

тагамитов Попигаийской астроблемы.— Метеоритика, 1977, вып. 36, с. 131—134.  
 21. Тектиты. М., 1966, 304 с. 22. Финней В. К. и др. Типы лунных материковых пород и их отношение к процессам ударного фракционирования.— В кн.: Космохимия Луны и планет. М., 1975, с. 54—88. 23. Флоренский П. В. Иргзиты-тектиты из метеоритного кратера Жаманшин (Сев. Приаралье).— Астроном. вестн., 1975, т. 9, № 4, с. 237—243. 24. Bouška V. Geochemický vyzukm vltavinua jejich vznik. Autoreferat dokt. disertace. Praha, 1978, 36 с. 25. Chao E. C. T. Geologic implications of the Apollo 14 Fra Mauro breccias and comparison with ejecta from the Ries crater, Germany.— J. Res. U. S. Geol. Surv., 1973, vol. 1, p. 68—75. 26. Dietz R. S. Shatter Cones (Shock Fractures) in Astroblemes Int. Geol. Congr., XXIV sess., ser. 15, 1972, p. 112—118. 27. Engelhardt W. von. Detrital impact formation.— J. Geoph. Res., 1971, vol. 76, N 23, p. 5566—5574. 28. Engelhardt W. von. Meteoriten—kratern.— Naturwissenschaften, 1974, Bd. 61, N 10, S. 234—235. 29. Engelhardt W. von. The Ries crater and its impact formations.— Fortschr. Miner., 1974, vol. 52, beich. 1, p. 32—38. 30. Floran R. J. et al. Manicouagan impact melt, Quebec. 1. Stratigraphy, petrology and chemistry.— J. Geoph. Res., 1978, vol. 83, N 136, p. 2737—2759. 31. Granovsky L. B. et al. A study of biotites from allochene breccia of impact crater Janis—Jarvi.— X Lun. a. Plan Sci. Conf., Abstr. Houston, USA, 1979, pt. 1, p. 458—460. 32. Grieve R. A. F. Petrology and chemistry of impact melt at Mistastin Lane crater, Labrador.— Geol. Soc. Am. Bull., 1975, vol. 86, N 12, p. 1617—1629. 33. Grieve R. A. F. The melt rocks et Brent Crater, Ontario, Canada.— Proc. IX Lun. a. Plan Sci. Conf., 1978, vol. 2, p. 2579—2608. 34. Heiken G. et al. Preliminary stratigraphy of the Apollo 15 drill core Proc. IV Lun. Sci. Conf., 1973, vol. 1, p. 201—235. 35. Huttner R. Bunte Trümmernassen und Suevit.— Geol. Bav., 1969, vol. 61, p. 142—200. 36. Lindsay J. F. Sedimentology of clastic rocks returned from the Moon by Apollo 15.— Geol. Soc. Am. Bull., 1972, vol. 83, N 10, p. 1010—1025. 37. Mashchak M. S. et al. Clastic dikes of the Kara crater (Pai-Khoi).— XI Lun. a. Plan. Sci. Conf., Abstr., Houston, USA, 1980, pt. 2, p. 680—682. 38. Pohle J. et al. The Ries impact crater.— In: Impact and Explosion Cratering, Pergamon Press, 1977, p. 343—404. 39. Ryback L. et al. The radioactivity of the Ivory Const tektites and the formation of the Bosumtwi crater (Ghana).— Geoch. Cosm. Acta, 1969, vol. 33, N 9, p. 1101—1102. 40. Short N. M. Stock litification of unconsolidated rock materials.— Science, 1966, vol. 154, N 3748, p. 383—384. 41. Simonds C. H. et al. Petrogenesis of melt rocks, Maniouagan impact crater, Quebec.— J. Geophys. Res., 1978, vol. 63, N 136, p. 2673—2788. 42. Stöffler D. Coesite and stishovite in shocked crystalline rocks.— J. Geoph. Res., 1971, vol. 76, N 23, p. 2032—2042. 43. Stöffler D. Petrographie and grain size characteristics of suevite and lunar impact breccias.— Meteoritics, 1973, vol. 8, N 4, p. 15—28.

Московский государственный  
университет

Поступила в редакцию  
27.07.81

*БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1982, Т. 57, ВЫП. 6*

УДК 564.52:53

## **ОСНОВНЫЕ ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ НАРУЖНОРАКОВИННЫХ ГОЛОВОНОГИХ**

*В. В. Друщиц, В. Н. Шиманский*

Анализ систематики любой большой группы и истории становления этой систематики представляет интерес с нескольких точек зрения.

Во-первых, историческое рассмотрение этого вопроса выявляет особенности строения организмов, на которые обращали внимание наши предшественники. Иногда оказывается, что те или иные взгляды на систематику группы, основательно забытые в течение десятилетий, вновь фигурируют в новейшей литературе; иногда, наоборот, существует быстро сменяющаяся друг друга серия систематических схем, видимо достаточно поспешных и не основанных на глубоком анализе групп.

Во-вторых, анализ систематики и ее истории достаточно отчетливо позволяет выявить основное звено в эволюции группы и на этом основании сравнить пути исторического развития нескольких близких

групп. В одних случаях окажется, что они шли сходными путями, основным звеном развития было изменение и усложнение (или даже упрощение) гомологических органов и структур, в других же — структур, совершенно несравнимых по своему строению. В первом случае можно использовать эти материалы для решения вопроса о темпах эволюции разных групп, в другом случае это вряд ли возможно.

В-третьих, внимательный анализ систематики дает возможность определить группы, служившие надежными показателями возраста содержащих их отложений, и группы, которые являются «временными построениями» исследователей и могут внести только путаницу в вопросы стратиграфии.

Вопросами систематики головоногих моллюсков (в том числе и ископаемых) занимается несколько поколений исследователей уже около двухсот лет. На ранних этапах этой работы можно не останавливаться, так как они достаточно подробно освещены в ряде публикаций [2, 4—6, 15]. Началом истинно научной систематики вымерших наружнораковинных головоногих следует считать работы А. Хайетта, опубликованные в 80-х годах прошлого века. Правда, взгляды А. Хайетта достаточно прочно вошли только в систематику так называемых наутилоидей, а в систематике аммоноидей они нашли признание только с 50-х годов нашего века. Видимо, это объясняется тем, что систематика «наутилоидей» с тех пор и до настоящего времени основывается на тщательном анализе одной основной особенности — сифона. Менялся уровень анализа, появлялись новые данные о разнообразии в строении этой части организма, но основа систематики не менялась. У аммоноидей пытались использовать сифон, длину жилой камеры, особенности самых ранних стадий развития, перегородочную (лопастную) линию.

Ниже приводятся таблицы, показывающие изменение взглядов исследователей на систематику головоногих моллюсков на уровне подклассов и отрядов, которые позволят нам более подробно остановиться на анализе состояния систематики класса.

После этих предварительных замечаний переходим к анализу таблиц. Как достаточно хорошо видно на первой из них (табл. 1), в настоящее время вряд ли можно говорить о существовании более или менее единого мнения о количестве подклассов головоногих моллюсков. Первоначально (и в течение довольно долгого времени) считалось, что их два, хотя часть авторов, следуя за зоологами, принимали деление на четырехжаберных и двужаберных, а часть — на наружнораковинных и внутреннераковинных. Предполагалось, что это полные синонимы; некоторые авторы и писали оба названия, используя одно из них как синоним. Несколько позже зародилось сомнение в правомерности включения аммоноидей, о которых тогда знали довольно мало, в одну группу с современным наутилусом. Так родился третий подкласс аммоноидей. Известный успех имела попытка К. Тейхерта подразделить всех головоногих с наружной раковиной на подклассы широкосифонных и узкосифонных. Эта попытка интересна в том отношении, что показывает стремление автора разорвать «единую группу наутилоидей», т. е. сделать то, к чему пришли через три десятка лет, правда, несколько на другой основе.

В качестве компромисса между стремлением сохранить привычное деление на два подкласса, принимаемых зоологами, и необходимостью разграничения хорошо обособленных групп ископаемых головоногих в 40-х годах создаются классификации, в которых кроме подклассов используются еще надотряды. Видимо, переломным моментом

## Подклассы и надотряды головоногих моллюсков

Таксоны	Авторы и годы публикаций																					
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Tetrabranchiata	п		п				п				п											
Ectocochlia		п						п		п		п				п		п				н
Eurysiphonata				п																		
Stenosiphonata				п																		
Eucochlia																						н
Lateradulata																	п					
Nautiloidea					п	н	н	к	н	н	н		п			п		н	н	н		п
Nautila																					п	
Nautiloda																				п		
Nautilomorphi													п									
Oncoceratoidea													п								н	
Oncoceratomorphi													п									
Tarphyceratoidea																					н	
Orthoceratoidea																п			н	н	н	
Orthoceroda																			н	п		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Orthoceratomorphi												п									
Actinoceratoidea											н		п		п			н	н	н	
Actinocerata																					п
Endoceratoidea											н		п		п			н	н	н	
Endocerata																					п
Bactritoidea									н	п	н		п		п			н	н	н	
Ammonoidea			п		п.	н	и	к	н	п	н		п		п		н	н		н	
Ammonitea																					п
Dibranchiata	п		п			п				п											
Endocochlia		п					п		п		п										н
Coleoidea					п			к					п	п	п		п				п
Angustiradulata																п					
Decapoda						н															
Teuthoidea																		н			
Belemnitea																					п
Belemnitoidea																					н
Octopoda						н															
Octopodea																		н		н	

Условные обозначения: к — класс; п — подкласс; и — инфракласс; н — надотряд.

Примечания. 1. Следует сказать также, что и в последние годы не все авторы делят класс головоногих на подклассы. Так, M. Gordon [25] подразделил его сразу на отряды Coleoidea, Nautiloidea, Ammonoidea. С таким упрощением систематики, конечно, согласиться нельзя. 2. Для подкласса Belemnitea в более ранней работе Я. И. Старобогатов [7] предлагал название Teuthea.

в истории систематики следует считать 1950 г., когда Р. Флауер и Б. Каммел [24] предложили делить этот единый класс на три самостоятельных: наутилоидей, аммоноидей и колеоидей. Предложение принято не было, да, кажется, и сами авторы к нему не возвращались, но желательность более дробного деления головоногих на группы выше отряда стала очевидной. Публикуются классификации с четырьмя, пятью, шестью и даже семью подклассами (см. табл. 1). Исследователями руководит стремление найти более объективные критерии выделения этих подклассов. Известна схема Г. Мутвея [34], основанная на анализе строения отпечатка мускулов (кстати говоря, у этого автора должно быть больше трех подклассов, так как им рассмотрена только часть наружнораковинных), и схема Я. И. Старобогатова [7, 8], в основу которой положен анализ возможного строения мягкого тела животных, основанный на вдумчивом анализе скелетных остатков.

Казалось бы, неожиданным следует считать «возврат» к делению класса головоногих на два подкласса, предложенный совершенно независимо У. Леманом [30], О. Шиндевольфом [35], А. Цейсом [42] и Ф. А. Журавлевой [2]. Если вторая из предложенных классификаций не содержит ничего оригинального, то три остальные интересны желанием авторов окончательно «разорвать» так называемую группу «наружнораковинных» (как таксономическое понятие), объединив часть из них с колеоидеями. Безусловно, это отражает стремление авторов дать действительно филогенетическую систематику.

Надо сказать, что в разработке классификации головоногих моллюсков все время бессознательно боролись две тенденции: чисто диагностическая и филогенетическая. Основной задачей первой было создание очень четкой систематики с хорошо диагностически различающимися таксонами, задачей второй — выделение основных родственных ветвей цефалопод, пусть даже не имеющих совершенно четкого диагноза. Действительно, дать диагноз для подкласса ортоцерод Ф. А. Журавлевой или колеоидей в понимании А. Цейса практически невозможно. Однако деление головоногих на семь подклассов или на одни надотряды (в том же или даже большем числе) никак не отражает родственных связей этих групп. Думается, что в систематике должны соблюдаться оба принципа, о чем еще будет сказано ниже.

Анализ таблицы позволяет высказать мысль, что то, что в настоящее время выделяется разными авторами в качестве надотрядов головоногих, в действительности в большинстве случаев должно рассматриваться в качестве инфракласов. Одни из названных надотрядов включают очень разнообразные группы, другие достаточно едины, одни из них, безусловно, стоят ближе друг к другу, другие — дальше. Вероятно, только непривычность названия «инфраклас» мешает его использованию, хотя такие попытки в истории систематики группы, как видно из таблицы, были. Обращает на себя внимание также легкость «превращения» надотрядов в подклассы и обратно в работах разных исследователей (почти подобное происходит с отрядами и подотрядами — изменением их ранга). Именно поэтому авторы настоящей статьи в одну таблицу включили подклассы и надотряды, а в другую — отряды и подотряды. Подводя итог сказанному, можно констатировать, что в настоящий момент, по-видимому, большинство авторов склоняются к необходимости выделения трех наиболее крупных таксонов в классе головоногих, а именно *Nautiloidea*, *Ammonoidea*, *Coleoidea*. За ними идут *Actinoceratoidea* и *Endoceratoidea*, на последнем месте стоят *Ortoceratoidea* и *Bactritoidea*. Относительно система-

тического положения и ранга последней группы мнения исключительно разнообразны: 1) семейство отряда ортоцератид (= михелиноцератид) — А. К. Miller, W. Youngquist [33], R. H. Flower [21], M. Gordon [25]; 2) отряд подкласса наружнораковинных — В. Н. Шиманский [14]; 3) отряд надотряда Eusochlia подкласса колеоидей — К. А. Zeiss [42]; 4) надотряд подкласса наружнораковинных — В. Н. Шиманский [12], В. Н. Шиманский, Ф. А. Журавлева [15]. Основы палеонтологии [5]; 5) надотряд подкласса Ammonitea — Я. И. Скоробогатов [8]; 6) надотряд подкласса Orthoceroda — Ф. А. Журавлева [2]; 7) подкласс — Treatise... [40], C. Teichert [38], Z. Špinar [36], R. H. Mapes [31], В. В. Друщиц [1]; 8) надотряд, деление на подклассы пока не очень ясно — В. Н. Шиманский [10]; 9) отряд подкласса Stenosiphonata — В. Н. Шиманский [13]; 10) семейство аммоноидей — М. В. Круглов, А. Ф. Лесникова [3] или надсемейство аммоноидей — А. К. Miller, по [15]; 11) подотряд аммоноидей — А. К. Miller, W. M. Furnish [32].

Известны точки зрения и о принадлежности части бактритоидей к «наутилоидным» цефалоподам, части к аммоноидеям.

Вероятно, споры о ранге и систематической принадлежности этой группы вспыхнут с новой силой в связи с описанием в последнее время из карбона Северной Америки нового отряда Annulobactritida [31], весьма значительно отличающегося от типичных бактритоидей по строению раковины.

Ниже на проблеме бактритоидей нам еще придется остановиться, сейчас же мы лишь ограничимся констатацией факта отсутствия единого мнения на ранг и систематическую принадлежность бактритоидей.

Хотелось бы отметить еще одну особенность предложенных систематик на уровне подкласса, показывающую важность такого рода сравнительного анализа. В большинстве случаев деление на подклассы достаточно четко отражало асимметрию системы головоногих моллюсков, объективно существующую в природе: одни подклассы (или подкласс, при делении класса всего на два подкласса) получались большими и очень сложными по систематическому составу, а другие (или второй) — небольшими и монолитными. Парадоксально, что в процессе изменения взглядов на систематику подклассы как бы менялись местами (в смысле сложности и «разветвленности»; сравни эктокохлиа и эндокохлиа с наутилода и ортоцерода), но принцип асимметрии сохранялся. Еще ни у кого не получались примерно равновеликие группы. Это вне всякого сомнения говорит о том, что во всех случаях за основные диагностические признаки брались очень важные особенности организмов, отражающие действительную обособленность больших групп в процессе исторического развития класса.

Кратко остановимся на анализе таблиц таксонов (табл. 2, 3) отрядного — подотрядного ранга. Прежде всего можно подметить одну общую закономерность, а именно, как правило, неуклонное повышение ранга подразделений. Особенно хорошо это видно на табл. 2, содержащей сведения об отрядах и подотрядах так называемой «наутилоидной» группы (в первоначальном ее понимании). Подавляющее большинство отрядов этой группы было во времена А. Хайетта семействами. Имеется, правда, некоторое число таксонов, установленных на совершенно новых, уникальных материалах, но их немного (Intejoceratida, Dissidoceratida). Некоторые отряды, также основанные на совершенно новых материалах, еще широко не обсуждались в печати, и не исключено, что не все исследователи согласятся с их рангом (Pro-





tactinoceratida, Yanheoceratida). Можно указать также группы, выделенные на уже ранее известных за счет углубленного анализа данных о внутреннем строении раковины, данных, ранее неизвестных или не принимавшихся во внимание (Pseudorthoceratida). Сказанное в равной степени относится и к бактриитоидеям и к аммоноидеям.

Таблица 3

Отряды и подотряды аммоноидей, принятые в литературе 50—70-х годов

Таксоны	Kummel, 1952, no [6]	Basse, 1952 [16]	Miller, Furnish, 1954 [32]	Treati se, 1957 [39]	Жуженцев, 1957 [6]	Руженцев, 1960 [6]	Осн. пал. 1964 [5]	Treati se, 1964 [40]	Schindewolf, 1968 [35]	Друшчич, 1974 [1]
<b>Agoniatitida</b> Ruzhencev, 1957					+	+	+			+
Anarcestida Miller et Furnish, 1954			×	×	×	×	×	+	×	
Gephuroceratina Ruzhencev, 1957					×	×	×			
Auguritina Bogoslovsky, 1961							×			
Timanoceratina Bogoslovsky, 1957						×	×			
Prolecanitida Miller et Furnish, 1954			×	×	×	×	×	+	×	
Bactritida Miller et Furnish, 1954			×						+	
Goniatitida Hyatt, 1884	×	×	×	×	+	+	+	+	+	+
Tornoceratina Wedekind, 1918					×	×	×			
Praeglyphioceratina Ruzhencev, 1957					×	×	×			
Clymeniida Hyatt, 1884	×	+	×	×	+	+	+	+	+	+
Goniclymeniina Schindewolf, 1923					×	×				
Platyclymeniina Schindewolf, 1923										
Ceratitida Hyatt, 1884										
Paracelitina Shevryev, 1968										
Lytoceratida Hyatt, 1889	×	×		×	×		×	+	+	+
Otoceratina Shevryev et Ermakova, 1979										
Tetragonoceratina Schindewolf, 1968									×	
Ancyloceratina Wiedmann, 1960									×	
Phylloceratida Arkell, 1950	×	×							×	
Pinacoceratina Schindewolf, 1968				×	×		×	+	+	+
Arcestina Schindewolf, 1968									×	
Lobitina Schindewolf, 1968									×	
Ammonitida Hyatt, 1889	+	+	+	+	+	+	+	+	×	+
Hoplitina Wiedmann, 1962									×	

Условные обозначения: + — отряды, × — подотряды.

Примечания. 1. Таксон, хотя бы раз указанный в качестве отряда, в таблице написан с отрядным окончанием -tida. 2. Miller, Furnish, 1954 [32] и Руженцев, 1957, по [6], в данных работах рассматривали только палеозойских аммоноидей. 3. В томе Treatise..., посвященном аммоноидеям, группы, принятые позже в качестве отрядов, указаны подотрядами [39]. 4. В таблице не приведены работы, в которых впервые описаны Auguritina, Goniclymeniina, Platyclymeniina, Paracelitina, Otoceratina, Hoplitina.

В настоящее время можно говорить об относительной устойчивости систематики на отрядном уровне. Кажется, большинство исследователей согласны с отрядным рангом: Ellesmeroceratida, Orthoceratida, Ascoceratida, Actinoceratida, Endoceratida, Intejoceratida, Discosorida, Oncoceratida, Tarphyceratida, Nautilida, Goniatitida, Ceratitida, Lytoceeratida, Phylloceratida, Ammonitida, что составляет примерно половину всех названий, предложенных в качестве отрядных для наружнораковинных головоногих, названий, в основе которых лежит наименование конкретного рода. Можно указать группы, ранг которых одними исследователями поднимается до отряда, другими рассматривается в качестве подотряда, а третьими — только в качестве надсемейства.

Таковыми являются *Bassleroceratida*, *Centroceratida*, *Rutoceratida*, *Solenochilida*, *Liroceratida*. Нет единого мнения об *Agoniatida*, *Anarcestina*, *Prolecanitina*, *Bactritida*. Можно указать группы, которые только раз или два фигурировали в качестве таксонов отрядного или подотрядного ранга и которые, видимо, больше никогда не будут фигурировать в таком ранге.

Приходится признать, что среди «неаммоноидных» наружнораковинных головоногих объективно существовало значительно больше морфологических достаточно обособленных групп отрядного ранга (принимая во внимание только группы, отрядный ранг которых не вызывает сомнения). Вероятно, это приходится объяснять значительно большим временем существования «неаммоноидных» наружнораковинных. Дело в том, что ряд отрядов возник и вымер в кембрии — силуре. т. е. до появления аммоноидей (*Endoceratida*, *Dissidoceratida*, *Intejoceratida*, *Ellesmeroceratida*, *Ascoceratida*). Если мы не будем принимать их во внимание, то окажется, что число аммоноидных и «неаммоноидных» отрядов почти равно.

Известны отряды со сравнительно небольшим сроком существования, охватывающим только часть периода (*Intejoceratida*, *Clymeniida*), отряды, жившие в течение одного-двух периодов (*Endoceratida*, *Ellesmeroceratida*, *Ascoceratida*, *Ceratitida*, *Lytoceratida*, *Phylloceratida*, *Ammonitida*), трех-четырех периодов (*Discosorida*, *Oncoceratida*, *Tarphyceratida*, *Actinoceratida*, *Goniatitida*, *Agoniatitida*). Исключительными долгожителями являются три отряда: *Bactritida*, *Orthoceratida*, *Nautilida*, два первые существовали примерно в течение шести периодов, третий — восьми. Интересно, что абсолютная длительность существования этих групп также более или менее соразмерна. Интейоцератида и клименииды жили, вероятно, не более 20 млн. лет, третья группа была известна в течение 130—180 млн. лет, четвертая — около 300 млн. лет. Резкое расхождение наблюдается во второй группе, в которой четыре первых отряда существовали по 50—70 млн. лет, а три последних («собственно аммониты») — по 120 млн. лет. Как видно из приведенных списков, в любой группе имеются представители разных таксонов «подклассного» ранга.

Большинство отрядов, существовавших небольшой отрезок времени, являются или предковыми для других групп того же ранга, или очень специализированными, но можно указать бакритиоидей, которые были предками аммоноидей и внутрираковинных, никогда не достигали пышного расцвета и прожили рекордно долгий срок.

Думается, что такого рода сравнение разных отрядов имеет и определенный систематический интерес, так как говорит о принципиальной сравнимости таксонов отрядного ранга разных подклассов и о достаточной объективности перечисленных групп как реальных ветвей класса цефалопод, достаточно четко обособленных от других ветвей. Отпадает опасение в том, что основанные на разных особенностях группы (лопастная линия у аммоноидей, строение сифона в большинстве других групп, сумма разных особенностей в третьих) делают их сопоставимыми.

Закончив этим анализ таблиц, мы можем приступить к краткому рассмотрению проблем, стоящих перед специалистами по головоногим моллюскам.

В первую очередь возникает вопрос о числе подклассов, которые достаточно ясно можно выделять в классе. Совершенно очевидно, что деление на четырехжаберных и двужаберных, принимаемое большинством зоологов, палеонтологов, ни в какой мере не может удовлетво-

речь, так как реально доказать строение жабер у ископаемых форм невозможно. Кроме того, как показывает очень изящная классификация, предложенная Я. И. Старобогатовым, необходимо принимать во внимание и строение «сифонного аппарата», который может быть или действительно сифоном, или частью внутрираковинного мешка. Деление на наружнораковинных и внутрираковинных (или колеоидей) палеонтологом более подходит, но, как показывают работы Ф. А. Журавлевой [2] и А. Цейса [42], оно не отражает родственных связей и преемственности групп. Интересно, что при кажущихся сильных различиях двух последних систематик в них очень много общего. Как Ф. А. Журавлева, так и А. Цейс сближают ортоцератоидей, эндоцератоидей, актиноцератоидей, бактритоидей и аммоноидей с колеоидеями, а наутилоидей выделяют в другой подкласс. Примерно одинаково и распределение отрядов. Существенным различием этих схем является то, что Ф. А. Журавлева относит отряд дискосорид к наутилоидеям, а А. Цейс — к ортоцератидам, т. е. в подкласс колеоидей (который соответствует подклассу ортоцерод первой схемы). У Ф. А. Журавлевой присутствует среди наутилоидей отряд плектроноцератид, а у А. Цейса его нет. По-видимому, эти две классификации и должны быть исходными при любых попытках создания более или менее объективной систематики головоногих на уровне подклассов.

Пишущим эти строки кажется вполне целесообразным в качестве совершенно надежных подклассов рассматривать три группы: наутилоидей, аммоноидей и колеоидей, так как они действительно представляют достаточно филогенетически обособленные ветви головоногих, к тому же достаточно обособленные и по своим основным особенностям, что позволяет дать их ясные диагнозы. Сложнее обстоит дело с надотрядами ортоцератоидей, эндоцератоидей, актиноцератоидей и бактритоидей. Вряд ли целесообразно соединять их с одним из названных выше подклассов. Три первые, безусловно, хорошо обособлены от них как филогенетически, так и морфологически. Думается, что на современном уровне знаний можно выделить их в особый подкласс (в значительной степени соответствующий надотряду *Euscochlia* в систематике, предложенной А. Цейсом).

Возникает вопрос о наименовании подклассов. Таковыми могут быть *Nautiloda*, *Orthoceroda*, *Ammonitoda*, *Belemnitoda* или *Nautilea*, *Orthoceratea*, *Ammonitea*, *Belemnitea*. Определенного решения относительно окончания названий подкласса пока не имеется, мы указываем два уже принятых Ф. А. Журавлевой и Я. И. Старобогатовым. Для последнего подкласса мы предпочитаем название *Belemnitoda* или *Belemnitea*, а не *Coleoidea*, так как последнее не связано ни с одной конкретной группой. Придавать окончание *-oidea* подклассам вряд ли желательно, так как это поведет к необходимости менять окончания названий всех надотрядов, уже достаточно хорошо вошедших в литературу.

Достаточно сложен вопрос о систематической принадлежности бактритоидей. Выше уже было сказано, что единого мнения по этому вопросу нет. Многие исследователи считают бактритоидей таксоном, принадлежащим к аммоноидеям. Действительно, аммоноидеи, происшедшие от бактритоидей, связаны с ними практически непрерывным рядом форм. Проведение границы между таксонами становится чисто условным. С другой стороны, включение в аммоноидей самого рода *Bacrites*, отличающегося от ортоцератид только краевым положением сифона, всегда смущало исследователей. В наше время материалов, вызывающих такие сомнения, известно больше. Из позднего палеозоя

разных частей света стали хорошо известны бактритоидеи с ширококонической раковиной, очень сильно напоминающие по облику фрагмоконы белемноидей и очень мало каких бы то ни было аммоноидей [31]. Из верхнего палеозоя Сибири описан бактритоид [9], перегородочная линия которого кроме некальевой имеет отчетливую вентральную лопасть и хорошо выраженное латеральное седло. Такого у аммоноидей как будто неизвестно. Наконец недавно, как сказано выше, из карбона Северной Америки был описан новый отряд бактритоидей — *Annulobacritida* [31]. Характернейшей особенностью этой группы является отсутствие обособленного протоконха, что наблюдается у некоторых ортоцератоидей и других «наутилоподобных» форм, но неизвестно у настоящих аммоноидей.

Включение бактритоидей в состав аммоноидей должно повлечь сильное изменение диагноза последних и превращение этого таксона в достаточно расплывчатое понятие. Вероятно, следует уточнить рубеж между теми и другими и относить к аммоноидеям только формы, уже имеющие раковину в полный оборот (а не согнутую). Именно полное свертывание раковины открыло перед аммоноидеями почти неограниченные возможности роста и исключительно повысило значение усложненной перегородочной линии. Перекрывающие друг друга обороты, очень сложно пересекающиеся (в проекции) перегородочные линии этих оборотов делали раковину исключительно прочной по сравнению с прямой раковиной предков.

Существует точка зрения, что бактритоидеи являются сборной группой. В 30-е годы Ф. Спет, по [15], высказал мысль, что род *Bacrites* следует относить к наутилоидеям, а *Lobobacrites* — к аммоноидеям. В конце 50-х годов Р. Флауер и М. Гордон [23] предположили, что группу парабактритов следует отделить от остальных бактритоидей и отнести к белемноидеям. Действительно, как выше уже было сказано, парабактриты удивительно напоминают фрагмоконы белемноидей, и фрагмент ядра парабактритид не всегда можно отличить от ядра фрагмокона, что предельно затрудняет изучение триасовых белемноидей, где теоретически можно обнаружить и парабактритид.

Обычно считается, что одной из характернейших особенностей белемноидей является хорошо развитый ростр. В действительности среди мезозойских белемнитей имеются формы с очень слабо развитым ростром, представленным только небольшим числом слоев на поверхности фрагмокона (диплобелиды, фрагмотеутиды). У некоторых бактритоидей также имеются дополнительные слои на раковине, что, конечно, позволяет сближать их с «безростровыми» белемнеями. Однако, как было показано В. Н. Шиманским [11], у парабактритов есть жилая камера, которой нет у настоящих белемней. Правда, в литературе имеются указания на наличие жилой камеры у представителей отряда *Aulacosceratida* [28], но этот вопрос требует доизучения на более обширном материале, так как наличие нормальной жилой камеры при хорошо развитом ростре, характерном для аулакоцератид, вызывает удивление. Если жилая камера у этой группы развита совершенно нормально, то не исключено, что аулакоцератид следует исключить из белемней и соединить в один таксон высокого ранга (подкласс) с бактритоидеями. Для ряда авторов положение бактритоидей не было окончательно ясно. Так, А. Хайетт еще в конце прошлого века включил бактритов в промежуточную группу [27], А. К. Миллер и В. М. Ферниш включили бактритоидей в качестве подотряда в аммоноидей, но не исключали их принадлежности и к наутилоидеям [32]. Н. К. Эрбен в одной из своих работ, опубликованных после выхода

Treatise... (где бактритоидеи указаны в качестве самостоятельного подкласса), указывает на промежуточный характер группы между ортоцератидами и аммонитами [20]. Действительно, у бактритоидей много общего с «низшими головоногими», объединяемыми нами в подкласс *Orthoceratea*. В этом подклассе имеются формы с хорошо выраженными протоконхом и без него, с краевым сифоном и с центральным, с прямой раковиной и с согнутой. Строго говоря, у бактритоидей нет особенностей, которые не позволяли бы включить их в этот подкласс. Вероятно, и следует впредь до получения новых материалов рассматривать бактритоидей в качестве надотряда в подклассе *Orthoceratea*.

Существует еще ряд вопросов, которые, как правило, касаются не системы головоногих в целом, а ранга и положения ряда единиц подотрядного и надсемейственного ранга. В небольшой статье их все, естественно, рассмотреть невозможно. Мы сознательно ограничились только проблемой наиболее высоких таксонов головоногих.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Друщиц В. В. Палеонтология беспозвоночных. М., 1974, 528 с. 2. Журавлева Ф. А. Девонские наutilusоидеи. Отряд *Discosorida*.—Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1972, т. 134, 320 с. 3. Круглов М. В., Лесникова А. Ф. *Cephalopoda, Nautiloidea*.—В кн.: Циттель К. Основы палеонтологии. Л.—М.—Грозный—Новосибирск, 1934, с. 711—772. 4. Несис К. Н. Принципы систематики современных головоногих моллюсков.—Бюл. МОИП. Отд. геол., 1982, т. 57, вып. 4, с. 99—112. 5. Основы палеонтологии. Моллюски—Головоногие. 1. Отв. ред. В. Е. Руженцев. М., 1962, 438 с. 6. Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммонидей.—Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1960, т. 83, 331 с. 7. Старобогатов Я. И. Ксеноконхии и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков.—Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 3—18. 8. Старобогатов Я. И. Основные особенности филогении головоногих моллюсков и вопросы их системы.—В кн.: Совещание по проблеме «Основные проблемы систематики животных». Тез. докл. М., 1976, с. 17—23. 9. Шиманский В. Н. Каменноугольные *Orthoceratida*, *Oncoceratida*, *Actinoceratida* и *Vacritida*.—Тр. Палеонтол. ин-та, 1968, т. 117, 151 с. 10. Шиманский В. Н. Некоторые проблемы систематики вымерших беспозвоночных.—Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1971, т. 130, с. 309—331. 11. Шиманский В. Н. Новые миссисиппийские белемниты Флауер, Гордон, Moore Mississippiian Belemnites. Flower Rousean H. and Gordon Mackenzie Jr.—*J. Paleont.*, 1959, vol. 33, N 5, p. 809—842, pl. 112—116. Рецензия.—Палеонтол. журн. 1960, № 2, с. 158—162. 12. Шиманский В. Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований. М., 1956, 95 с. 13. Шиманский В. Н. Прямые и согнутые головоногие нижней перми Южного и Среднего Урала. М., 1951, с. 1—29. 14. Шиманский В. Н. Прямые наutilusоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Юж. Урала.—Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1954, т. 44, 156 с. 15. Шиманский В. Н., Журавлева Ф. А. Основные вопросы систематики наutilusоидей и родственных им групп.—Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1961, т. 90, 176 с. 16. Basse E. Classe des Cephalopoda.—In: Piveteau J. Traite de paleontologie, t. 2. Paris, 1952, p. 463—555. 17. Chen Jun-yuan, Tsu Si-ping, Chen Ting-en, Qi Dux-luan. Late Cambrian Cephalopods of North China. *Electronocerida*, *Protactinocerida* (ord. nov) and *Janhacerida* (ord. nov).—*Acta paleontol. Sin.*, 1979, vol. 18, N 1, p. 1—20. 18. Donovan D. T. Cephalopod phylogeny and classification.—*Biol. Rev.*, 1964, vol. 39, N 3, p. 259, 287 19. Dzik J. Origin of the Cephalopoda.—*Acta Palaeontologica Polonica*, 1981, vol. 26, N 2, p. 161—191. 20. Erben H. K. Ober den Ursprung der Ammonoidea.—*Biol. Reviews*, 1966, vol. 41, p. 646—658. 21. Flower R. Notes on the *Michelinoceratida*.—*N. Mexico Inst. Min. and Techn. State Bur. Mines and Mineral Resources*, 1962, Mem. 10, p. 21—58, pl. 1—6. 22. Flower R. H. The nautilusoid order *Ellesmeroceratida* (Cephalopoda).—*N. Mexico Inst. Min. and Techn., State Bur. Mines and Mineral Resources*, 1964, Mem. 12, 234 p., 32 pl. 23. Flower R. H., Gordon M. More Mississippiian belemnites.—*J. Pal.*, 1959, vol. 33, p. 809—842. 24. Flower R. H., Kummel B. A classification of the Nautiloidea.—*J. Paleontol.*, 1950, vol. 24, N 5, p. 604—616. 25. Gordon M. Jr. Carboniferous Cephalopods of Arkansas.—*Geol. Survey Prof. Paper*, 1964, vol. 460, 322 p. 26. Hyatt A. Cephalopoda.—In: Zittel—Eastmen Textbook of Paleontology, 1900, vol. 1, p. 502—604. 27. Hyatt A. Genera of fossil cephalopods.—*Proc. Boston Soc. Nat. Hist.*, 1884, vol. 22 (1882—1883), p. 259—338. 28. Jeletzky J. A. Comparative morphology, phylogeny and classification of fos-

sil Coleoidea—Contribs.—Univ. Kansas Palaeontol. Mollusca, 1966, Art. 7, p. 1—162, pl. 1—25. 29. Kuhn O. Lehrbuch der Palaeozoologie. Stuttgart, 1949, 326 s. 30. Lehmann U. Ammoniten mit Kieferapparat und Radala aus Lias—Geschrieben—Palaeontol. Z., 1967, Bd 41, N 1, 2, S. 38—45, taf. 4. 31. Maps R. H. Carboniferous and permian Bactritoidea (Cephalopoda) in North America. The University Kansas Paleontol. contr., Art. 64, 1969, 75 p. 32. Miller A. K., Furnish W. M. The classification of the Paleozoic ammonoids.—J. Paleont., 1954, vol. 28, N 5, p. 685—692. 33. Miller A. K., Youngquist W. American permian nautiloids.—Geol. Soc. America, 1949, Mem. 41, 218 p., 59 pl. 34. Mutvei H. Remarks on the anatomy of recent and fossil Cephalopoda. With description of the minute shell structure of belemnoids.—Stockholm Contribs. Geol., 1964, vol. 11, N 4, p. 79—102. 35. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten—Akademie Wissenschaften und der Literatur.—Abh. der mat. naturwiss. klasse Jahrgang, 1968, N 3, S. 735—901. 36. Spinar Z. Základy paleontologie bezobratlých. Praha, 1960, 836 p. 37. Sweet W. C. The middle ordovician of the Oslo region, Norway.—Saertzykk av Norsk geol. Tridsskrift, 1958, Bd 38, h. 1, 178 p., 21 pl. 38. Teichert C. Major Features of Cephalopod Evolution. Univ. Kansas Dept. Geol. Spec. Publ. 2, 1967, p. 162—210. 39. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. L, Mollusca 4. Geol. Soc. America and University of Kansas Press, 1957, 490 p. 40. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. K, Mollusca 3. Geol. Soc. America and University of Kansas Press, 1964, 519 p. 41. Zittel K. A. Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie). München und Leipzig, 1895, 971 p. 42. Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischen Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung.—Palaeontol., Z., 1969, Bd 43, N 1/2, S. 13—27.

Московский государственный  
университет  
Палеонтологический институт  
АН СССР,  
г. Москва

Поступила в редакцию  
10.11.81

*БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1982, Т. 57, ВЫП. 6*

УДК 564.53

## МОРФОГЕНЕЗ SCAPHITES И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ SCAPHITACEAE

*И. А. Михайлова, Г. П. Терехова*

Меловые аммоноидеи разделяются на три отряда: Phylloceratida, Lytoceratida и Ammonitida. Первый отряд ограничен небольшим числом мономорфных форм, тогда как два других представлены и гетероморфными и мономорфными раковинами [2]. Среди гетероморфных аммонитов выделяется специфический скафиконовый тип, имеющий раковину из нескольких оборотов плоской спирали и конечного крючка. Такая форма раковины была присуща аммонитам, которые во взрослом состоянии, видимо, вели пассивно-плавающий образ жизни. В эволюции аммоноидей крючковидная конечная жилия камера возникла независимо в нескольких филогенетических ветвях, на чем детально остановился Й. Видманн [9].

Названный автор подробно изложил историю взглядов на объем, систематическое положение и происхождение собственно скафитов. Скульптура скафитов, относительная простота лопастной линии морфологически сближают это надсемейство с отрядом Ammonitida, что нашло отражение в «Основах палеонтологии» [3], где Scaphitaceae отнесены к подотряду Ammonitina. В американских «Treatise on Invertebrate Paleontology» [8] Scaphitaceae наряду с гетероморфными Ancylocerataceae и Turrititaceae рассматриваются в составе подотряда Lytoceratina. Большинство исследователей, занимающихся изучением скафитов, придерживаются одной из этих точек зрения.