrinus*) и т. д. Поворот *OO* и смещение перипрокта были вызваны у гипокринид редукцией рук и *RR*.

У одного из раннепермских приуральских видов *Hypocrinus* еще имелись осевые нервные каналы *RR* (рис. 1, *б*), тогда как у второго приуральского и позднепермского тиморского их не было. У некоторых на-

ших отечественных родов были хорошо развиты мадрепорит или гидропора, а у тиморских представителей тех же родов они были недоразвиты или отсутствовали (*Embryocrinus*, *Cranocrinus*). Происходило уменьшение, а затем и полное исчезновение перипрокта (*Lageniocrinus* и близкие формы *Pilidiocrinus*). Эти явления сопровождалась олигомеризацией некоторых структур, например полным слиянием *IBB*, особенно выраженным у некоторых тиморских форм, слиянием *IBB* с *BB*, уменьшением количества и увеличением размеров табличек перипрокта (от *Embryocrinus* к *Hemistreptacron*) вплоть до



Рис. 3. Олигомеризация табличек перипрокта.

a — *Embryocrinus hanieli* Wanner (Wanner, 1929); *b* — *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev; *v* — *Acariaocrinus caryophylloides* (Yakovlev).

образования единственной таблички, «замуровывающей» наружный перипрокт у *Acariaocrinus* (рис. 3, *a—v*). У одного из родов, как указывалось, был утрачен стебель. У своеобразного рода *Amphipsalidocrinus*, вероятно тоже относящегося к этой группе, часто полностью утрачивались *IBB* (представители рода известны, по-видимому, со среднего девона, несомненные гипокриниды — с раннего карбона).

Еще более отчетлива общая направленность указанных явлений, если сравнить гипокринид с гастерокомидами. Таким образом, редукция не ограничивалась отдельными структурами, а более или менее широко охватывала организацию этих криноидей, что следует считать проявлением их общей дегенерации.

У безруких форм свод *OO* приобрел способность периодически открываться и пищевые частицы, возможно, извлекались при участии аппарата ножек, если таковой имелся под *OO*. Но даже если эти ножки и

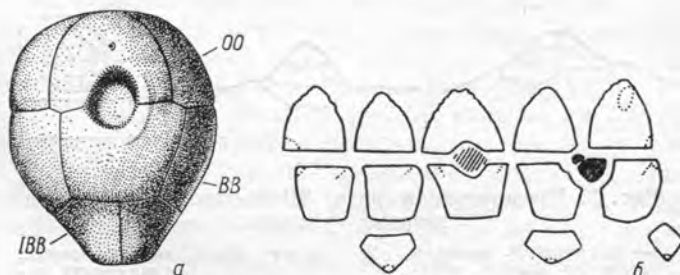


Рис. 4. *Hemistreptacron abrachiatum* Yakovlev.

a — тека сбоку, со стороны перипрокта (по Арендт, 1964); *b* — анализ теки экземпляра с *R* в одном из радиусов (разделенной надвое), нижняя пермь, Приуралье.

несколько увеличивались в размерах, то несильно, так как иначе они никоим образом не могли бы поместиться в небольшой полости под сводом *OO* при условии его обязательного полного замыкания. Отметим, что в некоторых случаях у этих криноидей, по-видимому, могла усиливаться воспроизводительная функция, о чем свидетельствуют находки остатков представителей рода *Hemistreptacron* (рис. 4, *a*) на Урале и *Embryocrinus* на Тиморе в огромных количествах, не идущих в сравнение с количеством собранных когда-либо остатков других гипокринид или гастерокомид.

Некоторые исследователи были против впервые высказанного Ваннером (Wagner, 1916, 1920) представления о том, что основные изменения в семействе шли в направлении редукции рук и *RR* и тем самым о близком родстве «моноциклических» и «дициклических» гипокринид.¹ Э. Керк (Kirk, 1937) считал, что *Embryocrinus* и другие «дициклические» формы образовались из «моноциклических» путем возникновения в филогенезе нового венчика между *OO* и нижележащими табличками так называемых вставочных табличек (соответствующих в действительности *RR*). Возникновение этих табличек подобным способом очень трудно себе представить, тем более что их появление у *Embryocrinus* было бы совершенно не оправдано функционально. То, что филогенетические преобразования могли идти только в направлении от форм с полным набором рук к одноруким, а не наоборот, совершенно очевидно и не требует доказательств.

Дж. Кениг и В. Нивонер (Koenig and Niewoehner, 1959) высказались за развитие безруких «моноциклических» форм совершенно самостоятельно и независимо от «дициклических». Подобное представление вызвано, по-видимому, тем, что далеко не для всех «моноциклических» гипокринид с достаточной отчетливостью можно проследить их связь с обладавшими руками и *RR* формами. Это относится, например, к *Lageniocrinus* и *Dichostreblocrinus*, известным уже в раннем карбоне. Объяснение указанному факту следует искать не в действительном отсутствии такой связи. Оно заключается и не в неполноте геологической летоисписи, игравшей в данном случае, вероятно, второстепенную роль, а в недостаточности сборов, при которых мелкие и внешне невзрачные гипокриниды всегда легко могут пропускаться. Подтверждением этому служит, например, то, что в Приуралье лишь в самое последнее время были обнаружены многие ранее неизвестные формы гипокринид. Наличие постепенного перехода от «дициклических» гипокринид к «моноциклическим» несомненно и подтверждается всеми фактами. Как мог осуществляться подобный переход, видно на примере одного из приуральских видов *Embryocrinus*. Среди взрослых и примерно одинаковых по величине экземпляров этого вида, происходящих из одного слоя, часть обладает пятью рудиментарными *RR*, т. е. их полным набором. Другие имеют по 4, 3, 2 и 1 табличке, причем они могут стать крайне маленькими (рис. 5). И, наконец, большинство экземпляров вовсе их лишено. Столь широкий размах изменчивости характерен для рудиментарных структур, утративших свое значение для организма и не контролируемых более действием отбора. Доказательством преемственности «моноциклических» форм от «дициклических» служат также некоторые аномальные экземпляры. Например, при специальном просмотре 5000 тек *Hemistreptacron abrachiatum* удалось обнаружить экземпляр с атавистически возникшей (разделенной надвое) *R* (рис. 4, б).

Представления И. Ваннера, Н. Н. Яковлева, Дж. М. Уэллера (Weller, 1930) и некоторых других исследователей о ходе эволюционных преобразований Нуросгинидеи были в основном правильными, но они имели дело лишь со взрослыми экземплярами. Поэтому оставался непонятным механизм редукции рук и *RR*, причины поворота *OO*, смещения перипрокта и т. д. Для разрешения указанных вопросов важное значение имеет произведенное недавно на приуральском материале изучение онтогенеза нескольких видов гипокринид. Материал этот содержит многочисленные

¹ Когда речь идет о моноциклической или дициклической чашечке, имеется в виду количество венчиков базиса. Для гипокринид первый из терминов из-за отсутствия более подходящего применяется фактически к дициклическим, но лишенным *RR* чашечкам, а второй — к имеющим *RR*. Поэтому оба термина даются здесь в кавычках.

теки юных экземпляров размерами начиная с 0.2—0.3 мм, принадлежавшие как формам, имевшим во взрослом состоянии *RR*, так и не имевшим их.

У самых мелких представителей рода *Cranocrinus* руки, *RR*, перипрокт и гидropора полностью отсутствуют, а *OO*, подобно взрослым *Acariaiocrinus*, правильно (угол смещения 36°) чередуются с *BB* (рис. 6, а). У несколько более крупных экземпляров уже имеются перипрокт и гидropора, а *OO* немного сдвинуты вправо по сравнению с первоначальным положением (рис. 6, б). На следующей стадии *OO* смещаются сильнее и в радиусе *C* появляется первая *R*, соприкасающаяся с перипроктом, которая первоначально занимает скорее интеррадиальное положение (рис. 6, в). Далее *OO* все более сдвигаются, и возникают новые *RR*, по-видимому, сперва будущего радиуса *D*, а затем *B* и *E*, тоже не занимающие сначала строго радиального положения (рис. 6, г—е). Нельзя поручиться, что порядок появления второй, третьей и четвертой *RR* всегда

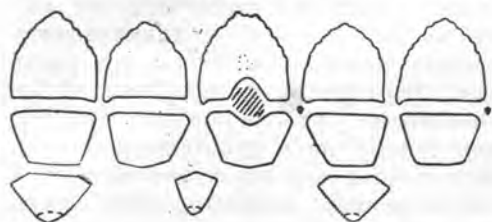


Рис. 5. Представитель рода *Embryocrinus* с сохранившимися двумя крошечными *RR*; нижняя пермь, Приуралье.

именно такой (из-за недостаточного количества, не отличающегося очень хорошей сохранностью материала по этим стадиям). Возможно, что в некоторых случаях таблички появлялись в несколько ином порядке или что они могли возникать почти одновременно. Однако, несомненно, последней всегда появлялась табличка радиуса *A* (рис. 6, ж). Возникновение этой таблички более или менее совпадало с появлением первой руки и ее фасетки на первоначально появившейся самой крупной табличке радиуса *C*. Маленькие *RR* еще полностью разобщены между собой, как у взрослых экземпляров *Embryocrinus*. Руки на *RR* образуются в той же последовательности, в какой возникали эти таблички: сперва на двух задних (рис. 6, ж, з), затем на двух боковых передних (рис. 6, и, к) и, наконец, на передней (рис. 6, л, м). Разрастание *RR* по сравнению с табличками других венчиков происходит значительно интенсивнее; они поочередно приходят в соприкосновение друг с другом и все более и более смещаются в радиальное положение. Фасетки рук также разрастаются, и на них становятся хорошо различимыми амбулаторные желобки. *OO* постепенно оказываются во все более интеррадиальном положении. Изменение положения табличек теки происходит за счет неравномерного роста их по краям; при этом лучше всего обычно заметен наиболее интенсивный рост левых краев *BB*, особенно их верхних частей.

Имеющиеся в литературе данные по онтогенезу ископаемых криноидей касаются в основном значительно более поздних, чем охарактеризованные здесь стадии (Regnéll, 1960). Возникновение *RR* прослежено лишь в одном случае, о чем сообщается в маленькой заметке пометкатурного характера (Pesch and Connely, 1951). Из нее ясно, что *RR* возникли у представителей рода *Amphipsalidocrinus* в последнюю очередь. Однако с таким представлением согласились не все исследователи (Strimple and Koenig, 1956; Koenig and Meyer, 1965).

У молодых экземпляров *Monobrachiocrinus oviformis* Yakovlev единственная рука и *R* первоначально отсутствуют (рис. 7, а). Затем строго посредине дистального края *B* интеррадиуса *DE* появляется маленькая *R* (рис. 7, б). Перипрокт на самых начальных доступных для изучения стадиях уже смещен в радиальное положение и *OO* расположены более

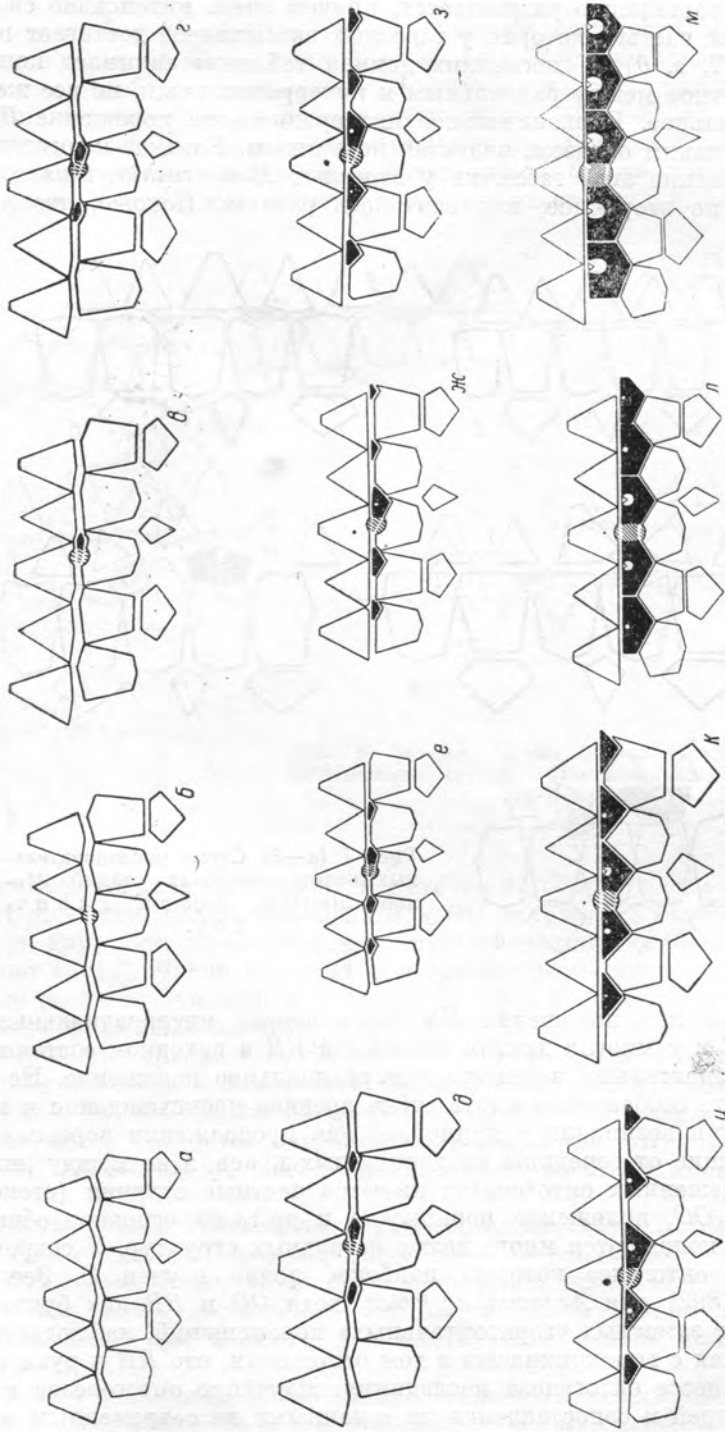


Рис. 6 (а—м). Схема последовательных онтогенетических стадий *Stenocrinus*.

или менее радиально, что сохраняется и у взрослых экземпляров. Далее на *R* возникает фасетка руки (рис. 7, *в*). Эта табличка усиленно и несколько неравномерно разрастается, причем более интенсивно своей правой верхней частью, которая у взрослых экземпляров достигает перипрокта (рис. 7, *г, д*). У последних данная табличка занимает положение, промежуточное между радиальным и интеррадиальным, но все же скорее интеррадиальное. Первоначальное интеррадиальное положение *R* у данного рода, таким образом, является первичным. Близкое к интеррадиальному положение этой таблички у взрослых *Monobrachiocrinus* тоже первичное, а не вторичное, как считалось раньше. Похоже, что у *Crano-*

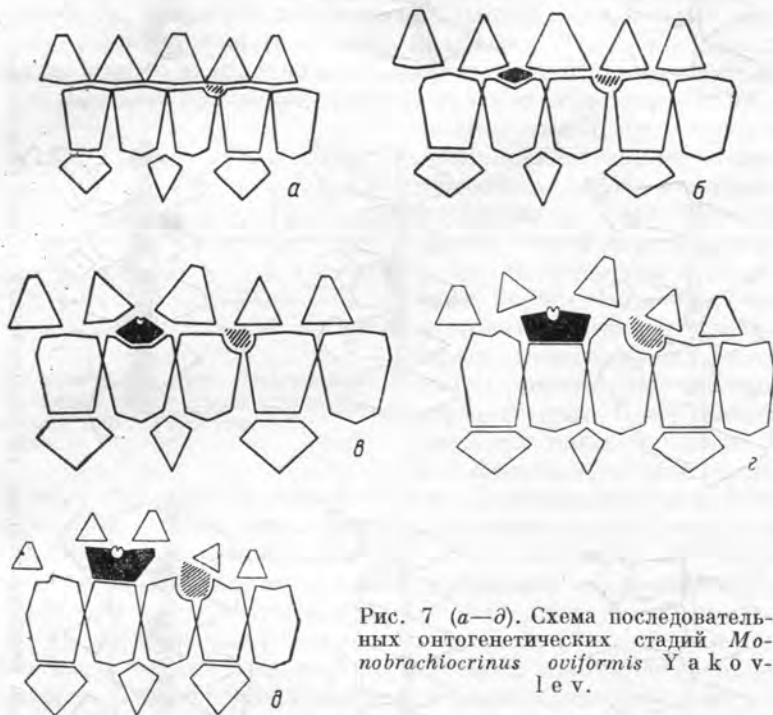


Рис. 7 (а—д). Схема последовательных онтогенетических стадий *Monobrachiocrinus oviformis* Яковлев.

crinus первичное положение *RR* было скорее интеррадиальным. Возможно, что и у многих других криноидей *RR* в исходном состоянии, как это ни парадоксально, занимали интеррадиальное положение. Не исключено, что эта особенность имеет очень древнее происхождение и вызвана тем, что руки возникали у криноидей как продолжения первоначальных *BB*, отходящие от середины их дистальных краев, а не между ними.

В прослеженных онтогенезах имеются частные отличия (степень повернутости *OO*, положение перипрокта и др.), но основное общее, что *RR* и руки появляются много позже остальных структур. У современных криноидей, онтогенез которых наиболее полно изучен О. Зеелигером (Seeliger, 1892) для *Antedon adriatica*, хотя *OO* и *RR* как будто бы не испытывают заметных «горизонтальных» перемещений, наблюдается картина, сходная с гипокринидами в том отношении, что *RR* и руки появляются в процессе онтогенеза последними. Изучение онтогенезов ископаемых криноидей и сопоставление их с данными по современным морским лилиям подтверждают справедливость предположения Г. Хайман (Huxley, 1955) о том, что *RR* по своему происхождению относятся к структурам рук, а не первичным элементам теки. В связи с этим интересно вспом-

нить, что у некоторых мезозойских криноидей (например, *Cyrtocrinida*) чашечка состоит только из *RR*, тогда как остальные ее венчики атрофировались.

Онтогенез был прослежен также у самого обильного в Приуралье вида *Hemistreptacron abrachiatum* Яковлева. Первоначально его *OO* располагаются, подобно взрослым *Acariaiocrinus*, правильно чередуясь с *BB*; наружный перипрокт и гидropора отсутствуют (рис. 8, *a*). Затем они появляются (рис. 8, *б, в*), причем перипрокт из первоначального положения посредине дистального края *B* интеррадиуса *CD* на границе *OO* интеррадиусов *CD* и *BC* постепенно сдвигается влево (рис. 8, *г—ж*). Одно-

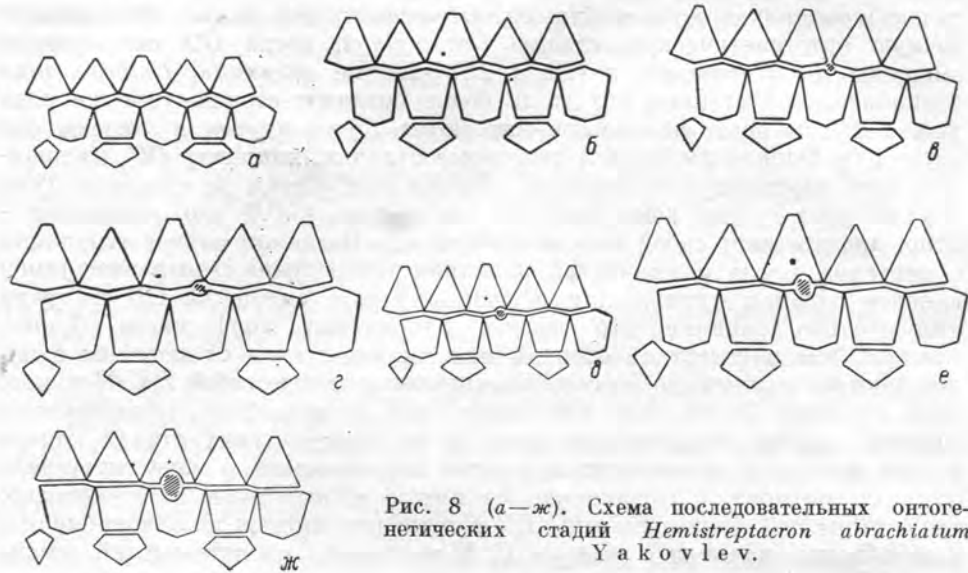


Рис. 8 (*a—ж*). Схема последовательных онтогенетических стадий *Hemistreptacron abrachiatum* Яковлева.

временно *OO* смещаются вправо. В отличие от *Cranocrinus* этот сдвиг не доходит до конца, когда границы *BB* и *OO* находились бы на продолжении друг друга; он останавливается на той стадии, когда они смещены примерно на 12° . Число гидropор у взрослых форм иногда могло увеличиваться до 4—5. Описанный характер смещения показывает, как можно заключить из данных по онтогенезу *Cranocrinus*, что у близких предков *Hemistreptacron* присутствовали *RR*. Это подтверждается и экземплярами приуральского и тиморского видов с отдельными атавистическими *RR* (рис. 4, *б*). Указанное смещение не доходит до конца, так как *RR* не образуются, при этом сохраняется чередование *BB* с *OO*, что, согласно Н. Н. Яковлеву, имеет преимущества из-за большей прочности теки.

Изучение юных *Pilidiocrinus* (размерами от 0,4—0,5 мм) показало, что по сравнению с ними у взрослых форм не наблюдается никаких существенных изменений, за исключением лишь появления в отдельных случаях наружного перипрокта. Их *BB* и *OO* сохраняют неизменным свое правильное чередование, соответствующее самым юным стадиям *Cranocrinus*.

Из обзора онтогенеза Нурocrinidae становится ясным происхождение у представителей данного семейства указанных, преимущественно регрессивных преобразований. Они осуществлялись, несомненно, на основе явлений неотении, выражаясь в отборе все более молодых онтогенетических стадий. Во взрослых представителях многих родов гипокринид нетрудно

узнать нечто очень сходное с различными юными стадиями других родов, отличия от которых нередко заключаются лишь в несравненно более крупных размерах. При этом крайние, наиболее измененные формы данной группы криноидей сильнее всего напоминают некоторые из самых ранних (доступных для изучения) онтогенетических стадий исходных родов, а ряд менее измененных форм — соответственно все более поздние стадии. Взрослый *Acariaiocrinus*, например, по сути дела представляет собой в морфологическом отношении почти точную увеличенную копию юных, уже имеющих перипрокт *Hemistreptacron* и *Cranocrinus*, а *Pilidocrinus* (в особенности формы без наружного перипрокта) соответствуют, видимо, еще более ранним онтогенетическим стадиям, лишенным не только перипрокта, но и стебля. *Hemistreptacron* напоминает ту промежуточную онтогенетическую стадию *Cranocrinus*, когда *OO* неполностью смещены по отношению к *BB*, а *RR* еще не возникли. *Embryocrinus* в значительной степени похож на более позднюю стадию того же рода уже с *RR*, которые еще не соприкасаются друг с другом и лишены фасеток рук. Однако имеются и некоторые отличия, например *OO*, по крайней мере взрослых *Embryocrinus*, обычно уже совсем не смещены (как и у молодых стадий коматулид) по отношению к *BB*, что, весьма вероятно, представляет собой явление вторичное. В данном случае тенденция к неотении могла осложниться явлением гетерохронии, выражающимся в более сильном уменьшении и полной утрате смещения *OO* на фоне относительно равномерного общего замедления морфогенеза. Далее, *Tenagocrinus* в известной степени напоминает стадии *Cranocrinus* с появившимися руками, но не соприкасавшимися между собой *RR*. Наконец, сами взрослые *Cranocrinus* или *Hypocrinus*, должно быть, представляют близкое подобие относительно поздних онтогенетических стадий каких-нибудь исходных гипокринид или даже гастерокомид, о ходе онтогенеза которых мы пока, к сожалению, не имеем точных данных. У молодых *Cranocrinus*, как было показано, *RR* и руки появляются не одновременно, а поочередно, начиная с радиуса *C*. У некоторых представителей семейства *RR*, вероятно, могли появляться в несколько иной последовательности. На это может указывать факт существования гипокринид с одной *R* и рукой — в радиусе *D*. Подобные формы, несомненно, также возникли регрессивным путем, и не исключено, что сохранение у них руки *D* было связано с появлением ее ранее других в онтогенезе предков. Крайняя из этих форм (род *Monobrachiocrinus*) должна в таком случае соответствовать той онтогенетической стадии своих предшественников, на которой имелись лишь одна *R* и рука. Неотенические явления, таким образом, были распространены в семействе очень широко.

Укажем, что о неотении применительно к ископаемым иглокожим несколько раз писал Н. Н. Яковлев (1946; Yakovlev, 1928 и др.), не употребляя, правда, в более ранних работах такого термина. Он отметил это явление и у гипокринид, приведя случаи факультативной неотении для *Hemistreptacron abrachiatum*. И хотя его конкретный пример неудачен (описанные им экземпляры оказались принадлежащими разным родам), мысль о неотении в применении к иглокожим, против которой в свое время выступили Э. Керк и Г. Сивертс-Дорак, следует считать очень плодотворной.

Представители данного семейства обитали в условиях подвижной воды, и по крайней мере формы, полностью лишенные рук, в других условиях существовать не могли. Находки гипокринид часто приурочены к рифовым фациям. Следует присоединиться к мнению Н. Н. Яковлева и И. Ваннера, которые, по-видимому, совершенно справедливо считали, что благодаря действию течений пищевые частицы могли доставляться ко рту этих криноидей и в таких условиях в существовании рук факти-

чески не было необходимости. Поэтому они могли подвергаться почти полной или полной редукции. У ряда групп морских лилий, обитавших в тех же условиях, руки все же не исчезали, что зависело от их предшествующей истории и специфических особенностей организации. Надо думать, что вряд ли гипокринидам не хватало пищи, как одно время склонен был считать Н. Н. Яковлев. Напротив, количество пищи в местах обитания (по крайней мере приуральских и тиморских криноидей) было достаточным, а может быть, и избыточным. Об этом говорят находки совместно существовавших крупных и даже гигантских криноидей, а также брахиопод, губок и других беспозвоночных, облик которых отнюдь не является угнетенным. Если бы пищевого материала было мало, то руки гипокринид, вероятно, не должны были бы атрофироваться.

Литература

- Арендт Ю. А. Особенности развития Нурocrinidae. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 39 (5), 1964.
- Арендт Ю. А. 5000 чашечек ископаемых морских лилий. «Природа», № 7, 1964.
- Яковлев Н. Н. Фауна иглокожих пермокарбона из Красноуфимска на Урале. I. Изв. Геол. ком., т. 45, № 2, 1926.
- То же. II. Изв. Геол. ком., т. 46, № 3, 1927.
- То же. III. Изв. Гл. геол.-разв. упр., т. 49, № 8, 1930.
- То же. IV. Ежегодн. Всеросс. палеонт. общ., т. II, 1937.
- Яковлев Н. Н. Об атактистических явлениях неотении у морских лилий. Докл. АН СССР, нов. сер., т. 51, № 3, 1946.
- Яковлев Н. Н. Пермские морские лилии Красноуфимского и Красновишерского районов Урала. В кн.: Яковлев Н. Н., Иванов А. П. Морские лилии и бластоидеи каменноугольных и пермских отложений СССР. Тр. Всесоюз. н.-и. геол. инст., нов. сер., т. 11, стр. 52—71, 1956.
- Human N. L. The invertebrates, vol. IV. Echinodermata. New York, 1955.
- Jakovlev N. Sur la tétatologie et la morphogénie des crinoides abrachiates. Compt. Rend. Acad. Sci., Ser. A, No. 16—17, 1928.
- Kirk E. Clitocrinus, a new Carboniferous crinoid genus. Journ. Washington Acad. Sci., vol. 27, No. 3, 1937.
- Koenig J. W. and Meyer D. L. Two new crinoids from the Devonian of New York. Journ. Paleontology, vol. 39, No. 3, 1965.
- Koenig J. W. and Niewoehner W. Pentecocrinus, a new microcrinoid from the Louisiana formation of Missouri. Journ. Paleontology, vol. 33, No. 3, 1959.
- Peck R. E. and Connely J. L. Octocrinus Peck and Tythocrinus Weller, synonyms of Amphipsalidocrinus Weller. Journ. Paleontology, vol. 25, No. 2, 1951.
- Regnéel G. Données concernant la développement ontogénétique des pelmatozoaires du paléozoïque (Echinodermes). Bull. Soc. geol. France, sér. 7, t. 1, 1960.
- Seeliger O. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden. Zool. Jahrb. Abt. Anat., Bd. 6, 1892.
- Strimple H. L. and Koenig J. W. Mississippian microcrinoids from Oklahoma and New Mexico. Journ. Paleontology, vol. 30, No. 5, 1956.
- Wanner J. Die permischen Echinodermen von Timor. T. 1, Palaeontologie von Timor, Lief. 6, Teil II, 1916.
- Wanner J. Ueber armlose Krinoiden aus dem jüngeren Palaeozoikum. Geol. Mijng. Genootsch. nederl. Kolonien, Verhandl. Geol. ser., Deel 5, 1920.
- Wanner J. Die permischen Krinoiden von Timor. Mijnb. nederl. Oost-Indie, Jahrb., Verhandl. 1921, Gedeelte 3, 1924.
- Wanner J. Neue Beiträge zur Kenntnis der permischen Echinodermen von Timor. I. Allagecrinus, II. Hypocrinites. Dienst. Mijnbouw Nederl. — Indie Wetensch. Mededeel., No. 11, 1929.
- Wanner J. Neue Beiträge zur Kenntnis der permischen Echinodermen von Timor, VIII—XIII. Palaeontographica, Suppl., Bd. 4, Abt. 4, Abschn. 2, 1937.
- Weller J. M. A group of larviform crinoids from lower Pennsylvanian strata of the Eastern Interior Basin. Illinois Geol. Survey, Rept. Investigations, No. 21, 1930.

МОРФОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ДИЗАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ И СИСТЕМАТИКА SPATANGOIDA

Отряд *Spatangoida* является большой группой морских ежей, широко представленной в мезо-кайнозойских отложениях всего мира и в современных морях. Такие представители его, как *Toxasteridae*, *Micrasteridae*, *Holasteridae* и другие, имеют большое значение для стратиграфии меловых и третичных отложений и хорошо известны геологам. Несравненно хуже известны юрские и раннемеловые спатангоиды — своеобразные формы с разорванным вершинным щитком, относимые обычно к сем. *Disasteridae* *Gras* (= *Collyritidae* *Obigny*). Так как эту группу я считаю сборной, то в дальнейшем буду называть ее условным термином «дизастеридные морские ежи». Проведенные за последние годы исследования дизастеридных морских ежей из верхнеюрских и нижнемеловых отложений территории СССР нами и из юры Польши и Западной Европы польским палеонтологом В. Есёнек-Шиманской (Соловьев, 1963; Пославская и Соловьев, 1964; *Jesionek-Szymańska*, 1963) выявили целый ряд новых данных по морфологии этой группы, что позволяет в настоящее время по-новому взглянуть на происхождение и эволюцию этих, наиболее ранних, представителей отряда и внести некоторые изменения в систематику *Spatangoida*.

Сходство некоторых дизастеридных морских ежей, главным образом по строению приротовых частей амбулакров, образующих псевдофиллодии, с ранними представителями другого отряда (*Cassiduloida*) давало повод некоторым исследователям, в частности Ж. Ламберу и П. Тьери (*Lambert et Thiéry*, 1924), относить их к этому отряду (*Procassiduloida* у Ламбера и Тьери). Большинство современных палеонтологов относит их к отряду *Spatangoida*.

Неоднородность дизастеридных морских ежей подчеркивалась многими эхинологами (*Beurlen*, 1934; *Mortensen*, 1950). Это нашло свое отражение в выделении подсемейств *Pygorhytinae* и *Collyritinae*, с одной стороны, и *Disasterinae* — с другой. К. Бойрлен указывал на определенную полифилию в происхождении этих групп и на различное направление их развития. Тем не менее, основываясь на факте отсутствия у них пластрона (как показали наши исследования, у ряда раннемеловых представителей формируется пластрон, о чем более подробно будет сказано ниже) и принимая во внимание общий признак — разорванный вершинный щиток, Т. Мортенсен, основывающийся на выводах Бойрлена, выделяет их в качестве самостоятельного подотряда *Protosternata*, противопоставляя его другим двум, четко обособленным, самостоятельно развивающимся группам — подотрядам *Meridosternata* (с удлиненным вершинным щитком и меридостерналим пластроном) и *Amphisternata* (с компактным вершинным щитком и амфистерналим пластроном).

Среди дизастеридных морских ежей отчетливо выделяются две группы, которые, по нашему мнению, должны иметь ранг семейств: *Collyritidae* и *Disasteridae*.

Коллиритиды объединяют формы с удлиненным вершинным щитком. Очень интересны ранние этапы развития этой группы — подсемейство *Pygorhytinae* — округлые формы с центральным перистомом, известные с ранней (?) юры (рис. 1). Как показала Есёнек-Шиманская, эти этапы очень сходны с эволюцией двух древних групп из отряда *Cassiduloida* — семейств *Galeropygidae* и *Nucleolitidae*, развивавшихся параллельно. Большое сходство проявляется прежде всего в изменениях вершинного щитка в связи с перемещением перипрокта в 5-й интерамбулак (рис. 2).

Ранее считалось, что основным признаком неправильных морских ежей — экзоциклический вершинный щиток (с перипроктом вне его) свойствен всем его представителям. Оказалось, что у ряда среднеюрских представителей трех этих групп — форм, стоящих у самых истоков неправильных морских ежей, имеется по существу эндоциклический (т. е. свойственный правильным ежам), хотя и сильно растянутый в длину, вершинный щиток. Вместе с тем у них, несмотря на сильно выраженную радиальную симметрию, имеется целый ряд черт, свойственных неправильным ежам. Это показывает, как нам кажется, что само по себе смещение перипрокта в 5-й интерамбулак, как правило, не могло быть достаточной

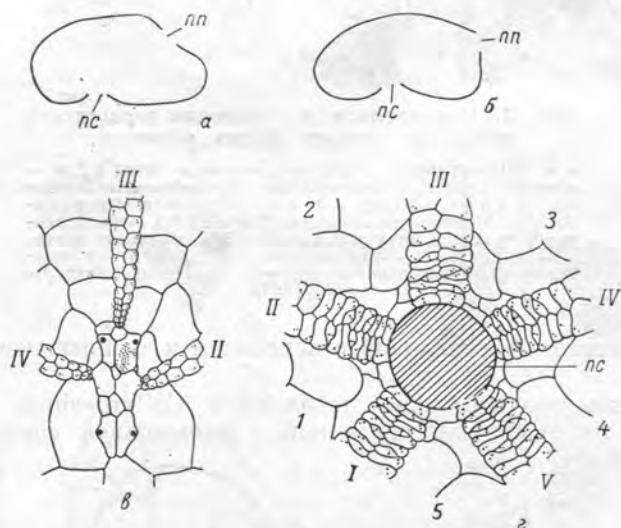


Рис. 1. Семейство Collyritidae, подсемейство Pygorhytinae.

а, б — схематическое сечение панциря в плоскости билатеральной симметрии (а — род *Orbignyana*; б — род *Pygorhytis*); в — вершинный щиток *Pygorhytis ringens* (A. G.); г — приротовые части панциря этого же вида.¹

предпосылкой для развития экзоцикличности и эволюции какой-либо группы по пути неправильных морских ежей, если оно не сопровождалось целым рядом других существенных изменений, дававших возможность перейти к существенно отличному образу жизни и осваивать новые экологические ниши. Примером могут служить *Saleniidae* и некоторые другие группы правильных морских ежей с сильно эксцентричным перипроктом. Эволюция *Pygorhytinae* связана с перемещением перипрокта к заднему краю панциря вместе с вершинами двух задних амбулакров (род *Orbignyana* — род *Pygorhytis*). Сходство приротовых частей амбулакров с многорядным расположением пор у *Pygorhytinae* и *Galero-rugidae* (так называемые псевдофиллодии) говорит об общем происхождении отрядов *Cassiduloidea* и *Spatangoida*, которые в дальнейшем развивались по разным направлениям.

От *Pygorhytinae*, по-видимому, произошли *Collyritinae*, существовавшие со средней до конца поздней юры. Этот этап характеризуется перемещением перистомы к переднему краю панциря, образованием передней

¹ В рисунках к статье приняты следующие обозначения: цифрами обозначены I—V — амбулакры; 1—5 — интерамбулакры; nc — перистом; nn — перипрокт; fc — фасциола; 5z — 5-я генитальная пластинка. Все изображения, кроме схематических сечений панциря, даны с увеличением.

борозды, приобретением панцирем сердцевидной формы и олигомеризацией приротовых частей амбулакров (рис. 3). Эти изменения, приведшие к возникновению уже настоящего спатангоидного облика, были обуслов-

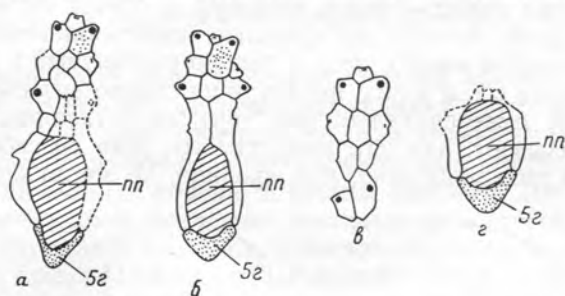


Рис. 2. Параллелизм в эволюции верхнего щитка на ранних этапах развития.

а — Galeropygidae (*Hyboclypus caudatus* Wright) — средняя юра; б — Nucleolitidae (*Echinobrissus elongatus* (L. Agass.) — бат; в и г — Collyritidae, Pygorphytinae (*Orbignyana canaliculata* (Quenst.) — части верхнего щитка двух экземпляров (в — передняя часть, г — задняя часть — две глазные пластинки и 5-я генитальная, окружающие перипрокт) (по Jesionek-Szymanska, 1963).

лены специализацией, связанной с переходом к закапывающемуся образу жизни.

В середине поздней юры появляются Collyropsinae subfam. nov. (рис. 4). В их эволюции, связанной с дальнейшей специализацией и

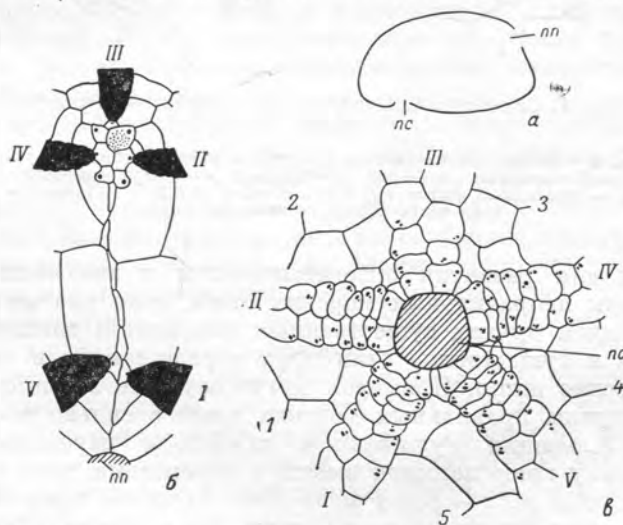


Рис. 3. Семейство Collyritidae, подсемейство Collyritinae.

а — схематическое сечение панциря *Collyrites* в плоскости билатеральной симметрии; б — верхний щиток *Collyrites bicolorata* (Leske); в — приротовые части панциря того же вида.

развитием билатеральной симметрии, наблюдается постепенное формирование меридостерального пластрона — барремские виды родов *Corthya* и *Collyropsis* (срастание боковых глазных и задних генитальных пластинок в верхнем щитке и появление диффузной анальной фасциолы — первой по времени фасциолы в истории отряда Spatangoida). При-

ротовые части амбулакров имеют более олигомерное строение по сравнению с предыдущим подсемейством. Изменение непарного заднего интерамбулакра и формирование пластрона является одним из наиболее ярких проявлений гетерономности радиальной симметрии у спатангоидов — морских ежей с наиболее выраженной билатеральной симметрией. Связанное с этим упорядоченное расположение пластинок в непарном интерамбулакре сводится по существу к двум основным типам: меридостеральному (в широком смысле), когда с приротовой пластинкой

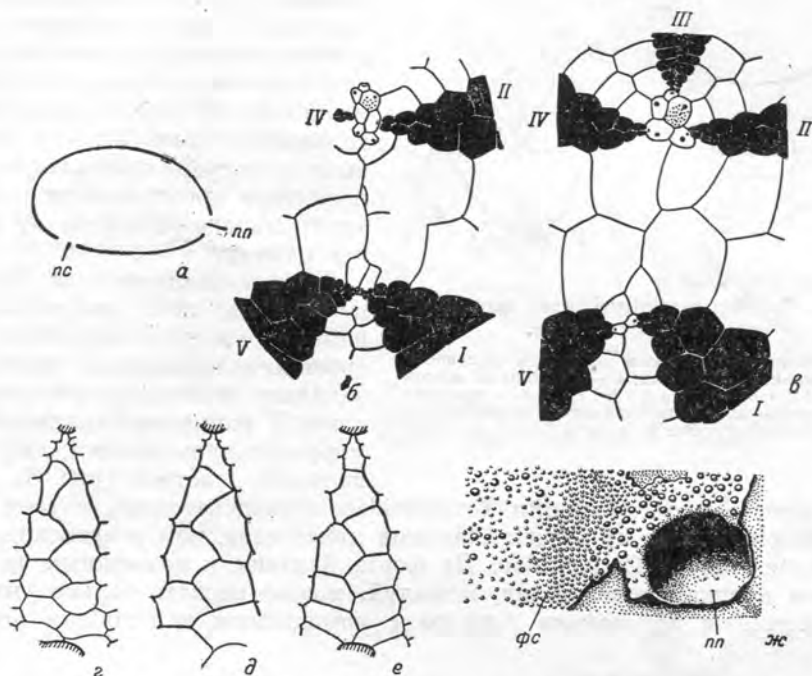


Рис. 4. Семейство Collyritidae, подсемейство Collyropsinae.

a — схематическое сечение панциря *Collyropsis* в плоскости билатеральной симметрии; б — верхний щиток «*Collyropsis*» sp. из валанжина Крыма; в — верхний щиток *Collyropsis jaccardi* (D e s.) — готерив Крыма; г—е — развитие пластрона: г — «*Collyropsis*» sp., валанжин, д — *Collyropsis jaccardi* (D e s.), готерив, е — *Collyropsis ovulum* (D e s.), баррем; ж — диффузная анальная фасциола *C. ovulum* (D e s.).

граничит одна стерральная, и амфистеральному, когда с приротовой граничат две стерральные. Эти типы характерны для двух подотрядов, о чем упоминалось выше.

Из верхней юры (титона) Алжира известен род *Proholaster* (рис. 5) с субпеталоидными амбулакрами и задними глазными пластинками, сильно сближенными с передней частью верхнего щитка. Этот род, по-видимому, заслуживает выделения в самостоятельное подсемейство *Proholasterinae* subfam. nov. От этой последней группы, возможно, произошли *Holasteridae* — формы с нормальным сомкнутым верхним щитком, представляющие одно из семейств подотряда *Meridosternina*.

В пользу этого, быть может, говорит находка в валанжине Крыма нового рода холастерид — своеобразной промежуточной формы (?) с сильно удлинёнными задними глазными пластинками, одна из которых контактирует с задними генитальными (рис. 6).

Семейство *Disasteridae* характеризуется наличием компактного верхнего щитка. Среди дизастерид мы не встречаем таких примитивных форм, как среди коллитритид. Кроме того, они становятся известны позже

(с конца средней? — начала поздней юры). Эти обстоятельства, а также некоторые наблюдения изменчивости вершинного щитка у дизастерид дали основание Есёнок-Шиманской считать дизастерид потомками примитивных коллиритид (*Pygorhytinae*). Это положение, однако, нельзя считать окончательно доказанным.

Среди этого семейства выделяются две группы (подсемейства), развивавшиеся параллельно. Подсемейство *Disasterinae* (поздняя юра — ранний мел) с четко обособленными боковыми глазными пластинками, расположенными по углам между генитальными (рис. 7). Эта группа была довольно консервативной — последние представители рода *Disaster* мало отличаются от наиболее ранних.

Второе подсемейство *Tithoniinae* subfam. nov. (поздняя юра — ранний мел) характеризуется сросшимися боковыми глазными и задними генитальными пластинками. У раннемеловых видов формируется примитивный амфистернальный пластрон (рис. 8).

Рис. 5. Семейство *Collyritidae*, подсемейство *Proholasterinae*.

a — схематическое сечение панциря в плоскости билатеральной симметрии; *б* — вершинный щиток *Proholaster auberti* Gauthier; *в* — строение амбулакальных пластинок в середине амбулакра на аборальной стороне *P. auberti* (Devries, 1958).

Вопрос о происхождении *Toxasteridae*, а следовательно, и всех меловых *Amphisternina* от *Disasteridae* еще менее ясен, чем о происхождении *Meridosternina* от *Collyritidae*. Из форм, близких к возможным дизастеридным предкам токсастерид, пожалуй, можно назвать только уникальную *Acrolusia* из неокома Алжира с компактным вершинным щитком,

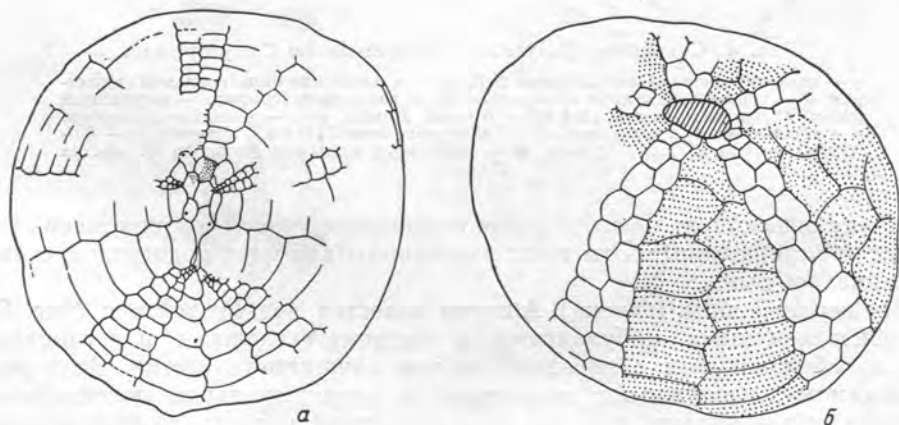


Рис. 6. Семейство *Holasteridae*, gen. et sp. nov. — валанжин Крыма.

Схема строения панциря: *a* — вид сверху; *б* — вид снизу.

петалоидными амбулакрами и задними глазными пластинками, очень близко расположенными к передней части вершинного щитка.

Не исключено, однако, как уже указывалось нами (Соловьев, 1963), что *Holasteridae* и *Toxasteridae* не являются прямыми потомками дизастеридных морских ежей, а произошли независимо от общих предков.

При построении системы группы организмов важно учитывать генетическое родство и направление развития, а при определении рангов таксонов — степень филогенетической обособленности конкретных групп. Весьма важно также, чтобы одноименные таксоны были сопоставимы внутри определенной группы организмов. Как известно, в разных систематических группах категории одного ранга часто просто несопоставимы. Так, например, отряды насекомых и млекопитающих примерно равноценны, но совсем не эквивалентны отрядам у птиц и рыбообразных. В одной группе гораздо легче выработать критерии выделения определенных таксонов, так как легче оценить глубину филогенетических изменений, приводящих к возникновению группы того или иного ранга. Исходя из этого можно сделать следующие выводы.

1. Дизастеридные морские ежи являются сборной группой, состоящей из двух семейств: Collyritidae и Disasteridae. Эти семейства по объему и

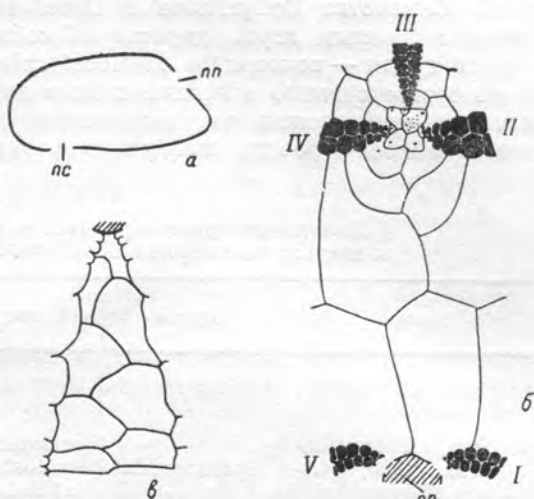


Рис. 7. Семейство Disasteridae, подсемейство Disasterinae.

a — сечение панциря *Disaster* в плоскости билатеральной симметрии; б — верхний шпик *Disaster moeschi* D e s. (келловей); в — пластрон *D. moeschi*.

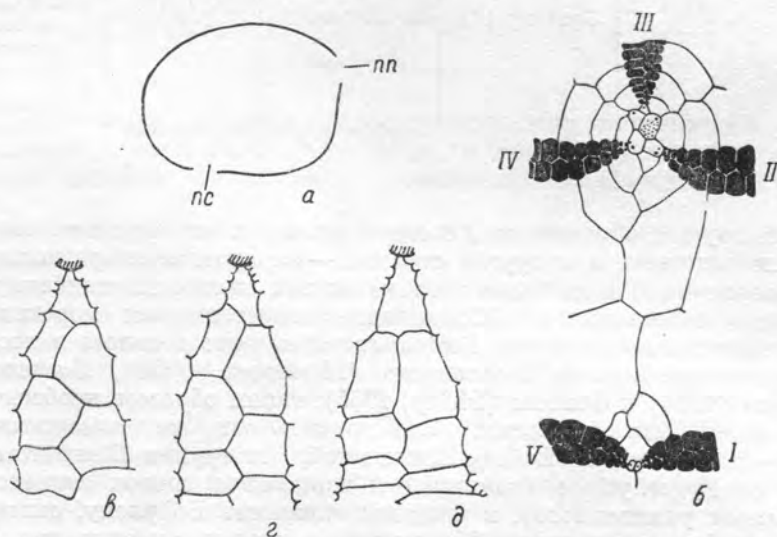


Рис. 8. Семейство Disasteridae, подсемейство Tithoniinae.

a — схематическое сечение панциря *Tithonia* в плоскости билатеральной симметрии; б — верхний шпик *Tithonia exile* (E i c h w.); в—г — развитие пластрона у рода *Tithonia*: в — *T. praecoconvexa* (S z y m.), келловей; в — *T. convexa* (C a t.), титон; г — *T. exile* (E i c h w.), баррем (в по Jesionek-Szymańska, 1963).

степени обособленности вполне сопоставимы с другими семействами отряда Spatangoida, которые часто объединяют сходные экологические

типы, но на более высоком эволюционном уровне. Каждое из этих семейств распадается на ряд подсемейств (см. таблицу).

2. Семейства Collyritidae и Disasteridae являются самыми ранними представителями двух, хорошо обособленных, параллельно развивающихся групп — подотрядов Meridosternina и Amphisternina — и должны быть соответственно отнесены к этим двум подотрядам. Те общие черты, которые свойственны им, в частности разорванный вершинный щиток, примитивное строение непарного интерамбулакра, лентовидные амбу-

Т а б л и ц а

Положение «дизастеридных морских ежей» в системе и систематика отряда Spatangoida¹ (по разным авторам)

Авторы	Отряды	Подотряды	Семейства	Подсемейства
Lambert et Thiéry, 1911—1925	Procassiduloida		Collyritidae	Pygorhytinae Disasterinae
Beurlen, 1934; Mortensen, 1950; Philip, 1965	Spatangoida	Protosternina ² Meridosternina Amphisternina	Disasteridae	Pygorhytinae Collyritinae Disasterinae
Durham and Mellville, 1957; Durham, 1966	Holasteroida Spatangoida		Collyritidae Disasteridae	
Пославская и Соловьев, 1964	Spatangoida	Protosternata Meridosternata Amphisternata	Collyritidae Disasteridae	
Соловьев, 1966	Spatangoida	Meridosternina Amphisternina	Collyritidae Disasteridae	Pygorhytinae Collyritinae Collyropsinae subfam. nov. Froholasterinae subfam. nov. Disasterinae Tithoniinae subfam. nov.

лакры и другие, обусловлены, с одной стороны, их определенным генетическим родством, а с другой стороны — параллельным развитием, что наблюдается часто и на более поздних этапах эволюции семейств и даже подотрядов спатангоидов. Объединение дизастеридных морских ежей в самостоятельном подотряде Protosternina, как это делалось в последних систематических схемах Мортенсена (Mortensen, 1950), Пославской и Соловьева (1964) и Филипа (Philip, 1965), таким образом, необоснованно, и он должен быть упразднен. Если принять одну из возможных точек зрения — точку зрения Есёнок-Шиманской, что группа Disasterinae произошла от Pygorhytinae (компактный вершинный щиток является производным от удлиненного), в противоположность Бойрлену, считавшему предками обеих этих групп Galeropygidae, то это изменит лишь наши представления о наиболее ранних этапах эволюции Spatangoida. Нужно будет в таком случае говорить о происхождении подотряда Amphisternina от подотряда Meridosternina.

¹ В таблицу внесены только «дизастеридные морские ежи», другие семейства не показаны.

² Названия подотрядов с окончанием -ina предложены Филипом. До этого (у Мортенсена) они назывались соответственно Protosternata, Meridosternata, Amphisternata.

Система, предложенная Дж. Даремом и Р. Мелвиллем (Durham and Mellville, 1957; Durham, 1966), где отряду Spatangoida соответствуют два самостоятельных отряда (Holasteroidea и Spatangoida), не может быть принята, так как она не отражает, по крайней мере в этой своей части, реальных филогенетических отношений — не учитывает, с одной стороны, определенной общности меридостеральных и амфистеральных сердцевидных морских ежей, которые должны быть объединены в рамках одного таксона, а с другой стороны, все дизастеридные морские ежи здесь опять связываются с одним эволюционным стволом, а не с двумя, как предлагается нами.

Литература

- Пославская Н. А. и Соловьев А. Н. Отряд Spatangoida. Основы палеонтологии. Иглокожие, гемихордовые. Раздел «Морские ежи». Гостеолтехиздат, 1964.
- Соловьев А. Н. Особенности развития некоторых ранних групп неправильных морских ежей. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 38, № 2, 1963.
- Beurlen K. Monographie der Echinoidea-Familie Collyritidae d'Orb. Palaeontographica, Bd. 80, Abt. A, 1934.
- Devries A. Note sur le genre *Proholaster* Gauthier. Bull. Soc. hist. nat. Afrique du Nord, t. 49, 1958.
- Durham J. W. Echinoids (Classification). Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U, Echinodermata, 3, 1966.
- Durham J. W. and Mellville R. V. A Classification of Echinoids. Journ. Paleont., vol. 31, No. 1, 1957.
- Jesionek-Szymańska W. Echinides irreguliers du dogger de Pologne. Acta paleontologica polonica, vol. VIII, No. 3, 1963.
- Lambert J. et Thiéry P. Essai de nomenclature raisonnée des Echinides. Chaumont, 1909—1924.
- Mortensen Th. A Monograph of the Echinoidea, vol. V₁, Spatangoida I. Copenhagen, Reitzel-Publisher, 1950.
- Philip G. M. Classification of Echinoids. Journ. Paleont., vol. 39, No. 1, 1965.

В. Г. Очев

ЗНАЧЕНИЕ АНАЛИЗА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ КАПИТОЗАВРОИДНЫХ ЛАБИРИНТОДОНТОВ ДЛЯ КОРРЕЛЯЦИИ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ УДАЛЕННЫХ РЕГИОНОВ

Корреляция отложений далеко расположенных регионов — одна из насущных задач стратиграфии. Ведущее значение при этом имеет био-стратиграфический метод. Наиболее сложна корреляция континентальных толщ, при которой ведущую роль играют сопоставления по наземным позвоночным. Кратко рассмотрим эту проблему на примере триаса.

Во второй половине прошлого века возникают представления о значительном однообразии пермской и триасовой фауны позвоночных на различных материках (Stephens, 1886, 1887; Lydekker, 1885). Первые сопоставления удаленных областей были основаны на идее гомотаксальности. Таковой была корреляция пермских и триасовых отложений Индии, Европы и Южной Африки, данная в 1885 г. Р. Лидеккером. В этих работах об «уровне развития фауны» судили не по степени специализации форм, а по близости или тождеству родового состава, нередко основанных на ошибочных данных. По мере выявления основных эволюционных тенденций у низших наземных позвоночных переходят к оценке геологического возраста по степени специализации форм (Huene, 1922, 1925, 1940; Гартман-Вейнберг, 1938; Watson, 1942). Для лабиринтодонт это стало возможным после классических работ Д. Уотсона (Watson, 1919). Так сложился метод эволюционных уровней, не учитывавший конкретных филогенезов и пренебрегавший неравномер-

ностью эволюции при параллельном развитии. В своей крайней форме, когда сопоставления велись на основании анализа стратиграфической приуроченности отдельных признаков, он сливался с методом сторонников автогенетического направления Бакмэна, Ведекinda, Спэта, создававших мировые ярусные и зональные шкалы по морским беспозвоночным. Очевидно, для многих исследователей это единство выразалось и в идейном отношении.

Хотя уже издавна было ясно параллельное развитие стереоспондиллии позвоночного столба у лабиринтодонтов в различных филогенетических стволах, что еще в 1922 г. четко сформулировал Хюне, долго продолжала бытовать точка зрения о рахитомности всех верхнепермских и стереоспондилльности всех триасовых представителей упомянутой группы. Данное обстоятельство подчеркнул О. Йекель (Jaekel, 1922), считавший на этом основании ураоцентродона лишь пермской формой. Южноафриканские палеонтологи, нередко имевшие дело с материалом из неизвестных местонахождений, пытались привязать его к разрезу по уровню специализации отдельных признаков без учета конкретных филогенетических линий. Так, лишь из этих соображений род *Kestrosaurus* был помещен (Haughton, 1925) в зону Procolophon. Также решает вопрос о стратиграфическом положении *Wellugasaurus magnus* автор этого вида Д. Уотсон (Watson, 1962). Как отмечал целый ряд исследователей (Диннер, 1934; Case, 1946; Меннер, 1962), метод эволюционных уровней достаточен для сопоставления лишь очень крупных стратиграфических единиц, да и то не всегда. Естественно, при этом более надежной является оценка уровня развития фауны по комплексу групп. Однако при корреляции единиц порядка яруса и подъяруса, которым соответствует современное деление перми и триаса по позвоночным, упомянутый метод может привести к ошибкам.

Сопоставлением пермских и триасовых отложений СССР и других областей земного шара по фауне наземных позвоночных у нас более всего занимался И. А. Ефремов. При этом он придерживался вполне основательных теоретических предпосылок, кратко изложенных в ряде работ (1937, 1939, 1952₁, 1952₂). Ефремов принимал космополитическое распространение гондванской фауны, учитывая ее присутствие на ряде южных материков, в Индии, Центральной Азии и Советском Союзе. Это позволяло рассматривать как генетически близкие сходные роды и объясняло наличие общих родов, на которые и приходилось опираться при сопоставлении. Однако практически нередко имело место использование обычной рассмотренной выше методики эволюционных уровней, особенно стимулировавшееся бедностью имеющегося материала. Выявление некоторых ошибок в первом варианте стратиграфической схемы Ефремова (Чепиков, 1946) породило недоверие и к принимавшемуся им сопоставлению зон позвоночных СССР и Южной Африки. Как реакция на это появились новые варианты корреляции (Мазарович, 1952; Люткевич, 1951), гораздо менее основательные. Естественно, что на современном этапе исследований в связи с накоплением большого фактического материала необходимо отказаться от метода эволюционных уровней и строго придерживаться филогенетического метода.

При обосновании сопоставления отложений удаленных областей необходимо исходить из анализа истории фауны, который должен дать ответ на два главных вопроса: каковы истинные генетические связи органического населения сравниваемых регионов и каковы возможные темпы его расселения. Для этого необходимо провести следующие исследования.

1. Детальные филогенетические построения — первый и главный этап изучения.

2. Выявление влияния физико-географических условий и условий захоронения на различия фаунистических комплексов сравнимых регионов. В настоящее время ясна большая зависимость состава комплексов позвоночных в перми и триасе СССР от характера вмещающих пород (Ефремов и Вьюшков, 1955; Очев, 1963).

3. Как синтез упомянутых исследований разработка зоогеографического районирования и выделение районов смешения фаун различных областей в качестве опорных пунктов для стратиграфических увязок.

4. При оценке возможных темпов расселения необходимо учесть следующие моменты: а) чем явственнее ароморфирует новая форма, тем у нее больше шансов для быстрого расселения, вытеснения предковой формы и нижеорганизованных предшественников в новых областях распространения; менее всего возможностей для быстрого расселения в эволюционных ветвях, шедших по пути частой идиоадаптации; б) следует учитывать этологические возможности организмов в отношении скорости расселения; в) важен учет конкретной палеогеографической обстановки с точки зрения возможностей быстрого расселения. Однако малое совершенство палеогеографических построений, особенно для древних эпох, делает необходимым анализ сравнительного поведения в разрезах сопоставляемых регионов экологически далеких компонентов фауны и, следовательно, обязательным использование комплекса групп. Это позволит подойти к оценке вероятных темпов расселения и характера возможных барьеров.

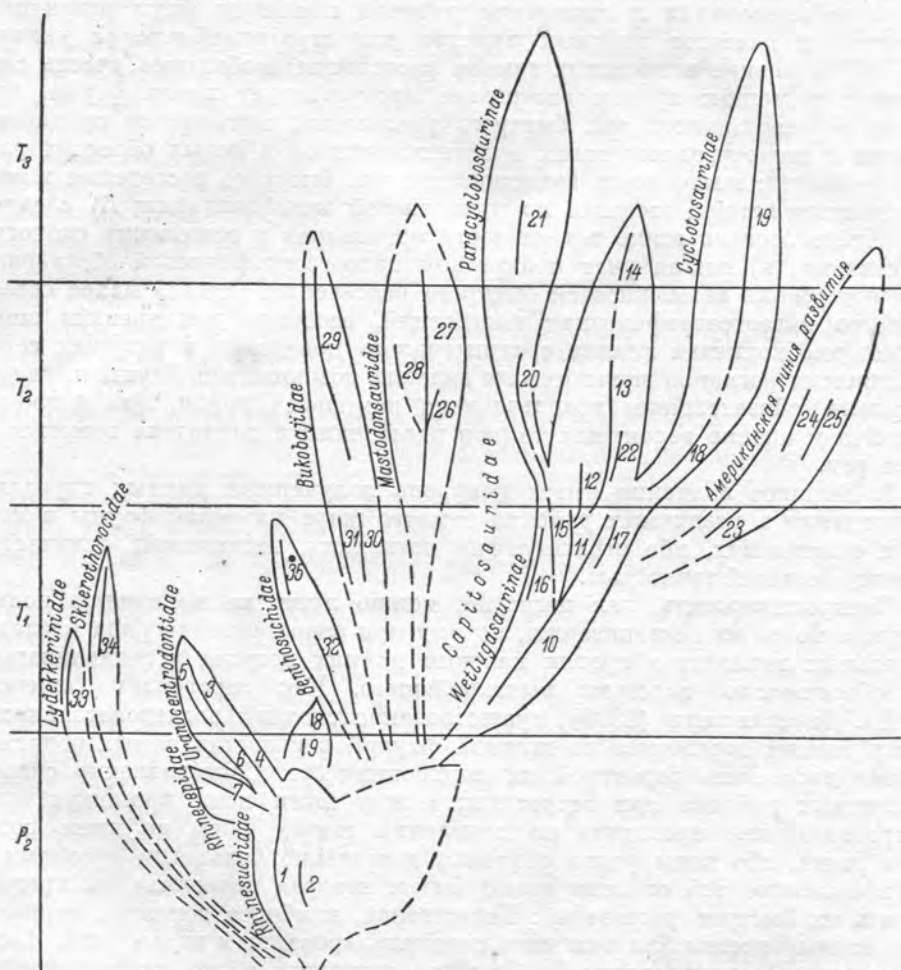
5. Большое значение имеет контроль полученных данных случаями нахождения в различных районах земного шара наземной фауны в морских отложениях, ибо стратиграфия последних, несомненно, отличается гораздо большей точностью.

Синхронизировать, как известно, можно лишь по появлению новых форм, а не по их исчезновению, почему при сопоставлении ряда последовательных горизонтов кровля каждого из них должна устанавливаться по обоснованию подошвы вышележащего. Как справедливо отметил Л. Ш. Давиташвили (1939), существование сходной последовательности сразу многих горизонтов со сходной фауной в сопоставляемых областях делает достаточно вероятной их синхроничность. Сопоставление сильно удаленных районов при отсутствии между ними цепи промежуточных разрезов можно проводить по появлению новых форм не ниже родового ранга, ибо виды редко обладают достаточно большими ареалами и не показывают той степени ароморфозов, которая позволила бы предполагать их быстрое расселение. Естественно, наиболее вероятна корреляция по генетически близким мало специализированным видам рода. Часто допускаемое сопоставление по близким, имеющим общее происхождение родам, рассматриваемым как викарирующие, является более гипотетичным. Поскольку при корреляциях на большие расстояния пользуются минимум родами, для этой цели, разумеется, пригодны лишь быстро эволюционировавшие группы.

Таким образом, для надежного обоснования синхронности отложений удаленных областей необходим учет целого ряда различных факторов и использование комплекса различных групп. В настоящей статье мы не преследуем цели всестороннего рассмотрения упомянутой проблемы, а остановимся лишь на одном из основных ее моментов — значении учета конкретных филогенезов на примере канитозавроидных лабиринтодонтов — наиболее распространенной группы триасовых наземных позвоночных, на которой чаще всего основываются при стратиграфических сопоставлениях. Результаты анализа филогении данной группы представлены на рисунке. Они основаны на изучении конкретного материала из различных местонахождений с территории СССР, хранящегося в Са-

ратовском государственном университете и Палеонтологическом институте АН СССР, и на рассмотрении всей имеющейся литературы по этой группе.

При ревизии систематики и филогении капитозавроидов мы опирались на ряд принципов: гомологий, соподчинения признаков, основного звена развития, необратимости эволюции, онтогенетический, эколого-



Филогенетическая схема подотряда Capitosauroidae.

Роды: 1 — *Rhinesuchus*; 2 — *Rhinesuchoides*; 3 — *Uranocentron*; 4 — *Laccosaurus*; 5 — *Laccoscephalus*; 6 — *Muchocephalus*; 7 — *Rhineceps*; 8 — *Pachygonia*; 9 — *Gondwanosaurus*; 10 — *Wetlugosaurus*; 11 — *Parotosaurus*; 12 — *Stenotosaurus*; 13 — *Eryosuchus*; 14 — *Capitosaurus*; 15 — *Watsonisuchus*; 16 — *Karoosuchus*; 17 — *Sassenisaurus*; 18 — *Procyclotosaurus*; 19 — *Cyclotosaurus*; 20 — *Subcyclotosaurus*; 21 — *Paracyclotosaurus*; 22 — *Mentosaurus*; 23 — *Stenoccephalosaur*; 24 — *Rhadalognathus*; 25 — *Maenkopisaurus*; 26 — *Heptosaurus*; 27 — *Mastodonsaurus*; 28 — *Promastodonsaurus*; 29 — *Bukobaja*; 30 — *Kestrosaurus*; 31 — *Meyerosuchus*; 32 — *Benthosuchus*; 33 — *Lydekkerina*; 34 — *Sclerothorax*; 35 — *Jarengia*.

географический. Здесь нет места для их подробного рассмотрения, и мы ограничимся на этот счет лишь некоторыми принципиальными замечаниями. Большое значение придавалось проверке филогенетических построений истинным соотношением форм в конкретных разрезах. Для родов, известных из СССР, сейчас это несложно сделать, особенно потому, что в Южном Приуралье в нескольких разрезах можно видеть последовательное залегание отложений с остатками всех характерных

для нашего триаса фаун наземных позвоночных. При рассмотрении зарубежных материалов строго учитывалась обоснованность стратиграфического положения и в возможных случаях использовалось для уточнения возраста соотношение с морскими отложениями. Особенно острожно мы отнеслись к установлению прямых генетических связей между формами с различных континентов и включению их в общие роды. Здесь в неясных случаях мы предпочитали исходить из автохтонного развития. Далее, мы кратко остановимся лишь на отдельных моментах филогенетической истории капитозавроидов, имеющих значение для целей сопоставления удаленных областей.

Капитозавроиды возникли, вероятно, в начале поздней перми в пределах единой Евроамериканской суши и расселились отсюда в область Гондваны. В позднепермское время на Гондване эта группа была представлена сем. *Rhinesuchidae*, от которого в конце периода произошло сем. *Uranocentrodontidae* и некоторые другие близкие эволюционные линии, продолжавшие существовать и в раннем триасе. Их остатки известны из перми и триаса Южной Африки, Индии, из перми Мадагаскара. Широко известен обоснованный Д. Вотсоном и отчасти И. А. Ефремовым эволюционный ряд *Rhinesuchus*—*Uranocentrodon*—*Wetlugasaurus*. На этом основании *Uranocentrodontidae* считаются предками европейского раннетриасового сем. *Benthosuchidae*, как это было принято А. Ромером (Romer, 1947). Нам представляется, что европейские триасовые семейства *Benthosuchidae*, *Capitosauridae*, *Mastodonsauridae*, а также выделенное нами новое сем. *Bukobajidae* не связаны в происхождении с ураноцентродонтидами, а развились от каких-то ринезухидных предков независимо. Главным аргументом здесь служит наличие у гондванских потомков ринезухид ряда черт организации, уводящих их от прямых предков европейских семейств. Основным является различие путей эволюции таблитчатых костей черепа — функционально важного в этой группе процесса, связанного с совершенствованием механики открывания челюстей. Далее, европейские раннетриасовые капитозавроиды имеют в некоторых отношениях более архаичное строение нижней челюсти, которая у ураноцентродонтид более специализирована и сходна с нижними челюстями ряда поздних капитозавроидов. Ринезухидные предки европейских семейств обитали, возможно, где-то в соседних областях, а может быть, развивались и вполне автохронно, ибо корни капитозавроидного ствола известны в северном полушарии, в карбоне Европы (*Actinodon* и *Onchiodon*) и нижней перми Северной Америки (*Eryops*) и Европа является главной областью развития этой группы в триасе. Отсутствие же достоверных остатков ринезухид в европейской перми может быть связано с малой их ролью в фауне по сравнению с представителями архезавроидного ствола.

Таким образом, развитие капитозавроидов на границе перми и триаса в Гондване и Европе происходило параллельно. Представляется также вероятным независимое друг от друга происхождение европейских семейств ринезухид, для рассмотрения чего здесь, к сожалению, нет места. Из упомянутых семейств бентозухиды известны лишь с территории СССР [установление рода *Benthosuchus* на Мадагаскаре (Lehman, 1961) следует считать ошибочным], мастодонзавриды и букобайиды предположительно известны в Гондване, но для анализа их истории и использования ее в целях корреляции отложений слишком мало данных. Наибольший интерес в этом отношении представляет сем. *Capitosauridae*, история которого охватывает ряд материков и может быть прослежена наиболее полно. Основой капитозавриды является подсемейство *Wetlugasaurinae*, главный ствол которого развивался в Европе и представлял собой ряд последовательно сменявших друг друга родов — *Wetlugasau-*

rus—*Parotosaurus* (ранний триас) — *Eryosuchus* (средний триас) — *Capitosauros* (поздний триас). Ветлугазавр отнесен к капитозавридам, а не бентозухидам, ибо, во-первых, есть основания считать, что *Wellugasaurus* происходит от *Rhinosuchus* независимо от *Benthosuchus*, а во-вторых, потому, что он показывает начальную стадию свойственного капитозавридам, а не бентозухидам направления эволюции — формирование пассивного донного хищника. Принимавшееся резкое различие в уровне развития позвоночного столба ветлугазавра и капитозаврид оказалось несостоятельным, ибо, как выяснилось, большинство представителей данного семейства оставалось неорихитомным на протяжении всего триаса. Ветлугазавр широко расселяется за пределы Европы. Он проникает на север, где его весьма поздний специализированный вид *W. groenlandicus* Sove—Sed и произошедший от него род *Sassenisaurus* (Шпинберген) известны из довольно высоких горизонтов нижнего триаса, а также в Гондвану, где весьма aberrантный вид *W. milotti* Lem. встречен в верхней части нижнего триаса Мадагаскара. На границе ветлужского и баскунчакского времени в Европе ветлугазавр быстро вытесняется происшедшим от него паротозавром, представляющим более совершенный тип водного хищника. Но, возможно, в тех областях, куда не проникает этот род, продолжали существовать поздние ветлугазавры (Мадагаскар, возможно Гренландия) или другие их потомки. Обычно предполагают распространение паротозавра и в Гондвану, где он отмечен в зоне *Synognathus* серии карру. Но некоторые черты организации этих представителей заставляют считать их особыми родами, возникшими от ветлугазавра и во многом параллельными паротозавру. *P. haughtoni* Broili et Schrod. обладает специфическим ходом супраорбитальных каналов органов боковой линии, несвойственным обычным ветлугазаврам, что свидетельствует о его связи с какой-то aberrантной линией этого рода. *Parotosaurus* sp., описанный в 1919 г. Уотсоном и недавно переопределенный им как *Wellugasaurus magnus* (Watson, 1962), обладает некоторыми специфическими чертами в строении мозговой коробки (характер базального отростка эпиптеригоида), указывающими лишь на параллелизм с паротозавром. Мы выделяем эти формы соответственно в новые роды *Karooosuchus* и *Watsonisuchus*. Другие остатки из зоны *Synognathus*, принимавшиеся за паротозавра, в действительности не определимы до рода. Поэтому последний род, скорее всего, лишь чисто европейский, и надо осторожно отнестись к имеющимся в литературе сведениям о его присутствии в Северной Америке (McKee, 1954; Welles, Cosgriff, 1965).

Таким образом, первая половина раннего триаса — это время второй географической экспансии капитозавроидов, выразившейся в расселении, в частности в пределы Гондваны, рода *Wellugasaurus*, потомки которого совершенно вытесняют местных потомков ринезухид, не встречающихся выше зоны *Lystrosaurus* и панчета. Нам представляется, что упомянутая экспансия капитозавроидов была последней. В дальнейшем в различных областях земного шара развивались эндемичные эволюционные линии. Последний вопрос связан с анализом взаимоотношений известных из многих областей поздних форм капитозаврид, характеризующихся наличием шовного соединения крыловидных и боковых затылочных костей, а также замыканием ушных вырезок в связи с необходимостью увеличения поверхности для отхождения усиливающих депрессорных мышц. У этих лабиринтодонтос наиболее полно осуществился тип пассивного донного хищника. Первоначально всех их относили к роду *Cyclotosaurus*, но затем стали выделять новые роды. Вопрос об их генетических отношениях различными авторами решается противоречиво (Watson, 1958; Шинкин, 1960). Европейскую линию развития подобных форм мы выделяем в под-

семейство *Cyclotosaurinae*. По характеру костей крыши черепа, окружающих орбиты, его следует вести непосредственно от ветлугазавра, а не от паротозавра, как это часто принимают. Ранним представителем подсемейства является *Procyclotosaurus*, впервые установленный в Англии из отложений, условно принимаемых за нижний кейпер. По нашим представлениям, этот род свойствен верхнему пестрому песчанику центральной части Европы — проциклотозавром является форма, описанная недавно как *Cyclotosaurus mecherinhensis* (Jux und Pflug, 1958). Возможно, что следует внести коррелятивы и в датировку содержащих его отложений в Англии. В раковинном известняке проциклотозавра сменяет *Cyclotosaurus*, продолжавший существовать и в позднем триасе, где он получает особенно большое распространение. Уотсон (Watson, 1958) отрицал происхождение циклотозавра от проциклотозавра ввиду якобы отсутствующего у первого рода косою гребня на квадратных ветвях птеригойдов. Но, как видно на photographиях немецких оригиналов, это явная ошибка, связанная с неполной препаровкой. Косой гребень есть у всех капитозавроидов, в том числе и самых ранних.

Подобные формы из триаса Австралии рассматриваются нами в качестве особой линии развития и выделяются в подсемейство *Paracyclotosaurinae*. Главный его представитель — *Paracyclotosaurus* из верхнего триаса (серия хавкесбури). Уотсон видел специфику этого рода по сравнению с циклотозавром в относительно большей высоте черепа и на этом основании относил к нему *Cyclotosaurus hemprichi* K h u n из верхнего кейпера Хальберштадта. Однако эта неспециализированная черта могла сохраниться у некоторых представителей в любой линии развития поздних капитозавридов. Спецификой австралийской формы является способ разрастания костей крыши черепа позади ушных вырезок. Это был один из ведущих процессов развития у поздних капитозавридов, связанный с совершенствованием механики открывания челюстей. Более ранним представителем парациклотозаврин был австралийский же *Subcyclotosaurus*, имевший еще незамкнутые ушные вырезки. Рассмотренная линия развития отличается от циклотозаврин также рядом других черт строения (вытеснением скуловой кости из границ орбит и т. д.) и берет свое начало, очевидно, от каких-то потомков ветлугазавра, расселившихся в пределы Гондваны.

Сложнее всего решить вопрос о генетических отношениях капитозавридов из триаса Северной Америки. Условно они выделены на нашей схеме в особую линию развития, но точно об этом судить невозможно из-за недостаточной сохранности установленных там форм. Из верхов нижнего триаса Аризоны (свита вапетки формации мэнокпи) происходит *Stenocephalosaurus*, являющийся по характеру сошников и хоан представителем, хотя и близкой к паротозавру, но особой линии развития, ведущей начало непосредственно от ветлугазавра. Из более высоких горизонтов мэнокпи (свита холбрук) Уэллесом (Welles, 1947) описаны *Rhaddlognathus* и *Cyclotosaurus rondali* (Welles), позднее переименованный М. А. Шипкиным (1960) в *Menkopisaurus*. Систематическое положение этих двух форм спорно. Нам представляется наиболее вероятным, что они должны принадлежать к особым по отношению к поздним капитозавридам линиям развития, связанным по происхождению с мало-специализированными формами типа ветлугазавра.

В течение исторического развития капитозавроидов постепенно отграничивался круг свойственных им адаптаций типом малоподвижного водного хищника. Это обусловило однообразие их комплексов, обычно представленных в отдельных районах для каждого стратиграфического горизонта 1—2 родами. Уход в относительно спокойную экологическую обстановку в значительной мере способствовал ослаблению темпов эво-

люции в этой группе со второй половины среднего триаса, ибо некоторые возникшие в это время роды продолжали существовать и в поздне-триасовую эпоху. Наконец, экологический тип пассивного водного хищника, видимо, сузил возможности поздних капитозавроидов в отношении широкого расселения, что привело к возникновению ряда эндемичных групп. Все это определяет круг возможностей данного подотряда при корреляции триасовых отложений удаленных регионов, на которых мы кратко остановимся прежде всего применительно к двум главным областям распространения остатков капитозавроидов — Европе и Южной Африке (см. таблицу).

Т а б л и ц а

Сопоставление континентальных триасовых отложений СССР, Западной Европы и Южной Африки по фауне позвоночных

Отделы	Западная Европа	Европейская часть СССР	Южная Африка			
T_3	Рэт	Рэт	Стормберг			
	Гипсоносный кейпер	Отложения с флорой среднего кейпера.				
T_2	Буроугольные отложения (Lettenkohle)	Сольицкая серия (фауна <i>Mastodonsaurus</i>).				
	Раковинный известняк	Перерыв в осадконакоплении				
	Верхний пестрый песчаник	Донгузская серия (фауна <i>Eryosuchus</i>)				
T_1	Средний пестрый песчаник	Баскунчакская серия (фауна <i>Parotosaurus</i>)			Верхний бофорт	Зона <i>Cynognathus</i> А и В
	Нижний пестрый песчаник	Ветлужская серия (торахитомная фауна)				Зона <i>Procolophon</i>
					Средний бофорт	Зона <i>Lystrosaurus</i>

В Советском Союзе и Западной Европе известен ряд последовательных триасовых фаун, охарактеризованных очень близкими формами земноводных. Капитозавроиды составляют один из главных элементов этих фаун, и последние получили у нас названия по характерным родам этой группы. Фауна *Benthosuchus*—*Wellugasaurus* ветлужской серии пока неизвестна в Западной Европе, но может быть связана с нижним пестрым песчаником, еще не давшим хороших остатков позвоночных. Фауна *Parotosaurus* баскунчакской серии содержит очень близкие виды родов *Parotosaurus* и *Trematosaurus* со средним пестрым песчаником. Следующая уже среднетриасовая фауна *Eryosuchus* известна преимущественно из донгузской свиты Южного Приуралья, которую мы рассматриваем как серию. Она содержит плагиозавров, близких к известным из верхнего

раковинного известняка. В раковинном известняке, по нашим представлениям, присутствуют также остатки эриозуха — ими является, вероятно, *Capitosaurus silesiacus* Kunisch из волнистого известняка. Остатки позвоночных в нижней части донгузской свиты пока малоизвестны. Очевидно, эта ее часть соответствует верхнему пестрому песчанику, который в последнее время стал рассматриваться некоторыми исследователями как среднетриасовый, с чем согласуется и характер фауны позвоночных, показывающий здесь появление свойственных среднему триасу групп земноводных. Наиболее молодая из известных у нас фауна *Mastodonsaurus* содержит виды этого рода, близкие к свойственным буроугольной толще центральной части Западной Европы, рассматриваемой то как верхи среднего, то как низы верхнего триаса. В СССР достоверные остатки этой фауны происходят из юшатырской и букобайской свит Южного Приуралья и, следовательно, связаны с отложениями, которые флористы датируют как нижний кейпер. Несмотря на относительную бедность общих элементов фауны, позволяющих сопоставлять триас СССР и Западной Европы, мы убеждены в возрастном соответствии ранне- и среднетриасовых фаун по следующим причинам:

1) на основании общности путей эволюции земноводных и одинаковой последовательности целого ряда близких фаун в обоих регионах;

2) ввиду того, что сопоставление проводится по близким видам общих родов;

3) выделение упомянутых фаун основано преимущественно на конкретных филогенетических рядах, и прежде всего на смене последовательно происходивших друг от друга родов *Wellugasaurus*—*Parotosaurus*—*Eryosuchus*. В этом ряду происходило совершенствование механической прочности черепа, усиление челюстной мускулатуры и вырабатывался тип все более сильного хищника, почему каждый последующий род быстро вытеснял своего предшественника. Лишь появление мастодонзавровой фауны связано не с филогенетической эволюцией, а с биоценотическими изменениями, когда получает преимущественное распространение род иной генетической линии (редкие остатки мастодонзавра известны и в раковинном известняке). Следует отметить, что состав капитозавроидов более молодых триасовых фаун Западной Европы сменяется в основном не за счет филогенетической эволюции, темпы которой в этой группе, как упоминалось, сильно снизились, а за счет биоценотических сдвигов. Конечно, корреляция таких фаун более гипотетична. В связи с этим нет оснований принимать точное соответствие объема отложений с фауной *Mastodonsaurus* в СССР буроугольной толще. Возможно, что в Приуралье отложения с этой фауной отвечают и мергелям кейпера.¹

Фауна *Benthosuchus*—*Wellugasaurus* и паротозавровая фауна обычно приблизительно сопоставляются с зонами *Lystrosaurus* и *Cynognathus* карру (Ефремов, 1937, 1939, 1951₁, 1952₂; Watson, 1942). Мы кратко остановимся здесь лишь на двух моментах. Принимая существовавшее представление о происхождении бентозухид (включая *Wellugasaurus*) от ураноцентродонтид, мы в свое время сопоставляли ветлужскую серию лишь с верхней частью зоны *Lystrosaurus* и с зоной *Procolophon* (Очев, 1960). Однако теперь ясно, что ввиду параллельного развития капитозавроидов Гондваны и Европы на границе перми и триаса такого уточнения сделать нельзя. Второй вопрос связан с оценкой возраста зоны *Procolophon*, промежуточной между *Lystrosaurus* и *Cynognathus*. Он решался по-разному (Ефремов, 1937, 1939, 1952₁, 1952₂; Watson, 1942;

¹ Соответствие этих отложений частично верхам раковинного известняка маловероятно ввиду несогласия их залегания на донгузской свите.

Очев, 1960). Неясность этого вопроса связана не только с условностью привязки к данной зоне приписываемых ей форм лабиринтодонтов (*Kestrosaurus*, *Wotsanisuchus-Wetlugasaurus magnus Watson*), происходящих в действительности из неизвестных местонахождений и отнесенных сюда лишь на основании уровня специализации отдельных черт их строения. Вообще появление в зоне *Synognathus* Южной Африки родов, лишь близких к известным из баскунчакской серии и отчасти происходящих от *Wetlugasaurus*, нельзя априорно считать одновременным с появлением подобных форм в Европе. Более определенными в пользу сопоставления зоны *Procolophon* с верхами ветлужской серии мы считаем данные по псевдозухиям. Видимо, показательным здесь следует считать момент распространения рода *Erythrosuchus*, появляющегося с низов зоны *Synognathus* и баскунчакской серии.

В отношении капинозавроидов Австралии и Северной Америки (кроме стенозавра) можно лишь сказать, что они связаны с отложениями в общем более поздними, чем нижний триас. Появление там форм с замкнутыми ушными вырезками, принадлежащих особым генетическим ветвям, нельзя, конечно, сопоставлять по времени с появлением европейского рода *Cyclotosaurus*. Вообще, очевидно, больше возможностей для корреляции удаленных областей должны давать крупные рептилии — псевдозухии и дицинодонты, а также териодонты, достаточно быстро эволюционировавшие и представленные подвижными формами, способными преодолевать большие пространства. Следует отметить, что в Западной Европе эти группы рептилий почти неизвестны. В то же время мощные континентальные толщи в Африке и Южной Америке, относимые условно к среднему триасу, содержат лишь остатки рептилий и почти лишены остатков лабиринтодонтов — единственной группы тетрапод, позволяющей проводить хотя бы приблизительную стратиграфическую увязку континентальных и морских триасовых отложений. В этом отношении большую роль приобретает эриозуховая фауна Южного Приуралья, которая наряду с богатыми остатками лабиринтодонтов содержит все перечисленные группы рептилий и является своеобразным мостом для увязки западноевропейских разрезов с упомянутыми районами Гондвань.

Литература

- Гартман-Вейнберг А. П. Горгонопсы СССР как показатели времени. Пробл. палеонт., т. IV, 1938.
- Давиташвили Л. Ш. Дарвинизм и проблема геологической синхронизации. Сов. геология, 9, № 10—11, 1939.
- Диннер К. Основы биостратиграфии. ГОНТИ, 1934.
- Ефремов И. А. О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных. Докл. АН СССР, нов. сер., т. XVI, № 2, 1937.
- Ефремов И. А. О развитии пермской фауны тетрапод СССР и разделении континентальной перми на стратиграфические зоны. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1939.
- Ефремов И. А. О книге Е. М. Люткевича «Стратиграфия верхнепермских отложений Камского Приуралья». Изв. АН СССР, сер. геол., № 2, 1952.
- Ефремов И. А. О стратиграфии пермских красцветов СССР по наземным позвоночным. Изв. АН СССР, сер. геол., № 6, 1952.
- Ефремов И. А. и Вьюшков Б. П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. Тр. ПИН АН СССР, т. XLVI, 1955.
- Люткевич Е. М. Стратиграфия верхнепермских отложений Камского Приуралья. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 39, 1951.
- Мазарович А. Н. О стратиграфии татарского яруса. Уч. зап. МГУ, сер. геол., вып. 161, т. V, 1952.
- Меннер В. В. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. Тр. ГИН АН СССР, вып. 65, 1962.

- Очев В. Г. О континентальном перерыве между палеозоем и мезозоем на востоке европейской части СССР. Изв. высш. учебн. завед., сер. геол. и разведка, № 3, 1960.
- Очев В. Г. О некоторых закономерностях захоронения наземных позвоночных в пермских и триасовых отложениях востока европейской части СССР. Тр. IX сессии ВПО. 1967.
- Чепиков К. Р. К вопросу о расчленении верхнепермских красноцветов по фауне Tetrapoda. Изв. АН СССР, сер. геол., № 4, 1946.
- Шишкин М. А. О новом семействе триасовых лабиринтодонтов Jarengiidae. Палеонт. журн., № 1, 1960.
- Case E. C. A census determinable genera of the Stegocephalia. Trans. Amer. Philos. Soc. (n. s.), vol. 35, 1946.
- Haughton S. H. Descriptive catalogue of the Amphibia of the Karroo-System. Ann. Africa. Mus., vol. 22, 1925.
- Huene F. Beiträge zur Kenntnis der Organisation einiger Stegocephalen der schwabischen Trias. Acta Zool., Bd. 3, 1922.
- Huene F. Die südafrikanische Karroo-Formation als geologisches und faunistischen Lebensbild. Fortschritte der Geologie und Palaeontologie, vol. 12, 1925.
- Huene F. Die Saurier der Karroo-Gondwana und Verwandten Ablagerungen im faunistischer, biologischer und phylogenetischer Hinsicht. Neues Jahrb. Min. Geol. u. Pal., Beil. Bd. 83, Alt. B., 1940.
- Jaekel O. Neues über Hemispondyla palaeont. Zeitschr., Bd. 5, 1922.
- Jux U. und Pflug H. D. Alter und Entstehung der Triasablagerungen am Rheinischen Schiefergebirge, neue Wirbeltierreste und das Chirotheriumproblem. Wiesbaden (4), 1958.
- Lehman J. P. Les Stegocephales du Trias de Madagascar. Ann. paleontolog., t. 47, 1961.
- Lydekker R. The Reptilia and Amphibia of Malari and Denwa groups. Palaeont. Indica, (4). vol. 1, pt. 5, 1885.
- McKee E. D. Stratigraphy and History of the Menkopi Formation of Triassic age. Geol. Soc. Amer., Mem. 61, 1954.
- Romer A. S. Review of the Labyrinthodontia. Bull. Mus. Com. Zool., vol. 99, 1947.
- Stephens W. F. Note on labyrinthodon fossil from Cockatoo Island., Port Jackson. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2), vol. 1, 1886.
- Stephens W. F. On the Biloela labyrinthodon (second notice). Proc. Linn. Soc. N. S. Wales (2), vol. 1, 1887.
- Watson D. M. S. The structure, evolution and origin of the Amphibia. The «orders» Rachitomi and Sterespondyli. Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), vol. 209, 1919.
- Watson D. M. S. On Permian and Triassic tetrapods. Geol. Mag., vol. 79, 1942.
- Watson D. M. S. A new labyrinthodont (Paracuclosaurus) from upper Trias of New South Wales. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., vol. 3, 1958.
- Watson D. M. S. The evolution of the Labyrinthodontia. Philos. Trans. Roy. Soc. London, B., vol. 245, 1962.
- Welles J. C. Vertebrates from the Upper Moenkopi formation of Northern Arizona. Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Soc., vol. 27, 1947.
- Welles S. P., Cosgriff J. A revision of the labyrinthodont family Capitosauridae and a description of Parotosaurus peabody n. sp. from Wupatki member of the Moenkopi formation of northern Arizona. Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 54, 1965.

А. Я. Година

О ПРОИСХОЖДЕНИИ, ИСТОРИИ И НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ЭВОЛЮЦИИ GIRAFFIDAE

Жирафовые — одно из интересных и своеобразных семейств жвачных — в настоящее время являются вымирающей группой. Многочисленные и разнообразные в прошлые геологические эпохи, в современной фауне они представлены только двумя родами — *Giraffa* и *Ookia*, обитающими в Африке, но и там их ареал и численность сокращаются.

Сведения о ранних этапах развития Giraffidae еще очень скудны. Исходной группой для них, как и для других семейств жвачных, можно считать Gelosidae, разные роды которого, как это отметили Б. А. Трофимов (1956) и И. И. Соклов (1959), дали начало различным родам

Ресога. Промежуточные звенья между *Gelocidae* и настоящими жирафами неизвестны; о них существуют только различные предположения. Большинство исследователей считает, что жирафы отделились от общего ствола с оленеобразными и ближайшими их предками были примитивные *Palaeomerucinae*.

Некоторые исследователи (Teilhard de Chardin, 1939) предполагали, что представители *Lagomerucidae* были связующим звеном между *Giraffidae* и *Cervidae*. Дж. Пилгрим (Pilgrim, 1941) в *Giraffoidea* объединяет *Lagomerucidae*, *Giraffidae*, *Protoceratidae*. Дж. Симпсон (Simpson, 1945) оставляет в этом надсемействе только два первых семейства. М. Крузафонт Пайро (Crusafont Pairó, 1952) включает в *Giraffoidea* *Tricomerucidae*, *Dromomerucidae* и *Giraffidae*; *Lagomerucidae* он относит к оленеобразным. Можно отметить, что представители *Lagomerucidae*, *Dromomerucidae* и в меньшей степени *Protoceratidae* действительно имели некоторые черты сходства в строении зубов, рогов и даже черепа с *Giraffidae*, однако это объясняется, по-видимому, параллельным развитием некоторых особенностей, так как по комплексу многих других признаков в строении черепа и конечностей два первых семейства стоят ближе к оленеобразным, а *Protoceratidae* представляли раннюю боковую специализированную ветвь архаичных жвачных.

Tricomerucidae имеют сходство с *Giraffidae* большее, чем вышеупомянутые семейства, в строении конечностей, что делает возможным отнесение их к *Giraffoidea*, но, чтобы точно уяснить их положение в системе Ресога, необходимы дополнительные данные.

Анализ эволюции скелета конечностей жираф дает основание предположить, что ранние этапы развития семейства проходили в условиях засушливой обстановки, в биотопах с твердыми грунтами. На это указывает удлинение конечностей и главным образом ранняя редукция боковых пальцев. У оленей же, даже у современных форм, рудименты боковых пальцев, как правило, сохраняются. Это позволяет предположить, что отделение жирафид от предков, общих с оленями, произошло на более ранних этапах развития, чем это предполагалось раньше, а именно: до появления *Palaeomerucidae*, т. е. не позже среднего олигоцена, на стадии дивергенции *Gelocidae*. В этом отношении представляет интерес предположение Б. А. Трофимова (1956) о том, что *Prodremotherium* и сходные с ним формы были близки к предкам жираф. Эти примитивные жвачные уже в среднем олигоцене имели относительно крупный рост и длинные конечности со сросшимися в *os canon* средними метаподиями и сильно редуцированными боковыми. По мнению К. К. Флерова (1962), *Prodremotherium* был, подобно современным *Gazella*, обитателем сухих лесостепных пространств с плотными грунтами. Возможно, что потомки *Prodremotherium* или формы, близкие к нему, имея крупный рост и длинные ноги, впоследствии легко могли приспособиться к питанию листво́й — сперва кустарников, а потом деревьев, и занять новую экологическую нишу в биоценозе лесостепи.

Существуют две точки зрения о месте возникновения жираф. Большинство исследователей предполагает, что центром появления и расселения жираф был азиатский материк, в частности, по мнению П. Кумара (Kumar, 1959), таким центром могла стать Центральная Азия. К. Арамбур и некоторые его последователи являются сторонниками африканского происхождения жираф. Для окончательного суждения об этом необходимы дополнительные данные.

Наиболее древние остатки, относимые некоторыми исследователями к жирафам, известны из нижнего миоцена Африки и Индии (*Prolibytherium*, *Climacoceras*, *Progiraffa*). Они принадлежат уже различным подсемействам. Из них *Prolibytherium* из бурдигальских отложений Ли-

вии К. Арамбур (Arambourg, 1961) относит к *Sivatheriinae*, а Г. К. Меладзе (1964) ставит этот род даже в основание данной ветви. Но своеобразная специализация его рогов, несвойственная другим представителям этого подсемейства и тем более других подсемейств, вызывает сомнение в том, что эта форма могла быть прямым предком *Sivatheriinae*; если она действительно и принадлежала *Giraffidae*, то скорее представляла боковую, специализированную ветвь *Sivatheriinae*. К. Арамбур относит *Climacoceras* MacInnes 1936, из нижнего миоцена Африки и сем. *Giraffidae* и даже к подсемейству *Giraffinae*. Э. Колберт (Colbert, 1935) и Дж. Симпсон (Simpson, 1945) помещают *Progiraffa* условно в подсемейство *Palaeotraginae*. Таким образом, в начале миоцена уже существовали представители всех трех подсемейств *Giraffidae*.

Но не только на основании этих данных (поскольку принадлежность *Progiraffa* и *Climacoceras* к *Giraffidae* оспаривается некоторыми исследователями), а главным образом на основании анализа эволюции скелета можно считать, что расхождение ветвей от общего ствола жираф произошло не в миоцене, как это полагали раньше, а не позже начала позднего олигоцена. Расхождение это было, по-видимому, почти одновременным, поскольку в среднем миоцене существовали уже достаточно специализированные представители большинства подсемейств.

Более полные сведения имеются о жирафах среднего миоцена. Остатки их из отложений этого возраста не только не вызывают сомнения в принадлежности к данному семейству, но свидетельствуют уже о том, что эти животные прошли длительный путь эволюционного развития. К середине миоцена они достигли крупных размеров и достаточной специализации. Находки их в различных отдаленных друг от друга пунктах — в Азии, Европе и Африке — свидетельствуют о широком распространении и расцвете по крайней мере *Palaeotraginae*. Представители рода *Palaeotragus* известны из тунгурских отложений Китая (*P. tungurensis*; Colbert, 1936) и из слоев Уэд-эль-Гамман верхнего тортона Алжира (*P. germaini*; Arambourg, 1959). *Giraffokeryx* найден в отложениях нижнего и среднего сивалика Чинжи и Нагри (Colbert, 1933, 1935) и в виндобоне Югославии (Ćirić, Thenius, 1959).

Следует отметить, что предположение Дж. Пилгрима (Pilgrim, 1941) о близости этого рода к ветви *Sivatheriinae* заслуживает внимания. Особенности расположения и строения рогов и другие признаки сближают его с *Sivatherium*. Можно допустить, что *Giraffokeryx* был одним из ранних представителей ветви *Sivatherium*, отделившейся от общего ствола *Sivatheriinae* в начале среднего миоцена.

Наиболее многочисленны и разнообразны жирафы были в эпоху расцвета гиппарионовой фауны — в позднем миоцене и раннем плиоцене. Они населяли тогда Европу, Азию, Африку. К этому времени все группы семейства достигли расцвета, а некоторые уже были близки к вымиранию.

Вымирание, как и развитие, происходило неравномерно как в отдельных ветвях семейства, так и на разных территориях. Оно началось в конце раннего плиоцена и продолжается по настоящее время. Большинство родов жираф вымерло в течение плиоцена. К концу раннего плиоцена в основном вымерли *Palaeotraginae* (за исключением окапи). К началу плейстоцена полностью вымерли *Sivatheriinae* и большая часть *Giraffinae*. Род *Giraffa* сохранился теперь только в Африке.

Одной из основных причин вымирания жираф является изменение климата в сторону его аридизации и похолодания, вызвавшего сокращение саваннных ландшафтов. Эти изменения нарушали равновесие в существовавших биоценозах лесостепи. Жирафы были вытеснены другими группами жвачных — *Bovidae* и *Cervidae*, оказавшимися более приспособленными к новым условиям.

собленными к условиям изменившейся обстановки. В связи с этим происходил процесс постепенного сокращения ареала жираф и смещения его на юго-запад. Изменение ареала во времени наглядно показано на схеме в работе М. Крузафонты Пайро (см. рисунок), хотя указанные им границы и нуждаются в уточнении.

Изучение морфологии, систематики и филогении жираф по материалам, хранящимся в музеях нашей страны, и по литературным данным позволяет рассмотреть некоторые закономерности их эволюции, ее направленность, параллелизм и темпы.

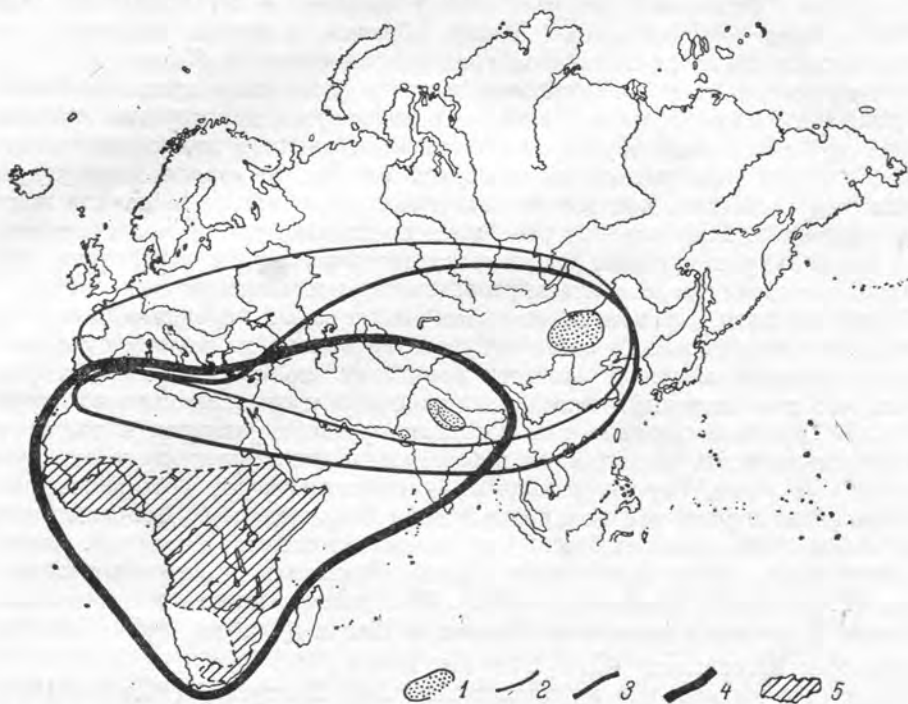


Схема изменения ареала Giraffidae во времени по М. Крузафонту Пайро (Crusafont Pairó, 1952).

1 — миоцен; 2 — плиоцен; 3 — плейстоцен; 4 — современный.

Наиболее общие закономерности эволюции копытных были впервые выявлены В. О. Ковалевским (1875), который считал, что в процессе исторического развития у них происходит упрощение скелета, и в нем главным образом конечностей, и приспособление к питанию растительной пищей, в основном травами.

В эволюции Giraffidae направленность развития связана с приспособлением к жизни в лесостепи, в основном в ландшафтах саванного типа, и определяется естественным отбором. Адаптивная радиация семейства шла по пути приспособления к различным условиям жизни в пределах этих ландшафтов.

Приспособление к питанию листвою деревьев, особенно деревьев с высокой кроной, вызвало значительные изменения в строении животного. Оно оказалось одним из ведущих факторов в преобразовании всего облика животного в процессе исторического развития. В скелете, помимо изменения черепа и зубов, способ добывания корма привел к значительному изменению и посткраниального скелета. Особенности строения зубов указывают на питание мягкими кормами, в основном листьями и

молодыми побегами деревьев. Зубы жирафа низкоронковые, с наклонно поставленными полулуниями и сильно развитой складчатостью. Такая постановка полулуний — адаптивная черта низкоронковых зубов, увеличивающая их жевательную поверхность по мере снашивания и тем самым способствующая более быстрому измельчанию пищи и препятствующая скорому стиранию низкой коронки. Резцеобразные клыки жирафа — двураздельные. В черепе происходило удлинение передней части лицевого отдела и диастемы нижней челюсти; усиливалось развитие воздушных полостей в его крыше.

Угол между основаниями мозгового и лицевого отделов черепа оставался незначительным. Выработалось своеобразное строение шейнозатылочного сустава, которое наряду с большой подвижностью шеи позволяет животному высоко поднимать голову, вплоть до вертикального положения, и даже несколько закидывать ее назад при доставании листьев и драках и в то же время позволяет фиксировать голову при ходьбе и беге животного. В процессе эволюции шея жирафа удлинялась и подвижность ее усиливалась. Это происходило путем увеличения длины шейных позвонков, редукции боковых и остистых отростков и изменения суставных поверхностей между телами позвонков. Задняя их поверхность становилась более плоской, а передняя — выпуклой, что обеспечивало большую подвижность сочленения. Процесс упрощения и удлинения конечностей, характерный для эволюции копытных, у жирафа выражен сильнее по сравнению с большинством других жвачных. Для них особенно характерно то, что удлинение передних конечностей шло более быстрыми темпами, чем удлинение задних. Оно осуществлялось главным образом за счет лучевой и пястных костей и находилось в тесной связи с изменением осевого скелета, туловищный отдел которого укорачивался, а шейный удлинялся. Все эти процессы достигли наиболее яркого выражения у Giraffinae, особенно у *Giraffa*.

Параллелизм, характерный для эволюции копытных, особенно четко выражен у жвачных. Он обусловлен, как отметили Н. И. Соколов (1953) и Б. А. Трофимов (1956), высокой степенью специализации исходных форм (*Archaeomeryx* и *Gelocidae*), унаследованной от предков, и развитием в сходных — хотя в деталях и отличных — условиях среды. Среди Giraffidae параллельное развитие наблюдается между Palaeotraginae и Giraffinae; Sivatheriinae во многих отношениях резко уклонились от двух других подсемейств. Это уклонение особенно усилилось на более поздних стадиях эволюции, тогда как более ранние этапы развития проходили в большей или меньшей степени параллельно. И Palaeotraginae, и Giraffinae достигли особенно сильного удлинения передней части лицевого отдела черепа и диастемы нижней челюсти, сильной моляризации нижних премоляров, удлинения шеи и конечностей. Особенно четко этот параллелизм выражен у *Palaeotragus* и *Giraffa*. У Sivatheriinae начиная приблизительно с середины миоцена в связи с приспособлением к каким-то иным условиям (по-видимому, несколько более влажным и закрытым условиям лесостепи) постепенно развивается гигантизм, массивность и тяжеловесность. Череп их относительно расширяется и увеличивается в высоту. Происходит постепенное смещение уровня мозгового отдела над уровнем лицевого. Шея и конечности становятся относительно более короткими и массивными. Наиболее резко эти изменения представлены у *Sivatherium*.

Изучение параллельного развития, как это отметил Б. А. Трофимов (1964), тесно связано с разрешением других вопросов эволюции — взаимосвязи формы и функции, прогрессивного развития и, применяя актуалистический метод, позволяет сделать предположение о характере местообитаний ископаемых животных.

Тесная связь параллелизма и соотношения формы и функции у копытных следует из закономерностей, выявленных В. О. Ковалевским. Приспособление к сходным условиям жизни в условиях степи и лесостепи привело к сходному параллельному изменению зубов и конечностей в процессе их эволюции. На примере эволюции Giraffidae эта взаимосвязь особенно показательна, так как параллелизм в развитии у них связан, кроме того, и с приспособлением к питанию листвой деревьев, вызвавшим у Palaeotraginae и Giraffidae параллельные изменения всего облика животного.

Известно, что одним из основных показателей эволюционного прогресса является усложнение центральной нервной системы, и главным образом коры больших полушарий головного мозга. Из двух форм — *Palaeotragus* и *Giraffa*, — параллелизм в развитии которых выражен наиболее резко (Година, 1964₁, 1964₂), более совершенные приспособления к условиям окружающей обстановки у последнего рода обусловлены более сложным строением головного мозга, а следовательно, и высокой степенью развития координационных центров и коррелятивных связей в организме. Отлив мозга *Palaeotragus* неизвестно. Однако можно допустить (учитывая, конечно, что темпы эволюции мозга различных родов одного подсемейства могли быть разными), что мозг палеотрагуса был более близок к мозгу его современника — самотерия, чем к мозгу жирафы. По данным Д. Блека (Black, 1915₁, 1915₂), мозг самотерия уже имел некоторые черты специализации, но наряду с этим сохранил примитивные признаки, общие для Carnivora и Ungulata. По характеру расположения борозд, как отмечает этот автор, эта форма наиболее близка к тому гипотетическому типу Mammalia, из которого выделились хищные и копытные. Хотя представления Блека о примитивности мозга самотерия были преувеличены, тем не менее последний, конечно, был более примитивен по сравнению с мозгом жирафы.

По данным П. Муньоа (Munoz, 1959), мозг современной жирафы отличается от мозга других парнокопытных большим объемом и усложнением неораллиум. Пока еще весьма скудные сведения о мозге ископаемых жираф представляют интерес также для рассмотрения вопроса взаимосвязи специализации и прогресса и подтверждают вывод Л. К. Габуния (1959, 1964), что у млекопитающих эти два явления тесно связаны между собой. Трудно представить среди жвачных форму более специализированную, чем *Giraffa*, но мозг этого животного значительно сложнее, чем мозг других жвачных.

Значение параллельного развития для восстановления обстановки, в которой жили вымершие жирафы, можно рассмотреть на примере *Palaeotragus* и *Samotherium*. Наряду с другими особенностями строения скелета большое значение для восстановления характера условий обитания имеют образования, связанные с развитием органов чувств. При сравнении строения глазниц и слуховых пузырей палеотрагуса и самотерия с таковыми жирафы и окапи видно, что они имеют большее сходство с жирафой, чем с окапи. Поэтому мы можем сделать вывод, что для них ведущим чувством было зрение (как у жирафы), а не слух. Это дает основание предположить, что они обитали в такой обстановке, где были и деревья, и открытые пространства, т. е. в ландшафтах саванного типа. Наряду с палеоботаническими данными [сведения о растительности времен гишарионовой фауны обобщены П. И. Дорофеевым (1966)] для выяснения условий обитания неогеновых жираф представляют интерес наблюдения ботаников и зоологов в африканской саванне. В. З. Гулисашвили (1961), сравнивая саванну Африки и «светлые леса» или «аридное редколесье» Средней Азии и предгорий Кавказа, сделал предположение, что в третичное время, когда нижний пояс гор восточ-

ной части Большого и Малого Кавказа был представлен тропическими лесами, переходный пояс к безлесной полупустыне был представлен аридным редколесьем, являвшимся тогда типичной саванной, как это имеет место в данное время в более южных широтах в Африке. Интересны наблюдения Д. В. Панфилова, установившего сходство некоторых элементов биоценоза саванны Африки и Бадхыза.¹ Следует полагать, что в третичное время это сходство было более значительным. Как на Кавказе, так и в Бадхызе найдены остатки неогеновых жирафов.

При направленности эволюции Giraffidae и параллельном развитии его отдельных ветвей темпы эволюции были неодинаковы. Неравномерность темпов проявилась в неодинаковой скорости развития отдельных признаков, систем органов, а также отдельных филогенетических ветвей. Для Giraffidae в целом отмечен более быстрый темп эволюции по сравнению с другими семействами жвачных (Matthew, 1915; Kumar, 1959).

Литература

- Габуния Л. К. К истории гиппарионов. Изд. АН СССР, 1959.
- Габуния Л. К. Эволюционный прогресс в истории млекопитающих. Тезисы доклада на X научной сессии Инст. палеобиологии АН Груз. ССР. Тбилиси, 1964.
- Година А. Я. О направлениях эволюции в семействе Giraffidae. В сб. «Третичные млекопитающие». Докл. сов. пал. для XXII сессии Межд. геол. конгр. «Наука», 1964.
- Година А. Я. Некоторые вопросы эволюции Giraffidae. Бюлл. МОИП, отдел. геол., № 5, 1964.
- Гулисашвили В. З. Некоторые наблюдения в приэкваториальных лесах и саваннах Африки. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XVI, вып. I, 1961.
- Дорофеев П. И. О флоре эпохи гиппариона. Палеонт. журн., № 1, 1966.
- Ковалевский В. О. Osteология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus Aymardi*. Изв. общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., т. 16, вып. I, 1875.
- Меладзе Г. К. К филогении сиватерии. Сб. «Третичные млекопитающие». Докл. сов. палеонт. для XXII сессии Межд. геол. конгр. «Наука», 1964.
- Соколов И. И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae). Тр. Зоол. инст., т. 14, 1953.
- Соколов И. И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla). Фауна СССР, нов. сер., № 71. Млекопитающие, т. I, вып. 3. Зоол. инст. АН СССР. Изд. АН СССР, 1959.
- Трофимов Б. А. Происхождение, история и некоторые закономерности развития архаических жвачных. В кн.: В. О. Ковалевский. Сб. научн. тр., т. 2, 1956.
- Трофимов Б. А. Филогения млекопитающих и некоторые закономерности эволюции. Автореф. докл., прочит. 28 II 1964 г. Бюлл. МОИП, отд. геол., № 3, 1964.
- Флеров К. К. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia). Палеонт. журн., № 4, 1962.
- Arambourg C. Vertébrés continentaux du miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Service de la carte géologique de Algérie (nouvelle série) — Paléontologie. Mémoire, No. 4, Alger, 1959.
- Arambourg C. *Prolibytherium magnieri*, un Velléricorne nouveau du Burdigalien de Libye (Note préliminaire) — C. R. S. Soc. Géol. France, 3, 1961.
- Black D. Notes on the endocranial casts of *Okapia*, *Giraffa* and *Samotherium*. Anat. Rec. abstr., vol. 9, 1915.
- Black D. A study of the endocranial casts of *Okapia*, *Giraffa* and *Samotherium*, with special reference to the convolutional pattern in the family of Giraffidae. Journ. of Compar. Neur., vol. 23, No. 4, 1915.
- Colbert E. H. A skull and mandible of *Giraffokeryx punjabiensis* Pilgrim. Amer. Mus. Novit., No. 632, 1933.
- Colbert E. H. Sivalik Mammals in the American Museum of Natural History. Trans. Amer. Philosoph. Soc. New ser., vol. XXVI, 1935.

¹ Эти сведения были сообщены Д. В. Панфиловым в докладе «Впечатления о животном мире Восточной Африки», прочитанном на Зоологической секции Московского общества испытателей природы 11 ноября 1965 г.

- Colbert E. H. *Palaeotragus* in the Tung Gur formation of Mongolia. Amer. Mus. Novit., No. 874, 1936.
- Ćirić A., Thenius E. Über das vorkommen von *Ciraffokeryx* (Ciraffidae) im europäischen Miozän. Anz. Österr. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. kl. 96, Nr. 1—15, 1959.
- Crusafont Pairó M. Los Jiráfidos Fósiles de Espana. Consejo sup. Invest., Cientif. Diput. prov. Barcelona, Mem. y Comunic. Inst. Geol., VIII, 1952.
- Kumar P. The spread of the family Giraffidae. Journ. Scient. Res. Banar. Hind. Un. IX (2), 1958—1959.
- Matthew W. D. Climate and Evolution. Ann. N. Y. Acad. Sci., XXIV, 1945.
- Munoz P. A. Verleichende untersuchungen zur endocranialen Morphologie und zur cranicerebralen Topographie von Giraffe und Okapi (Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea). Morph. Jahrb., Bd. 100, Hft. 2, 1959.
- Pilgrim G. E. The despersal of the Artiodactyla. Biol. Rev., 16, 1941.
- Simpson G. G. The principles of classification and classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 85, 1945.
- Teilhard de Chardin P. The miocene Cervids from Shantung. Bull. Geol. Soc. of China, vol. XIX, No. 3, 1939.

Д. В. Панфилов

ПЕРИОДИЧНОСТЬ ФИЛОГЕНЕЗА И ВЕРОЯТНЫЕ ПРИЧИНЫ ЭТОГО ЯВЛЕНИЯ

Историю любой систематической группы организмов можно представить в виде филогенетической схемы, показывающей не только распределение представителей этой группы во времени, но и родство между отдельными представителями. Подобные схемы — наглядное выражение идеи исторического развития органического мира, более ста лет назад блестяще обоснованной Ч. Дарвином. В отличие от первых филогенетических схем конца XIX и начала XX в., как правило, еще очень ненадежных, строившихся главным образом на основе морфологических, анатомических и эмбриологических сведений о рецентных организмах, современные филогенетические схемы построены с учетом многочисленных палеонтологических материалов.

Исследование истории органического мира не ограничивается построением филогенетических схем. Основная цель такого исследования — установление причин исторического развития организмов, выяснение зависимости филогенеза от изменений среды, а также темпов, форм и направлений эволюции.

В настоящее время мы располагаем довольно достоверными, палеонтологически обоснованными, филогенетическими схемами для большинства крупных систематических групп животных и растений как морских, так и населяющих сушу и пресные водоемы. Это позволяет сравнивать филогенетические схемы разных групп организмов, видеть их сходство, а кроме того, и специфические черты истории каждой группы. Таким образом, сейчас, по-видимому, имеет смысл говорить о необходимости выделения самостоятельного раздела биологии — сравнительной филогенетики. Предлагаемая вниманию статья в значительной мере посвящена обоснованию этого положения.

При исследовании филогенеза ряда групп организмов не раз подчеркивалась зависимость исторических изменений состава исследуемых групп (например, вымирание отдельных представителей животных и растений или же их эволюционная дифференциация) от существенных изменений палеогеографии. Особенно очевидно влияние на филогенез увеличения площадей континентов в конце силура — начале девона, в перми и триасе, а также в середине кайнозоя. В такие времена вымирали многие более примитивные группы, а в условиях суши вымирали

как примитивные, так и достаточно специализованные влаголюбивые группы. Одновременно появлялись более сложно устроенные прогрессивные организмы, осваивавшие новые местообитания. На зависимость истории органического мира от крупных изменений среды определенно указывает и вымирание различных процветавших групп в орогенические эпохи, например девонских групп во время герцинского горообразования или же мезозойских групп при горообразовании в мелу и в самом начале палеогена.

Одна из важнейших задач сравнительной филогенетики — установление сходства периодов филогенеза разных групп организмов и выяснение приуроченности этих периодов к эпохам крупных изменений палеогеографии. Поэтому дальнейшее развитие филогенетики во многом зависит от совершенства наших представлений о прошлой географической обстановке и ее изменениях. При этом следует отметить, что палеогеография, как и филогенетика, сейчас находится в стадии становления. Еще не вполне ясны причины и направления палеогеографических изменений в масштабе всего земного шара. Поскольку именно с такими изменениями связаны наиболее существенные преобразования в органическом мире, то рассмотрение причин палеогеографических изменений заслуживает особенно большого внимания.

Периодичность филогенеза можно продемонстрировать на примере позднепалеозойских и мезозойских тетрапод. Первые тетраподы, а именно амфибии, еще достаточно примитивные и мало приспособленные к жизни на суше, обнаружены в верхах девона. Во второй половине карбона происходят существенные изменения среди амфибий, и в это же время появились генетически близкие к ним рептилии, а от последних, по-видимому, вскоре произошли и первые млекопитающие. Основные особенности строения тела рептилий и млекопитающих представляют собой ароморфные изменения, обеспечивавшие их существование на суше. В течение большей части мезозоя шел расцвет наземных и вторичноводных тетрапод, особенно рептилий, сопровождавшийся появлением огромного разнообразия высокоспециализованных форм, что было связано с использованием ими различной пищи и соответствующими способами передвижения по суше, в воде и воздухе. К концу мезозоя почти все высокоспециализованные наземные и водные тетраподы вымерли, уступив место новым, существующим и сейчас группам амфибий, рептилий и млекопитающих, а также птицам.

Сходную картину периодизма филогенеза показывают самые различные группы других животных и растений, существовавшие в палеозое, мезозое и кайнозое. Это можно было бы рассмотреть на примере фораминифер и в более общих чертах на примере радиолярий, далее губок, археоциат и коралловых полипов, затем моллюсков (особенно головоногих). Среди членистоногих периодизм филогенеза хорошо виден в истории класса трилобитов, некоторых групп ракообразных и особенно насекомых (как всего класса в целом, так и отдельных его отрядов, например поденок, стрекоз, веснянок, жуков, вислоккрылых, сетчатокрылых, ручейников, двукрылых, перепончатокрылых и ряда вымерших в конце палеозоя и в мезозое древних групп насекомых). Из других беспозвоночных в этой связи можно назвать мшанок, брахиопод, иглокожих (цистоидей, blastoidей, морских лилий, морских звезд, офиур и морских ежей). Та же периодичность характеризует историческое развитие большинства крупных групп наземных растений — псилофитовых, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных.

Почти для всех групп организмов, история которых достаточно хорошо известна, их филогенез может быть разделен на следующие четыре этапа: 1) появление относительно мало специализованных пред-

ставителей новой группы организмов; 2) приспособление этих организмов к более суровой абиотической обстановке, что сопровождается повышением уровня их организации и жизнедеятельности (ароморфозами); 3) расцвет группы и вместе с тем значительная специализация организмов в отношении биотических условий жизни; 4) вымирание большинства представителей рассматриваемой систематической группы.¹

В разных систематических группах организмов смена сходных этапов филогенеза происходила почти синхронно, конечно в масштабе геологической истории. Это указывает на зависимость этапов филогенеза от наиболее общих и повсеместных изменений палеогеографии. Например, особенно интенсивное приспособление организмов к абиотическим условиям жизни было в эпохи наибольших регрессий морей, расцвет систематических групп и большая специализация к биотическим условиям — в эпохи обширных трансгрессий, а вымирание весьма специализованных групп — в эпохи мощных тектонических движений.

Для понимания филогенеза исключительно большое значение имеют факты как будто бы внезапного появления, при этом сразу во многих и часто удаленных друг от друга местах земного шара, представителей совершенно новых систематических групп в ранге семейств—классов. Появление этих групп, как правило, совпадало с началом и постепенным нарастанием повсеместных орогенических движений на территориях, составляющих современную сушу. Такие систематические группы принято называть «криптогенными». Они были представлены относительно высокоорганизованными, но еще мало специализованными животными и растениями, не связанными близким родством с менее высокоорганизованными, но уже весьма специализованными животными и растениями, господствовавшими в то время на суше и в морях. Так, в конце позднего кембрия и в ордовике внезапно и повсеместно появились четырехлучевые кораллы, примитивные наутилоидеи (отряд *Flashteroceratida*), целый ряд надсемейств трилобитов, мшанки нескольких отрядов, большое число новых надсемейств брахиопод из класса *Articulata*, из иглокожих — цистоидеи, бластоидеи, морские лилии, морские звезды, офиуры и морские ежи. В конце девона и в начале карбона столь же неожиданно появились высокоорганизованные фораминиферы, известковые и кремневые губки, среди коралловых полипов — ряд новых групп табулят и четырехлучевых кораллов, из аммоноидей — подотряд *Prolesantina*, большинство гониатитов, климении, из брахиопод — продуктиды, новые большие группы морских лилий (*Poteriocrinatina*), морские звезды сем. *Asthrasteridae*, офиуры надсемейства *Eurylicae*, целый ряд хорошо дифференцированных когорт и отрядов насекомых, амфибий и, наконец, ряд крупных групп растений — членистостебельных, высших папоротников, семенные папоротники и кордаиты. В конце юры, а преимущественно в мелу, неожиданно появились планктонные пелагические фораминиферы, новые семейства радиолярий, ряд семейств шестилучевых кораллов, современные группы внутреннераковинных головоногих моллюсков (*Sepioidea*, *Octopoda*), новые семейства и подотряды мшанок, современные семейства морских лилий, морских ежей, очень многие современные семейства и некоторые отряды насекомых, новые группы амфибий, рептилий, млекопитающих, птицы, а из растений — покрытосеменные. Вновь появившиеся разнообразные организмы были взаимно адаптированы и, по всей вероятности, образовывали эволюционно уже сложившиеся биоценотические комплексы.

¹ Более подробно этот вопрос освещен в статье автора «Причины исторического развития организмов», Вестн. МГУ, сер. 8, № 2, 1966.

Появлявшиеся «криптогенные» группы были, как правило, хорошо дифференцированы на подчиненные систематические группы. До этого момента они, несомненно, уже прошли длительную эволюцию, оставшуюся нам неизвестной в конкретных формах, что неоднократно отмечали многие исследователи. В свете современных биологических представлений о скорости и условиях дифференциации новых групп организмов в ранге семейств и отрядов невозможно рассматривать относительно краткое время появления «криптогенных» групп за время их филогенетического обособления и становления. При этом очень существенно, что при массовом появлении различных «криптогенных» групп еще не происходили никакие крупные палеогеографические изменения (ни в очертаниях суши, ни в макрорельефе, ни в климате) на большей части известной нам поверхности земного шара.

Особенно следует отметить одну замечательную закономерность — появление «криптогенных» групп совпадало во времени с первыми, еще очень слабыми орогеническими движениями, локализовавшимися преимущественно по периферии впадины Тихого океана, после длительного тектонического покоя на платформах и в геосинклиналях в середине кембрия, в середине девона и в юре.

Сам факт «криптогенности», одновременность появления разных групп «криптогенных» организмов и совпадение этого появления с оживлением тектонических движений, за которыми вскоре следовало мощное горообразование в большинстве геосинклиналей, указывает на то, что для объяснения всех этих малоопятных явлений необходимо хотя бы в самых общих чертах представлять себе закономерность крупных тектонических движений, их проявление во времени и в пространстве.

Прежде всего обратим внимание на общее расположение разновозрастных линейных тектонических структур (горных поднятий и трещин планетарного масштаба) на поверхности Земли. Эти разновозрастные тектонические структуры расположены концентрически вокруг двух противоположных точек, лежащих на экваторе на 150° западной долготы и на 30° восточной долготы. Поскольку линейные тектонические структуры образуются при сжатии и растяжении коры в направлении, перпендикулярном этим структурам, то силы сжатия и растяжения должны были действовать с большим постоянством вдоль больших полуокружностей земного шара, соединяющих указанные точки. Эти точки — Тихоокеанский и Африканский тектонические полюса.

Второе, что необходимо отметить, это сосредоточение тектонической активности земной коры в пределах широкого кольца, постепенно перемещающегося от Тихого океана к Африке, а затем обратно. С конца кембрия до конца силура тектоническая активность смещалась к Африке, в раннем и среднем девоне — к Тихому океану, с конца девона до конца перми и начала триаса — к Африке, в триасе и начале юры — опять к Тихому океану, с конца юры до олигоцена — к Африке и, наконец, в неогене и в современную эпоху — к периферии Тихого океана. При этом необходимо отметить, что вслед за горообразованием в геосинклиналях обычно вскоре происходил подъем как геосинклинальной территории, так и близлежащих платформенных участков. Все это дает основание предполагать наличие волнообразного кольцевого движения вещества верхней мантии Земли между Тихоокеанским и Африканским тектоническими полюсами, происходящего в виде переносной волны, имеющей полный цикл перемещения около 170 млн лет. Во время тектонического покоя на платформах и в геосинклиналях в начале позднего кембрия, в позднем девоне и в юре тектонические движения и вызывавшая их подкоровая волна локализовались, по-видимому, в центральной области современного Тихого океана — вокруг Тихоокеанского

тектонического полюса. Там земная кора поднималась, образовывались довольно крупные с подвижными контурами участки суши и литорали, изолированные глубокими окраинными морями от суши и мелководий Африканского полушария.

Начало такой изоляции в конце среднего кембрия, в среднем девоне и в позднем триасе географически отделяло часть фауны и флоры того времени от оставшихся в Африканском полушарии, а дальнейшее перемещение подкоровой волны увлекало изолированные биокомплексы в направлении Тихоокеанского тектонического пояса, где члены этих биокомплексов интенсивно эволюционировали в условиях быстро меняющейся географической обстановки и непрерывно перестраивавшихся биоценотических взаимоотношений между организмами. Возникавшая при этом временная местная изоляция групп организмов на отдельных островах и участках литорали способствовала их ускоренному филогенезу, а встречные миграции видов и биокомплексов при соединении тех или иных участков суши и мелководья обеспечивали сохранение адаптивной лабильности (т. е. относительно малой специализации) животных и растений. При приближении подкоровой волны к краям геосинклиналей и платформ Африканского полушария в конце кембрия, в конце девона и в конце юры—начале мела вместе с оживлением здесь тектонических движений тихоокеанские биокомплексы, которые лишь условно можно называть «криптогенными», быстро расселялись по территории Африканского полушария.

Таким образом, периодическое волнообразное движение верхней мантии Земли было, по-видимому, основной причиной соответствующих движений земной коры, изменения палеогеографии и закономерного филогенетического изменения большинства групп организмов. При этом происходили не только качественные изменения систематического состава органического мира, но и периодически повторявшиеся перемещения ареалов видов и их групп и исторические миграции целых биоценотических комплексов между Тихоокеанским и Африканским полушариями.

Г. Ф. Пожариская

**ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ПЕРФОКАРТ
ДЛЯ СОСТАВЛЕНИЯ СПРАВОЧНИКА-ОПРЕДЕЛИТЕЛЯ
НА ПРИМЕРЕ ЮРСКИХ БРАХИПОД ГИССАРСКОГО ХРЕБТА**

Расширение и углубление наших знаний по отдельным отраслям науки вызывает увеличение потоков информации и необходимость новых способов ее обработки. Большое число исследователей успешно применяют для этой цели перфокарты с двухрядной краевой перфорацией (Роометс, 1963; Константинов, 1966; Пожариская, 1966; Кейси, 1963).

Нами перфокарты были применены для составления справочника-определителя юрских брахиопод Гиссарского хребта.

Перфокарты — это статистический метод обработки палеонтологического материала, избавляющий исследователя от составления громоздких таблиц и схем, постоянных поисков в многочисленных записях необходимых данных. Перфокартотека не требует определенной расстановки карт, позволяет вести поиск нужной информации по нескольким самым различным признакам одновременно, обеспечивает получение любой информации в течение 1—2 мин.

Справочник-определитель состоит из двух частей: кодовой карты и массива. На кодовой карте (рис. 1 и 2) нанесены все признаки, по которым могут быть отобраны карты из массива. Техника работы с перфокартотекой подробно описана в работах С. Роометс (1963) и Г. Г. Воробьева (1963).

Массив представляет собой совокупность закодированных карт, каждая из которых содержит сведения по отдельному объекту исследования, в нашем случае виду. Кодирование заключается в вырезе (выводе наружу) отдельных отверстий, означаемому, что вид обладает признаком или признаками, обозначенными кодом (рис. 3). На лицевой стороне карты наклеены изображения вида, написаны название и синонимика, а на обратной — сведения, касающиеся сравнения с голотипом и близкими видами.

Составление кода или кодовой карты представляет собой наиболее трудоемкую часть работы. Учитывая, что литература, освещающая этот вопрос, пока еще не многочисленна, представляется необходимым остановиться на некоторых методических приемах.

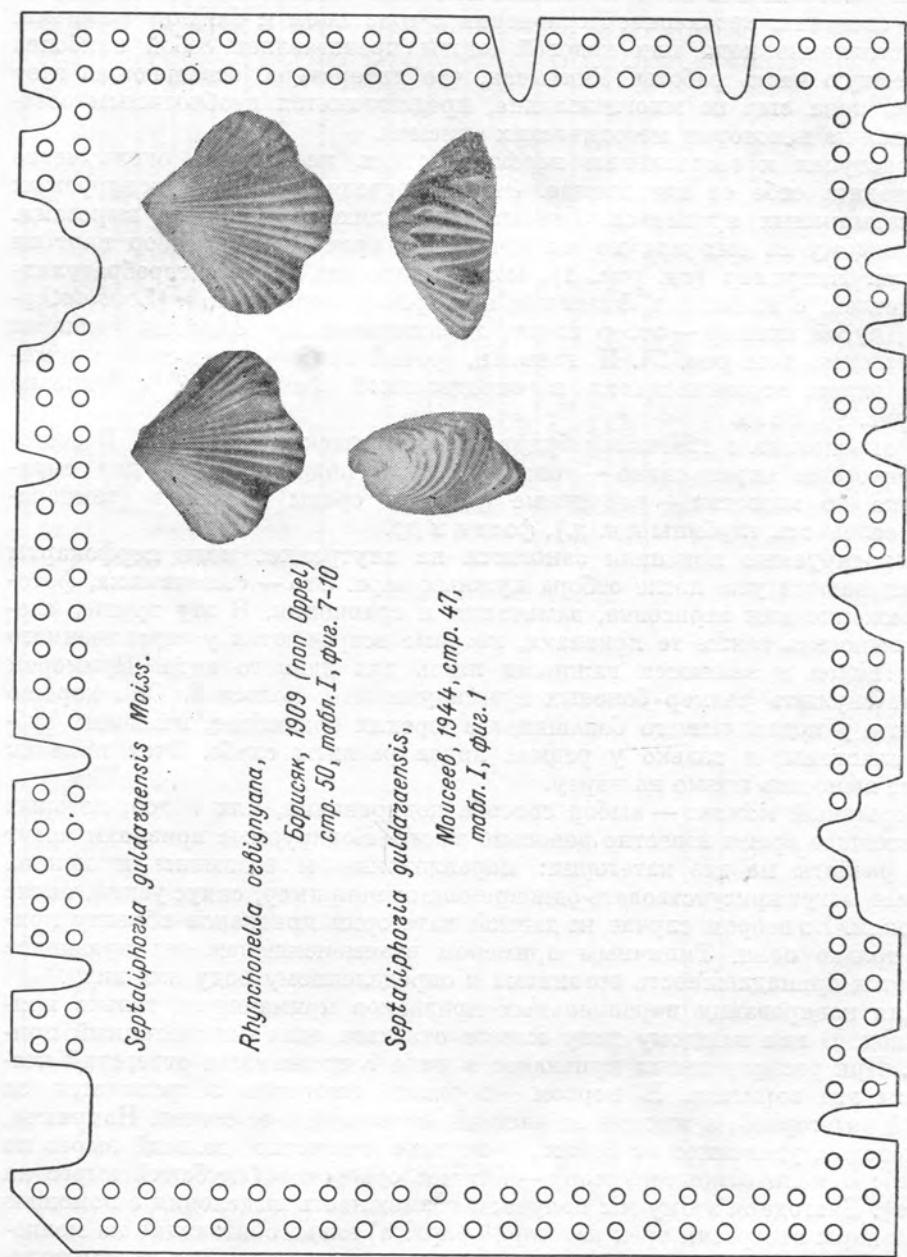
Приступая к составлению перфокартотеки, необходимо очень четко представить себе ее назначение. Этим определяется набор кодируемых и не кодируемых признаков. Первые закрепляются на карте вырезами. По каждому из них или по их сочетанию производится отбор карт из массива. Например (см. рис. 1), можно выделить виды с теребратулидной петлей, с длинными флангами и широкой перемычкой (*Loboidothyris*). Другой пример — отбор видов, характерных для среднего келловоя Мангышлака (см. рис. 2). И, наконец, третий пример — выделение комплекса видов, встречающихся в определенной фацальной обстановке (см. рис. 1), и т. д.

В определителе главными будут систематические признаки. В зоогеографическом справочнике — географические подразделения, для справочника по экологии — различные факторы среды обитания (температура, соленость, глубины и т. д.), фацции и др.

Некодируемые признаки заносятся на внутреннее поле перфокарты и считываются уже после отбора нужных карт. Это — синонимика, фотоизображение или зарисовка, замечания и сравнения. В эту группу следует выносить также те признаки, которые встречаются у ограниченного числа видов и являются важными лишь для данного вида. Примером может служить размер боковых примакушечных полостей. Они хорошо развиты у подавляющего большинства юрских брахиопод, имеющих зубные пластины, и только у редких видов развиты слабо. Этот признак лучше выносить прямо на карту.

Серьезный момент — выбор способа кодирования, или кодов, которых в настоящее время известно довольно много. Кодируемые признаки могут быть разбиты на две категории: параллельные и взаимоисключающие. Первые могут присутствовать одновременно: например, синус узкий, он же глубокий. Во втором случае из данной категории признаков объекту присущ только один. Типичным примером взаимоисключающих признаков является принадлежность организма к определенному роду или виду.

Для кодирования параллельных признаков применяется только прямой код. В нем каждому типу выреза отвечает один определенный признак. При распределении признаков в паре сопряженных отверстий возможны два варианта. В первом — верхнее отверстие закрепляется за общей категорией, а нижнее за частной, входящей в ее состав. Например, мелководье, удаленное от берега, — верхнее отверстие (мелкий вырез на карте); отмели открытого моря — нижнее отверстие (глубокий вырез на карте). Благодаря этому мы получаем возможность выделения с помощью одной пары отверстий трех категорий карт: а) виды, обитающие на мелководье вообще, в том числе и на отмелях открытого моря. Эти карты получим, сепарируя массив, вводя спицы в верхнее отверстие данной пары; б) виды, обитающие на отмелях открытого моря (спица вводится в нижнее отверстие). И, наконец, виды, обитающие на мелководье, но за пределами отмелей. Эти карты будут получены двумя последовательными сепарациями; сначала через нижнее, а затем через верхнее отверстие пары.



Septaliphosia guldaensis Moiss.

Rhynchonella oedignyana,

Борисск, 1909 (non Appel)
стр. 50, табл. I, фиг. 7-10

Septaliphosia guldaensis,

Моисеев, 1944, стр. 47,
табл. I, фиг. 1

Рис. 3. Карга вида.

Второй вариант закрепления признаков за отверстиями применяется в том случае, если соподчиненность признаков установить трудно или невозможно, например септа высокая и низкая (рис. 1). В этом случае за нижним отверстием закрепляется признак, с которым чаще приходится сталкиваться. Это следует делать потому, что карту с глубоким вырезом можно получить за одну сепарацию, а с мелким — за две.

Для кодирования взаимоисключающих признаков существует ряд комбинационных ключей (Роометс, 1963). При кодировании систематики весьма эффективен тройной ключ, позволяющий на пяти парах отверстий закодировать 242 признака и выделять с помощью одних и тех же отверстий необходимые систематические единицы: семейства, подсемейства, роды, виды и т. д. (Пожариская, Пожариский, 1966).

Перейдем к характеристике составленной перфокартотеки по юрским брахиоподам (кодовые карты ее изображены на рис. 1 и 2). Для удобства кодовые карты сделаны на двух перфокартах. На одной даны признаки, закрепленные за горизонтальными рядами перфораций, а на другой — за вертикальными.

На горизонтальных рядах отверстий прямым ключом закодированы следующие группы признаков.

I. Признаки наружного строения раковин.

1) Очертания раковин. 2) Выпуклость створок. 3) Форма язычка. 4) Синус: а) положение синуса (на брюшной или на спинной створке), б) глубина и в) ширина его. 5) Скульптура: а) полностью или частично скульптурирована раковина, б) типы скульптур. 6) Макушка: а) высота, б) ширина, в) степень загнутости, г) положение относительно брюшной створки. 7) Форамен: а) размеры, б) форма, в) положение. С целью устранения элемента субъективизма для некоторых признаков (пункты 1, 2, 6) введены цифровые показатели. Так, под овальным очертанием раковины подразумевается такое очертание, при котором отношение длины раковины к ее ширине (Дл : Ш) колеблется от 1,7 до 2, а под округлым — когда отношение Дл : Ш равно или близко к 1. Каждый из приведенных признаков еще расшифровывается. Например, положение форамена: макушечное, замакушечное, подмакушечное.

II. Признаки внутреннего строения.

1) Зубы. 2) Зубные пластины. 3) Замочный отросток. 4) Замочная платформа. 5) Характер петли и ее форма. 6) Перемычка. 7) Круры. 8) Степень развития круральных отростков. 9) Круральные пластины (их положение в полости створки). 10) Септа: а) длина, б) высота, в) степень развития. 11) Замочный желобок. 12) Пластины замочного желобка (их взаимоотношение с септой).

На вертикальных рядах закодированы признаки: 1) географическое и 2) геологическое распространение имеющих видов, а также вся систематика. Кроме того, одна пара отверстий занята указанием на цвет карты.

В картотеке-определителе помимо так называемых основных карт серого цвета имеются желтые и красные карты. На желтых картах нанесены дополнительные данные по стратиграфическому и географическому распространению отдельных видов. Например, какой-то из видов встречается в Гиссарском хребте в нижнем оксфорде, на Кавказе — в нижнем—верхнем оксфорде, а во Франции — только в верхнем оксфорде. На одной карте показать этого нельзя. Приходится вводить две дополнительные карты для Кавказа и Франции. На них все прорези (признаки) совпадают с основной картой, не совпадают только возраст и географическое распространение. Желтый цвет сразу же показывает значение данной карты. При работе это очень удобно и дает возможность сразу же быстро проследить распространение разных видов. Красные карты вводятся дополнительно к тем видам, по которым есть данные об изменении

их морфологических признаков в зависимости от экологической обстановки. Например, выпуклость раковины в зоне прибрежного мелководья у одного и того же вида будет больше, чем в зоне мелководья, удаленного от берега. Это также отражается вырезами соответствующих отверстий.

Приступая к составлению определителя, мы выпишем вначале все признаки, по которым может быть проведено определение. Например, сента: а) нет, б) слабо развита, в) высокая, г) низкая, д) длинная, е) короткая и т. д. Если их количество превышает число отверстий перфокарты, то следует отобрать те признаки, которые в первую очередь используются при диагностике. Оставшиеся могут быть отнесены к категории неcodируемых.

При составлении определителя нужно вместе с разработкой кода анализировать ценность того или иного признака с точки зрения его диагностического значения. Оптимальным случаем можно назвать тот, при котором признак является общим для 50% видов. Если этот процент выше, то данный признак перестает быть эффективным, так как при сепарации будут выпадать почти все карты массива и разделения по этому признаку не произойдет. Необязательно стараться все признаки поместить в код. Как показал опыт работы с определителем брахиопод, почти никогда не используются все признаки, предусмотренные этим кодом. Уже набор некоторых из них дает возможность определить ту или иную форму. Поэтому следует обращать внимание не на число признаков, а на возможность четкого и однозначного их определения, желательно цифровыми данными (как это указано выше).

После отбора codируемых признаков их нужно разместить на кодовой карте. Взаимосвязанные группы признаков следует помещать по возможности на одной стороне перфокарты. В связи с тем что некоторые признаки наружного строения раковины могут изменяться в зависимости от фаций и состава вмещающих пород, а также от возраста особи, эти последние помещены на одной горизонтальной стороне кодовой карты (рис. 1). Предположим, необходимо выяснить характер распространения видов с узким и широким синусом в зависимости от состава вмещающих пород. Все данные расположены на одной горизонтали, и нет необходимости для каждой сепарации менять положение массива. Это повышает эффективность работы с перфокартами.

Справочник-определитель может найти и находит применение при решении самых разнообразных вопросов. Ниже дается ряд примеров решения задач с его помощью.

1. Родовые и видовые определения. После окончания пришлифовки констатируются признаки, имеющие родовое значение: круры, замочный желобок, сента и т. д. Соответствующие отверстия отыскиваются на кодовой карте, и в них вводятся спицы. После сепарации выпадает ряд карт тех видов, которые обладают совокупностью нужных признаков. Естественно, что они будут принадлежать одному роду. Определение видов среди выпавших карт проводится таким же способом по группе признаков наружного строения.

2. Составление диагнозов родов. С помощью тройного ключа (Пожариская, Пожариский, 1966) выделяем типовые виды интересующих родов. Накладываем их карты друг на друга, а сверху помещаем кодовую карту. Далее по кодовой карте считываем признаки, которые характерны только для данного рода и отражаются вырезами, не совпадающими с вырезами карт других родов.

3. Написание разделов «Общие замечания и сравнение». Карты сравниваемых видов накладываются друг на друга. С помощью кода последовательно считываются признаки, являющиеся общими для обоих видов и отличающие их. При сравнении учитываются

также литературные данные, которые были занесены ранее на обратную сторону перфокарты вида.

4. Выделение признаков, общих для того или иного систематического подразделения. Нужная группа выбирается с помощью тройного ключа. Общие для нее признаки видны по однотипным прорезам на всех картах.

5. Анализ коррелятивного изменения признаков внешнего и внутреннего строения. Например, задавшись целью проверить зависимость очертаний петли от очертаний раковины, мы должны проделать следующие операции: а) разделить массив на семейства; б) выбрать одно из них; в) подразделить его, вводя спицы в соответствующие отверстия, на группы видов, обладающих определенными очертаниями раковин; г) каждую из выделенных групп сепарировать, вводя последовательно спицы в отверстия, характеризующие очертания петли. В результате получаем статистический материал, подтверждающий положение В. П. Макридина (1964), что очертания петли и раковины коррелятивны.

Все указанные выше операции проводятся только с основными (серыми) картами. Карты желтого и красного цвета предварительно выделяются из массива через соответствующую пару отверстий на вертикальной стороне кодовой карты.

6. Анализ стратиграфического и географического распространения видов. Отыскивается нужный вид. При этом одновременно выпадает одна или несколько желтых карт. Дальнейший ход исследований был описан выше при характеристике желтых карт.

7. Анализ распределения брахиопод в зависимости от условий обитания. Это — пример получения данных не только по фациальной приуроченности видов и родов брахиопод, но и статистических показателей. Так, выделив карты видов, обитавших на терригенно-карбонатных и карбонатных грунтах, разделим каждую группу на длинно- и короткопелтельные. При этом получим соотношения: в терригенно-карбонатных породах 17 длиннопелтельных брахиопод и 9 короткопелтельных; а в карбонатных породах обратное соотношение: короткопелтельных — 23 вида, длиннопелтельных — только 12.

8. Установление признаков, общих для отдельных систематических подразделений. С помощью тройного ключа отбирается нужное систематическое подразделение: семейство, род и т. д. Выпавшие карты выравниваются. Однотипные признаки выделяются общими для всех выпавших карт прорезами.

Приведенные примеры далеко не исчерпывают всех возможностей применения перфокарт, но достаточно ясно показывают их эффективность при обработке палеонтологического материала.

Литература

- Воробьев Г. Г. Перфокарты — кладовые памяти. Наука и жизнь, № 3, 1963.
- Кейси Р. (ред.). Применение перфокарт в науке и технике США. Машгиз, 1953.
- Константинов Р. М. Применение перфокарт при металлогенических исследованиях. Рудные месторождения, № 2, 1966.
- Макридин В. П. Брахиоподы юрских отложений Русской платформы и некоторых прилегающих к ней областей. Недра, 1964.
- Роометс С. Перфокарты и их применение. Таллин, бюро техн. информ. СНХ ЭССР, 1963.
- Пожариская Г. Ф. Применение перфокарт для составления библиографической картотеки и справочника-определителя юрских брахиопод. Изв. высш. учебн. завед., сер. геол. и разв., № 7, 1966.
- Пожариская Г. Ф., Пожариский И. Ф. Применение тройного ключа для карт с двухрядной краевой перфорацией. Научно-техническая информация, ВИНТИ, № 2, 1966.

РЕФЕРАТЫ

УДК 56 : 061.22 «45—50»

Пятьдесят лет Всесоюзного палеонтологического общества. Горский И. И. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 3.

Общество было организовано 1 марта 1916 г. В настоящее время оно объединяет более 1000 специалистов и имеет отделения в 14 городах и республиках. С 1955 г. проводятся ежегодные сессии, посвященные различным аспектам двух основных направлений деятельности Общества: разработке вопросов эволюции органического мира и геологического, прежде всего стратиграфического, значения палеонтологии. К своему юбилею Общество получило приветствия от ряда отечественных и зарубежных организаций, а также отдельных лиц. Часть приветствий помещена в сборнике.

УДК 563.12 «71» : 551.7

Некоторые аспекты проблемы эволюции фораминифер и ее значение в биостратиграфии. Раузер-Черноусова Д. М. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 18.

При выявлении стратиграфического значения фораминифер необходимо учитывать изменения их, связанные с моментами экологическими, географическими и эволюционными. Глубокое и всестороннее изучение популяций позволяет установить изменения видов и родов фораминифер во времени, как и изучение конкретных филогенезов. Это является необходимым условием создания обоснованных стратиграфических схем по фораминиферам, особенно для больших территорий. Исследование характера эволюции позволяет выявить этапность этого процесса, используемую при проведении стратиграфических границ.

Библ. 35.

УДК 563.12 «71»

Пути эволюции фораминифер. Субботина Н. Н. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 25.

В онтогенезе и филогенезе многих бентосных и планктонных фораминифер намечается тенденция к уменьшению числа однозначных элементов скелета, в частности камер. Подмеченная закономерность позволяет считать, что развитие многих фораминифер подтверждает правило олигомеризации В. А. Догеля: число однозначных элементов скелета у них уменьшается, подобно уменьшению числа гомологичных органов у многоклеточных.

Рис. 2, библ. 16.

УДК 563.12 : 551.735.1 (574.52/53)

Значение фораминифер для стратиграфии нижнекаменноугольных отложений Чуйской впадины и Южной Бет-Пак-Дала. Марфенкова М. М. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 32.

В непрерывном разрезе нижнего карбона указанных районов по изменению состава органических остатков и особенностей пород выделяются нижний и верхний подъярусы турне, нижний, средний и верхний подъярусы виле и намюрский ярус. Эти подразделения охарактеризованы комплексами фораминифер. Неравномерное распределение последних связано с изменениями палеогеографических условий.

Рис. 1, библ. 7.

УДК 55 : 51 : 563.12 (118.1)(470.4)

О характере изменчивости некоторых видов оперкулин эоцена Южных Ергеней. Попов И. Ф. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 38.

Характеризуется многомерный анализ, один из методов математической статистики, позволяющий устанавливать связи и зависимости или отсутствие их при изменении отдельных признаков организмов. В качестве примера для эоценовых оперкулин Южных Ергеней на основе соответствующей обработки большого количества измерений показано, что наиболее изменчивыми являются максимальный диаметр и высота последнего оборота раковин. Эти признаки и имеют наибольшее таксономическое значение.

Рис. 1, табл. 1, библ. 8.

Некоторые закономерности эволюции склерактивных. Краснов Е. В. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 41.

Всестороннее изучение ругоз и склерактивных свидетельствует о тесном родстве этих двух групп кораллов. Морфологические, структурные и другие особенности, указывавшиеся как отличающие их, в действительности наблюдаются у тех и других. Среди склерактивных устанавливаются три направления развития: археоцеидное — колониальные кораллы с непористыми скелетными элементами, астридное — одиночные кораллы, фунгидное — колониальные кораллы с пористыми септами. Сходные группы имеются и среди ругоз, что указывает на необходимость пересмотра существующей систематики.

Для выделения видов и родов склерактивных необходимо использовать комплексы признаков, различные для разных подотрядов. В онтогенезе склерактивных, помимо возрастной изменчивости, сказываются и изменения экологические, адаптационные, накладывающиеся на изменчивость эволюционную. Выявление последней необходимо для разработки биостратиграфических схем.

Табл. 1, библ. 30.

УДК [563.12 + 563.6 + 564.8] : 551.735.1 «71» (234.853)

Этапы развития раннекаменноугольной фауны северной части Магнитогорского синклиория. Донова Л. М., Качанов Е. И., Проскурина А. К. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 51.

Устанавливается этапность развития фораминифер, кораллов и брахиопод в раннем карбоне данного региона. В развитии фораминифер и кораллов выделяются два этапа: турнейский и визейско-намюрский; в развитии брахиопод — три этапа: турнейский, визейский и намюрский. Самостоятельность намюрского этапа в развитии фораминифер и кораллов не может быть доказана в силу недостаточной его изученности. Выделяются 8 комплексов фораминифер, 7 комплексов кораллов и 6 комплексов брахиопод. Обосновывается проведение границы между турнейским и визейским ярусами по данным изучения фораминифер и кораллов в кровле косьвинского горизонта, по данным брахиопод — в его основании.

Табл. 1, библ. 12.

УДК 564.8(116) : 576.1

Некоторые особенности филогенетического развития семейства Dallinidae Веешег. Смирнова Т. Н. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 63

Рассмотрение эволюции брахиопод семейства даллинид с мезозоя поныне свидетельствует о прогрессивном характере развития ручных поддержек, представленных петлей. Ее размеры увеличиваются в филогенезе, а форма резко меняется в онтогенезе. При этом наиболее четко выражена эволюция путем надставки конечных стадий развития. Изменения строения петли происходят на различных этапах филогенетического развития даллинид. Признаки более высокого таксономического ранга появляются на более ранних стадиях развития семейства.

Рис. 3, табл. 1, библ. 21.

УДК [564.151 + 564.162] : 551.782.2

К вопросу о филогении акчагыльских Cardidae и Maetridae. Чельцов Ю. Г. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 73.

Изучение остатков представителей указанных семейств двустворчатых моллюсков из акчагыла главным образом Туркмении позволило установить филогенетические отношения между отдельными видами их. На составленных автором схемах даны связи между видами и время их существования, что показывает характер эволюции этих семейств в условиях солоноватоводного бассейна и позволяет использовать соответствующие остатки для дробной стратиграфии.

Рис. 5, библ. 6.

УДК 564.121(116.3)

Микроструктура раковин некоторых меловых устриц. Чельцова Н. А. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 82

Изучение в поляризованном свете микроскопического строения левых створок 22 видов устриц позволило выделить для эктостракума призматическую, субкониическую и фурциллиатную структуры. Для эндостракума установлены листоватая,

перистая, субромбическая и вакуолярная структуры. Сочетание различных типов микроструктуры раковин характерно для отдельных родов острейд, что наряду с морфологическими признаками может иметь важное систематическое значение.

Рис. 2, библиография. 55.

УДК 564.52.001.33

К эволюции отряда Pseudorthoceratida (головоногие моллюски). Барсков И. С. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 90.

Указанный отряд наутолоидей характеризуется развитием известковых отложений внутри сифона. Различия типов этих образований, усложняющихся во времени, позволяют выделить 8 семейств, отвечающих отдельным этапам в эволюции отряда.

Рис. 3, библиография. 10.

УДК 563.911 : 591.166.4

Регрессивные и неотенические явления у криноидей Hurocrinidae. Арендт Ю. А. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 97

У ряда представителей гипокринид частично или полностью редуцированы руки, их осевые нервные каналы, радиальные пластинки, иногда стебель и другие структуры. Изучение онтогенеза нескольких видов гипокринид доказывает распространение у них явлений неотении. Взрослые представители ряда родов гипокринид очень сходны с юными стадиями других родов. Радиальные пластинки и руки в онтогенезе гипокринид появляются последними, как у современных коматулид. Оральные пластинки первоначально обычно радиальны, а радиальные более или менее интеррадиальны. Подтвердилось высказанное для современных криноидей положение, что радиальные пластинки по своему происхождению относятся к структурам рук, но не к первичным элементам теки.

Рис. 8, библиография. 20.

УДК 563.951.22.001.33

Морфология и эволюция дизастеридных морских ежей и систематика Spatangoida. Соловьев А. Н. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 108

Мезозойские морские ежи с разорванным вершинным щитком объединяются под именем «дизастеридных». Это сборная группа, объединяющая два семейства (Collyritidae и Disasteridae), отличающихся формой щитка и принадлежащих двум параллельно развивающимся подотрядам отряда Spatangoida.

Рис. 8, таблица. 1, библиография. 10.

УДК 567.953 : 551.761,001.36 [(4-15) + (47) + (68)]

Значение анализа филогенетических отношений капитозавроидных лабиринтодонтов для корреляции континентальных триасовых отложений удаленных регионов. Очев В. Г. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 115.

Синхронизация континентальных отложений удаленных областей часто производилась на основе выявления одинаковых уровней эволюции, что приводит к ошибкам, особенно для дробных подразделений. Лучшие результаты дает детальное выявление филогенеза с учетом влияния физико-географических условий, условий захоронения, зоогеографического районирования, возможностей расселения. Появление в одинаковой последовательности ряда родов капитозавроидов позволило достаточно подробно и точно сопоставить разрезы континентального триаса Западной Европы, европейской части СССР и Южной Африки.

Рис. 1, таблица. 1, библиография. 34.

УДК 569.735.4001.11 + 569.735.4 «71»

О происхождении, истории и некоторых закономерностях эволюции Giraffidae. Година А. Я. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 125.

Анализ эволюции скелета жираф свидетельствует, что они обособились от других жвачных не позднее среднего олигоцена. Уже в позднем олигоцене возникли все три их подсемейства, но появилось ли это семейство раньше в Азии или Африке, пока не установлено. В миоцене жирафиды достигли крупных размеров, специализировались и широко распространились в Европе, Африке и Азии. Расцвет их относится к концу миоцена— началу плиоцена, после чего в связи с ариди-

зацией и похолоданием начинается вымирание данной группы, представленной в настоящее время лишь двумя родами, обитающими в Африке.

Рис. 1, библ. 28.

УДК 576.1«5» : 551.8

Периодичность филогенеза и вероятные причины этого явления. Панфилов Д. В. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 132.

Исследование истории органического мира указывает причины и особенности его эволюции. Сопоставление филогении разных групп организмов (сравнительная филогенетика по автору) позволяет установить ее зависимость от палеогеографических преобразований, вызываемых тектоническими процессами. В обоих случаях наблюдается периодичность, причем в разных группах имеет место почти полная синхронность смены этапов филогенеза: появления, приспособления, расцвета и вымирания.

УДК 651.2 : 681.177 : 56 : 002.55

Опыт применения перфокарт для составления справочника-определителя на примере юрских брахиопод Гиссарского хребта. Пожариская Г. Ф. Сб. Труды XII сессии ВПО, стр. 136.

Для составления перфокарт необходимо выявить и проанализировать признаки, используемые для кодирования. Подготовленный набор перфокарт облегчает и ускоряет работу палеонтолога, позволяя, как видно на примере, приведенном автором, осуществлять родовые и видовые определения, составление диагнозов родов, устанавливать коррелятивные изменения признаков, анализировать стратиграфическое и географическое распространение видов, их распределение в зависимости от условий обитания и т. д.

Рис. 3, библ. 7:

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Горский И. И. Пятьдесят лет Всесоюзного палеонтологического общества	3
Приветствия в связи с пятидесятилетием Всесоюзного палеонтологического общества	11
Резолюция XII сессии Всесоюзного палеонтологического общества	16
Раузер-Черноусова Д. М. Некоторые аспекты проблемы эволюции фораминифер и ее значение в биостратиграфии	18
Субботина Н. Н. Пути эволюции фораминифер	25
Марфенкова М. М. Значение фораминифер для стратиграфии нижнекаменноугольных отложений Чуйской впадины и Южной Бет-Пак-Дала	32
Поповин Е. Ф. О характере изменчивости некоторых видов оперкулин зоэна Южных Ергеней	38
Краснов Е. В. Некоторые закономерности эволюции склерактиний	41
Донакова Л. М., Качанов Е. И., Проскурина А. К. Этапы развития раннекаменноугольной фауны северной части Магнитогорского синклинория	51
Смирнова Т. Н. Некоторые особенности филогенетического развития семейства Dallinidae Veescher	63
Чельцов Ю. Г. К вопросу о филогении акчагыльских Cardidae и Mactridae	73
Чельцова Н. А. Микроструктура раковин некоторых меловых устриц	82
Барсков И. С. К эволюции отряда Pseudorthoceratida (головоногие моллюски)	90
Арендт Ю. А. Регрессивные и неотенические явления у криноидей Hurocrinidae	97
Соловьев А. Н. Морфология и эволюция дизастеридных морских ежей и систематика Spatangoida	108
Очев В. Г. Значение анализа филогенетических отношений капитозавроидных лабиринтодонтов для корреляции континентальных триасовых отложений удаленных регионов	115
Година А. Я. О происхождении, истории и некоторых закономерностях эволюции Giraffidae	125
Панфилов Д. В. Периодичность филогенеза и вероятные причины этого явления	132
Пожариская Г. Ф. Опыт применения перфокарт для составления справочника-определителя на примере юрских брахиопод Гиссарского хребта	136
Рефераты	144

96 коп.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ