А. В. Фурсенко

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ТРУДЫ ИНСТИТУТА ГЕОЛОГИИ И ГЕОФИЗИКИ

Выпуск 391

А. В. ФУРСЕНКО

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР

Ответственные редакторы:
доктор геол.-мин. наук *В. И. Гудина*
канд. геол.-мин. наук *А. А. Григялис*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск · 1978

УДК 536.12

Книга является первой в отечественной литературе крупной сводкой по общим и методическим вопросам изучения фораминифер. В ней в свете новейших данных рассматриваются вопросы морфологии живого — протоплазматического тела фораминифер с его ядерным аппаратом, а также их жизненный цикл. Пересмотру подвергается вопрос о морфологических критериях систематики фораминифер, рассматриваются другие критерии систематики. Должное внимание уделяется этапности развития фораминифер, устанавливается связь этапов с тектоническими движениями. Дается критический разбор систем фораминифер.

С методологической и методической точек зрения разбираются вопросы практического использования фораминифер, в первую очередь — при решении вопросов стратиграфии. Затрагивается вопрос об использовании фораминифер при решении задач формационного и фациального анализа, а также палеогеографии.

Издание рассчитано на специалистов по фораминиферам ископаемым и современным, палеонтологов, зоологов и гидробиологов. Оно может представить интерес для геологов, использующих данные изучения фораминифер при решении задач стратиграфии, формационного и фациального анализа, а также палеогеографии. Книга будет полезна в качестве пособия для студентов старших курсов и аспирантов соответствующих специальностей.

Ф $\frac{20801-740}{055(02)-78}$ 374—78

© Издательство «Наука», 1978.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 4

Глава I. *О некоторых особенностях простейших и многоклеточных животных* 7

Глава II. *Подкласс* Foraminifera 11

Общая характеристика . . . . . —

Строение и жизненные функции протоплазматического тела современных фораминифер 13

Жизненный цикл фораминифер 36

Строение раковины фораминифер 49

Терминологический справочник к главе «Строение раковины фораминифер» 92

Глава III. *История разработки классификации фораминифер* . . . 99

Система А. д'Орбиньи, 1839 . . . . . —

Система А. Э. Рейсса, 1861 (1862) 102

Система Г. Б. Брэди, 1884 103

Система М. Неймайра, 1889 108

Система Л. Румблера, 1895 114

Система Дж. А. Кушмана, 1927 115

Система Д. Геллоуэя, 1933 119

Система Ф. Чепмэна и В. Парра, 1936 120

Система М. Ф. Глесснера, 1945 122

Система Ж. Сигаля, 1952 134

Система В. Покорного, 1958 135

Система, принятая в «Основах палеонтологии» (1959) 137

Система, принятая в «Treatise on Invertebrate Paleontology» (Loeblich, Таррап, 1964) 141

Глава IV. *Критерии систематики* 144

Морфологический критерий 145

Онто-филогенетический критерий 151

Геохронологический критерий 152

Географический и экологический критерии 153

Глава V. *Филогенетическое развитие фораминифер* 155

Глава VI. *Историческое развитие фаун фораминифер* 164

Глава VII. *Практическое использование фораминифер* 178

Глава VIII. *Приемы изучения фораминифер* 182

Глава IX. *Научные основы названий фораминифер* 195

Литература 200

ПРЕДИСЛОВИЕ

Основоположник отечественной микропалеонтологии и крупнейший исследователь в этой области Александр Васильевич Фурсенко многие годы трудился над созданием фундаментального руководства по изучению фораминифер. Основные главы были им написаны к 1970 г., но в целом книга осталась не вполне завершенной. Автором был составлен подробный проспект, из которого видно, какой труд был им задуман. Ниже этот текст приводится полностью. «Фораминиферы — животные из типа простейших, обладающие раковиной подчас довольно сложного строения. Фораминиферы широко распространены в современных морях, а в ископаемом состоянии достоверно известны с начала палеозоя. Общепризнано практическое значение фораминифер в качестве индикаторов физико-географических условий при океанологических исследованиях, а особенно при геологических поисках, съемочных и разведочных работах как показателей возраста и условий образования горных пород».

В задачи книги входит ознакомление с общими методологическими вопросами изучения современных и ископаемых фораминифер на конкретном материале, полученном советскими и отчасти зарубежными исследователями, а также — с приемами практического их использования.

В книге в свете новейших данных рассматриваются вопросы морфологии живого — протоплазматического тела фораминифер с его ядерным аппаратом, а также их жизненный цикл. Необходимое внимание уделяется изменчивости раковины и применению математических методов при ее изучении. Пересмотру подвергается вопрос о морфологических критериях систематики фораминифер. Особо рассматриваются те до недавнего времени недостаточно изученные систематические признаки фораминифер, значение которых удалось выявить благодаря применению современных методов исследования электронной микроскопии, изучения в прозрачных шлифах, применения иммерсионных просветляющих жидкостей и т. п.

Разбираются вопросы экологии и палеоэкологии фораминифер, их географического распространения в настоящее время и в геологическом прошлом.

Рассматривается вопрос о комплексном использовании данных изучения фораминифер и результатов изучения других групп организмов, а также литологии, геохимии и т. п. при геологических исследованиях. Особое внимание уделяется изучению фораминифер, сопровождаемому определениями абсолютного геологического возраста радиоактивными методами.

Должное внимание уделяется этапности развития фораминифер; устанавливается связь этапов с тектоническими движениями. Выдвигается и обосновывается на конкретном материале необходимость рассмотрения развития фораминифер (с точки зрения эволюционной — филогенетической и палеофаунистической) в рамках определенных геологических формаций.

В книге дается критический разбор существующих систем фораминифер, начиная с классических работ д'Орбиньи (d'Orbigny, 1826, 1846) до «Основ палеонтологии» (т. I, 1959) и «Трудов по палеонтологии беспозвоночных» (Loeblich, Tappan, 1964).

В книге с методологической и методической точек зрения разбираются вопросы практического использования фораминифер, в первую очередь при решении вопросов стратиграфии. Рассматривается значение изучения развития фораминифер для обоснования геологических систем и их отделов, для определения положения основных стратиграфических границ, а также для решения вопросов ярусного деления, для выделения зон и стратиграфических подразделений местного — регионального значения. Затрагивается вопрос об использовании фораминифер для решения задач формационного и фациального анализа, а также палеогеографии. Особое внимание уделяется вопросу о смещениях границ стратиграфического распространения отдельных видов фораминифер или комплексов видов в зависимости от фациальных условий, проявляющихся в рамках тех или иных геологических формаций.

В конце книги дается указание о сводках и периодических изданиях, а также о главнейших монографиях, заключающих в себе сведения о фораминиферах. В заключение, применительно к нуждам изучения фораминифер, вкратце излагаются основные положения Международного кодекса правил зоологической номенклатуры.

Книга рассчитана на специалистов по фораминиферам ископаемым и современным, на палеонтологов, зоологов и гидробиологов. Она может представлять интерес для геологов, использующих данные изучения фораминифер при решении задач стратиграфии, формационного и фациального анализа, а также палеогеографии. Книга будет полезна в качестве пособия для студентов старших курсов и аспирантов соответствующих специальностей».

Задуманное Александром Васильевичем в значительной мере было выполнено. В соответствии с составленным им оглавлением, которое сохранено в предлагаемой читателю книге, почти полностью были закончены I, II и III главы. Эти главы нуждались лишь в подборке иллюстраций, ссылки на которые были сделаны автором в тексте рукописи. По имеющимся в архиве А. В. Фурсенко записям был составлен терминологический словарь к разделу «Строение раковин фораминифер». В тех случаях, когда определение того или иного термина отсутствовало, были использованы «Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер» (Раузер-Черноусова, Герке, 1971) и работа Н. А. Волошиновой и др. (1970).

IV—IX главы специально для книги подготовлены не были. Однако в архиве сохранился подробный план этих глав, по которому можно было представить их содержание. Многие положения и тексты, к ним относящиеся, в разные годы были опубликованы в работах А. В. Фурсенко (1937, 1958, 1959, 1960). По этим работам и составлены перечисленные главы. Кроме того, были использованы имеющиеся в архиве стенограммы докладов и выступлений, в которых А. В. Фурсенко высказывался по этим вопросам. Проводилась лишь перекомпоновка текста, относящегося к тому или иному разделу. Сам же текст сохранен без изменений, дополнен лишь некоторыми ссылками. Таким образом, текст этих глав также принадлежит А. В. Фурсенко.

В 1966—1972 гг. А. В. Фурсенко занимался изучением экологии и распространения современных фораминифер. Эти сведения были необходимы ему для написания главы «Экология фораминифер, их географическое распространение и участие в осадкообразовании». К сожалению, эти исследования остались незавершенными. Ряд работ А. В. Фурсенко, опубликованных совместно с К. Б. Фурсенко, освеща-

ет не все стороны данной проблемы (1968, 1971, 1972, 1973). Поэтому упомянутая глава в книгу не включена.

Рукопись книги в целом была просмотрена Д. М. Раузер-Черноусовой и дана ей следующая оценка. «Исключительная ценность такого труда, завершающего и обобщающего исследования крупнейшего знатока фораминифер и основоположника советской микропалеонтологии, бесспорна. Собранные воедино высказывания Александра Васильевича по самым разным вопросам станут крупным вкладом в науку о фораминиферах и фундаментальным руководством для всех изучающих эту группу ископаемых.

Разделы монографии несколько различаются по степени доработки, но во всех разделах чувствуется живая мысль Александра Васильевича, его обширная эрудиция и громадный практический опыт.

В монографии с исчерпывающей полнотой рассмотрено строение раковин фораминифер. Морфологический анализ сопровождается многочисленными ценными замечаниями о связи характера строения раковин с образом жизни и с факторами внешней среды, о функциональном значении, о родственных взаимоотношениях, о первичности и вторичности и пр.

Весьма интересен разбор различных классификаций фораминифер, сделанный с присущей Александру Васильевичу тщательностью и обоснованностью. Такого подробного разбора с критическими замечаниями крупнейшего специалиста нет до сих пор в литературе. К сожалению, Александр Васильевич не успел подробно разобрать самые новейшие системы, но и общие их оценки представляют для нас значительный интерес.

Бесспорно, своевременным является опубликование известных высказываний Александра Васильевича по кардинальным вопросам в разделах монографии «Критерии систематики», «Филогенетическое развитие фораминифер» и «Историческое развитие фаун фораминифер». Представления Александра Васильевича по этим вопросам, опубликованные в разных изданиях, являются одними из основных его положений и теоретических обобщений в области изучения фораминифер. Они широко используются его учениками и последователями, в работах которых эти положения получили дальнейшее развитие.

Для Александра Васильевича особенно характерно его постоянное стремление к взаимному использованию теории и практики, к наиболее широкому практическому использованию фораминифер. Последнему посвящены три раздела: «Практическое использование фораминифер», «Приемы изучения ископаемых фораминифер» и «Научные основы названий фораминифер». Эти разделы без всякого сомнения весьма полезны для микропалеонтологов.

Этот труд является завещанием Александра Васильевича молодым микропалеонтологам, завещанием большого ученого и крупнейшего специалиста, посвятившего всю свою жизнь изучению фораминифер».

Известным протозоологом профессором Ю. И. Полянским были отредактированы и дополнены новыми данными первые две главы, особенно разделы, касающиеся строения, жизненных функций протоплазматического тела и жизненного цикла фораминифер.

Работа по подготовке рукописи книги А. В. Фурсенко к изданию выполнена сотрудниками созданной и возглавлявшейся им лаборатории микропалеонтологии Института геологии и геофизики СО АН СССР В. И. Гудиной, Е. Ф. Ивановой и К. Б. Фурсенко. Просмотр архивных материалов А. В. Фурсенко взял на себя А. А. Григялис. Советы и помощь О. И. Богуш, А. В. Каныгина, А. М. Обута, Е. Н. Поленовой, В. Н. Сакса, Б. С. Соколова, О. В. Юферева способствовали выходу книги в свет.

В. И. Гудина, А. А. Григялис

Глава I

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ПРОСТЕЙШИХ И МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

У высших многоклеточных животных прогрессивное усложнение строения в процессе филогенеза идет лишь частично по пути развития внутриклеточных протоплазматических структур. Как известно, наиболее характерными чертами в данном случае являются, во-первых, дифференцировка клеточных элементов, слагающих различные специализированные ткани и, во-вторых, образования органов, выполняющих те или иные физиологические функции. Эти же характерные черты проявляются и в индивидуальном, онтогенетическом развитии многоклеточных животных. Ткани и органы, образующие их тело, хотя и имеют в основном клеточное строение, но отнюдь не представляют собой механические агрегаты клеток. Во всех случаях многоклеточного строения животных на передний план выступает не только целостность всего организма, а также в известной мере и целостность отдельных его частей — определенных органов и даже тканей, выполняющих те или иные функции.

На низших стадиях развития многоклеточности, например у губок, отчасти у кишечнополостных и даже у некоторых колониальных простейших, эта целостность достигается благодаря наличию протоплазматических соединений между отдельными клетками; подобные же соединения в значительной мере обеспечивают целостность тех или иных обособленных участков тканей у более высокоорганизованных животных. Однако уже у кишечнополостных важную роль в обеспечении целостности организма начинает играть нервная система, на низших стадиях диффузная, но даже у представителей данного типа подчас обнаруживающая дифференцировку на центральную и периферическую. У более высокоорганизованных, в сравнении с кишечнополостными, животных целостность организма во всех его основных жизненных проявлениях, как правило, обусловливается уже наличием центральной нервной системы. Чем выше организация многоклеточного животного, тем значительнее роль центральной нервной системы во всех проявлениях его жизнедеятельности.

Рассматривая многоклеточные организмы в процессе их развития от форм примитивных к более и более усложняющимся, следует отметить ряд отличительных черт этого процесса. Во-первых, это все возрастающая дифференцировка, ведущая к возникновению и усложнению органов и тканей, содержащих в себе множество клеточных элементов, становящихся по мере развития все более разнообразными. Во-вторых, — развитие в направлении укрепления целосности организма (уровня его организменной интеграции). Эта вторая особенность развития в процессе эволюции жизнедеятельности животных организмов, благодаря развитию нервной системы, становится все более сложной, а физиологические функции отдельных их частей — все более координированными. Отмеченные две особенности, являясь до известной степени противоположными, отнюдь не исключают одна другую. Наоборот, совместное наличие этих противоположностей в филогенетическом

развитии высших животных является в данном случае выражением одной из закономерностей этого процесса.

Процесс филогенетического развития низших — простейших, одноклеточных или бесклеточных организмов существенно отличен от процесса развития высших организмов. Усложнение простейших идет в основном по пути развития внутриклеточных протоплазматических структур, достигающих в ряде случаев несравненно более высокой степени дифференцировки, нежели у многоклеточных животных. Ни образования дифференцированных клеток, ни тканей, ни тем более органов здесь не наблюдается. Различные физиологические функции передвижения, захвата пищи, ее переваривания, дыхания, выделение и восприятия раздражений выполняются у простейших организмов отдельными органоидами, или (что то же) органеллами — внутриклеточными протоплазматическими структурами, или более или менее сложными сочетаниями органоидов.

Координация деятельности органоидов является одной из функций цитоплазмы, из которой в основном состоит тело простейших.

Характерные для всего хода эволюционного развития простейших противоположности те же, что и для развития высших животных организмов,— это, с одной стороны, все увеличивающаяся дифференцировка и специализация отдельных частей организма, а с другой — совершенствование организма как целого, что сопровождается все возрастающей координацией жизнедеятельности этих частей. Однако, как видно из изложенного, содержание противоположностей в каждом случае различное: для простейших оно одно, для высших (многоклеточных) животных качественно иное.

При подобного рода трактовке вопроса естественно возникает предположение о параллельном, а не последовательном развитии простейших и многоклеточных. Если развитие простейших идет принципиально отличным путем, то вряд ли специализированные их формы могут рассматриваться в качестве предков многоклеточных животных. Широко распространенная точка зрения о происхождении многоклеточных от простейших через посредство колоний этих последних может быть принята с той оговоркой, что колониальные предки многоклеточных должны были стоять еще на столь невысокой ступени развития среди простейших, что не успели специализироваться в характерном для этой группы направлении. Либо следует принять ту точку зрения, что простейшие, с одной стороны, и многоклеточные — с другой, взяли начало, независимо одних от других, от какого-то общего предка — от таких примитивных организмов, которые еще не успели приобрести закономерных особенностей развития, характерных для простейших или для высших животных.

Совершенно несомненно, что высшие многоклеточные растения представляют собой опять-таки особое направление (или направления) развития. Однако рассмотрение этого вопроса не входит в наши задачи.

Существенно отметить, что даже самые примитивные известные нам простейшие стоят на относительно очень высокой ступени развития, их появлению предшествовала длительная история развития более примитивных живых существ, вероятно, значительно более длительная, чем тот отрезок времени, в течение которого успели развиться все известные нам основные группы простейших (Догель, 1951; Догель, Полянский, Хейсин, 1962).

Необходимо отметить, что простейшие, в состав которых мы включаем и ряд форм, способных к фотосинтезу и относимых ботаниками к растениям, а также и типичных представителей животного мира, являются, возможно, сборной группой, характеризующейся лишь общностью, отмеченной выше основной закономерности филогенетического развития, из чего не вытекает в обязательном порядке вывод о происхожде-

нии всех групп простейших из одного корня. Совершенно очевидно, что некоторые группы простейших — классы, отряды — также в свою очередь являются сборными, заключающими в себе организмы различного и независимого притом происхождения и лишь внешне сходные на некоторых определенных стадиях своего жизненного цикла. Это замечание может быть отнесено к классу жгутиконосцев в целом и, возможно, к некоторым его отрядам (Phytomonadina); при этом необходимо иметь в виду, что отдельные отряды класса жгутиконосцев, в понимании зоологов, ботаники относят к различным типам растительного мира. Не исключена возможность, что сборными являются такие группы, как отряды голых амеб, спирально-ресничных инфузорий и др.

Приведенная ниже для общей ориентировки классификация простейших (по В. А. Догелю, 1951, с небольшими изменениями; см. схему), отвечающая в общем уровню наших современных знаний, неизбежно носит несколько условный характер, поскольку основана преимущественно на данных изучения лишь современных простейших. Эта система не может в полной мере претендовать на значение естественной — филогенетической классификации.

В ископаемом состоянии известно ограниченное число простейших, притом почти исключительно форм, обладающих скелетом, состоящим из минеральных солей или пропитанным ими (некоторые жгутиконосцы, подавляющее большинство фораминифер, радиолярии, некоторые инфузории). В редких случаях сохраняются раковины или оболочки простейших, состоящие из ложного хитина (жгутиковые, некоторые раковинные корненожки — Testacea, частично инфузории). В считанных случаях сохраняются протоплазматические части тела простейших (жгутиконосцев, по данным О. Ветцеля (Wetzel, 1932)).

Едва ли простейшие, обладающие скелетными образованиями и способные в силу этого сохраняться в ископаемом состоянии, могут рассматриваться как примитивные формы жизни. Наличие скелетных образований, подчас очень сложного строения, наоборот свидетельствует об относительно высокой степени организации и специализации. Как ни парадоксально, но наиболее примитивные, доступные для изучения формы жизни известны нам среди современных простейших и микроорганизмов вообще, между прочим, наряду с формами, наиболее высокоорганизованными. Такие примитивные формы могут рассматриваться либо как результат неоднократного образования живой материи в истории Земли, либо как пережитки органического мира отдаленного геологического прошлого.

Схема классификации простейших[1]

ТИП PROTOZOA — ПРОСТЕЙШИЕ ◐

Класс Mastigophira — Жгутиконосцы ◐
- Отряд Chrysomonadina — Хризомонады ◐
- Отряд Cryptomonadina — Криптомонады ○
- Отряд Dinoflagellata — Панцирные жгутиконосцы ◐
- Отряд Euglenoidina — Эвгленовые ○
- Отряд Chrysomonadina — Хлоромонады ○
- Отряд Phptomonadina — Растительные монады ○
- Отряд Protomonadina — первичные монады ○
- Отряд Polymastigina — Многожгутиковые ○
- Отряд Hypermastigina — Сверхжгутиковые ○
- Отряд Rhizomastigina — Корнежгутиковые ○

[1] Светлые кружки — систематические группы, не известные в ископаемом состоянии; наполовину зачерненные кружки — группы, известные и в ископаемом состоянии и как современные; черные кружки — вымершие группы, известные только в ископаемом состоянии.

Отряд Opalinina — Опалины ○
Класс Sarcodina — Саркодовые ◐
Подкласс Rhizopoda — Корненожки ◐
Отряд Nuda (Amoebina) — Голые корненожки амебы ○
Отряд Testacea (Thecamoebina) — Раковинные корненожки (амебы) ◐
Подкласс Foraminifera — Фораминиферы ◐
Отряд Allogromiida ○
Отряд Astrorhizida ◐
Отряд Ammodiscida ◐
Отряд Endothyrida ●
Отряд Fusulinida ●
Отряд Textulariida ◐
Отряд Ataxophragmiida ◐
Отряд Miliolida ◐
Отряд Lagenida ◐
Отряд Rotaliida ◐
Отряд Nummulitida ◐
Отряд Buliminida ◐
Отряд Heterohelicida ◐
Подкласс Heliozoa — Солнечники ○
Подкласс Radiolaria — Радиолярии (лучевики) ◐
Отряд Acantharia ○
Отряд Spumellaria ◐
Отряд Nassellaria ◐
Отряд Phaeodaria ◐
Отряд Sticholonchia ○
Класс Sporozoa — Споровики исключительно паразиты ○
Класс Sporozoa — Инфузории ◐
Подкласс Ciliata — Ресничные инфузории ○
Отряд Holotricha — Равноресничные ○
Отряд Spirotricha — Спиральноресничные ◐
Отряд Peritricha — Кругоресничные ○
Подкласс Suctoria — Сосущие инфузории ○

Действительно, примитивные организмы, породившие в древнейшие периоды существования Земли все многообразие мира современных микроорганизмов, остаются практически нам не известными и судить об особенностях их строения и жизнедеятельности мы можем лишь, исходя из косвенных соображений, по данным биохимии, изучения онтогенеза современных организмов и принимая во внимание с известными ограничениями результаты изучения наиболее простых по своему строению и физиологическим функциям современных форм. Разрешение этой задачи выходит за рамки палеонтологического исследования и в значительной мере входит в компетенцию тех биологов, которые изучают явления жизни с иным подходом и другими методами, чем палеонтологи.

Поэтому в дальнейшем мы будем вынуждены ограничить задачи изложения в основном рамками палеонтологии, отчасти сравнительной морфологии и экологии и лишь по мере возможности и надобности обращаться к данным прочих биологических дисциплин. Для более полного представления о фораминиферах в книгу включены некоторые сведения, касающиеся строения и функций протоплазматического тела фораминифер, а также цикла их развития. Эти сведения неизбежно основываются на данных изучения современных форм, поскольку в ископаемом состоянии известны лишь скелетные образования представителей этого подкласса. Естественно, что значение строения протоплазматического тела и процессов, связанных с его жизнедеятельностью у современных фораминифер, не может быть перенесено непосредственно

на ископаемые формы. В данном случае мы имеем возможность наблюдать лишь результат длительной истории развития группы, по которому косвенным путем, и пользуясь ископаемым материалом — раковинами, отражающими в своем строении жизнедеятельность протоплазмы, можно составить себе лишь приблизительное представление о строении протоплазмы, об ее функциях и о жизненном цикле фораминифер геологического прошлого.

Глава II

ПОДКЛАСС FORAMINIFERA

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Среди простейших, наряду с радиоляриями и ресничными инфузориями, фораминиферы являются одной из наиболее высокоорганизованных групп. Фораминиферы отличаются большой сложностью и специализацией скелетных образований, далеко оставляющих в некоторых случаях позади себя скелетные образования таких высокоорганизованных групп, как моллюсков, плеченогих и других высших беспозвоночных животных.

Фораминиферы отличаются некоторыми, общими для всех них, основными особенностями строения. Первая — это наличие содержащих многочисленные гранулы тонких, разветвленных и анастомозирующих (т. е. повторно сливающихся после разветвления и в результате образующих сеть) ложноножек, или псевдоподий, представляющих выросты протоплазмы (рис. 1). Вторая — наличие раковины, однокамерной или многокамерной, различного состава и строения, развивающейся по определенным для каждого рода или вида закономерностям. Третья — присутствие в стенке раковины устья (или апертуры), представляющего собой одно или несколько отверстий, при помощи которых внутренняя полость раковины сообщается с внешней средой; у многокамерных форм при помощи подобных же отверстий, носящих в данном случае название фораменов, сообщаются друг с другом последовательные камеры. Четвертая, очень существенная особенность — наличие у фораминифер жгутиковых, реже амебовидных гамет. Пятая — часто наблюдаемый дуализм ядерного аппарата, сказывающийся в образовании генеративных и соматических ядер при агамогонии у ряда форм. Шестая — некоторые особенности митотического деления ядра.

Общие для всех фораминифер черты строения, а также достаточная однотипность известных нам циклов их развития, включающих в себя чередование поколений диплоидных агамонтов и гаплоидных гамонтов, заставляет рассматривать их как естественную и в то же время своеобразную группу форм, связанных друг с другом узами родства.

Необходимо отметить совершенно исключительное в животном мире положение в цикле развития фораминифер-мейоза, сопровождающегося редукцией хроматина (сокращением числа хромосом вдвое), т. е. переходом из диплоидного состояния в гаплоидное. Мейоз у фораминифер происходит между диплоидным и гаплоидным поколениями, точнее на завершающем этапе агамогонии. Как совершенно справедливо указывает К. Грелл (Grell, 1956_1; Фурсенко, 1959), фораминиферы в этом отношении напоминают многие группы растений: мхи, папоротники, цветковые растения, а также некоторые водоросли. Все названные группы растительных организмов относятся к дипло- и гаплобионтам, у которых имеется соответственно два поколения (генерации): диплоидное и гаплоидное с промежуточным, «интермедийным», между этими поколениями положением мейоза. В то же время ни в одной группе животных,

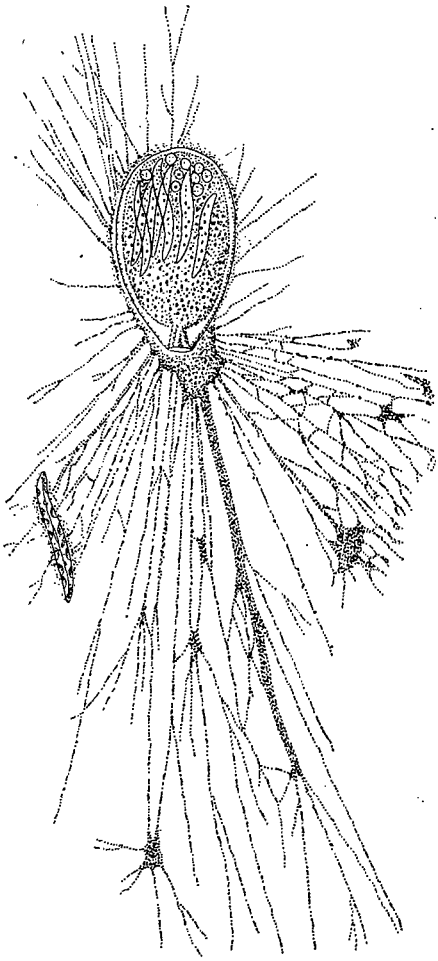


Рис. 1. Allogromia ovoidea Rhumbler. Раковина псевдохитиновая однокамерная в форме фляги. Вне раковины — эктоплазма, облекающая раковину сплошным чехлом и образующая разветвления и анастомозирующие псевдоподии; эктоплазма выстилает раковину тонким слоем изнутри. В одном из сплетений ложноножек захваченная пища — диатомовая водоросль; кремневые оболочки переваренных водорослей видны и внутри раковины — в эндоплазме. Раковина обращена устьем вниз (Schultze, 1854).

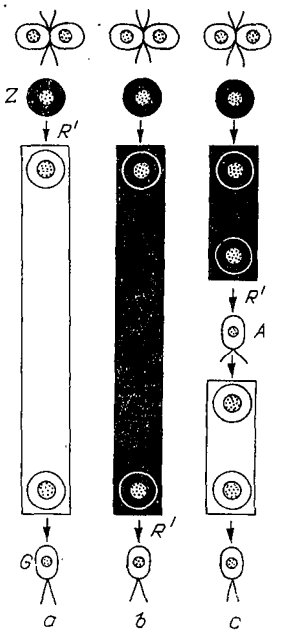
в том числе простейших, не наблюдается отношения между поколениями, имеющие место у фораминифер. Все прочие простейшие животные либо диплобионты, у которых мейоз имеет место при образовании половых элементов, т. е. непосредственно перед оплодотворением, либо гаплобионты, у которых мейоз происходит в зиготе, т. е. непосредственно вслед за оплодотворением. Многоклеточные животные всегда диплобионты.

Приведенная схема, частично заимствованная у К. Грелла (Grell, 1956_1) и не нуждающаяся в особых пояснениях (рис. 2), дает представление о времени мейоза в жизненном цикле различных организмов. Исключительное своеобразие цикла развития фораминифер, при наличии ряда других характерных только для них особенностей, позволяет ставить вопрос о повышении ранга этой группы. Если прежде фораминифер рассматривали как отряд класса саркодовых, то сейчас есть все основания считать их или особым подклассом, или даже классом. Среди простейших фораминиферы представляют самостоятельную группу, лишь отдаленно связанную с другими группами этого типа и притом генетически более близкую к жгутиконосцам, чем к таким саркодовым, как голые и раковинные амебы, солнечники или радиолярии, которые, если и стоят в родственных связях со жгутиконосцами, то совершенно независимо друг от друга. Сходство между амебами, солнечниками, радиоляриями и фораминиферами носит, скорее всего, конвергентный характер, и объединение всех этих групп в одну является в известной мере искусственным.

Отнесение всех современных фораминифер к одной естественной группе едва ли может встретить возражения. Некоторые сомнения возникают в отношении обладающих амебоидными гаметами представителей семейства Spirillinidae, что отмечают также А. Леблик и Х. Тэппен (Loeblich, Tappan, 1961, 1964). Это исключение получает, как будет видно из дальнейшего, удовлетворительное объяснение. В отношении ископаемых форм лишь в отдельных случаях по этому поводу возникают некоторые сомнения в отношении их принадлежности к фораминиферам. Несмотря на то, что критерием для отнесения ископаемых форм к фораминиферам служит исключительно строение раковины, вероятность правильного суждения достаточно велика, поскольку онтогенетическое развитие раковин подавляющего большинства ископаемых фора-

Рис. 2. Схема соотношения гаплоидной (белое) и диплоидной (черное) фазы в жизненных циклах простейших (Догель, Полянский, Хейсин, 1962).

R' — положение мейоза в цикле развития; *a* — гаплонт с зиготическим мейозом; *b* — диплонт с гаметическим мейозом; *c* — гетерофазное чередование поколений с промежуточным мейозом; *Z* — зигота; *G* — гамета; *A* — агамета.



минифер принципиально сходно с развитием современных, а сравнительное изучение всех известных нам форминифер как ископаемых, так и современных позволяет наметить общие пути их филогенетического развития. Принципиальное фенотипическое сходство раковин ископаемых форминифер со скелетными образованиями современных форм позволяет предполагать, что это сходство в известной мере обусловлено общностью основных особенностей генотипа и сходством строения цитоплазмы у всех представителей подкласса. Филогенетическое развитие форминифер в течение многих геологических периодов сопровождалось усложнением строения раковины, что, в свою очередь, было обусловлено прогрессивным усложнением строения и физиологических функций протоплазматического тела.

СТРОЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ФУНКЦИИ ПРОТОПЛАЗМАТИЧЕСКОГО ТЕЛА СОВРЕМЕННЫХ ФОРАМИНИФЕР

При описании протоплазматического тела форминифер и его жизнедеятельности удобно рассматривать раздельно собственно цитоплазму с ее включениями и вместе с образуемыми ею ложноножками, а затем строение ядра с процессами его деления и явлениями мейоза.

Цитоплазма

Общие сведения о цитоплазме, эндоплазме и эктоплазме. Цитоплазма форминифер, как и прочих организмов, состоит из молекул белкового вещества, являющегося носителем жизненных функций. Главными группами белковых веществ являются, как известно, протеины, образованные сложными цепочками аминокислот, и протеиды, в состав которых, помимо аминокислот, входят некоторые другие соединения. Так, в частности, нуклеопротеиды, играющие большую роль в строении клеточного ядра и в его жизнедеятельности, содержат в себе нуклеиновые кислоты. Со сложным строением белков связаны крупные размеры их молекул, лежащие близ предела разрешающей способности электронного микроскопа. Соответственно белки обладают хорошо выраженными свойствами коллоидного вещества.

В живой клетке белковые молекулы цитоплазмы образуют, строго говоря, ее каркас, в свободных промежутках которого всегда находится вода, содержащая в себе то или иное количество растворимых химических соединений, в первую очередь минеральных солей. При значительном относительном содержании воды цитоплазма может приближаться по своим коллоидным свойствам к состоянию гидрозоля, при меньшем — гидрогеля. У форминифер, как и у других простейших, имеет место дифференцировка цитоплазмы на внутреннюю — эндоплаз-

му и наружную, соприкасающуюся с внешней средой,— эктоплазму. Эндоплазма более жидкая и текучая, при этом менее вязкая; по своим свойствам она приближается к гидрозолю. Эктоплазма плотнее, более вязкая, приближающаяся к гидрогелю.

В составе протоплазматического тела фораминифер и других простейших различают эуплазматические, метаплазматические и аллоплазматические образования (Догель, 1951; Догель, Полянский, Хейсин, 1962). Эуплазматические образования — это такие дифференцировки, которые могут свободно возникать в исходной цитоплазме и вновь в нее превращаться, не прекращая при этом своей жизнедеятельности, что проявляется, в первую очередь, в непрерывном обмене веществ. Под метаплазматическими образованиями понимают различного рода посторонние включения, содержащиеся в цитоплазме: пищевые включения, запасные питательные вещества, продукты обмена веществ (выделительные тельца) или пузырьки (вакуолы) и т. п. Аллоплазматическими называются такие образования, которые возникают в результате жизнедеятельности цитоплазмы как продукт ее выделения.

Эти образования сами по себе не участвуют в обмене веществ и не обладают, как правило, способностью вновь превращаться в исходную цитоплазму. Сюда относятся различные внутренние скелетные образования органического состава, некоторые оболочки и т. п. Как отмечает В. А. Догель (1951), точное разграничение эуплазматических, метаплазматических и аллоплазматических образований не всегда осуществимо. Так, например, аллоплазматические опорные образования у некоторых простейших при процессах размножения могут растворяться в цитоплазме и, наоборот, по окончании этих процессов возникать вновь за счет цитоплазмы.

В свете изложенного эндо- и эктоплазма представляют собой типично эуплазматические образования. Известно, что в течение жизни фораминиферы эктоплазма может частично, а в некоторых случаях полностью превращаться в эндоплазму; объем эктоплазмы может иногда значительно увеличиваться за счет эндоплазмы. Вообще говоря, при жизни фораминиферы относительный объем эндо- и эктоплазмы не является постоянным. Так, у большинства современных фораминифер в периоды, предшествующие размножению как половому, так и бесполому, вся цитоплазма втягивается вовнутрь и практически эктоплазма как таковая в это время отсутствует: тело фораминиферы состоит в основном из эндоплазмы. Наоборот, у *Elphidium crispum* (Linne) эндоплазма перед началом процесса бесполого размножения выходит из раковины, а относительный объем эктоплазмы при этом значительно увеличивается. Эктоплазма является местом образования ложноножек, она же при помощи последних выделяет раковину.

Эктоплазма у фораминифер с непроподенной раковиной концентрируется перед отверстием раковины — устьем, образуя подобие пробки или затычки. При наличии сложного устья, состоящего из нескольких или многочисленных отверстий, эктоплазма растекается в пространстве между этими отверстиями и не представляет собой такого заметного обособленного образования, как в первом случае. У форм с прободенной, пористой раковиной отмечается сплошная эктоплазматическая оболочка, облекающая всю раковину. При изучении фораминифер с прозрачной раковиной из ложного хитина (псевдохитина) под микроскопом иногда удается различить два слоя эктоплазмы: один, лишенный характерной для эктоплазмы зернистости, выстилающий стенку раковины с внутренней стороны, а другой, тоже более или менее гомогенный, но содержащий в себе большее или меньшее количество гранул и облекающий ее снаружи. Это обстоятельство заставляет рассматривать раковину фораминифер, если не всегда, то в некоторых случаях, скорее, как образование внутреннего, чем наружного скелета.

Ложноножки

Ложноножки, или псевдоподии, фораминифер являются в основном органоидами захвата пищи и передвижения; они играют у некоторых форм большую роль при построении раковины. Ложноножки представляют собой подвижные, сократимые тонкие выросты эктоплазмы, длина которых может в сто и более раз превышать их собственную толщину и быть в несколько раз больше поперечника раковины: у *Elphidium crispum* (Linne) — в 2—3 раза, у *Iridia lucida* Le Calvez — в 20 раз (примерно). Ложноножки — образования непостоянные, эуплазматические, способные то возникать по всей свободной поверхности эктоплазмы заново, то, втягиваясь в нее, без остатка растворяться.

У относительно примитивных фораминифер ложноножки ветвятся слабо, редко образуя анастомозы, у более высокоорганизованных они образуют обычно сетчатое сплетение. Микроскопическое строение, форма, расположение и другие особенности ложноножек зависят от стадии индивидуального развития особи и от ее физиологического состояния. Вегетативному состоянию с нормальным ходом обмена веществ отвечают наиболее развитые типичные для данного вида ложноножки. При переполнении пищей, что сопровождается обычно массовым извержением непереваренных остатков (дефекацией), характер ложноножек меняется — они становятся короче, толще, менее разветвленными. При длительном, в течение нескольких дней, голодании фораминиферы *Iridia*, псевдоподии вовсе втянулись, протоплазма покинула раковину и приняла шаровидную форму; при этом дифференцировался внешний эктоплазматический слой, образовавший щетку негибких и не анастомозирующих ложноножек, к тому же, в отличие от нормального их состояния, не липких; получился организм, напоминающий зародышей — мерозоитов (зооспор) рода *Iridia* (Le Calvez, 1938_1, 1952).

Как правило, в ложноножках имеет место дифференцировка эктоплазмы: удается различать более плотную осевую часть, состоящую из так называемой стереоплазмы, и внешнюю оболочку, образованную относительно жидкой и несущей центробежные и центростремительные токи зернышек реоплазмы. Ложноножки нередко бывают снабжены вздутиями, иногда перемещающимися вдоль них, иногда смещенными на их окончания, где они образуют так называемые конечные (терминальные) шишки.

Стереоплазматическая ось представляется при рассматривании ее под микроскопом в обычном проходящем свете однородной, но в поляризованном свете удается установить ее способность к двупреломлению. Подобная особенность, характерная для большинства сократимых элементов как простейших, так и высших организмов, является результатом закономерного расположения белковых молекул, ориентированных оптическими осями в направлении оси ложноножки. При сокращении ложноножек, как и мышечных волокон высших животных, происходит изменение конфигурации молекул стереоплазмы, соответственно укорачивающихся. Рост ложноножек происходит за счет наращивания со стороны их основания новых сократимых молекул (или, точнее, агрегатов этих последних — мицелл), т. е. в сущности тем же путем, что и рост мышечных волокон. Процесс роста ложноножек протекает значительно быстрее, чем в последнем случае и, кроме того, отличается обратимостью — при втягивании ложноножек сократимые мицеллы (или молекулы) «растворяются» в эктоплазме. Таким образом, стерео- и реоплазма являются типичными эуплазматическими образованиями.

Реоплазма особенно отчетливо видима под микроскопом у ряда более высокоорганизованных фораминифер, обладающих известковой раковиной (например, у *Peneroplis*, *Elphidium*, возможно, у милиолид), у большинства же форм с агглютинированной раковиной заметна слабо.

Однако при обогащении внешней среды углекислым кальцием становится и здесь более заметной.

Передвижение фораминифер осуществляется путем повторного растягивания и сокращения ложноножек, при этом обычно животное распускает сеть ложноножек, приклеивается концами их к субстрату, а затем, сокращая ложноножки, подтягивается при помощи них и таким образом, неоднократно повторяя подобные операции, перемещается в том или ином направлении. Скорость движения однокамерных зародышей трилокулин в культуре (в аквариуме) наблюдал П. Жерве (Gervais, 1847): за 86 часов зародыши переместились на 15—20 мм.

Пищеварительные функции ложноножек сводятся к следующему. 1. Захвату пищи — различных микроорганизмов (низших водорослей, простейших, иногда даже личинок рачков и других микроскопических живых существ, а также органического детрита). Отмечается известная избирательная способность ложноножек, выражающаяся в том, что определенные пищевые частицы приклеиваются к поверхности ложноножек и немедленно облекаются тонким слоем цитоплазмы, а другие, наоборот, не воспринимаются цитоплазмой, не приклеиваются к ней или в крайнем случае, если и облекаются, то остаются без изменений и вскоре выбрасываются.

По данным Дж. Листера (Lister, 1903), пищей фораминиферам служат диатомовые и другие водоросли. По Л. Румблеру (Rhumbler, 1911), планктонные фораминиферы питаются в основном личинками веслоногих рачков (Copepoda). Такой же пище отдают предпочтение представители рода *Peneroplis*, по Ф. Винтеру (Winter, 1903). Ф. Шаудин (Schaudinn, 1895_2) отмечал, что пищей фораминиферам из родов *Patellina* и *Discorbis* служат инфузории и личинки копепод. Из работ Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1938_1, 1953) известно, что *Iridia lucida* Le Calvez «отдает предпочтение» диатомовым водорослям из родов *Cocconeis, Nitzschia, Nitzschiella*, перед *Navicula*. Напротив, *Elphidium crispum* (Linne) избирает в качестве пищи *Navicula mutica* (Le Calvez, 1952). К. Греллу (Grell, $1957_{1,2}$, $1958_{1,2}$, 1959) хорошо удавалась культура *Rotaliella roscofensis* Grell, *Rubratella intermedia* Grell, *Glabratella sulcata Grell* и *Patellina corrugata* Williamson, на выращенных «дернинках» диатомовых водорослей из группы Pennatae на предметных стеклах в чашках Петри.

2. В ложноножках происходит, во всяком случае хотя бы частичное, переваривание захваченных пищевых частиц, которые в дальнейшем, как правило, транспортируются токами реоплазмы в центробежном направлении и в конечном счете попадают во внутренние части плазматического тела — в эндоплазму, где окончательно переваривают-ся (см. рис. 1).

3. Ложноножки являются местом извержения — выбрасывания (дефекации) непереваренных остатков пищи как подвергавшихся перевариванию в самих псевдоподиях, так и поступивших сюда из эндоплазмы через эктоплазму и вынесенных центробежными токами. Подобным же образом выбрасываются такие метаплазматические образования, как ксантозомы — желтоватые глыбки — продукты обмена веществ или, точнее, отбросы, образующиеся в эндоплазме не только у форм, заглатывающих пищу, но и у видов, переваривающих ее вне эндоплазмы, в сети ложноножек. Ксантозомы нередко переполняют эктоплазму и, в частности, набиваются в систему каналов, если она имеется. Иногда в порядке удаления отбросов фораминиферы выбрасывают прочь переполненную продуктами обмена веществ затычку в области устья (*Planorbulina mediterranensis* d'Orbigny и *Elphidium crispum* (Linné)) (Le Calvez, 1952). Таким же образом через устье выбрасываются аллоплазматические хитиноидные затычки, которые на некоторых стадиях индивидуального развития наблюдаются во внутренних устьях (фора-

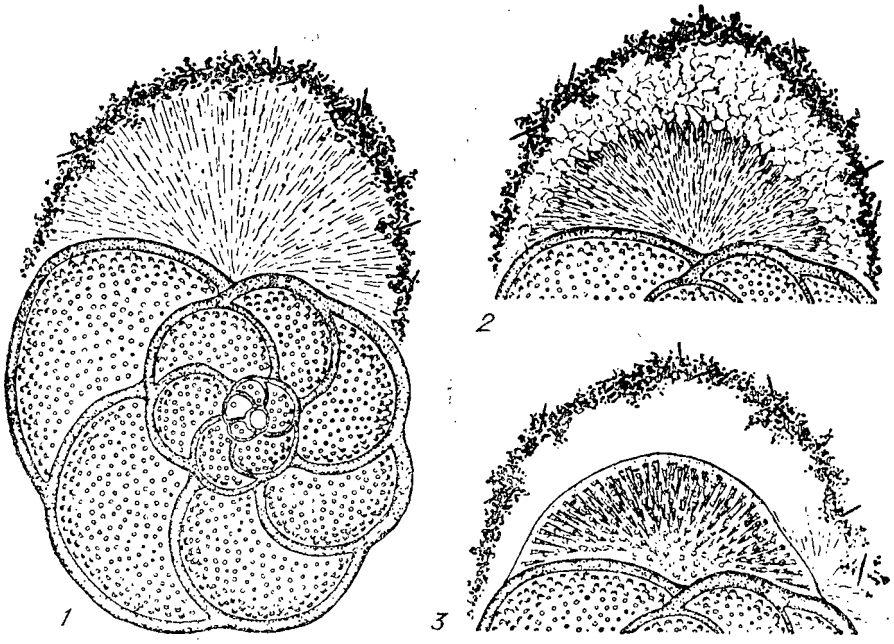


Рис. 3. Discorbis bertheloti (d'Orb.). Образование новой камеры раковины.
1 — первое сокращение пучка ложноножек и образование оболочки — цисты из детрита; *2* — второе сокращение ложноножек; уплотненный комок эктоплазмы определяет своей формой очертание будущей камеры; *3* — появление прободенной оболочки. Рисунок с живого объекта (Le Calvez, 1938_1).

менах), соединяющих между собой полости последовательных камер.

Необходимо отметить, что относительно короткие ложноножки данной особи фораминифер обладают более развитой способностью к выполнению пищеварительных функций, а более длинные играют большую роль при передвижении. Совершенно несомненно, что ложноножки, широко распространяющиеся в толще воды, несут и дыхательную функцию: через их поверхность осуществляется газообмен с внешней средой.

4. Наконец, как показывают исследования Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1938_1), ложноножки играют большую роль при выделении раковин у ряда фораминифер. Процесс образования новой камеры у раковины *Discorbis* (рис. 3) протекает следующим образом. Сперва в области устья у основания последней камеры появляется веер ложноножек, более значительный, чем обычно. Затем ложноножки укорачиваются и окружаются слоем различных посторонних частиц (детрита), который образует вздутие (цисту), до известной степени определяющее форму будущей камеры (см. рис. 3, *1*). Внутри цисты в течение нескольких часов длится интенсивная работа цитоплазмы, заметная по энергичной циркуляции зернышек. Далее масса ложноножек сокращается еще больше, образуя плотное протоплазматическое тело, уже вполне отвечающее по очертаниям будущей камере; при этом между внешней поверхностью тела и внутренней поверхностью оболочки — цисты — сохранятся рыхлое сплетение ложноножек (см. рис. 3, *2*). После этого протоплазматическое тело еще более уплотняется и оказывается как бы пронизанным с поверхности многочисленными коническими поровыми канальцами, ориентированными своими вершинами во внутрь будущей камеры (см. рис. 3, *3*); вместе с тем поверхность вздутия покрывается тонкой уплотненной оболочкой из ложного хитина (см. раздел «Состав и структура стенки раковин фораминифер»).

В поляризованном свете в наружных частях протоплазматического тела на этой стадии заметны небольшие блестящие зернышки, в резуль-

тате слияния которых и образуется, очевидно, окончательная известковая раковина. Наконец, ложноножки выпячиваются через устье вновь сформировавшейся камеры: на первых порах они образованы однородной цитоплазмой, но вскоре в них появляются частицы захваченной пищи. Весь процесс образования новой камеры длится у *Discorbis* около 8 часов. Темпы роста у молодых экземпляров, однако, несколько выше: за 24 часа у них могут добавиться 2—3 камеры (Le Calvez, 1952). Образование стенки новой камеры происходит исключительно за счет деятельности эктоплазмы и в частности ложноножек; эндоплазма в этом процессе не участвует и внедряется изнутри раковины в уже окончательно сформировавшуюся камеру.

Сходным путем образуются новые камеры и у *Elphidium crispum* (Linne), по данным М. Джеппс (Jepps, 1942); здесь также обычно образуется временная оболочка (циста) из детрита. Выделение этой временной оболочки (или цисты) может осуществляться особыми длинными ложноножками, которые в дальнейшем исчезают. Под временной оболочкой происходит образование стенки новой камеры с поровыми канальцами и характерными для *Elphidium* септальными мостиками. С момента излияния формирующей новую камеру массы цитоплазмы и до возобновления нормальной жизнедеятельносту у *Elphidium* проходит около 24 часов.

Исключительно интересно поведение ложноножек у *Planorbulina mediterranensis* d' Orbigny в первый период развития молоди (зародышей, зооспор) (Le Calvez, 1937). Зародыши образуются в теле матери. Каждый из них окружен покровом ложноножек, выделяющим первичную раковину. В то же время по ложноножкам зародышей передаются питательные вещества в их эндоплазму из эндоплазмы материнского организма. Таким образом, ложноножки играют роль своего рода детского места — плаценты.

Эндоплазма и ее включения

Эндоплазма является наиболее объемной частью цитоплазмы. Она отличается обычно более темной окраской, иногда желтой, красной, зеленой или коричневой, в зависимости от обилия окрашенных включений. Включения могут быть различного рода. Во-первых, поступившие извне, как-то: пища, минеральные частицы, симбиотические водоросли — полезные сожители фораминифер, паразитические микроорганизмы и, во-вторых, являющиеся результатом обмена веществ — жизнедеятельности самого организма: продукты выделения экскреторной деятельности организма — ксантозомы, жировые капельки, растворимые или нерастворимые в жирах, окрашенные вещества (пигменты), зернышки, воспринимающие основные микроскопические красители, так называемые базофильные зерна, мельчайшие зернышки (микрозомы) и т. п. Точная микрохимическая характеристика различного рода включений цитоплазмы фораминифер до настоящего времени отсутствует, в силу чего и функциональное их значение во многом остается неясным.

У фораминифер с многокамерной раковиной различного рода включения распределяются неравномерно в различных частях цитоплазмы. Так, например, у *Planorbulina* захваченная пища, поскольку она вообще поступает в эндоплазму, а также соответственно отбросы пищеварения находятся в цитоплазме, занимающей последнюю или последние камеры и образующей «трофический» или «вегетативный сегмент». Физиологические функции этого «сегмента» в основном пищеварительные. Внутренний — «хромативный сегмент» — не содержит пищевых включений, но зато в нем, помимо ядерного вещества (обычно в виде одного или нескольких ядер), находятся микрозомы, базофильные зерна, пигменты

и жировые капельки; все эти включения постепенно накапливаются в течение вегетативного периода жизни, а в процессах размножения проявляют значительную активность.

У однокамерных фораминифер эндоплазма относительно однородна, включения располагаются в ней более или менее равномерно. У наиболее примитивных форм, таких как *Iridia, Webbinella, Rhynchosaccus, Technitella* и других агглютинирующих форм в эндоплазме содержится большое количество детрита. У *Bathysiphon filiformis* G. O. Sars цитоплазма сохраняется только лишь в незначительных просветах между бесформенными буроватыми иловыми частицами, захваченными организмом.

Перед наступлением процесса размножения эндоплазма претерпевает глубокие изменения, которые внешне выражаются в том, что она становится прозрачной или белой. Это связано с массовым выталкиванием во внешнюю среду отбросов и пигмента. Наиболее полное очищение цитоплазмы происходит перед наступлением полового размножения (гамогонии), менее полное — перед образованием зародышей бесполым путем (агамогонии, или иначе шизогонии).

Фораминиферы, как показали исследования Е. Форэ-Фремье (Fauré-Fremiet, 1911), обладают способностью аккумулировать железо на поверхности содержащихся в их эндоплазме митохондриев. В патологических случаях, при заражении водной среды обитания фораминифер сероводородом и загрязнении различными отбросами, например, в мелководных илах портов, дельт больших рек и т. п., внутри раковин фораминифер образуются агрегаты ромбических кристаллов марказита. Такие фораминиферы оказываются неспособными к размножению и вскоре погибают. Л. Румблер (Rhumbler, 1911) упоминал «железоколчеданные» отложения в раковинах, что, несомненно, одно и то же.

Ультраструктура цитоплазмы

За последние годы появился ряд электронно-микроскопических исследований по ультраструктуре фораминифер. Объектами этих работ явились преимущественно однокамерные виды (*Myxotheca arenilega* — Schwab, 1969, 1973; *Allogromia laticollaris* — Schwab, 1970, 1974; *Ovammina opaca* — Dahlgren, 1967_1; *Hippocrepinella alba, Globobulimina turgida* — Dahlgren, 1967_2) и немногие многокамерные (*Globigerina bulloides* — Febvre-Chevalier, 1971).

Эндоплазма изученных фораминифер включает сильно развитую эндоплазматическую сеть, большая часть которой несет многочисленные рибосомы (рис. 4). Кроме того, гранулы типа рибосом разбросаны по всей эндоплазме, вне непосредственной связи с мембранами (например, у *Globigerina bulloides* на ультратонких срезах их насчитывается до 300 на 1 мкм^2) (Febvre-Chevalier, 1971). Эндоплазма (особенно в периферических камерах) сильно вакуолизирована. Кроме рибосом, имеются многочисленные микротельца («microbodies») диаметром до 1 мкм с гомогенным содержимым, а также многочисленные митохондрии с тубулярными кристами. Хорошо выражены элементы комплекса Гольджи, обладающие типичной ультраструктурой — системой сближенных и сплющенных цистерн с гладкими стенками. Кроме указанных органоидов, эндоплазма богата еще многочисленными включениями на ультраструктурном уровне. Имеются многочисленные пузырьки, ограниченные простой мембраной с гомогенным содержимым, которые трактуются как лизосомы. Богато представлены мельчайшие включения липидов и окрашенных в желтоватый цвет гранул — «ксантосом» (возможно, это экскреторные гранулы). Встречаются также белковые включения паракристаллической структуры.

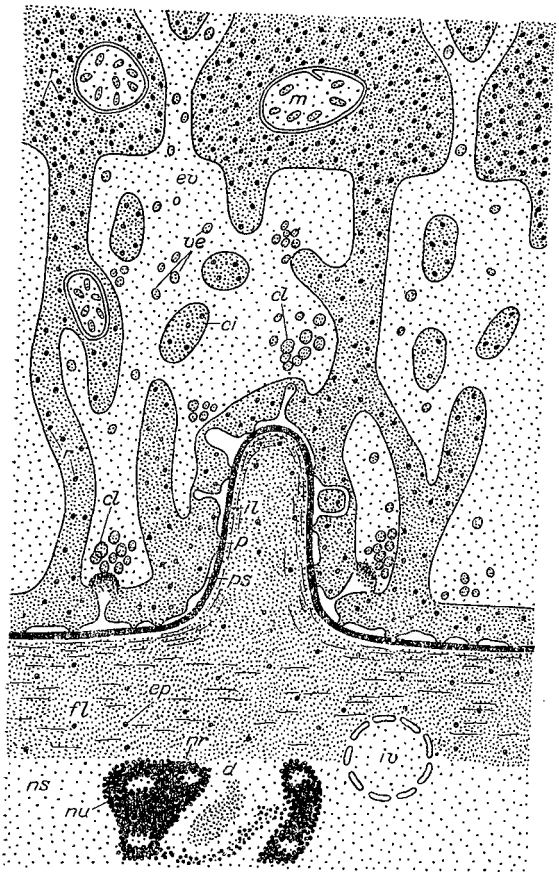


Рис. 4. Схематизированный электронно-микроскопический разрез через участок ядра и прилежащей цитоплазмы *Ovammina opaca* Dahlgren.

На срезе видно пальцевидное выпячивание ядерной оболочки (по L. Dahlgren, 1967[1]). *ci* — «островки» в окружающем ядро вакуолизированном слое; *cl* — группа мелких пузырьков; *d* — участок хроматина (ДНК), заходящий в нуклеолу; *ep* — электронно-плотные гранулы в фибриллярном слое; *ev* — внеядерный вакуом; *fl* — прилежащая к ядерной оболочке волокнистая пластинка, слагающаяся из тончайших фибрилл; *il* — внутренний слой ядерной оболочки; *iv* — внутриядерные мелкие вакуоли; *m* — митохондрии; *nu* — нуклеола с прорибосомами (*nr*); *ns* — ядерный сок; *p* — пора в ядерной оболочке; *ps* — перинуклеарное пространство; *r* — рибосомы; *ve* — мелкие пузырьки.

Имеющиеся пока еще немногочисленные данные показывают, что ультраструктура эктоплазмы отличается от таковой эндоплазмы. В ней меньше митохондрий и других включений. Присутствуют микротрубочки. В псевдоподиях микротрубочки правильно ориентируются вдоль продольной оси, образуя как бы осевой скелет ложноножки. Число их может варьировать в широких пределах. Так, у *Globigerina bulloides* число их колеблется от 3 до 20 (Febvre-Chevalier) на одну псевдоподию. Этот осевой тяж не является постоянной сколько-нибудь стабильной структурой. Он может распадаться на отдельные микротрубочки, распыляющиеся в цитоплазме.

Цисты фораминифер

Многие современные фораминиферы способны образовывать, помимо раковины, временные оболочки, или так называемые цисты. Цисты фораминифер состоят в основном из посторонних частиц: песчинок, игл губок, обрывков нитчатых водорослей, различных фрагментов животного и растительного происхождения, мелко раздробленного органического материала — детрита и даже ксантосом. Кроме того, в некоторых случаях в состав стенки цисты, особенно в цистах, образующихся в связи с процессами размножения, могут входить продукты, вытолкнутые цитоплазмой: пустые оболочки переваренных микроорганизмов и различные протоплазматические включения. Цементируется весь этот материал псевдохитином, выделяемым ложноножками.

Цисты фораминифер образуются при различных условиях — при образовании новых камер, как это упоминалось выше (см. «Строение протоплазматического тела фораминифер»), а также перед началом процесса размножения; в последнем случае циста окружает всю раковину либо образует полушаровидный колпак, прикрывающий раковину, лежащую на субстрате. У некоторых прикрепленных фораминифер значительная часть раковины постоянно прикрыта цистой (*Cibicides lobatulus* (Walker et Jacob), *C. mediterranensis* (d'Orbigny), некоторые виды рода *Discorbis*).

Песчанистые оболочки таких форм, как *Iridia diaphana* Heron-Allen et Earland и *I. serialis* Le Calvez могут рассматриваться, скорее, не как агглютинированные раковины, а как цисты, лишь постоянно окружающие раковину в собственном смысле слова, в данном случае ложнохитиновую. В отличие от истинных раковин внешняя песчанистая оболочка *Iridia* не формируется непосредственно внешним слоем цитоплазмы, поскольку подстилается не протоплазматической мембраной, а слоем ложного (псевдо) хитина — собственно раковиной. Самым существенным для правильной оценки данного образования является то, что организм без ущерба может покинуть песчаную оболочку и вновь построить другую.

Учитывая, что современные представители рода *Iridia* являются достаточно специализированными и прошедшими долгий путь филогенетического развития в геологическом прошлом, трудно утверждать, что мы в данном случае имеем дело с примитивными отношениями. Но, вообще говоря, возможно, что первичные агглютинированные раковины возникли в процессе филогенеза из цист, способностью образовывать которые обладают, как известно, очень многие простейшие.

Ядерный аппарат

Покоящееся ядро. В нормальном состоянии все фораминиферы обладают по меньшей мере одним ядром.

Наличием одного ядра в течение всего жизненного цикла, за исключением периодов, непосредственно связанных с размножением, отличаются наиболее примитивные фораминиферы, а также планктонные формы (семейство глобигеринид). У более высокоорганизованных фораминифер одноядерными являются так называемые гамонты, т. е. особи, образующие по достижении зрелости половые элементы — гаметы: деление единственного ядра гамонта непосредственно предшествует образованию гамет. Агамонты, или иначе шизонты, т. е. особи, размножающиеся бесполым путем с образованием зародышей — агамет (зооспор, мерозоитов, бродяжек), обладающих у высших форм (Miliolidae, *Peneroplis, Elphidium, Planorbulina*), как правило, уже на ранних стадиях своего вегетативного существования значительным числом ядер. У низших форм (*Iridia, Myxotheca* и др.) многоядерная стадия, наоборот, всегда кратковременная, наступает в виде исключения лишь к концу жизни агамонта.

Ядро у наиболее примитивных фораминифер по своей форме более или менее шаровидное. У многокамерных и притом наиболее высокоорганизованных оно может быть вытянутым, иногда при этом снабженным четковидным пережимом. Отступление от шаровидной формы (Le Calvez, 1952) обусловливается токами цитоплазмы, формой отверстий, через которые ядро подчас проталкивается из камеры в камеру, а также формой внутренних полостей самих камер. В состав покоящегося ядра входят ядерный сок, или кариоплазма, ядрышки (иначе эндозомы или нуклеолы) и хроматиновое вещество, рассеянное в ядерном соке; ядро имеет в той или иной степени отчетливо выраженную оболочку. Отмечается, что у однокамерных гамонтов низших видов (из родов *Iridia*, *Webbinella*, *Saccammina*, *Technitella*) всего имеется более крупное ядро, чем у гамонтов многокамерных высших видов (*Planorbulina*, *Elphidium*, *Discorbis*, Miliolidae). Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1936, 1952), которому принадлежит приведенное наблюдение, считает, что в первом случае ядра не отдают цитоплазме столь значительной части своего содержимого, как во втором. Это увязывается с рассматриваемыми ниже особенностями строения ядерных оболочек тех и других форм.

Ядерная оболочка представляет собой перепонку, отделяющую со-

держимое ядра от вмещающей его цитоплазмы. У однокамерных форм она более плотная и достигает подчас толщины настоящей кутикулы; у таких форм крайне затруднен обмен веществ между ядром и цитоплазмой. У *Bathysiphon filiformis* G. O. Sars относительно толстая ядерная оболочка пористая, что облегчает обмен. У высших многокамерных форм она настолько тонкая, что обмен осуществляется путем диффузии (Le Calvez, 1938_2, 1952).

У некоторых форм, например у *Myxotheca arenilega* Schaudinn (рис. 5, *А*), наблюдается концентрическое расслаивание на внешний слой, содержащий эндозомы (ядрышки), и центральную часть, где локализуются хромосомы. У *Webbinella hemisphaerica* Jones, Parker et Brady (см. рис. 5, *Б*) выделяется подобный же наружный слой, но лучистый; более светлая центральная зона у *Webbinella* приобретает нитевидные элементы лишь в результате обработки фиксаторами (Le Calvez, 1938_1, 1952).

Ядрышки, или нуклеолы, или, как назвал их Я. Гофкер (Hofker, 1930), эндозомы — это многочисленные включения, встречающиеся в ядрах большинства фораминифер и наблюдаемые у живых особей, благодаря сильной светопреломляемости. Окрашиваются нуклеолы как кислыми, так и основными красками, но характерной для хроматина (ДНК) реакции Фельгена они не дают (Le Calvez, 1938_1, 1952). В зависимости от характера эндозом Л. Румблер (Rhumbler, 1911) выделил три типа ядер фораминифер.

Первый — суспензоидный, свойственный большинству песчанистых однокамерных форм (из родов *Bathysiphon, Rhabdammina, Technitella, Pelosina, Saccammina, Hippocrepinella, Rhynchosaccus, Iridia, Myxotheca, Webbinella*), а также представителям семейства Nodosariidae (*Dentalina, Nodosaria* и т. д.). Нуклеолы (эндозомы) ядер суспензоидного типа сферические, маленькие, причем неодинаковой величины, расположенные ближе к центру относительно мелкие, по мере приближения к периферии становятся более крупными. По мере роста ядра количество нуклеол постепенно увеличивается за счет их почкования или деления, с образованием бисквитообразных фигур.

Второй — эмульсоидный тип свойствен ядрам высших многокамерных фораминифер (Miliolidae, *Nubecularia, Eponides, Peneroplis, Cibicides, Discorbis, Planorbulina Elphidium*). Эти ядра по форме очень изменчивы: они имеют то тонкогубчатую, то пузырчатую (альвеолярную) структуру; иногда с поверхности изрыты углублениями.

Третий — альвеолидный тип — пузырчатые ядра, характеризующиеся смешением эндозомного вещества и кариоплазмы. Подобного типа ядра отмечались для пелагических фораминифер *Orbulina universa* d'Orbigny, *Globigerina* sp., *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny). У двух первых (см. рис. 5, *В*) вещество эндозом собрано в одной половине ядра, тогда как другая занята относительно прозрачным веществом. Крупное амебоидное ядро у *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny) содержит в себе широкие полосы слабо окрашивающихся эндозомных зерен, заключенных в густую кариоплазму.

Хроматин лишь у пластогамных форм с амебоидными гаметами, таких как *Spirillina vivipara* Ehrenberg и *Patellina corrugata* Williamson, достаточно восприимчив к специфическим для него ядерным краскам; у этих форм в покоящемся ядре могут наблюдаться хромосомы в виде спутанных нитей, содержащих в себе базофильные зерна — хромомеры. У прочих фораминифер, даже при значительных размерах ядра, хроматин в покоящемся состоянии последнего почти неразличим; обнаружить его удается лишь при митозах (кариокинезах), особенно в процессе гамогонии. Не исключена возможность, что нитевидные элементы «мозговой оболочки» ядра *Webbinella* хроматиновой природы, однако, у этого рода до сих пор не удалось наблюдать митозы.

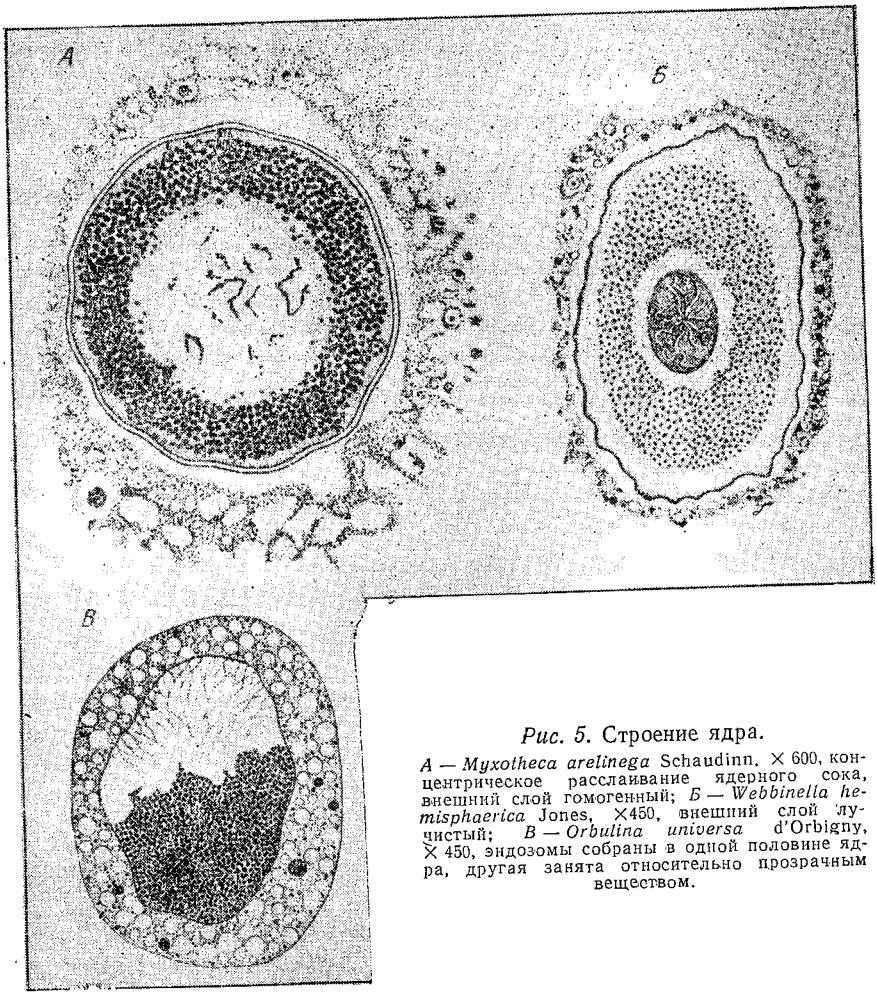


Рис. 5. Строение ядра.

А — Myxotheca arelinega Schaudinn, × 600, концентрическое расслаивание ядерного сока, внешний слой гомогенный; *Б — Webbinella hemisphaerica* Jones, ×450, внешний слой лучистый; *В — Orbulina universa* d'Orbigny, × 450, эндозомы собраны в одной половине ядра, другая занята относительно прозрачным веществом.

Ультраструктура ядра фораминифер. Наряду с цитоплазмой в настоящее время в основных чертах изучена и ультраструктура ядра фораминифер (см. ссылки на основные работы по электронной микроскопии фораминифер), хотя многие стороны тонкого строения ядра остаются еще не известными. Ядерная оболочка у всех изученных видов фораминифер, как и у прочих эукариотов, состоит из двух мембран с перинуклеарным пространством между ними. Поры в оболочке обнаружены также у всех изученных видов. У *Globigerina bulloides,* например, диаметр пор ядра агамонта составляет 60—65 нм, расстояние между порами 30—40 нм (Febvre-Chevalier, 1971). Наружная мембрана тесно связана с мембранами эндоплазматического ретикула, в который она местами непосредственно переходит. У некоторых фораминифер (однокамерная *Ovammina opaca,* по данным Dahlgren, 1967_1) обнаружено, что оболочка ядра выросших гамонтов образует пальцевидные выросты («nuclear villi»), обнаруживаемые лишь под электронным микроскопом. Благодаря этому общая поверхность ядра и площадь соприкосновения ее с цитоплазмой сильно возрастает (по сравнению с гладкой поверхностью). У агамонтов подобные выросты не найдены.

У многих фораминифер, кроме двойной ядерной мембраны, электронный микроскоп обнаруживает дополнительные структуры, увеличивающие толщину и прочность ядерной оболочки. У *Ovammina opaca,* например, под ядерной мембраной располагается состоящий из тончай-

ших фибрилл волокнистая пластинка («fibrous lamina») толщиной около 0,5 мкм (см. рис. 4). У *Globigerina* имеется два прилежащих к ядерной оболочке фибриллярных слоя: один снаружи, другой изнутри. Эти структуры опорного характера напоминают аналогичные образования у голых амеб (Roth, Obetz, Daniels, 1960).

Хроматиновые компоненты ядра (дающие положительную реакцию Фельгена) обнаруживают у фораминифер характерную для эукариотного ядра ультраструктуру — они слагаются из элементарных фибриллей ДНП диаметром около 100—120 Å.

Нуклеолы, число, положение и размеры которых в ядрах фораминифер широко варьируют (см. с. 22), обнаруживают гранулярную структуру. У Globigerina К. Фебвр-Шевалье (Febvre-Chevalier, 1971) описывает гранулы разных размеров. Наиболее крупные из них диаметром 13—15 нм, по-видимому, выходят в цитоплазму и становятся рибосомами. Таким образом, формирование прорибосом происходит в нуклеолах.

Деления ядер фораминифер

Различные типы деления

Деления ядер фораминифер могут протекать по-разному. В некоторых случаях наблюдаются настоящие митозы[2], лишь несколько отличающиеся от типичного. Особенностями митоза фораминифер являются, во-первых, сохранение ядерной оболочки на всех стадиях процесса деления, во-вторых, внутриядерное положение центросом с их центриолями. Деление ядра у фораминифер в некоторых отношениях (сохранение оболочки, внутриядерное положение центросом) напоминает деление микронуклеуса у ресничных инфузорий. У фораминифер имеют место многочисленные случаи уклонений от нормального хода митотического деления. При этом необходимо отметить, что характер деления ядра у фораминифер зависит в основном от двух причин: от степени насыщенности ядра хроматином и от фазы жизненного цикла. У видов, ядра которых богаты хроматином (интенсивно окрашивающиеся ядерными красками и дающие отчетливую реакцию Фельгена), митозы агамогонии не отличаются заметно от митозов, происходящих при гамогонии: и в том и в другом случае это нормальные митозы, при которых наблюдаются центриоли, веретено, хромосомы. У видов, ядра которых бедны хроматином, деления ядра при агамогонии в бо́льшей или меньшей мере уклоняются от типичных митозов, а при гамогонии характерная для митотического деления картина наблюдается лишь начиная со второго деления; при первом происходит отделение части компонента ядра, не играющих роли при последующих делениях (Lister, 1895; 1895; Schaudinn, 1895_2; Myers, 1936; Le Calvoz, 1938_1, 1950, 1953; Grell, $1957_{1,2}$, $1958_{1,2}$, 1959).

При упоминавшемся выше двойственном характере — дуализме ядер, наблюдаемом у некоторых фораминифер, наиболее типичные — нормальные митозы свойственны так называемым генеративным ядрам, тогда как деление ядер, которые принято называть соматическими, более или менее значительно уклоняется от нормы.

Особняком стоят те митотические деления, с которыми связаны явления «созревания ядра» — мейоза, сопровождающиеся редукцией хроматина, т. е. сокращение диплоидного (полного) числа хромосом до гаплоидного (половинного). Митозы, происходящие в процессе мейоза, в частности первый из них, отличаются рядом существенных особенностей и заслуживают самостоятельного рассмотрения.

---

[2] Мы не считаем нужным давать описание типичного митоза, ибо этот материал читатель найдет в любом учебнике цитологии, гистологии и общей биологии.

Наиболее полная и четкая картина митоза была описана Ж. Ле Кальвец для *Iridia lucida* (Le Calvez, 1938$_1$). Первое деление гаплоидного ядра гамонта протекает у этого вида следующим образом.

В интерфазе находящееся в состоянии покоя ядро настолько слабо воспринимает окраску, что на микроскопических препаратах с трудом отличимо от окружающей его цитоплазмы (рис. 6, *А*). Покоящееся ядро ограничено тонкой оболочкой, заполненной коагулирующим под влиянием фиксатора ядерным соком. В узлах петель этого последнего на фиксированных и окрашенных препаратах видны лишь небольшие вздутия; глыбки хроматина не заметны.

С началом профазы (рис. 6, *Б*) ядро начинает окрашиваться интенсивнее, в отдельных петлях его содержимого появляются хромофильные, т. е. восприимчивые к окраске зернышки. К концу профазы (рис. 6, *В*) из хроматина внутри ядра образуется тонкая и очень сильно извитая клубком лента. Различить в составе этой ленты отдельные хромосомы не удается. Не отмечается также расщепление ленты вдоль на хроматиды, равно как не видны еще центросомы.

В прометафазе (рис. 6, *Г*) обособляются отдельные хромосомы. Они извиваются меньше, чем хроматиновая лента на предшествующей стадии. Каждая из хромосом перегибается пополам и примыкает своим изломом к небольшой эксцентрично расположенной площадке на внутренней поверхности оболочки ядра. Свободные ветви хромосом располагаются при этом веерообразно внутри ядра. Концы каждой хромосомы при этом видимы вполне отчетливо. К концу профазы появляются две пластинчатые центросомы (центриоли), каждая из которых является местом схождения конуса нитей веретена.

В начале метафазы центросомы расходятся в направлении к полюсам, но не достигают их, оставаясь на одной стороне ядра (рис. 6, *Д*). Хромосомы укорачиваются, становятся соответственно толще и принимают типичную для рассматриваемой стадии V-образную форму. К перегибам хромосом в это время прикрепляются нити веретена. При этом, как это характерно для метафазы фораминифер, в отличие от типичного митоза многоклеточных, перегибы всех хромосом продолжают оставаться направленными в одну сторону — в ту, где находятся центросомы. Расщепление хромосом начинается от места их прикрепления к нитям веретена и постепенно распространяется вдоль ветвей хромосомы. Этим завершается метафаза.

В начале анафазы (рис. 6, *Е*) хромосомы расходятся к занимающим эксцентричное по отношению к полюсам положение центросомам. Против этих последних на поверхности ядра на названной стадии возникают небольшие вздутия. Само ядро приобретает при этом характерную в данном случае асимметричную форму. При разглядывании дочерних веретен с полюса отчетливо видно по шести V-образных хромосом (гаплоидное их число для *Iridia lucida* Le Calvez; рис. 6, *Ж*). Обращают на себя внимание неодинаковые размеры хромосом: две из них меньше остальных четырех. Эти небольшие хромосомы изогнуты не под острым, а почти под прямым углом, их ветви почти прямые и торчат своими концами в сторону меньшей вздутости ядерной оболочки. К концу анафазы ядро удлиняется, а дочерние хромосомы соответственно расходятся дальше и дальше, удлиняясь при этом навстречу друг другу (рис. 6, *З*, *И*).

В самом начале телофазы в средней части ядра образуется перетяжка и оно приобретает бисквитообразную форму. Хромосомы на этой стадии еще видны, хотя и не так отчетливы, как прежде (рис. 6, *К*). На более поздней стадии телофазы дочерние ядра отшнуровываются

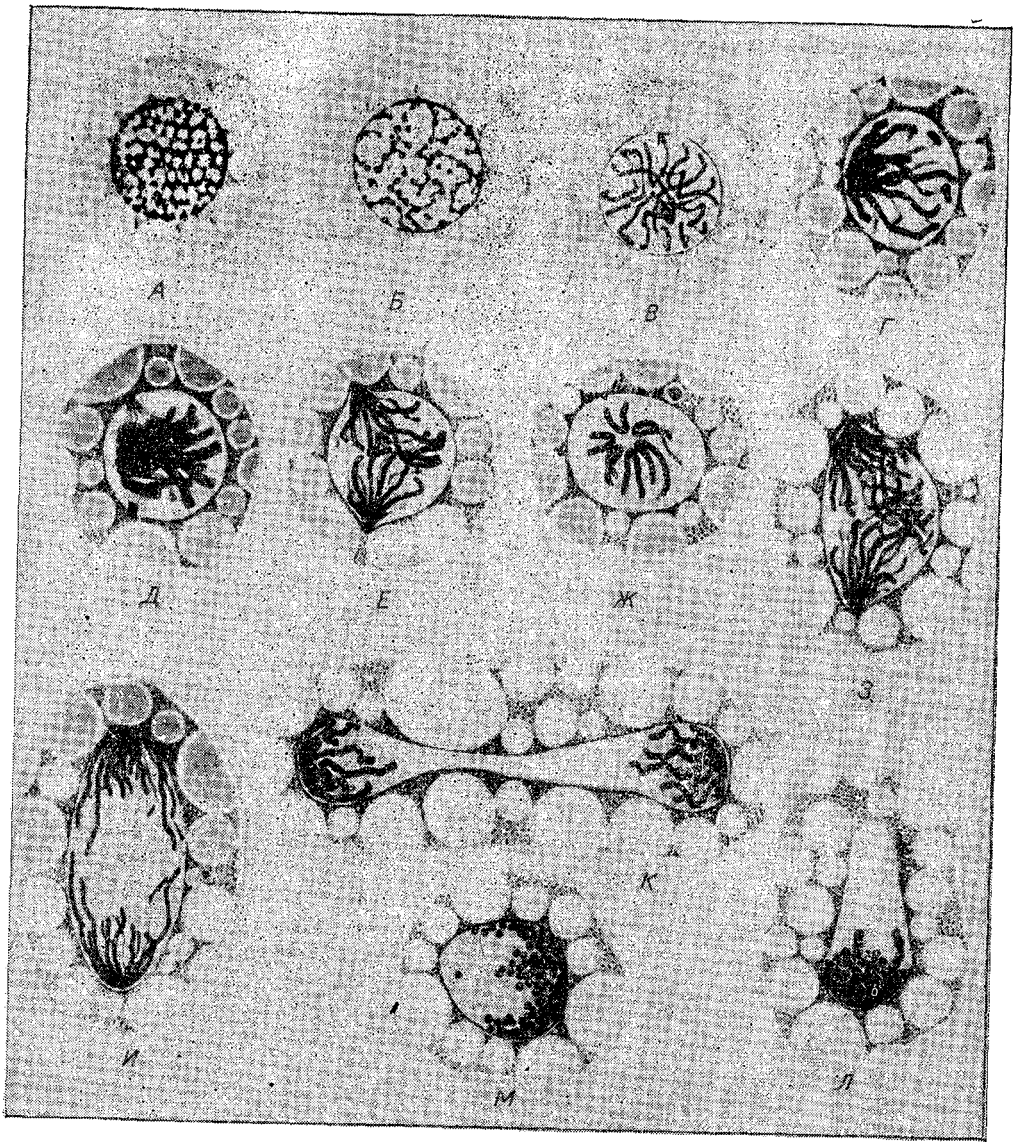


Рис. 6. Iridia lucida Le Calvez. Митотическое деление вторичного ядра гамонта.

А — стадия покоя — интерфаза через 4 ч 30 м после начала растворения первичного ядра (кариолиза); *Б* — предпрофаза, начало образования хромосом; *В* — конец профазы, хромосомы вполне обособились; *Г* — прометафаза, полярное расположение хромосом — каждая из них складывается посередине и все изгибы поворачиваются эксцентрично к одной точке, а свободные концы хромосом развертываются веером на остальном пространстве ядра; *Д* — метафаза, появившиеся под оболочкой ядра пластинчатые центриоли расходятся к полюсам, образуя веретено; *Е* — начало анафазы, дочерние хромосомы почти полностью обособлены; *Ж* — то же, вид с полюса, хромосомы V-образной формы; *З* — несколько более поздняя анафаза; *И* — поздняя анафаза, веретено симметричное, хромосомы разошлись к полюсам, хромосомы-гомологи противопоставлены друг другу; *К* — переход к телофазе — перешнуровывание дочерних ядер; *Л* — разобщение дочерних ядер, распад хромосом — телофаза; *М* — возвращение ядра к сферической форме, окончание распада хромосом — поздняя телофаза, переход к интерфазе. Все изображения даны при × 3500. Окраска железным гематоксилином (Le Calvez, 1938).

одно от другого и затем постепенно переходят в состояние интерфазы (рис. 6, *Л*, *М*).

Деления ядра, отвечающие понятию нормальных для фораминифер митозов, наблюдаются у таких фораминифер, как *Myxotheca arenilega*

Schaudinn (Føyn, 1936), *Patellina corrugata* Williamson (Grell, 1959), *Rotaliella roscoffensis* Grell (Grell, 1957_2), *Glabratella sulcata* Grell (Grell, 1958_2), *Rubratella intermedia* Grell (Grell, 1958_1). Из всех этих видов только у *Myxotheca* картина митоза очень напоминает отношения, описанные выше для *Iridia*. У остальных четырех видов обычные митозы (не связанные с мейозом) несколько упрощены. Главная их особенность — отсутствие отчетливых центриоль.

Нетипичные митозы

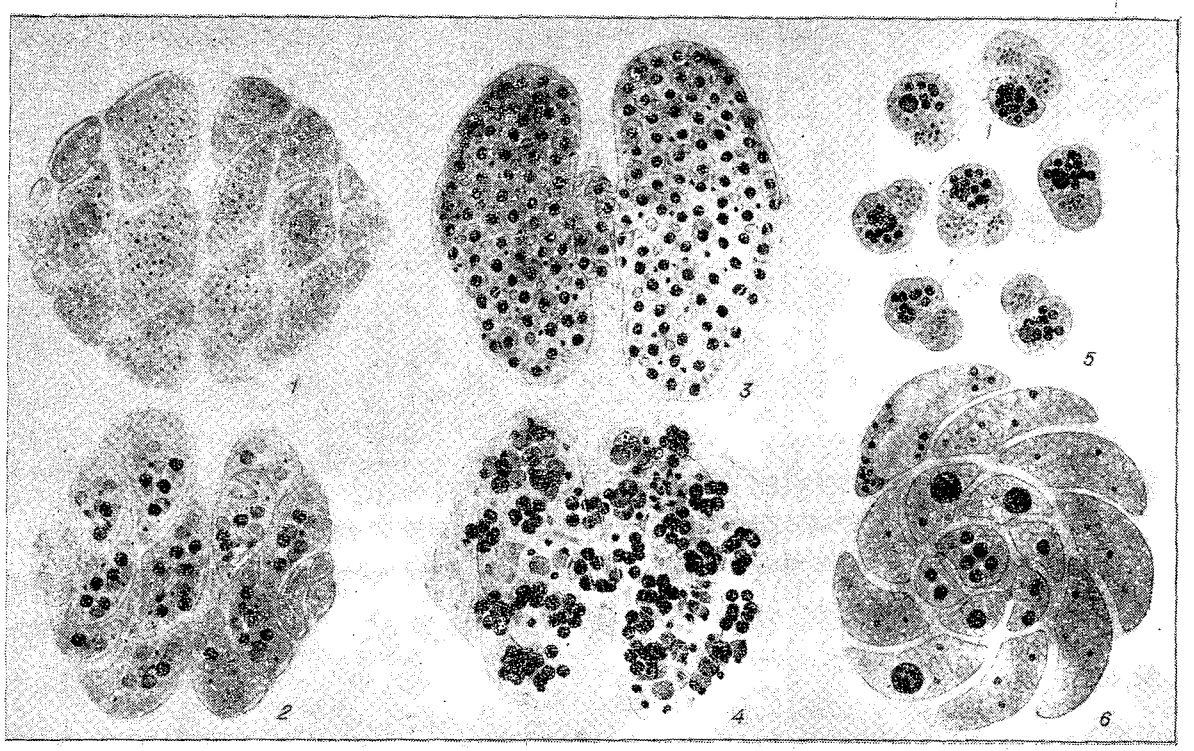
В ряде случаев, например при агамогонии у *Iridia lucida* Le Calvez, деление ядра значительно уклоняется от типичного митоза (Le Calvez, 1938_1). У названного вида хромосомы при делении ядра различимы лишь с трудом, внутриядерные центросомы образованы скоплением диффузного хромофильного (т. е. восприимчивого к окраскам) вещества; обособленные центриоли неразличимы. Многочисленные нуклеолы, присутствующие в ядрах агамонтов, при делении не исчезают, а лишь распределяются между двумя дочерними ядрами. У *Planorbulina mediterranensis* d'Orbigny, по данным Ж. Ле Кальвец, а, кроме того, у *Cibicides lobatulus* (Walker et Jacob), по Л. Румблеру (Rhumbler, 1911), деления ядра сильно уклоняются от нормальных митозов в силу того, что и хроматин, и вещество нуклеолы, и центросома сосредоточены в так называемой кариосоме или кариоцентросоме, находящейся в средней части ядра и по внешнему виду сходной с обычной, но крупной нуклеолой. При делении такого кариосомного ядра хромосомы неотчетливы или вовсе незаметны, так как слабо рассредоточиваются, во-первых, и маскируются веществом нуклеолы — во-вторых. Кариосомные, или иначе пузырьковидные, ядра широко распространены среди простейших, особенно среди амеб, но для фораминифер они представляют исключение.

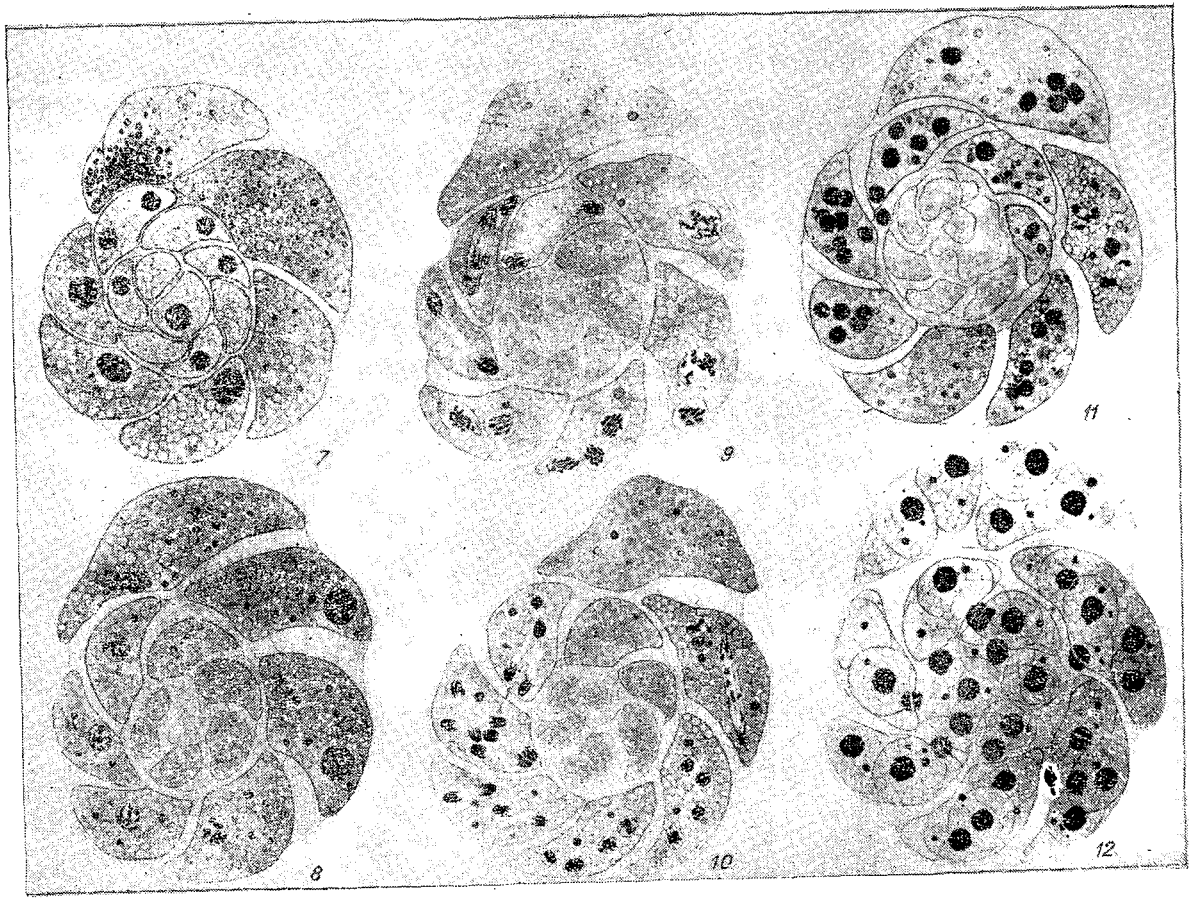
К нетипичным митозам следует отнести незавершенные деления, которые претерпевают дегенерирующие, так называемые соматические, ядра у некоторых фораминифер, изученных К. Греллом (Grell, $1956_{1,2}$, 1957_2, $1958_{1,2}$, 1959): *Rotaliella heterokaryotica* Grell, *R. roscoffensis* Grell, *Rubratella intermedia* Grell, *Glabratella sulcata* Grell. У всех этих видов в результате следующих за оплодотворением метагамных делений, одного или нескольких, возникают двоякого рода ядра: во-первых, «генеративные», превращающиеся после ряда обычных делений и затем мейоза в ядра гамет («эмбрионов», зооспор, бродяжек), и, во-вторых, «соматические» (иногда несколько «соматических» ядер), несущие в отличие от «генеративных» ядер чисто вегетативные функции и не участвующие в процессах размножения путем агамогонии. Однако соматическое ядро, как бы следуя за претерпевающими явления мейоза «генеративными» ядрами, также начинает делиться: вступает в профазу, отличную, правда, в морфологическом отношении от нормальной профазы первого деления мейоза. С наступлением метафазы нормальный ход деления еще больше нарушается — хромосомы вместо того, чтобы сосредоточиться у экватора веретена, беспорядочно расползаются по его нитям. Вскоре растворяется ядерная оболочка, веретено растворяется в цитоплазме, а хромосомы рассеиваются и в дальнейшем резорбируются (рис. 7).

Дж. Листером (Lister, 1894, 1895) для *Elphidium* и Ф. Винтером (Winter, 1907) для *Peneroplis* отмечались амитозы, т. е. так называемое прямое деление ядра, происходящее путем простого его перешнуровывания, без обособления при этом хромосом, центросом и веретена. Но эти устаревшие указания едва ли достоверны.

Рис. 7. Нетипичный митоз на примере *Glabratella sulcata* Grell.

1 — копуляция двух гамонтов; *2* — стадия гамогонии; *3* — гаметы; *4* — стадии метагамного развития; *5* — юные (молодые) агамонты (два из них уже имеют образовавшиеся новые камеры); *6* — взрослый гамонт с 3 соматическими и 11 генеративными ядрами; *7* — взрослый агамонт с 3 соматическими и 7 генеративными ядрами (мейотическая профаза); *8* — агамонт с 2 соматическими и 4 генеративными ядрами (диакинез); *9* — первое мейотическое деление генеративных ядер (частично в мета- и частично в анафазе), три соматических ядра; *10* — одно соматическое ядро предельно удлиненное, другие уже распались; *11* — конец второго мейотического деления, в предпоследней и в предпредпоследней камерах пикнотические остатки соматических ядер; *12* — образование агамет. Составлено по К. Греллу (Grell, 1958₂).




7
9
11
8
10
12

Явления мейоза находят свое выражение в двух быстро следующих друг за другом делениях ядра, сопровождающихся сложными перестройками хромосом. В результате мейоза происходит преобразование диплоидного (парного) комплекса хромосом в одинарный (гаплоидный). Место мейоза в цикле развития животного или растения, как упоминалось выше, может быть различным; в типичной форме наблюдается при образовании половых элементов у многоклеточных животных (при овогенезе и сперматогенезе). Основные этапы его изображены на рис. 8.

В результате слияния гамет (для простоты изображены одинаковые гаметы — изогаметы) восстанавливается полное (диплоидное) число хромосом, в данном примере — 4 (рис. 8, *А*, *Б*). Хромосомы конъюгируют попарно — короткие гомологи между собой, длинные — тоже и т. п. (рис. 8, *В*). Несколько позже, на стадии, соответствующей профазе, каждая хромосома расщепляется вдоль на две хроматиды, которые остаются, однако, сопряженными при помощи кинетохоров (центромеров), обозначенных на схеме белыми кружочками посередине хромосом. При этом образуются четверные группы хроматид (будущих хромосом) — тетрады; одна из четырех длинных хромосом в нашем примере, другая — из четырех коротких (рис. 8, *Г*). В анафазе первого (редукционного) деления к противоположным полюсам веретена расходятся попарно соединенные между собой кинетохорами хроматиды — диады (рис. 8, P_1).

Переход ко второму (эквационному) делению мейоза происходит, минуя стадию покоя,— интерфазу, а также в значительной мере телофазу редукционного и профазу эквационного делений. Место этих трех фаз занимает так называемый интеркинез, во время которого не происходит деспирадизации хромосом. Вслед за стадией интеркинеза непосредственно наступает метафаза эквационного деления. Это последнее приводит к образованию гонов — клеток, ядра которых содержат в себе гаплоидное число хромосом. В данном случае — по два. При эквационном делении гомологичные хромосомы, входящие в состав каждой диады, попадают в различные дочерние ядра (рис. 8, P_2). Как нетрудно понять из прилагаемой схемы, при образовании гонов может возникнуть четыре комбинации хромосом, две из которых будут соответствовать комбинациям начальных гамет (см. рис. 8, *А*).

Для первого (редукционного) деления мейоза выделен ряд стадий, носящих особые названия. Так, в ранней профазе этого деления, на лептотенной стадии (греч. λεπτός — тонко, утонченно и ταινία — лента, повязка) хромосомы образуют длинные тонкие нити, в которых иногда заметна дифференцировка на продольные нити — хроматиды. Кроме того, по длине хромосом на известном расстоянии друг от друга располагаются хромофильные узелковидные вздутия — хромомеры, воспринимающие ядерные краски. Хромомеры отделены один от другого слабо воспринимающими окраску промежутками. Спустя некоторое время, на так называемой зиготенной стадии, начинается спаривание гомологичных хромосом с одного конца и распространяется далее, «как на застежке — молния» (буквально — reissverschlussartig; Grell, 1956_1). Эта стадия называется иногда «стадией букета», из-за того, что хромосомы, сходясь к одной из сторон ядра, веерообразно расходятся к другой. Далее следует пахитенная стадия, для которой характерно укорачивание и утолщение спаренных хромосом с явственным разделением каждой из них на две хроматиды. Диплотенная отличается от предыдущей тем, что гомологичные хромосомы начинают вновь удаляться одна от другой, хотя между ними и сохраняется соединение в местах хиазм. На-

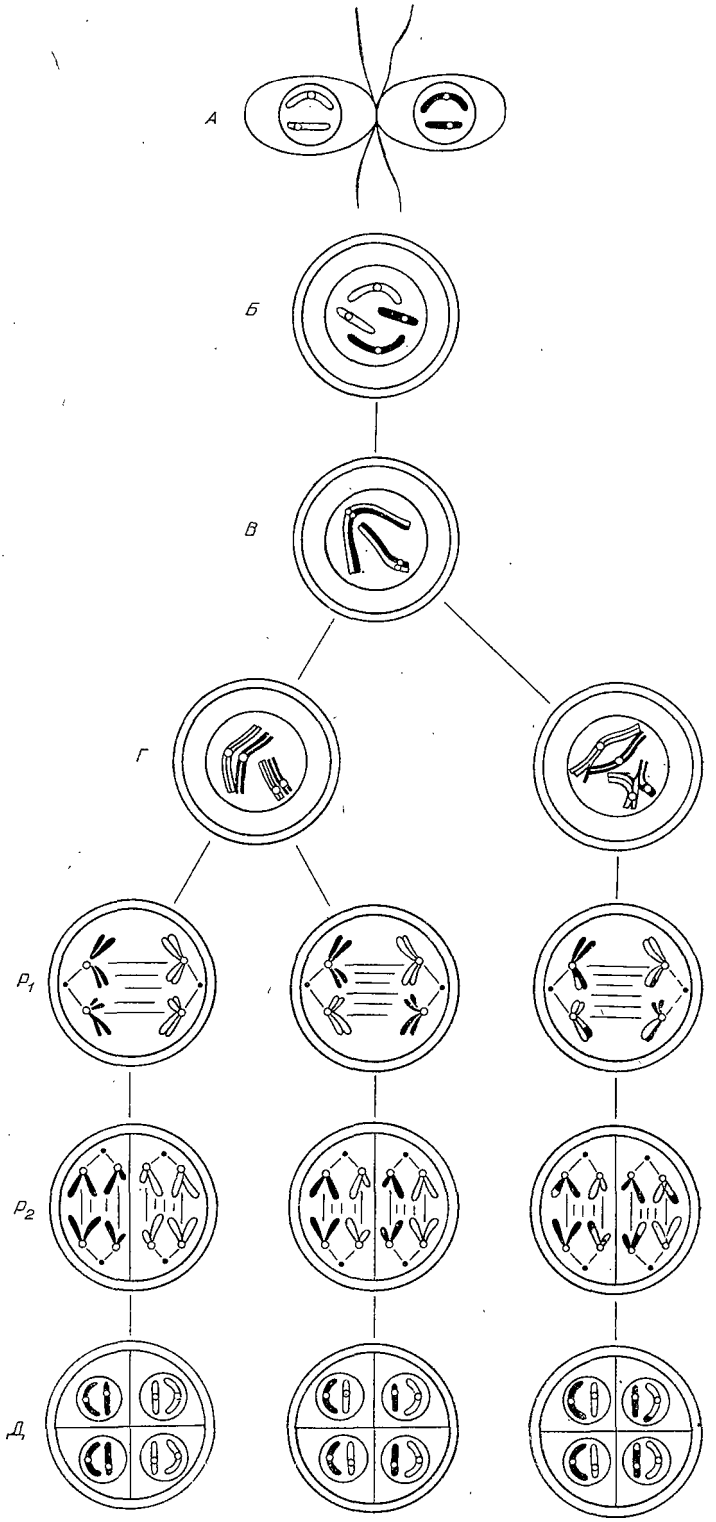


Рис. 8. Схема внешнего развития двустадийного мейоза.

А — копуляция гамет; *Б* — зигота; *В* — копуляция гомологичных хромосом; *Г* — образование четверных групп хроматид — будущих хромосом; P_1 — в анафазе хроматиды расходятся попарно к противоположным полюсам веретена; P_2 — гомологичные хромосомы попадают в различные дочерние ядра; *Д* — гоны.

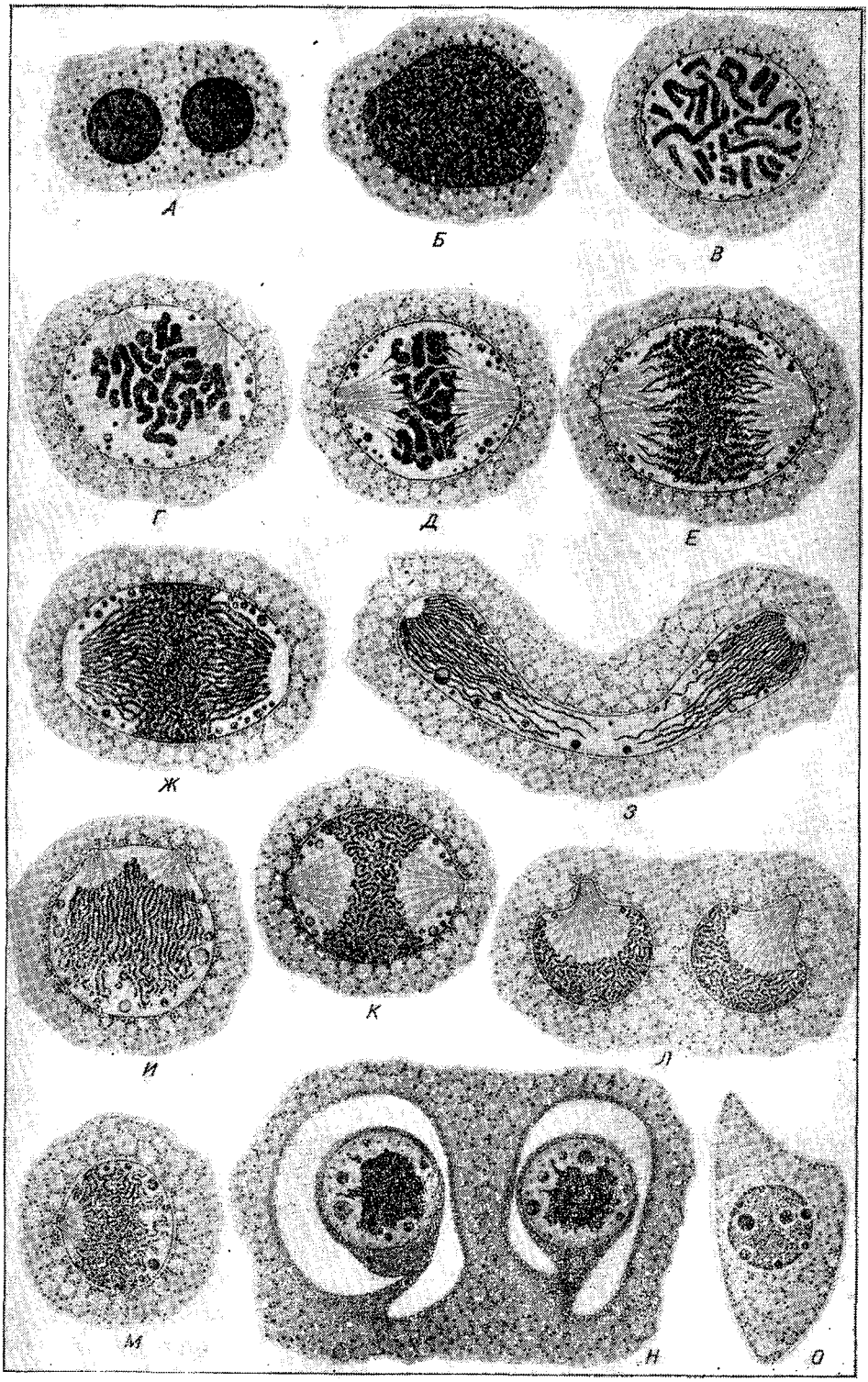


Рис. 9. Patellina corrugata Williamson. Деления ядра — мейоз.

А — покоящиеся ядра молодого шизонта перед его выходом из копуляционной цисты; *Б* — ранняя профаза редукционного деления — «спиремоидное» состояние ядра; *В* — средняя стадия профазы — зиготенная; состояние «стрепсинемы»; *Г* — диакинез, веретено еще боковое — центросомы оформились, но не успели разойтись к полюсам, хромосомы беспорядочно группируются в срединной области ядра; *Д* — метафаза, симметричный митоз, начало оттягивания «насадок» хромосом к по-

конец, в так называемом диакинезе нити веретена прикрепляются к кинетохорам, вслед за чем наступает метафаза редукционного деления с характерной для нее коориентировкой хромосом.

Мейоз у фораминифер

Наиболее подробно явления мейоза среди фораминифер изучены у *Patellina corrugata* Williamson Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1938$_1$, 1953) и К. Греллом (Grell, 1959). Ядра агамонта (рис. 9, *А*), образующиеся в числе 2—25 (обычно 4) путем обычного митоза из диплоидного ядра зиготы, с достижением диаметра около 25 мкм приходят в активное состояние; это наступает через несколько часов после инцистирования агамонта (рис. 9, *Б*). Хромосомы принимают при этом вид спутанного клубка, так называемое «спиремоидное состояние», которое отвечает лептотенной стадии. На этой стадии не удается еще различать присутствие пар хромосом — гомологов.

Вслед за «спиремоидной стадией следует своеобразная стадия, установленная К. Греллом, на которой гомологи ведут себя по типу «стрепсинемы»; это состояние отвечает, по-видимому, зиготенной стадии (рис. 9, *В*). Характерного для этой стадии состояния «букета» у *Patellina corrugata*, однако, не наблюдалось. На следующей — пахитенной стадии происходит утолщение хромосом, уменьшение числа их изгибов, значительное укорачивание. Уже на этой стадии хромосомы представляются в виде двойных червеобразных тяжей, более или менее равномерно распределенных внутри ядра. Несколько позже, еще до диакинеза (т. е. до появления центросом), видимо, на диплотенной стадии происходит разверзание продольной щели, разделяющей партнеров, благодаря чему еще до образования веретена хромосомы оказываются разобщенными и сгруппированными тетрадами. Отчетливо выраженных явлений конъюгации хромосом у *Patellina corrugata* не наблюдалось. С появлением центросом наступает стадия диакинеза. Как и обычно у фораминифер, центросомы появляются в данном случае у внутренней поверхности оболочки ядра; центриоли первоначально сближены, но вскоре начинают расходиться наподобие стрелок компаса (рис. 9, *Г*). Эта стадия, отвечающая поздней профазе или прометафазе, характеризуется беспорядочным еще расположением хромосом.

Следующая стадия деления — метафаза — характеризуется окончательным расхождением центросом к полюсам, где образуются соответствующие им выступы — сосочки ядерной оболочки; под каждым таким сосочком находятся по две центриоли, каждая из которых представляет собой миниатюрную пластинку, обособленную от другой и плотно прилегающую к оболочке (рис. 9, *Д*). Образование уже в данной фазе редукционного деления двух центросом можно рассматривать как подготовительную стадию к следующему делению — эквационному. Фактически, в метафазе с каждой стороны (со стороны каждого из полюсов) образуется по два пучка нитей веретена, которые, однако, почти полностью перекрывают друг друга в срединной (экваториальной) части и поэтому как самостоятельные пучки почти неразличимы.

Неравномерно до этого расположенные хромосомы становятся V-образными; ветви их, правильные и массивные, несут по всей длине

люсам; хорошо видны тетрады; *Е* — анафаза, скручивание дочерних хромосом штопором попарно; *Ж* — конец анафазы; *З* — телофаза, растягивание и начало перешнуровывания ядра; *И* — интеркинез, появление отчетливых центросом; *К* — метафаза эквационного деления, спутанные хромосомы в срединной части ядра; *Л* — обособившиеся дочерние ядра — телофаза, колпачки хромосом удалены от центросом; *М* — восхождение центросом к центрам, начало распада хромосом — поздняя телофаза; *Н* — обособление начальных камер будущих гамонтов, распыление хроматина — конец телофазы; *О* — покоящееся ядро молодого гамонта в момент его выхода из цисты шизогонии (часть среза). Изображения даны при ×1200, за исключением *И* — *М*, выполненных при ×1600. *Окраска железным гематоксилином и эозином* (Le Calvez, 1938). *В* и *Е* заимствованы у Грелла (Grell, 1959); при этом *Е* — вместо изображения той же стадии у Ле Кальвец.

кольцевидные утолщения; внешне хромосомы производят впечатление стопки дисков, что, по мнению Ж. Ле Кальвец, происходит из-за плотной спирализации. Верхушка каждой из ветвей хромосомы заканчивается сужением — насадкой, к которой в данном случае прикрепляется нить веретена, а не к расположенному на V-образном перегибе кинетохору, как это бывает обычно. По данным К. Грелла (Grell, 1959), на этой стадии резко бросается в глаза наметившееся еще на стадии диакинеза (в прометафазе) неравенство размеров хромосом, отдельные тетрады которых, образованные, естественно, равновеликими компонентами, видны при этом достаточно отчетливо (см. рис. 9, *Д*), особенно выделяется тетрада крупных хромосом посредине. В анализе происходит перемещение концов хромосом вдоль нитей веретена к полюсам; сильно спирализированные первоначально хромосомы растягиваются, причем получается характерная картина — как бы вложенные одна в другую две штопорообразные нити (рис, 9, *Е*).

В дальнейшем каждая из хромосом, входящих в пару, отделяется от своей партнерши (рис. 9, *Ж*). Соответственно у каждого из полюсов оказывается диплоидное число хромосом или гаплоидное число диад. В самом конце анафазы (к началу телофазы) ядро значительно удлиняется, образуя характерный двойной мешок; центросомы на этой стадии неотчетливы (рис. 9, *З*). Несколько позже ядро перешнуровывается в месте пережима. В каждом из дочерних ядер парные хромосомы, образующие диады, уплотняются и укорачиваются, отходя при этом от снова хорошо обозначенных и уже несколько разошедшихся на этой стадии центросом (рис. 9, *И*). Эта стадия отвечает интеркинезу и замещает конец телофазы и редукционного деления и интерфазу, а также профазу и прометафазу эквационного деления.

С началом метафазы этого деления две пластинчатые центриоли, унаследованные от предыдущего митоза, быстро расходятся к полюсам, образуя два веретена; в срединной (экваториальной) области на этой стадии формируется экваториальный клубок (рис. 9, *К*). Анафазы в данном делении, строго говоря, нет, поскольку происходит лишь распределение хромосом между двумя дочерними ядрами; разделение последних идет путем перетяжки, с образованием характерных парашютообразных фигур (рис. 9, *Л*); выступ на поверхности дочернего ядра соответствует положению центросомы. Эта последняя в дальнейшем исчезает, хромосомы деспирализуются (см. рис. 9, *И*) и ядро переходит в состояние покоя — интерфазы (рис. 9, *О*) в качестве уже гаплоидного ядра гаметы.

По данным К. Грелла (Grell, 1956_1), явления мейоза хорошо выражены у другого относительно примитивного вида фораминифер — у *Myxotheca arenilega* Schaudinn (рис. 10). У этого вида образуется характерная фигура «букета» на зиготенной стадии профазы редукционного деления. Кроме того, в конце зиготенной, на пахитенной и, возможно, на диплотенной стадиях, хромосомы, сперва длинные и тонкие, затем короткие и утолщенные, оказываются перевитыми попарно одна с другой. Очень интересно поведение нуклеол у *Myxotheca arenilega*, образующих в покоящемся ядре агамонта этого вида, как известно, скопление в форме скорлупы почти непосредственно под оболочкой ядра. Нуклеолы у *Myxotheca* сохраняются на своем месте до конца профазы редукционного деления, в метафазе они оказываются в основном сосредоточенными в экваториальной области веретена, а в течение анафазы и телофазы полностью растворяются в кариоплазме (ядерном соке).

Явления мейоза описывались К. Греллом и у изученных им *Rotaliella heterocaryotica* Grell (1954, 1956_1) и *R. roscoffensis* Grell (1957_2). У этих видов мейоз начинается с набухания трех генеративных ядер, находящихся первоначально в пролокулуме (начальной или эмбрио-

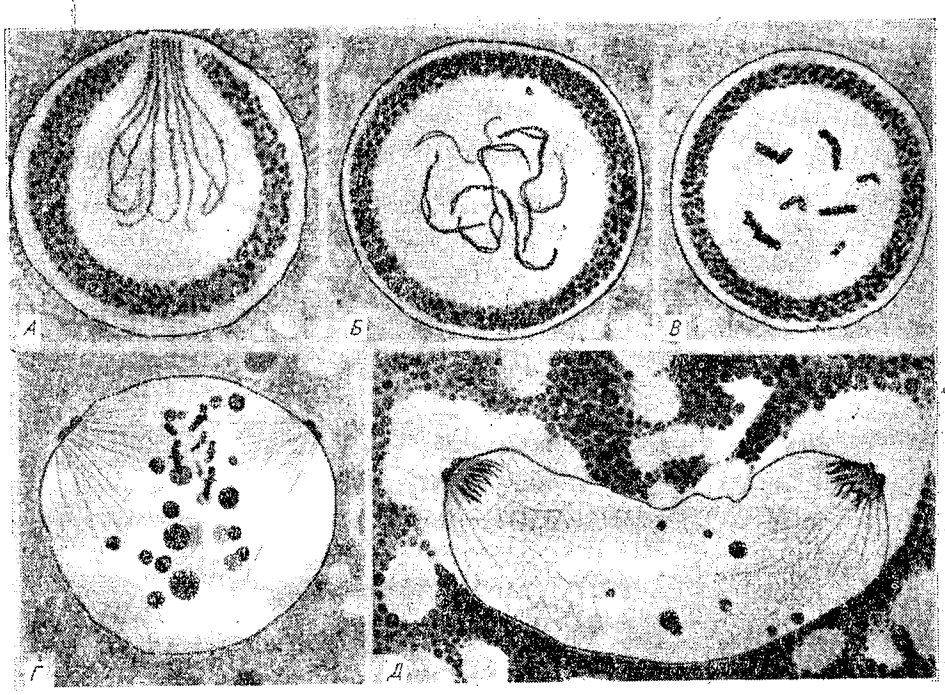


Рис. 10. Myxotheca arenilega Schaudinn. Стадии первого мейотического деления. *А — В* — профаза; *Г* — метафаза; *Д* — телофаза. × 850 (Grell, 1956).

нальной камере) раковины (рис. 11). Четвертое — «соматическое» ядро очень рано перемещается в одну из последующих камер. С началом набухания за ним следуют и генеративные ядра. У *Rotaliella roscoffensis* они задерживаются в предпоследней камере, где и претерпевают свойственные процессу мейоза изменения. Явления конъюгации хромосом у названных видов *Rotaliella* неотчетливы, хотя К. Греллом отмечается стрепситенная стадия с обвивающими одна другую спаренными хромосомами. Диплотенная стадия не установлена. В диакинезе отчетливо видны «биваленты», образовавшиеся в результате спаривания хромосом. Сходным образом, по данным К. Грелла (Grell, $1958_{1,2}$), протекает мейоз и у исследованных им *Rubratella intermedia* Grell и *Glabratella sulcata* Grell.

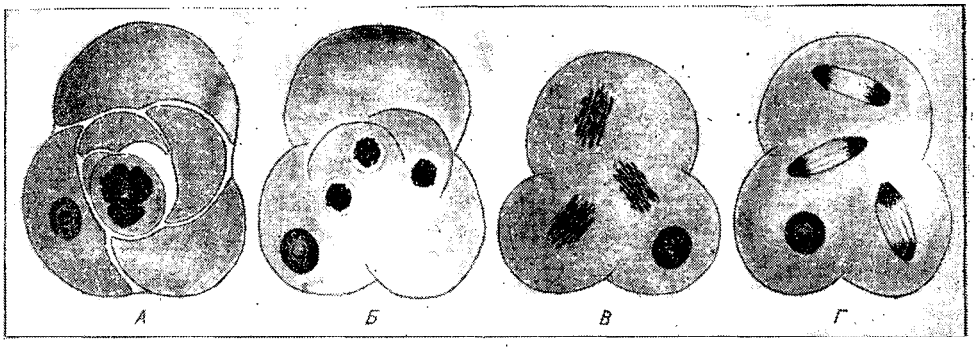


Рис. 11. Rotaliella heterocaryotica Grell. Стадии первоначального мейотического деления. *А* — фаза покоя; *Б* — поздняя профаза; *В* — прометафаза; *Г* — анафаза. × 900 (Grell, 1954).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ФОРАМИНИФЕР

Общие сведения

Уже во второй половине прошлого столетия некоторые исследователи обратили внимание на то, что у фораминифер наблюдаются виды, группирующиеся попарно. Так, Ф. Гарп (Harpe, 1879_{1-5}) отметил, что у нуммулитов из одного и того же местонахождения встречаются такие «парные виды», которые сходны между собой во всех морфологических признаках, за исключением лишь того, что у одного из них начальная камера очень мала, неразличима невооруженным глазом, а общие размеры и число оборотов относительно велики; у другого «вида»— партнера, наоборот, начальная камера крупная, хорошо заметная даже без увеличения, общие размеры раковины при этом меньше и раковина образована сравнительно небольшим числом оборотов. М. Мюнье-Шальма (Munier-Chalmas, 1880) указал на то, что мы в данном случае имеем дело не с самостоятельными видами, а с двумя различными формами одного вида — с явлением диморфизма. Природу этого последнего М. Мюнье-Шальма ошибочно объяснял возрастными отличиями: более молодые небольших размеров особи с относительно большой начальной камерой превращаются в дальнейшем в более крупных с меньшей начальной камерой путем наращивания новых оборотов снаружи и путем образования на месте резорбируемой крупной начальной камеры многочисленных маленьких камер, образующих спираль.

М. Мюнье-Шальма предлагал называть форму с крупной начальной камерой тем же наименованием, что и с маленькой, но с приставкой prae, например, *Nummulitus laevigatus* (Briguiéren) и *N. praelaevigatus* Munier-Chalmas. В настоящее время принято называть обе формы одинаково, отдавая при этом предпочтение ранее предложенному наименованию, в соответствии с законом приоритета. М. Мюнье-Шальма и Ш. Шлюмберже (Munier-Chalmas, Schlumberger, 1883) предложили термин «микросфера» для маленькой начальной камеры одной из упомянутых форм и «мегалосфера» для крупной начальной камеры — другой. В дальнейшем сами формы получили названия микросферической и мегалосферической (или мегасферической). Эти формы стали соответственно обозначаться прописными латинскими буквами *B* и *A*.

Истинная природа явления была выяснена работами Дж. Листера (Lister, 1894, 1895, 1903) и Ф. Шаудинна (Schaudinn, 1894, $1895_{1,2}$, 1903). Эти исследователи обнаружили, что у представителей рода *Elphidium* (прежнее название *Polystomella*) и некоторых других имеет место чередование полового и бесполого поколений, а также установили главные стадии жизненного цикла у представителей названного рода. Выяснилось, что раковины особей *Elphidium*, образовавшихся половым путем,— микросферические, а особей, возникших в результате бесполого размножения,— мегасферические. Таким образом, стало понятным явление диморфизма раковин, отмечавшееся ранее у ископаемых нуммулитов и других фораминифер.

Дальнейшие исследования Ф. Винтера (Winter, 1907), Е. Майерса (Myers, 1933, 1935, 1936, 1940, 1943), Дж. Ле Кальвец (Le Calvez; 1937, $1938_{1,2}$, 1950, 1952), М. Джеппс (Jepps, 1926, 1942), Б. Фейна (Føyn, 1936, 1937), К. Грелла (Grell, 1954, $1956_{1,2}$, $1957_{1,2}$, 1958_3, 1959) и других, изучавших в основном представителей других родов фораминифер, подтвердили выводы Дж. Листера и Ф. Шаудинна. При этом выявились многие существенные детали процессов размножения.

Можно считать окончательно установленным, что жизненный цикл фораминифер распадается на два этапа. Первый из них — агамого-

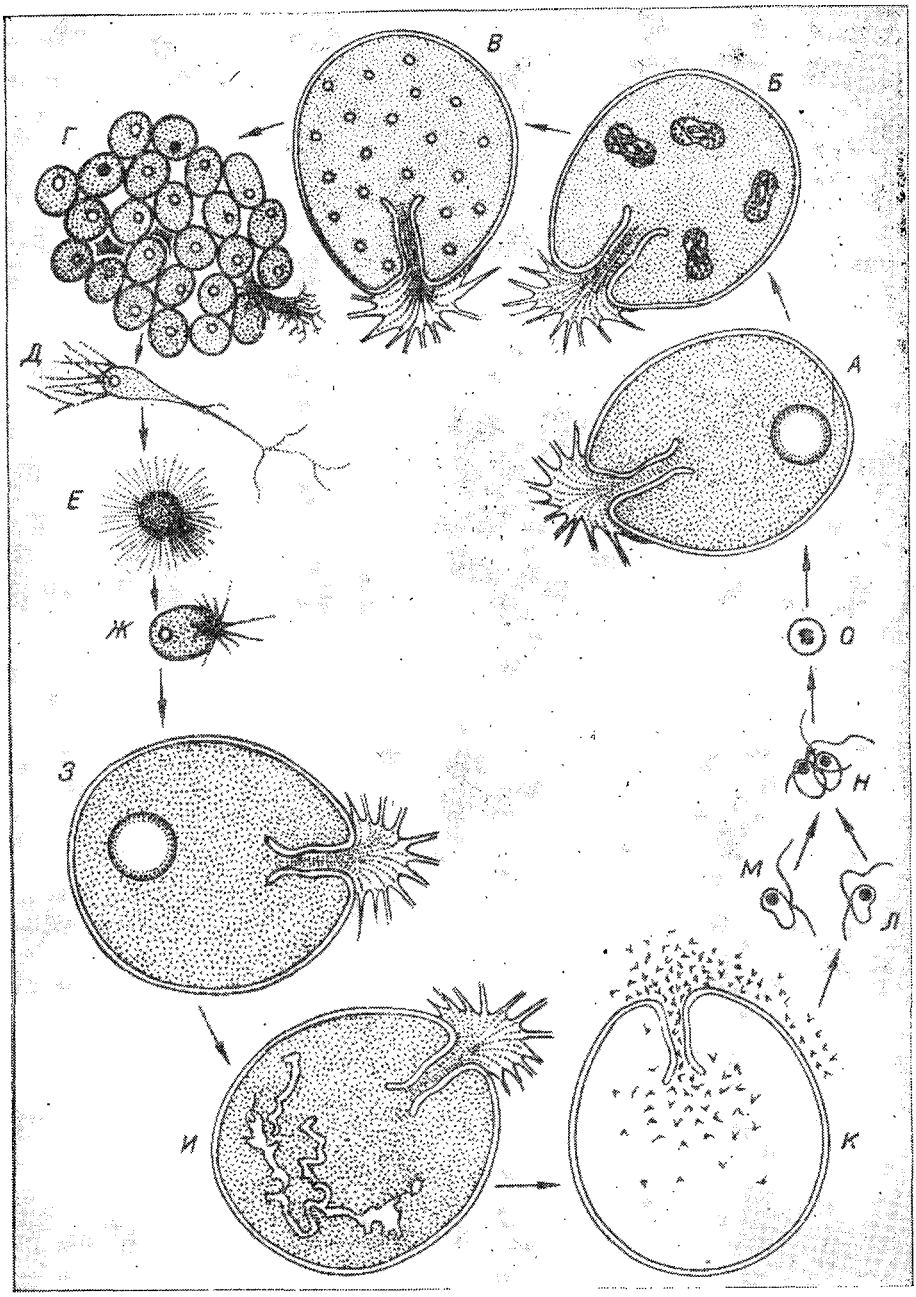


Рис. 12. Жизненный цикл. *Iridia lucida* Le Calvez — моногамный вид с двужгутиковыми гаметами.

А—Ж — шизогония: *А* — почти взрослый шизонт; *Б* — митозы в конце вегетативного периода жизни; *В* — зрелый шизонт; прекращение питания и очистка цитоплазмы; *Г* — образование эмбрионов; *Д* — самостоятельный гаплоидный зародыш-мерозоит с пучком псевдоподий; *Е* — пелагическая стадия существования зародыша; *Ж* — зародыш, возвратившийся к бентосному образу жизни, находящийся на пути превращения в гамонта; заметны видовые особенности: хитиноидная раковина и устьевая затычка; *З—О* — гамогония: *З* — начало самостоятельного питания гамонта; *И* — зрелый гамонт, переставший питаться; начало гамогонии — обособление вегетативного ядра и репродуктивного микронуклеуса; *К* — окончание гамогонии — в результате последовательных митозов образуются многочисленные гаметоциты, дающие путем деления двужгутиковые гаметы, покидающие раковину; *Л*, *М* — гаметы, происходящие от двух различных гамонтов; *Н* — копуляция гамет; *О* — зигота (Le Calvez, 1953).

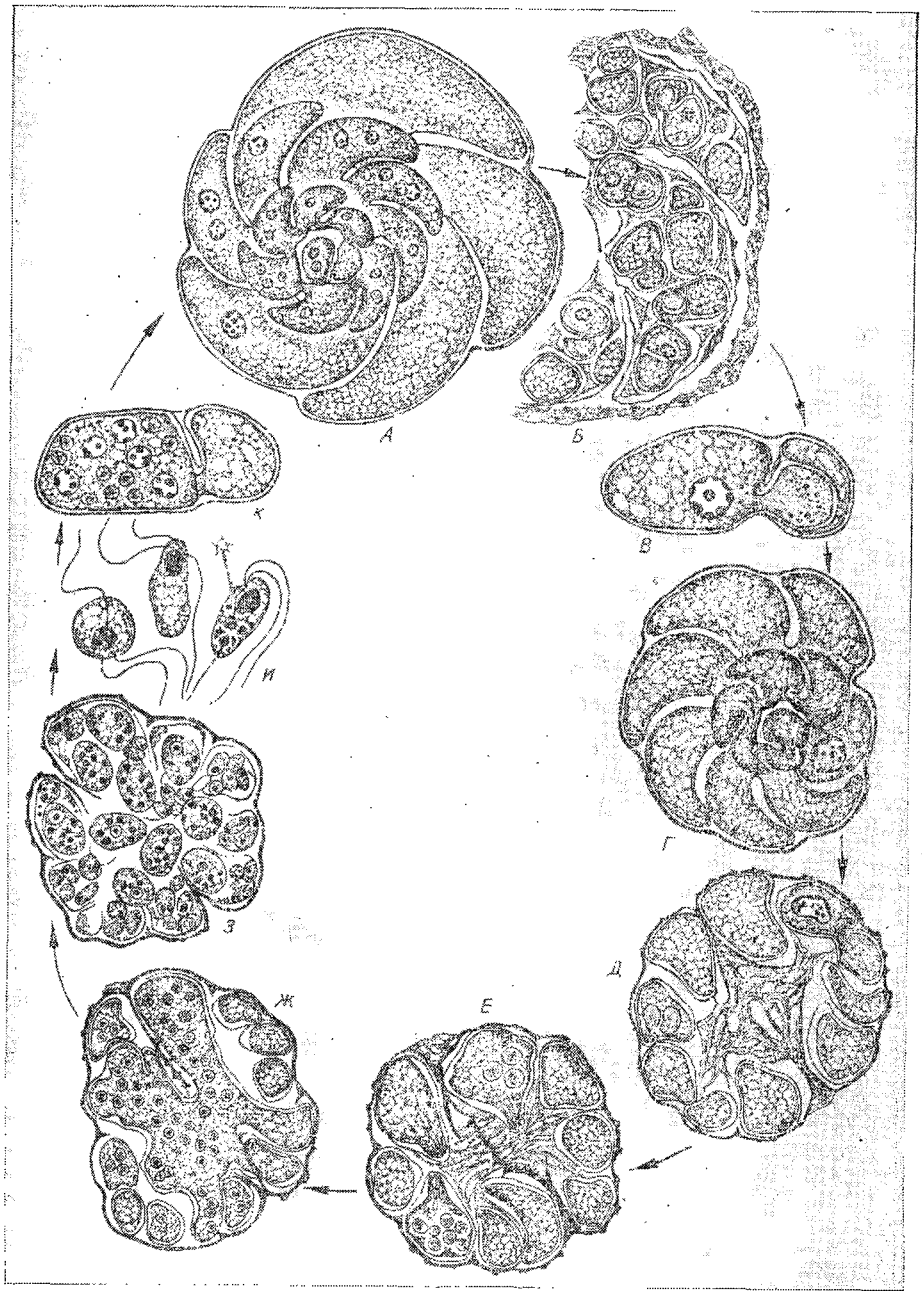


Рис. 13. Discorbis patelliformis Brady. Жизненный цикл представителя пластогамных фораминифер.

А — микросферический многоядерный шизонт; *Б* — образование зародышей — мерозоитов внутри раковины инцистировавшегося шизонта; *В* — зародыш — мерозоит; *Г* — одноядерный мегасферический гамонт; *Д* — сизигий из двух гамонтов, начало делений ядра; *Е* — то же, продолжающееся деление ядра; *Ж* — окончание ядерных делений — формирование ядер гаметоцитов; *З* — обособление гаметоцитов и начало образования гамет; *И* — гаметы трехжгутиковые; *К* — пятиядерный шизонт, развивающийся из зиготы. *А*, *Г*, *И* — с цельных (тотальных) препаратов, остальные — изображения микроскопических срезов. *В*, *И*, *К* — при значительно бо́льшем увеличении, чем остальные. Составлено по Майерсу (Myers, 1940).

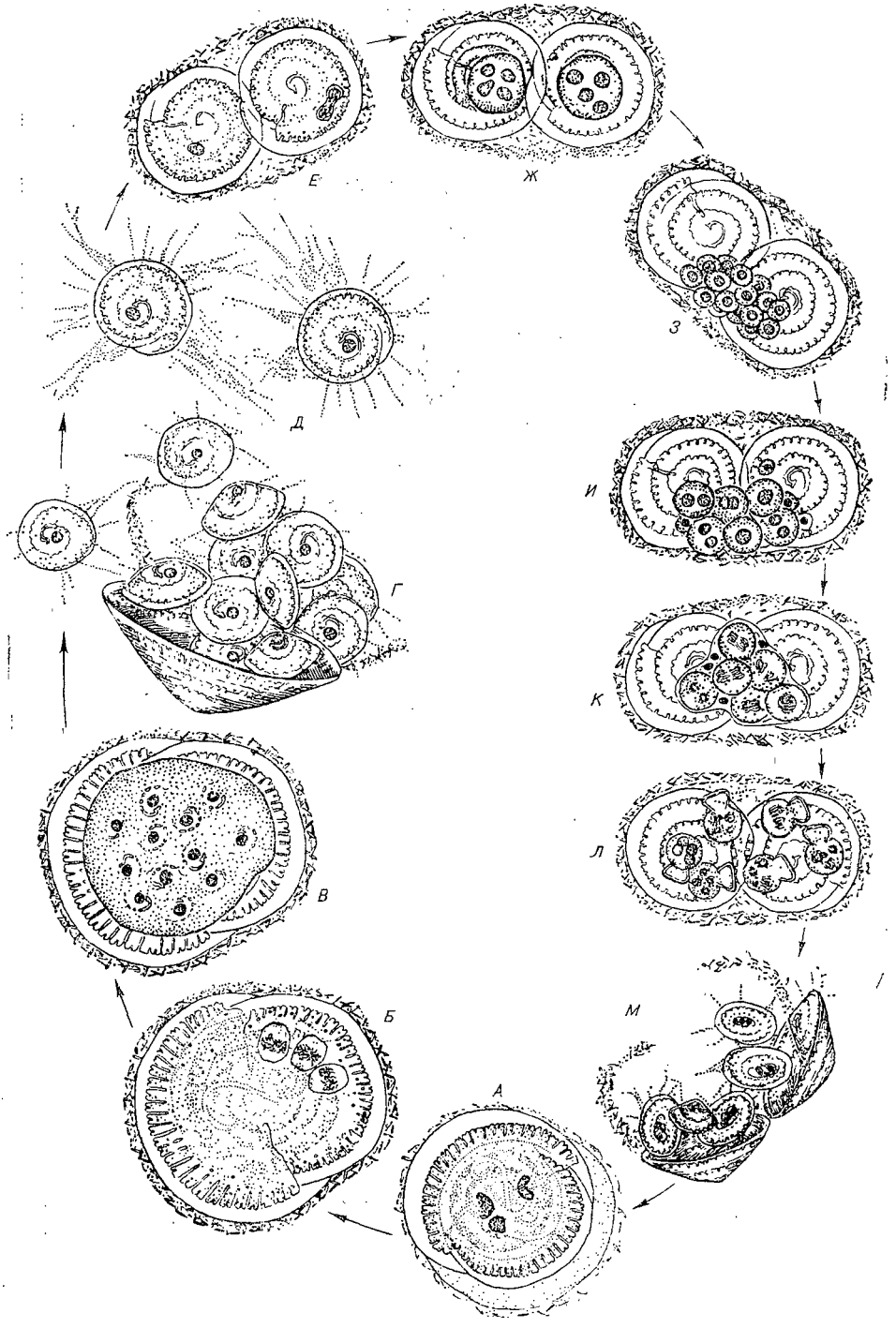


Рис. 14. Patellina corrugata Williamson. Жизненный цикл представителя пластогамных фораминифер.

А — трехъядерный шизонт, начавший выделять цисту; *Б* — то же, ядра в состоянии митотического деления; *В* — обособление зародышей — мерозоитов; *Г* — одноядерные зародыши покидают материнскую раковину и цисту; *Д* — одноядерные молодые гамонты; *Е* — инцистирование образующих сизигии гамонтов, деление ядра (анафаза) одного из гамонтов; *Ж* — четырехъядерные гамонты; *З* — амебоидные гаметы внутри цисты; *И* — образование зигот; видны пронуклеусы — ядра гамет и слившиеся ядра — синкарионы; *К* — первое деление ядра зиготы; *Л* — второе деление ядра зиготы, благодаря резорбции части ядер образующиеся молодые шизонты могут оказаться не только четырех-, но и трех- и двухъядерными; *М* — молодые шизонты покидают копуляционную цисту.

Составлено по Майерсу (Myers, 1935).

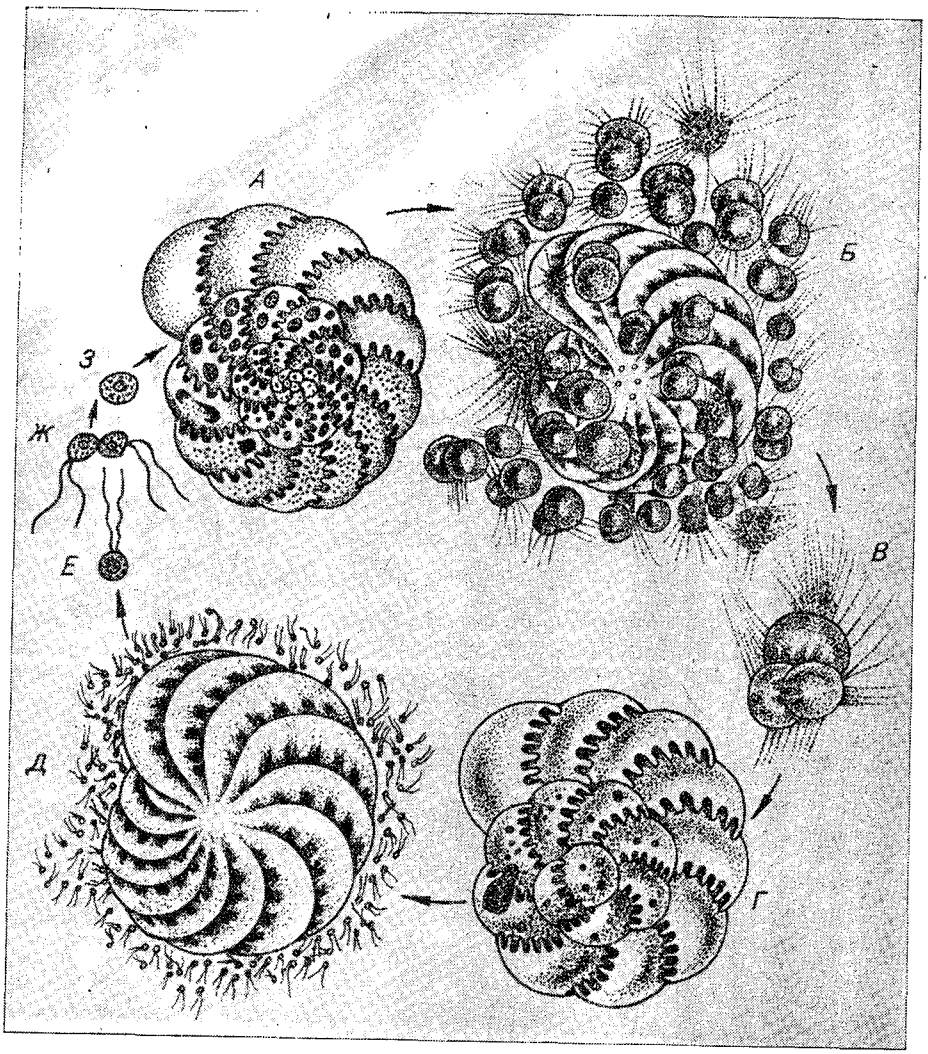


Рис. 15. Elphidium crispum (Linne). Жизненный цикл представителя многокамерных фораминифер.

А — микросферический многоядерный шизонт; *Б* — образование зародышей — мерозоитов из цитоплазмы, излившейся из раковины; *В* — трехкамерный зародыш — мерозоит; *Г* — одноядерный мегасферический гамонт; *Д* — образование роя двухжгутиковых гамет; *Е* — гамета; *Ж* — слияние гамет; *З* — зигота. Изображения *В*, *Е*, *Ж* и *З* сделаны при несколько большем увеличении, чем остальные. Составлено по Шаудинну (Lang, 1903).

ния или шизогония, включающий рост доплоидного анамонта из зиготы и завершающийся образованием бесполым путем так называемых агамет (иначе: зооспор, мерозоитов, плазмодиоспор, эмбрионов или бродяжек). В конце процесса агамогонии диплоидное число хромосом, восстановленное при копуляции гамет, вновь становится гаплоидным, благодаря процессу мейоза, происходящему перед образованием агамет. Второй этап — это гамогония, заключающая в себе рост гамонта, образующегося из гаплоидной агаметы (мерозоита), и распадение гамонта в большинстве случаев на многочисленные гаметы — половые элементы, дающие в результате попарного слияния вновь зиготу. Все названные стадии хорошо видны на схеме (рис. 12), представляющей жизненный цикл одной из примитивных фораминифер *Iridia lucida* Le Calvez (Le Calvez, 1953), а также на изображениях более сложных жизненных циклов других видов (рис. 13—15).

Удалось установить, что у многокамерных фораминифер раковина агамонта не всегда микросферическая в точном смысле этого понятия, т. е. не всегда имеющая относительно маленькую начальную камеру. Наоборот, начальная камера гамонта не всегда отличается более крупными размерами: в таком случае понятие мегасферической раковины не имеет буквального значения. Таким образом, оказалось, что правило, установленное Дж. Листером и Ф. Шаудинном, имеет исключения, хотя, вообще говоря, раковины двух различных поколений одного и того же вида фораминифер всегда, в известной мере, отличаются один от другого, если не величиной начальной камеры, то общими размерами или формой раковины, или еще какими-либо другими признаками, а то и сразу несколькими. Само собой разумеется, что понятия микро- и мегасферическая раковина не применимы к однокамерным формам, хотя и здесь имеет подчас место диморфизм. Вообще говоря, раковины агамонтов отличаются у многокамерных форм небольшой величиной начальной камеры при малых размерах гамет и соответственно зиготы. Причины этого разъяснены ниже (см. «Агамогония»).

Гаметы

Гаметы у каждого данного вида фораминифер морфологически одинаковые — изогаметы: какой-либо видимой дифференцировки на женские и мужские половые элементы у фораминифер не наблюдалось. У большинства фораминифер гаметы жгутиковые, из-за чего их иногда называют флагеллоспорами (*лат.* flagellum — плеть, кнут, виноградный усик). В редких случаях у родов *Allogromia, Spirillina, Patellina, Rotaliella* и *Rubratella* гаметы амебоидные. Особенности строения гамет заслуживают внимания в связи с тем, что в них, как известно, отражены в какой-то степени черты строения предковых форм.

По мнению В. А. Догеля (1951), гаметы фораминифер представляют исходную стадию их онтогенеза, которая отражает, как правило, в своем строении особенности их жгутиконосных предков. При этом В. А. Догель считает, что амебоидные гаметы фораминифер являются ценогенетическим новообразованием, т. е. особенностью, приобретенной в процессе приспособительного изменения хода онтогенеза индивидуального развития особи в течение филогенетического развития группы. Амебоидное состояние заменило в данном случае — предковое — жгутиковое, поскольку пеногенетические изменения в данном случае как бы копируют вегетативную амебоидную форму «взрослых» особей, а жгутиковая стадия выпадает.

В. А. Догель относит амебоидные гаметы фораминифер к типу стабилизированно-ценогенетических. Если отказаться от интерпретации В. А. Догеля и рассматривать особенности строения и амебоидных гамет как палингенетические, т. е. как унаследованные от предков, то мы будем вынуждены допустить полифилетическое происхождение фораминифер от двух корней: жгутикового и амебного или попросту признать, что фораминиферы представляют собой не единый подкласс или отряд, а сборную группу, в которую входят неродственные друг другу формы, с одной стороны, *Allogromia, Spirillina, Patellina, Rotaliella* и *Rubratella*, а с другой — все прочие фораминиферы, те, для которых точно известны жгутиковые гаметы.

Жгутиковые гаметы известны для целого ряда фораминифер: *Cyclocibicides vermiculatus* (d'Orbigny), *Discorbis berthellotti* (d'Orbigny), *D. patelliformis* Brady, *D. vilardeboanus* (d,Orbigny), *Elphidium crispum* (Linne), *Iridia diaphana* Heron-Allen et Earland, *I. lucida* Le Calvez, *I. serialis* Le Calvez, *Orbulina universa* d'Orbigny, *Peneroplis pertusus* (Forskal). *Planorbulina mediterranensis* d'Orbigtinp, *Quinqueloculina cu-*

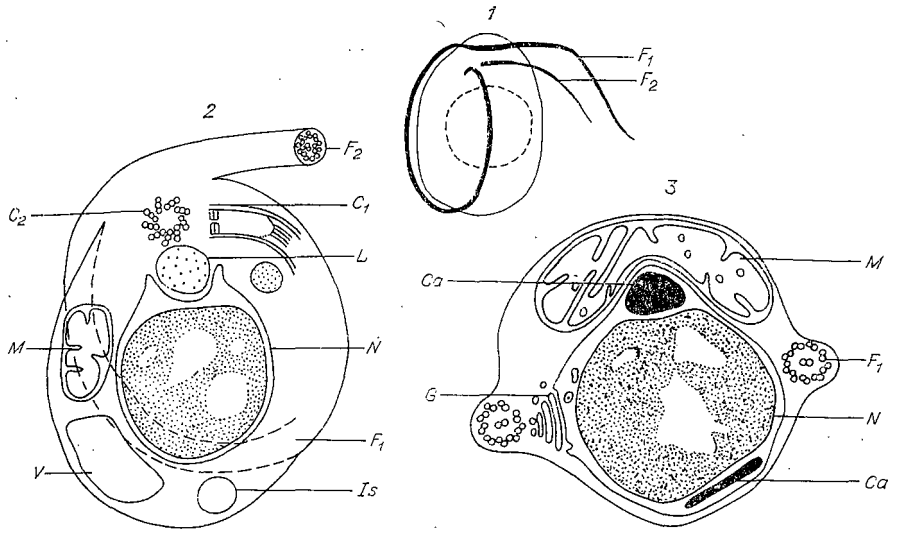


Рис. 16. Строение гамет *Iridia lucida* Le Calvez. Схема, составленная на основе электронно-микроскопического исследования, по D. Cesano, 1972.

1 — расположение жгутиков (F_1 и F_2); *2* — продольный разрез через гамету; C_1 и C_2 — кинетосомы жгутиков; F_1 и F_2 — жгутики; *Is* — гранулы; *L* — капли липида; *M* — митохондрия; *N* — ядро (оболочка из двух мембран); *V* — вакуоль; *3* — поперечный разрез через гамету: *Ca* — включения неизвестной природы в перинуклеарном пространстве; F_1 — жгутик; *G* — комплекс Гольджи; *M* — митохондрия; *N* — ядро.

borbicularis d'Orbigny, *Tretomphalus bulloides* d'Orbigny, *Tryloculina rotunda* d'Orbigny, *Webbinella crassa* (Terquem et Piet.), *W. hemisphaerica* (Jones, Parker et Brady). Это всегда подвижные образования, содержащие ядро и золотистое, благодаря наличию кератиноидных веществ, преломляющее свет жировое включение. Гамета снабжена обычно двумя жгутами, из которых более длинный обращен назад, а более короткий — вперед. Последний действует как весло, задний служит рулем; движения гаметы не плавные, а пульсирующие — толчками.

Гаметы различных видов фораминифер по-разному относятся к свету, отличаясь то положительным, то отрицательным фототаксисом; у некоторых видов отношение к свету безразличное. Размеры жгутиковых гамет, как правило, очень небольшие: длина от 2 мкм у *Iridia diaphana* Le Calvez и до 6 мкм у *Webbinella crassa* (Terquem et Piet.); длина меньшего жгутика 3—8 мкм, а большего 9—20 мкм. Обычно в основании каждого жгутика имеется особое базальное образование — белое тельце или кинетосома. Это небольшое тельце, восприимчивое к ядерным красителям (в частности, к железному гематоксилину), стоящее обычно в соединении с ядром, нередко имеется у жгутиконосцев.

Электронно-микроскопическое исследование флагеллоидных гамет *Iridia lucida* показало, что кроме ядра и двух жгутов с кинетосомами они обладают митохондриями, комплексом Гольджи (диктиосомой, липидными гранулами, вакуолью (Cesana, 1972). Кроме того, в перенуклеарном пространстве (между двумя мембранами ядерной оболочки) имеются электронно-плотные гомогенные включения, природа которых остается неясной (рис. 16).

У *Discobis patelliformis* Brady и *Glabratella sulcata Grell* в отличие от прочих фораминифер, имеющих жгутиковые гаметы, не два жгута, а три, из которых один — волочащийся — рулевой направлен назад, а остальные два — гребные — впереди. Количество жгутиковых гамет, образованных одним гамонтом, всегда достаточно велико: у *Discorbis patelliformis* Brady 250—300, у *Glabratella sulcata* Grell 200—330, у *Iri-*

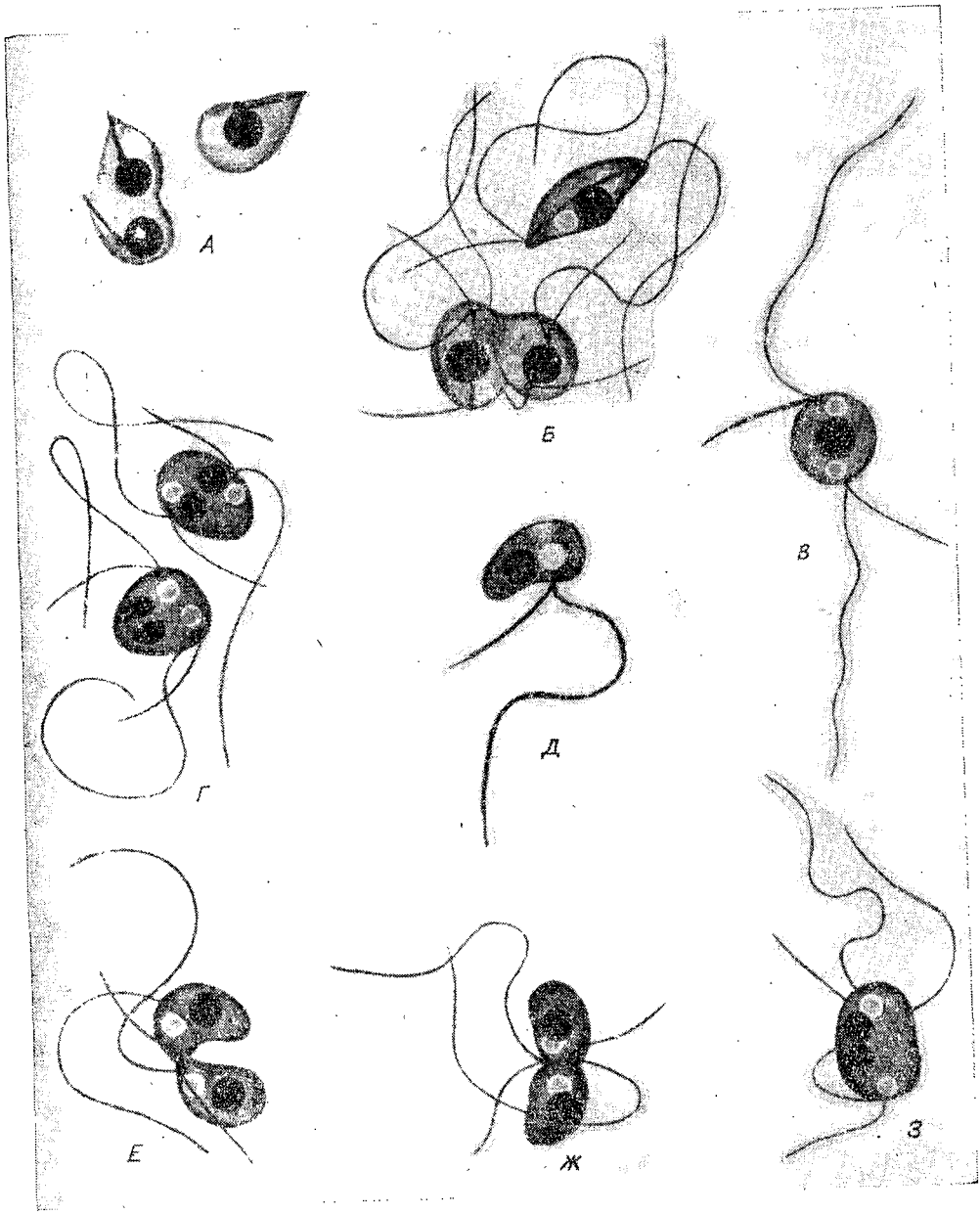


Рис. 17. Iridia lucida Le Calvez. Образование гамет и их копуляция.

А — гаметоциты, первый признак роста жгутов начинающегося от центросомы; *Б* — деление кинетиды одноядерного гаметоцита, хорошо виден соединяющий блефаропласты десмоз; *В* — одноядерный гаметоцит, последующая стадия — исчезновение десмоза; *Г* — двухъядерные гаметоциты, случан различного расположения ядер и жировых включений; *Д* — гамета с видимыми на окончаниях ее жгутов мастигонемами — осевыми нитями жгутов; *Е* — копуляция гамет, начало слияния в зоне выхода жгутов; *Ж* — то же, более тесное слияние гамет; *З* — полное слияние цитоплазмы, нуклеусы остаются еще разобщенными. Все изображения даны при ×5000. Окраска железным гематоксилином (Le Calvez, 1938).

dia lucida Le Calvez по приблизительным подсчетам достигает примерно 7 000 000. Слияние гамет (их копуляция) происходит обычно в свободной воде, вне раковины; при наличии же так называемой пластогамии, т. е. предварительного объединения гамонтов в сизигии в общей цисте, как это имеет место у *Discorbis patelliformis* Brady и *Glabratella sulcata* Grell, копуляция гамет происходит внутри цисты.

По наблюдениям Ж. Ле Кальвец у *Iridia lucida* Le Calvez две копулирующие гаметы соединяются друг с другом своими передними концами—местами прикрепления жгутиков, продолжая при этом вращаться, затем они надвигаются одна на другую, далее, образовавшаяся в результате слияния зигота закругляется и принимает форму эллипсоида, сохраняя при этом первое время свои жгутики (рис. 17); наконец, последние исчезают и зигота падает на дно, где вскоре прикрепляется к субстрату, начинает питаться, расти и превращается в агамонта. Момент слияния ядер — кариогамию при копуляции жгутиковых гамет пока наблюдать не удавалось.

Гаметы *Spirillina vivipara* Ehrenberg представляют собой амёбоидные образования — амебулы размером около 10 мкм, имеющие одну-две широкие и короткие ложноножки; жгутики или какие-либо связанные с ними внутриплазматические структуры (блефаропласты, аксостили и т. п.), характерные для жгутиконосцев, в данном случае отсутствуют. Такие же примерно амебоидные гаметы образуются у *Patellina corrugata* Williamson. К. Грелл (Crell, 1959) отмечает их энергичное движение внутри копуляционной цисты. Ядре вновь образовавшейся гаметы, да и вообще все ее протоплазматическое тело, первоначально оттянуто с того конца, которым она (гамета) прикреплялась в момент деления к сестринской гамете — это еще след недавно происшедшего деления. Ядро гаметы находится в этой стадии еще в состоянии поздней телофазы. Вскоре, однако, тело гаметы округляется, равно как и ядро. Ядра, при происходящей вслед за этим копуляции, ориентируются навстречу друг другу своими центриолями, как бы играющими здесь роль притягивающих центров. Зиготы у *Patellina corrugata* Williamson сохраняют амебоидный характер. Мало того, они успешно фагоцитируют—пожирают при помощи ложноножек остаточные гаметы, не копулировавшие из-за отсутствия партнера, происходящего от другого родительского гамонта.

Амебоидные гаметы имеются также у родов *Rotaliella* и *Rubratella,* по данным К. Грелла (Grell, 1954, 1956_1, 1957_2, 1958_1). Поведение этих гамет напоминает наблюдаемое у *Spirillina* и *Patellina*. У *Glabratella sulcata* (Grell, 1958_2) иногда имеет место видимая анизогаметия; неравенство копулирующих гамет объясняется в данном случае, по-видимому, не половыми отличиями, а неодинаковыми размерами материнских гамонтов.

Копулируют у фораминифер, как правило, гаметы, образованные различными гамонтами. Наоборот, гаметы, происходящие от одного и того же гамонта, не обнаруживают сродства друг с другом. Исключение в этом отношении, по данным К. Грелла (Grell, 1954, 1956_1, 1957_2), представляют виды рода *Rotaliella*, у которых, как правило, копулируют гаметы (образование одних гамонтов), т. е. половой процесс идет в данном случае по типу автогамии, а не гетерогамии.

Агамогония

Последующее развитие зиготы, становящейся агамонтом (шизонтом), носит название агамогонии. В процессе агамогонии бесполым путем, как указывалось выше, образуются зародыши — агаметы, дающие начало следующему поколению, обычно — гамонтов, а иногда повторному поколению агамонтов же. Перед образованием агамет у фораминифер, как известно, происходит мейоз, сопровождающийся редукцией хроматина — в результате агаметы фораминифер оказываются гаплоидными.

Поколение агамонтов нередко, как уже упоминалось, называют микросферическим. Действительно, при слиянии маленьких жгути-

ковых гамет у форм с многокамерной раковиной первая камера неизбежно получается маленькая в соответствии с размерами зиготы, или едва лишь подросшего агамонта. В данном случае начальная камера не что иное, как оболочка — раковина однокамерной стадии развития агамонта. Естественно, что в тех случаях, когда гаметы амебоидные и при этом всегда довольно крупные, как это имеет место у *Rotaliella* и *Rubratella*, зигота оказывается тоже относительно большой и соответственно начальная камера агамонта не очень мала и не отличается существенно по своим размерам от начальной камеры раковины гамонта. Понятия микро- и мегасферическое поколение не имеют здесь реального значения.

Половая дифференцировка у фораминифер

То обстоятельство, что у фораминифер наблюдается чередование поколений диплоидного и гаплоидного, т. е. то, что они являются диплогаплонтами, представляет большой интерес. Подобной особенностью отличаются многие низшие растения, но у животных диплогаплоидия до сих пор не отмечалась. Гаплоидному поколению гамонтов присуща половая дифференцировка. У *Discorbis mediterranensis* она проявляется в том, что из одного данного шизонта образуется два сорта гамонтов, притом в равных количествах, одни условно относимые к полу + (плюс) и другие к полу — (минус). При образовании сизигиев спариваются только особи, относящиеся к разным полам, тогда как особи одного пола не только не притягиваются одна к другой, но, наоборот, взаимно отталкиваются. Как явление дипло-гаплоидии, так и наличие половой дифференцировки (при внешней, кажущейся изогамии) были открыты Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1938_1, 1946, с. 612; 1953, с. 176, 182, 194).

Ж. Ле Кальвец предполагает, что определение пола происходит при редукции хроматина (т. е. предположению этого исследователя, определение пола происходит до оплодотворения — является прогамным). Приведенные данные могут быть распространены на всех пластогамных фораминифер. У моногамных форм картина менее ясна по тем причинам, что, во-первых, гамонты живут по нескольку месяцев прежде, чем достигнут зрелости; во-вторых, созревают они неодновременно; в-третьих, очень мелкие и хрупкие двужгутиковые гаметы с трудом поддаются исследованию. Можно лишь отметить, что копуляция происходит всегда между гаметами, образованными разными гамонтами, обратного случая — автогамии никогда не наблюдалось. Возможность существования двух полов гамонтов и в данном случае очень вероятна.

Е. Майерс (Myers, 1943) отмечает, что у пелагических *Tretomphalus bulloides* иногда наблюдается взаимное тяготение двух гамонтов к концу гамогонии. Несмотря на резко, казалось бы, выраженную сексуальность у *Discorbis mediterranensis,* она является, как показывают исследования Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1938_1, 1953), относительной сексуальностью. Сущность этого явления, распространенного также и среди низших растений, заключается в том, что при наличии двух условных полов: + (плюс) и — (минус), на массовом материале среди зрелых гамонтов, собранных в открытом море и заведомо происходящих каждый от разных шизонтов, наблюдаются следующие отклонения от полной половой дифференцировки. Во-первых, быстрота притяжения гамонтов разного знака оказывается всегда неодинаковой; во-вторых, некоторые однозначные гамонты могут образовывать сизигии между собой. Отсюда можно сделать вывод о том, что сексуальность у *Discorbis mediterranensis* является результатом не качественных, а количественных отличий между «полами».

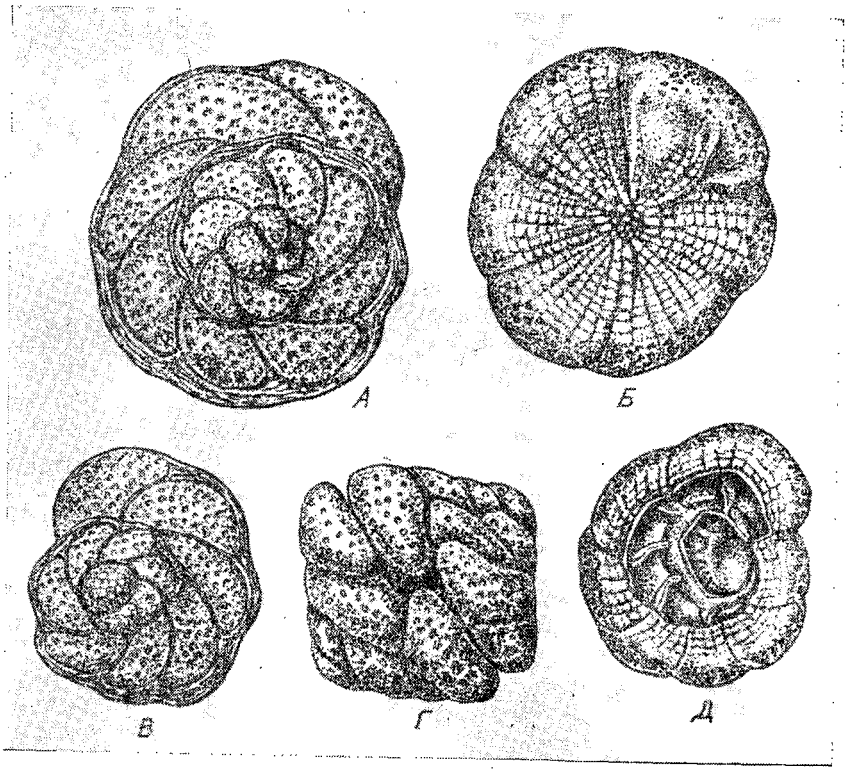


Рис. 18. Discorbis patelliformis Brady.

А — микросферический шизонт со спинной стороны; *Б* — то же, с брюшной стороны; *В* — мегасферический гамонт со спинной стороны; *Г* — слившиеся раковины двух гамонтов, образовавших сизигий; *Д* — один из таких гамонтов с брюшной стороны, которой он был прикреплен к партнеру; видно, что брюшная стенка а также септы частично резорбированы. По Майерсу (Myers, 1940).

Положительно (+) сексуальные особи можно рассматривать как обладающие сильной сексуальностью, а отрицательно (—) сексуальные формы — как обладающие наименьшей, слабой сексуальностью. Между крайними выражениями «силы» сексуальности могут быть все возможные переходы. Если относительное различие «силы» сексуальности оказывается достаточным, то помещенные рядом гамонты образуют сизигии (рис. 18), а в дальнейшем — копулирующие между собой гаметы, если же нет, то сизигии не образуются. «Пол» в данном случае определяется сингамно, т. е. в момент слияния особей разных «полов», при встрече с особью более высокой сексуальности данная + (плюс) особь могла бы оказаться в положении — (минус) особи.

Уклонения от нормальных жизненных циклов

В условиях культуры в аквариумах у некоторых фораминифер (*Discorbis orbicularis* d'Orbigny и у эктопаразита других фораминифер однокамерной *Entosolenia*) наблюдалось полное исчезновение сексуальности: размножение протекало исключительно путем последовательных шизогоний, без появления в жизненном цикле поколений гамонтов. Каждый вид в данном случае был представлен всего лишь одним клоном — чистой линией, представляющей собой ряд агамных (аногамных) поколений. Особи агамных поколений остаются в данном случае одноядерными в течение всей своей вегетативной жизни, в этом отношении они оказываются подобными гамонтам, а не шизонтам.

В некоторых случаях чередование поколений у фораминифер осложняется за счет того, что между двумя поколениями гамонтов вклинивается не одно, а два поколения шизонтов. Цикл развития протекает не по типу $A—B—A—B—A$... (где A — гамонты, а B — шизонты), а по типу $A_1—A_2—B—A_1—A_2—B—A_1—A_2$... (где A_2 представляют собой шизонтов же второго поколения). Деления созревания падают в данном случае на конец существования поколения A_1. Такие случаи приводят к триморфизму раковин, описанному в свое время Я. Гофкером (Hofker, 1930). Вместо двух форм в цикле развития — A — мегасферической и B — микросферической наблюдаются три — A_1 — первая мегасферическая (с несколько меньшей по размерам начальной камерой), A_2 — вторая мегасферическая (по Гофкеру — плазмодиосферическая, с относительно более крупной начальной камерой) и, наконец, B — микросферическая. Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1953) предполагает, что образование поколения A_2 несет, скорее, случайный характер и происходит благодаря тому, что при шизогонии некоторый процент мерозоитов образуется без предшествующих делений созревания, т. е. остается диплоидным; такие мерозоиты не могут превратиться в гамонтов (последние, по мнению Ж. Ле Кальвец, должны быть обязательно гаплоидными) и «повторно» становятся шизонтами.

Наличие закономерной смены трех поколений у некоторых, по крайней мере, форм подтверждается наблюдениями Я. Гофкера над *Ammonia beccarii* (Linne) var. *flevensis* (Hofker, 1930). У этой, обитающей в зоне Зейдер-Зе, разновидности наблюдается три формы: B — микросферическая с начальной камерой около 9 мкм и две мегасферические — A_1 с начальной камерой со средним диаметром около 30 мкм и A_2 — 49 мкм. Отличия между двумя мегасферическими поколениями подтвердились и при вариационно-статистической обработке материала: в результате выполненных Я. Гофкером измерений 86 особей, принадлежащих поколениям A_1 и A_2, получилась достаточно характерная двухвершинная кривая для значений диаметров начальной камеры. Помимо различий в размерах начальных камер, формы A_1 и A_2 обладают и другими особенностями — у особей A_1 обычно больше камер, чем у A_2, сильнее развиты дополнительные скелетные образования в области пупка. У формы B начальная часть спирали более сжатая, чем у мегасферических, последние камеры более вздутые; общий же диаметр формы B лишь немногим превышает диаметр форм A_1 и A_2.

Я. Гофкеру удалось показать, что различные генерации *Ammonia beccarii* var. *flevensis* приурочены к различным временам года, из чего вытекает, что жизненный цикл этой разновидности является годичным, а отдельные его стадии — сезонными. Зимой и весной встречаются исключительно представители поколения B, т. е. шизонты, зимой они молодые, их раковины образованы двумя-тремя оборотами, а весной (в мае) попадаются уже взрослые шизонты. Начиная с мая появляются мегасферические особи поколения A_1, а с июля — A_2. В ноябре удается обнаружить впервые молодь поколения B. Отмечается инцистирование в связи с размножением: форм B — в мае и июне (шизогония), форм A_1 — в июле (по-видимому, вторая шизогония, сопровождающаяся делениями созревания — образование гамонтов) и,

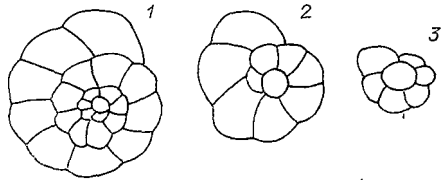


Рис. 19. Пример триморфизма у *Ammonia neobeccarii caspica* Stschedrina, × 100.

1 — микросферическое половое поколение (B); *2* — мегасферическое бесполое поколение (A_1); *3* — мегасферическое бесполое поколение (A_2) (Левчук, 1975).

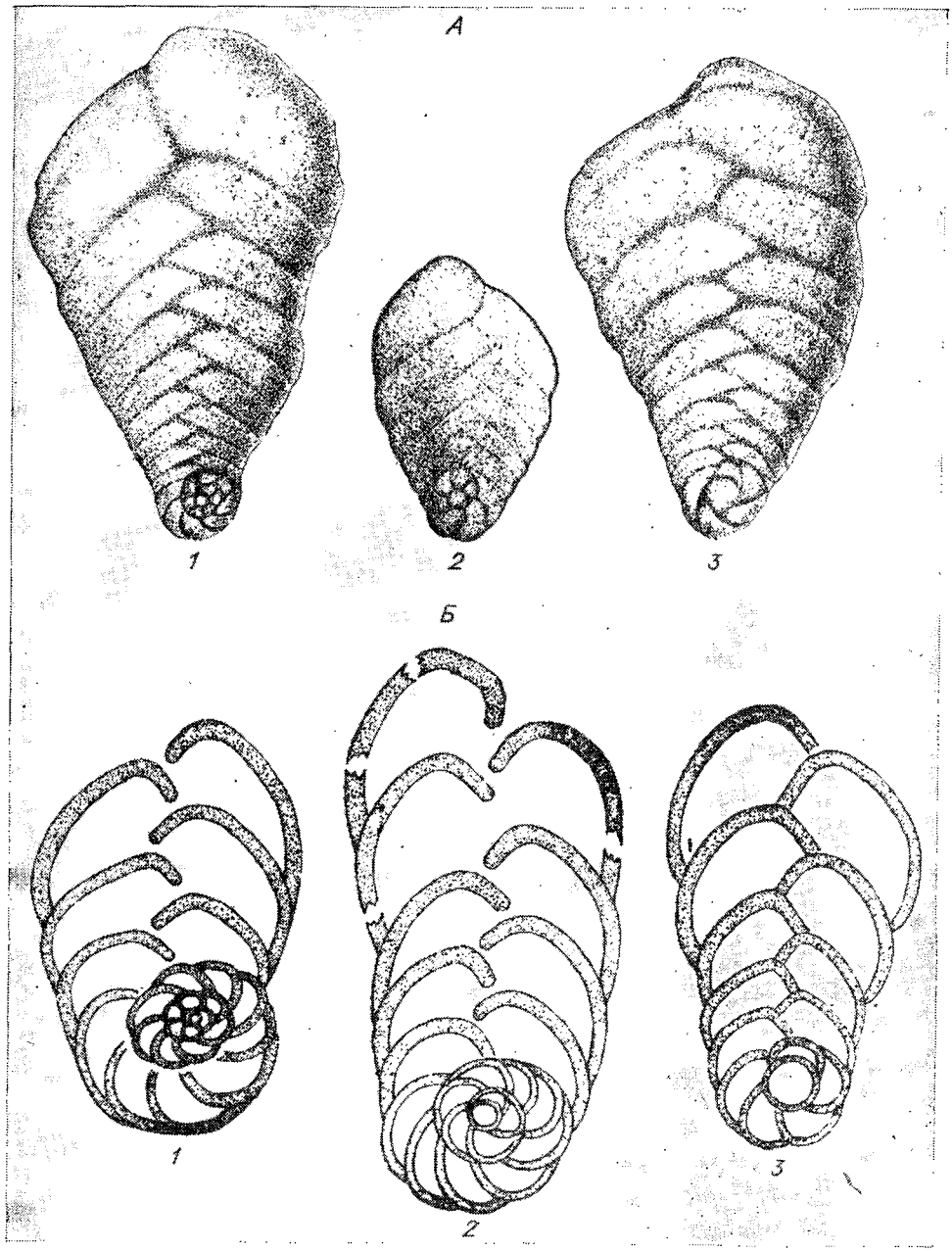


Рис. 20. Пример триморфизма у агглютинирующих фораминифер, × 52.

А — Spiroplectammina optata Kisselman: *1* — микросферическая особь поколения *В*; *2* — мегасферическая особь поколения A_1; *3* — мегасферическая особь поколения A_2. *Б — Spiroplectammina kasanzevi* Dain (шлиф): *1* — микросферическая особь поколения *В*; *2* — мегасферическая особь поколения A_1; *3* — мегасферическая особь поколения A_2. (Фораминиферы меловых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской низменности, 1964).

наконец, форм A_2 в конце августа — начале сентября (гамогония). Триморфизм наблюдался также на современных представителях *Ammonia neobeccarii caspica* Stschedrina из Каспийского моря (рис. 19). В качестве еще одного примера триморфизма можно привести различные формы *Spiroplectammina kasanzevi* Dain и *Spiroplectammina optata* Kisselman. Как видно из рис. 20, микросферическая фор-

ма этих видов отличается спирально-винтовым (текстуляроидным) строением как раннего отдела раковины, так и последующих. Раковина однотипна и по своему строению мономорфна. Формы мегасферические гетероморфны: сочетают в себе два типа строения, отличаются от микросферической наличием начального отдела, имеющего спирально-плоскостное строение, у формы A_1 начальная камера меньше, а общие размеры и число камер несколько больше, чем у формы A_2. Каждая из трех форм отличается своей различной закономерностью возрастания размеров последовательных камер (см. рис. 20).

СТРОЕНИЕ РАКОВИНЫ ФОРАМИНИФЕР

Морфологическая терминология фораминифер, принятая в настоящее время советскими палеонтологами, является в основном вполне удовлетворительной: она более или менее правильно отражает существующие в природе отношения, является в должной мере точной и гибкой, а также удобной для пользования. Несмотря на это, в существующей терминологии имеется ряд недочетов: разнобой, использование одного и того же термина в разных смыслах, наличие отдельных неудачных терминов. Потребность в упорядочении терминологии диктуется необходимостью осуществления многочисленных работ по ископаемым фораминиферам.

Научная морфологическая терминология фораминифер должна удовлетворять некоторым общим требованиям, а именно:

1. Термин должен точно соответствовать содержанию, по возможности наиболее правильно отражать действительность.

2. Термин должен иметь точный, узкий смысл, не являться широким понятием, под которое могут подходить различные разнородные предметы или явления, но лишь, по мере возможности, один данный предмет или же определенного рода явление.

3. Термин должен быть, по возможности, русским словом или производным от русского слова. Допустимы вошедшие в обиход термины, производные от классических корней (греческих или латинских). Недопустимо сочетание в одном термине разноязычных корней.

4. Недопустимы одинаковые термины, употребляемые в различном смысле, для обозначения различных предметов или явлений разного рода, т. е. гомонимы. Один из таких гомонимов подлежит замене во избежание смешения понятий.

5. В том случае, если для обозначения какого-либо предмета или явления определенного рода используются разные термины, т. е. синонимы, один из принятых в данном случае терминов должен быть узаконен, а остальные, по возможности, отброшены. Исключение может быть сделано для очень распространенных терминов, пользование синонимами которых допустимо во избежание тавтологии. Терминологический справочник приведен в конце данной главы.

Состав и структура стенки раковин фораминифер [3]

Раковины фораминифер могут быть образованы либо исключительно продуктами выделения — секретом цитоплазмы как в виде органического вещества, так и минеральных солей, либо состоять в ос-

[3] Более полные и новые данные о типах стенки фораминифер, их микроструктуре и ультрамикроструктуре приведены в работах Раузер-Черноусовой, Герке (1971) и Раузер-Черноусовой (1972), в которых также содержится основная новейшая библиография по этому вопросу. (*Прим. ред.*)

новном из различного постороннего материала, заимствованного из окружающей среды. В последнем случае выделяемые цитоплазмой вещества служат лишь цементом, скрепляющим посторонние частицы. Соответственно различают раковины органогенные (в том числе и минерального состава) и агглютинированные (т. е. склеенные, от *лат.* agglutinare — приклеивать).

По-видимому, общей для всех фораминифер чертой является наличие псевдохитиновой основы их раковины. Ложным хитином (псевдохитином) принято называть особое органическое вещество, представляющее собой продукт выделения эктоплазмы. Известно, что из псевдохитина состоят скелетные образования многих простейших животных: ряда жгутиконосцев, многих раковинных амеб, некоторых инфузорий и т. д. Раковины современных фораминифер из семейства аллогромиид, по-видимому, также образованы псевдохитином.

Псевдохитин раньше ошибочно отождествляли с хитином — азотсодержащим веществом, невыясненного еще точно химического строения. Хитин, образующий покровы членистоногих животных, близок в некоторых отношениях к углеводам (соединение уксусной кислоты с глюкозамином, по В. А. Догелю, 1951, с. 81); в то же время он обладает исключительной стойкостью к щелочам и кислотам. Обычно хитин в той или иной мере пропитывается неорганическими слоями, в том числе солями кальция, придающими ему значительную жесткость. Хитиновые скелетные покровные образования в ископаемом состоянии относительно редки и сохраняются в основном в тех случаях, когда содержание минеральных солей (кремнезема, углекислой извести) в них значительно (раковины остракод, панцири трилобитов, крабов и т. п.). Чисто хитиновые покровы, или лишь в значительной степени пропитанные неорганическими солями (например, остатки насекомых), в ископаемом состоянии также сравнительно редки; это объясняется отчасти и менее благоприятными условиями фоссилизации и сохранения ископаемых остатков в континентальных условиях, к которым приурочено большинство членистоногих.

С. А. Аверинцев (Awerinzew, 1903, с. 482) указывает, что тектин — так называет он ложный хитин (псевдохитин) — в отличие от хитина растворим в минеральных кислотах средней крепости (в 10—15%-ной соляной кислоте), а также и в щелочах. Милонов реактив окрашивает органическое вещество раковин фораминифер в бледный (благодаря тонкости окрашиваемого объекта) желтовато-красный цвет, напоминающий природную окраску эритроцитов — красных кровяных телец позвоночных; подобная реакция истолковывается С. А. Аверинцевым как положительная на белок. Желтая окраска получается и при нагревании с азотной кислотой с добавлением аммиака (так называемая ксантопротеиновая реакция). С. А. Аверинцев приходит к выводу, что псевдохитин близок к альбуминоидам (кератиновое вещество, относящееся к гетеропротеинам). По В. А. Догелю (1951, с. 81), псевдохитин — гликопротеид, т. е. соединение протеина с углеводом.

Скелеты из псевдохитина сохраняются в ископаемом состоянии еще реже хитиновых. Лишь в исключительных условиях и притом крайне редко удается обнаружить псевдохитиновые скелеты или покровы простейших в некоторых ордовикских и силурийских известняках Прибалтики (Eisenack, 1931, 1932, 1934, 1937, 1939, 1954), в позднемеловых кремнях коллоидной природы (Deflandre, $1935_{1,2}$, $1936_{1,2}$, 1937_1; Wetzel, 1932), в торфе, в субфоссильном состоянии в сапропелях (Кордэ, 1949, 1951) и в единичных случаях в других осадочных породах. Чисто псевдохитиновые скелеты организмов, несколько условно относимых к фораминиферам, а также заведомо принадлежащие к фораминиферам агглютинированные раковины с псевдохитиновым цементом были выделе-

ны из нерастворимого в соляной кислоте остатка некоторых силурийских известняков Прибалтики (Eisenack, 1932, 1937, 1954). Другие более достоверные находки чисто псевдохитиновых раковин фораминифер в ископаемом состоянии неизвестны.

В то же время органогенные (минерального состава) скелеты фораминифер всегда, по-видимому, имеют псевдохитиновую основу, пропитанную минеральными солями; в ископаемом состоянии эта основа не сохраняется — остается только минеральная часть. По данным С. А. Аверинцева (Awerinzew, 1903), псевдохитин в известковых раковинах образует тонкую пространственную решетку, в ячеи которой вкраплены отдельные сферические или многогранные глобулиты — зернышки кальцита. При декальцинации тектиновая (псевдохитиновая) решетка сохраняется в виде непрочной основы, до известной степени моделирующей форму раковины. Относительное содержание тектина у разных фораминифер неодинаково.

Псевдохитин в какой-то мере входит в состав цемента агглютинированных раковин или образует внутреннюю выстилку этих последних. Он может одновременно и участвовать в составе цемента агглютинированных раковин и выстилать полости раковины изнутри. В некоторых редких случаях цемент агглютинированных раковин может быть чисто псевдохитиновым. Неорганическими веществами, пропитывающими псевдохитиновую основу, могут быть углекислая известь в форме кальцита, иногда с довольно значительной примесью (до нескольких процентов) углекислого магния, фосфата кальция и магния, либо в очень редких случаях — кремнезема. В состав цемента агглютинированных раковин могут входить те же соединения, а также в виде более или менее значительной примеси углекислое закисное железо — сидерит, переходящий в ископаемом состоянии раковин нередко в водную окись железа (лимонит). В других случаях водная окись железа входит, по-видимому, в состав раковины еще в прижизненном состоянии фораминифер.

Не исключена возможность, что цемент у многих агглютинированных форм не имеет псевдохитиновой основы. Это замечание относится в какой-то мере, возможно, и к дополнительным скелетным образованиям: так называемым столбикам, грануляциям, шипам, натекам и т. п. раковин различных известковых форм. В таких случаях углекислая известь является, видимо, лишь продуктом выделения протоплазмы, облекающей раковину в собственном смысле слова или проникающей в имеющиеся в этой последней пустоты.

Заслуживают внимания некоторые химические анализы раковин современных фораминифер. Так, Г. Б. Брэди (Brady, 1879_1, с. 25) для агглютинированых раковин *Hyperammina elongata* Brady и *Cyclammina cancellata* Brady получены следующие результаты (в процентах):

Химические соединения	*Hyperammina elongata*	*Cyclammina cancellata*
SiO_2	92,5	80,5
Fe_2O_3 (с небольшой примесью Al_2O_3)	2,0	8,9
CaO; MgO	2,2	2,9
П. п. п. (CO_2 и органическое вещество)	2,9	7,4
Итого . . .	99,6	99,7

Значительное содержание кремнезема должно быть объяснено в данном случае наличием агглютинированных песчинок.

Для органогенных — известковых раковин *Amphistegina lessoni* и *Operculina complanata* результат химического анализа (по Brady, 1884) следующий (в процентах):

Химические соединения	*Amphistegina lessoni*	*Operculina complanata*
SiO_2	0,3	0,2
Fe_2O_3	Следы	0,1
Al_2O_3 и фосфат Ca и Mg	1,9	1,3
$MgCO_3$	4,9	4,8
$CaCO_3$; H_2O и органическое вещество	92,9	93,6
Итого	100,0	100,0

Учитывая, что органическое вещество составляет лишь доли весового процента в общем составе раковины, можно считать, что у названных видов раковина на 92—93% состоит из углекислой извести. Обращает на себя внимание довольно значительное содержание углекислого магния (возможно, входящего в состав двойной углекислой соли кальция и магния) — почти 5% общего весового состава.

По некоторым другим данным (Vaughan, 1918, с. 247), известковые раковины фораминифер из родов *Tinoporus*, *Polytrema*, *Orbiculina*, *Orbitolites*, *Quinqueloculina*, выделенные из донных осадков тропических морей — районов островов Меррея у берегов Австралии и Багамских островов в Атлантическом океане, содержат несколько большее количество углекислого магния — от 9,33 (*Quinqueloculina*) до 11,22% (*Polytrema*). Среднее содержание углекислого кальция в раковинах перечисленных родов из указанных районов — 89,5% (табл. 1 и 2).

После смерти животного псевдохитиновая основа раковины, равно как и псевдохитин, входящий в состав цемента у агглютинирующих форм, истлевает, сохраняются лишь минеральные составные части скелета. Попадая в осадок, раковины фораминифер привносят в него вещества, являющиеся продуктом их жизнедеятельности — углекислый кальций, отчасти магний, окись железа и др. Деятельность фораминифер с точки зрения их биогеохимических функций определяется, помимо общих для всех организмов газовой и метаболической функций, функциями кальцитовой и концентрационной (в отношении главным образом железа).

С переходом раковин в ископаемое состояние, в ходе диагенетических изменений осадка очень часто происходит перекристаллизация минеральных составных частей скелета фораминифер. Благодаря этому многие раковины этих организмов, находимые в ископаемом состоянии,

Таблица 1

Результаты химических анализов (в процентах) раковин современных фораминифер (по Vaughan, 1918)

Химические соединения	Вид и местонахождение				
	Tinoporus baculatus (Montfort)	*Polytrema miniaceum* (Linne)	*Orbiculina adunca* (Fichtel et Moll)	*Orbitolites marginalis* (Lamarck)	*Quinqueloculina, aubertana* d'.Orbigny
	Район островов Меррея, Австралия	У островов Андрос, Багамские о-ва	О. Ки-Уэст, Кис, Флорида	К югу от о. Тортуга, гл. 9,25 м	
SiO_2	0,03	0,02	0,11	0,31	0,56
$(Al, Fe)_2O_3$	0,19	0,02	0,09	0,13	0,56
$MgCO_3$	11,08	11,22	10,04	10,55	9,33
$CaCO_3$	88,70	88,76	89,76	89,01	90,11
$Ca_3P_2O_8$	—	?		Следы	?
Итого	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0

Таблица 2

Химический состав раковин фораминифер (в % золы) (по Виноградову, 1935; Brady, 1879₂, 1884; Vaughan, 1918; Clarke, Wheeler, 1922; Faure-Fremiet, 1911)

Вид	$CaCO_3$	$MgCO_3$	$(Fe, Al)_2O_3$	SiO_2
1. Аглютинированные формы				
Rhabdammina abyssorum	2,9	—	2,4	94,7
	4,01	—	7,41	88,26
	1,9	—	2,04	Не опр.
Hyperammina friabilis	3,95	—	2,02	93,63
Hyperammina elongata	2,0		2,0	92,5
Haplophragmium latidorsatum	7,3	—	16,3	76,1
Cyclammina cancellata	5,5	—	9,4	84,8
		—	8,9	80,5
	6,8	—	8,55	Не опр.
Astrorhiza crassatina	1,3	—	2,5	
2. Непрободенные известковые формы				
Orbitolites complanata laciniata	86,46	12,52	0,68	0,58
	88,2	8,8	—	0,3
	88,74	9,55	—	0,14
	87,91	10,50	—	0,11
Orbitolites marginalis	89,01	10,55	0,13	0,31
Quinqueloculina auberiana	90,11	9,33	0,56	0,56
3. Прободенные известковые донные формы				
Operculina complanata	93,60	4,8	1,4	0,9
Amphistegina lessoni	92,85	4,9	1,9	0,3
Orbiculina adunca	89,76	10,04	0,09	0,11
Polytrema miniaceum	88,76	11,22	0,02	0,02
Tinoporus baculatus	88,70	11,08	0,19	0,03
4. Прободенные известковые планктонные формы				
Globigerina bulloides	93,14	0,57	1,72	1,57
	91,32	0,57	2,72	1,83
	92,54	0,87	1,25	1,36
Globorotalia menardii	77,02	3,67	3,98	15,33
Sphaeroidina dehiscens	84,38	1,79	4,94	8,89

представляют собой, подобно многим другим окаменелостям, псевдоморфозы. Обычно в таких случаях приходится иметь дело с псевдоморфозами, не сопровождающимися химическим замещением, проявляющимся, например, в перекристаллизации кальцита. В других, однако, случаях происходит доломитизация или окремнение известковых скелетов фораминифер. Вполне мыслимо и обратное замещение кремнезема углекислой известью.

Перекристаллизация может быть полной или частичной. Так, например, у агглютинированных форм она может затрагивать один лишь цемент. При перекристаллизации известковых скелетов фораминифер, не сопровождающейся химическим замещением, обычно сохраняются текстурные особенности стенки раковины. При доломитизации, нередко наблюдаемой в палеозойских породах, происходят более или менее глубокие изменения текстуры стенки раковин: первоначальные — прижизненные текстурные особенности становятся неразличимыми. В некоторых случаях далеко зашедшая доломитизация приводит к тому, что раковины становятся неразличимыми или лишь заметными в шлифах в виде неясных расплывчатых образований. Совершенно несомненно, что в состав многих доломитов, а, возможно, и сильно перекристаллизованных известняков, входили первоначально раковины фораминифер, в настоящее время настолько перекристаллизованные, что не удается обнаружить их следов.

В состав агглютинированных раковин могут входить посторонние частицы самого различного состава. В большинстве случаев это минеральные частицы — зерна кварца, полевых шпатов, чешуйки слюды, подчас известковые или иловые частицы и т. п. Иногда же это фрагменты скелета различных других организмов, особенно спикулы губок, известковые скелетные элементы жгутиконосцев (кокколиты), иногда раковины других видов фораминифер. Так, например, некоторые *Hyperammina,* обитающие в современных морях на поверхности глобигеринового ила, строят свои скелеты из пустых, падающих на дно моря после смерти животного, раковин глобигерин. В состав раковины одного из видов рода *Ammobaculites* из верхнеюрских отложений Поволжья наряду с многочисленными и притом разнообразными минеральными частицами постоянно входят отдельные, вкрапленные в общую массу агглютинированного материала, известковые раковины *Pseudolamarckina* (рис. 21).

Необходимо отметить, что фораминиферы с агглютинированными раковинами обладают известной избирательной способностью по отношению к характеру частиц, идущих на построение скелета. Это касается природы, формы и размеров слагающих раковину посторонних частиц. Степень избирательной способности во всех названных отношениях у различных фораминифер неодинакова: одни виды и даже роды отличаются меньшей в том или ином отношении специализацией — скелеты в таком случае обладают известной разнородностью; другие формы оказываются более специализированными и используют для построения своего скелета лишь более или менее однородные посторонние частицы.

Природа избирательной способности остается до настоящего времени невыясненной. Несомненно, она связана с физико-химическими особенностями цитоплазмы. Необходимо также отметить, что с изменениями условий обитания характер избирательной способности может изменяться, и состав раковины одного и того же вида оказывается в таком случае неодинаковым.

Количественные отношения между посторонними частицами, входящими в состав агглютинированных раковин, и связывающим эти частицы цементом могут быть очень различными. У некоторых видов посторонние частицы вплотную прилегают друг к другу, соприкасаясь одна с другой подобно камням хорошо сложенной мостовой; при этом о присутствии цемента при поверхностном изучении раковины приходится лишь догадываться. У других форм, наоборот, цемент может преобладать над посторонними частицами, образующими в таких случаях более или менее часто расположенные вкрапленники. Между этими крайними случаями имеются всевозможные переходы.

Рис. 21. Раковина рода *Ammobaculites* из верхнеюрских отложений Поволжья, агглютинирующая известковую раковину *Pseudolamarckina.*

Показателен в этом отношении морфологический ряд форм, приведенный А. Вудом (Wood, 1949, с. 233). Так, например, у *Clavulina cylindrica* Hantken, изображенной Г. Б. Брэди (Brady, 1884, табл. 48, фиг. 38), видны обильные, различного характера обломки, связанные друг с другом тонкозернистым известковым цементом, а у *Valvulina capreolis* d'Orbigny относительное количество цемента более значительное; у *Ammocibicides proteus* Earland и *Ammocibicides pontoni* Earland его еще больше. В последних двух случаях цемент явно преобладает, агглютинированные же зерна маленькие, не совсем равновеликие и с неровными краями. У *Gaudryina pupoides*

d'Orbigny (в понимании этого вида Г. Б. Брэди) стенка сложена только лишь мелкими частицами углекислой извести, напоминающими частицы, образующие цемент у вышеперечисленных форм. Можно предполагать, что у *Gaudryina pupoides*, а также у таких, имеющих сходную структуру стенки, форм, как *Verneuilina pygmaea* (Egger) и ископаемых *Dictyoconus*, *Coskinolina* и *Yaberinella* агглютинация полностью замещена секреционным выделением (секретированием) кальцитовых зерен.

Из работ, включающих разбор микротекстуры агглютинированных стенок, следует упомянуть работу Э. Лякруа (Lacroix, 1931), в которой рассматривается строение стенки раковины текстуляриид. Э. Лякруа устанавливает, что в основании стенки — первый слой — лежит хитиноидная непрободенная пленка, второй слой — тонкий, состоящий из мелкозернистого песка; третий — относительно толстый, в котором отдельные довольно крупные песчинки ориентированы перпендикулярно поверхности; наконец, четвертый — наружный слой, в котором очень различные по своим размерам кварцевые или известковые зерна ориентированы беспорядочно.

Песчинки во всех трех последних слоях связаны железистым аморфным цементом, пронизанным многочисленными разветвляющимися в среднем слое канальцами, открывающимися на поверхности раковины порами, рассеянными между песчинками наружного слоя; хитиноидную внутреннюю выстилку раковины канальцы стенки не пронизывают (Le Calvez, 1953, с. 150).

В практике определения фораминифер перед исследователем едва ли не в первую очередь встает вопрос о том, имеет ли он дело с агглютинированным или органогенным скелетным образованием. При определении названия того или иного семейства, рода или вида фораминифер, если возникают подобного рода затруднения, иногда приходится просто пренебрегать признаком состава стенки, оставив вопрос о нем открытым, и обратиться к другим отличительным особенностям.

Практически, особенно при пользовании дихотомическими определительными таблицами, в таких случаях приходится делать попытки довести определение до конца (до определения родового названия) по двум направлениям: по тому ряду пунктов, который относится к фораминиферам с агглютинированной раковиной, и по тому, который охватывает формы с известковым скелетом. Естественно, что в большинстве случаев несостоятельность ошибочной попытки быстро обнаружится.

Во многих случаях этот вопрос разрешается без особого труда, уже с первого взгляда. Тогда же, когда слагающие агглютинированную раковину посторонние частицы имеют очень незначительные размеры, хорошо при этом отсортированы и мало отличаются по цвету или прозрачности от цемента, могут возникнуть известные затруднения. Особенно трудно отличать агглютинированные раковины от известковых, когда посторонние частицы представляют собой мелкораздробленную углекислую известь, а цемент также известковый.

При возникновении затруднений приходится прибегать к особо тщательному изучению поверхности раковины под бинокулярным микроскопом под большим увеличением (до 180), применяя при этом возможно более яркое освещение объекта и меняя положение источника света. В некоторых случаях вопрос разрешается путем растворения раковины в слабой (10%) соляной кислоте на предметном стекле; при этом, возможно, потребуется последующее иммерсионное изучение нерастворимого остатка (минеральных частиц, слагающих раковину) под поляризационным микроскопом. Наиболее надежным является микроскопическое исследование сомнительных раковин в плоскопараллельных шлифах при поляризованном свете.

Известковые раковины, как указывалось выше, состоят из органической псевдохитиновой основы, пропитанной углекислой известью, а также из наслоений или выделений извести, образующих дополнительные скелетные образования. Эти последние не имеют, по-видимому, псевдохитиновой основы. В случаях определения минералогического состава неорганического вещества известковых раковин, оно оказывалось состоящим в основном из кальцита[4].

В тонких поперечных плоскопараллельных шлифах стенки известковых раковин некоторых фораминифер удается различить наружный ее слой, отличающийся продольной исчерченностью, ориентированной параллельно поверхности стенки, что свидетельствует о наличии тонкослоистой микротекстуры. Наружный слой, в данном случае — дополнительный, являющийся продуктом выделения внераковинной цитоплазмы, т. е. облекающей раковину снаружи, внутренний — образован, как отмечалось, путем пропитывания псевдохитиновой основы углекислой известью. Подобного рода наружный слой раковины не следует включать в состав собственно стенки, которая, в свою очередь, может быть многослойной (см. раздел «Дополнительный скелет»). Подобные вторичные слоистые утолщения стенки могут заключать в себе продолжение перфорации внутренней (истинной) стенки, так как по мере образования каждого нового слоя происходит наращивание заполняющих существующие перфорации сосочков на величину, соответствующую толщине нового слоя (Le Calvez, 1953, с. 153).

Собственно стенки известковых раковин могут быть либо, видимо, бесструктурными, либо зернистыми, либо обладать тонкослоистым, волокнистым или лучистым сложением. У некоторых фораминифер микротекстура стенки раковины обнаруживает при изучении в прозрачных шлифах значительную степень дифференцировки, например, у фузулинид. Наконец, у ряда фораминифер стенка раковины пронизана многочисленными поровыми каналами, расположенными более или менее равномерно и перпендикулярно поверхности.

Зернистая структура стенки в ряде случаев является, безусловно, вторичной, связанной с перекристаллизацией. В других случаях зернистая структура, по-видимому, первичная. Подобное предположение подтверждается тем, что при удовлетворительной сохранности раковины лишь один наружный слой двухслойной стенки некоторых эндотирид, текстуляриид и других оказывается зернистым, тогда как внутренний представляется прозрачным и лучистым или вовсе бесструктурным, стекловатым; трудно допустить, что перекристаллизация всегда затрагивает лишь один из слоев. Зернистая структура стенки или какого-либо из ее слоев объясняется беспорядочной ориентировкой плотно прилегающих один к другому мельчайших (около 3 мкм) кристаллов кальцита (Липина, 1955, с. 13). Бесструктурные по внешности или радиально-лучистые стенки сложены ориентированными в определенном направлении кристаллами кальцита.

Присутствие поровых каналов, открывающихся на наружной и внутренней поверхностях стенки раковины отверстиями — порами, является признаком относительно высокой степени дифференцировки стенки. Раковины, снабженные поровыми каналами, носят название прободенных. При помощи поровых каналов цитоплазма, выполняющая внутренние полости раковины, сообщается с той частью цитоплазмы, которая облекает раковину снаружи. Очевидно, что фораминиферы с про-

---

[4] Последующими исследованиями установлено, что представители ряда родов с известковой раковиной имеют арагонитовую стенку. В некоторых случаях стенка оказалась состоящей из кальцита и арагонита (Loeblich, Tappan, 1964). (*Прим. ред.*)

боденным скелетом обладают более совершенным сообщением между названными двумя разобщенными стенкой частями цитоплазмы, а стало быть между внутрираковинной цитоплазмой и внешней средой. Естественно в таком случае ожидать и более совершенного обмена веществ, что позволяет говорить и о более высоком уровне организации прободенных форм, по сравнению с лишенными поровых каналов — непрободенными.

Как показывают некоторые наблюдения (Le Calvez, 1953, с. 153), дело обстоит значительно сложнее. Очень тонкие поровые каналы (перфорации) диаметром от 1 до 6 мкм наблюдаются у представителей нодозариид, полиморфинид, булиминид и гетерохелицид. Более крупные каналы (от 6 до 15 мкм в диаметре) встречаются у многочисленных родов роталиид, аномалинид и планорбулинид, а также у некоторых видов родов *Globigerina, Nonion, Bolivina* и *Virgulina* (Wood, 1949, с. 243; Le Calvez, 1953, с. 152). Крупные поровые каналы наблюдаются у относительно высокоорганизованных форм; у более примитивных, по данным Ж. Ле Кальвец, пористость относительно тонкая.

Очень существенным является то обстоятельство, что у некоторых фораминифер с крупными порами—роталиид, аномалинид, планорбулинид, а также, возможно, у представителей других семейств, под прободенным обызвествленным слоем находится хитиноидная мембрана, которая никогда не бывает пронизана поровыми канальцами насквозь; таким образом, полностью исключается возможность непосредственного сообщения внутренних полостей раковины через поры с внешней средой. Этому препятствует и то обстоятельство, что псевдохитин забивает поровые каналы, что особенно хорошо заметно на декальцинированных раковинах: поверхность нерастворившейся псевдохитиновой основы раковины оказывается покрытой бугорками — выступами выполняющих поровые канальцы затычек из псевдохитина. Следует иметь в виду, что у ряда высокоорганизованных фораминифер, наряду с прободениями стенки, существует более или менее сложно построенная система каналов, которая играет важную роль в осуществлении сообщения внутренних полостей раковины с внешней средой (см. раздел «Система каналов»).

Необходимо отметить, что у некоторых фораминифер поры могут быть более крупными на одних частях раковины и относительно мелкими на других. Так, например, у некоторых форм с трохоидной (спирально-плоскостной) раковиной поры на спинной стороне крупные, хорошо различимые при малом увеличении микроскопа; на брюшной же стороне настолько мелкие, что при том же увеличении микроскопа их распознать не удается. У фузулинид помимо частых равномерно расположенных тонких пор (иногда с трудом различимых под микроскопом) наблюдаются подчас редкие, значительно более крупные поры, неравномерно рассеянные на перегородках — септах, отделяющих камеры одну от другой — это так называемые септальные поры. У представителей рода *Peneroplis* и некоторых других прободенной оказывается лишь одна начальная камера, что иногда рассматривается как указание на происхождение пенероплид от прободенных форм. Возможно, что в данном случае имеется возникновение нового прогрессивного признака на ранней стадии индивидуального развития.

Наличие прободенной или соответственно непрободенной раковины, как одного из наиболее важных систематических признаков, необходимо учитывать при выяснении принадлежности фораминифер к тому или иному семейству. Однако далеко не всегда при изучении прободенных раковин с поверхности удается, даже при большом увеличении бинокулярного микроскопа, обнаружить поры, указывающие на наличие поровых каналов. Причинами затруднений могут быть как микроскопически малые размеры пор (у нодозариид, например, порядка микрона), так

и неудовлетворительная сохранность ископаемых раковин. Полезно знать, что по своему внешнему виду непрободенные известковые раковины фораминифер в наиболее характерных случаях и при условии хорошей сохранности напоминают, скорее всего, изделия из химического фарфора. Прободенные же раковины при том же условии, как правило, более прозрачны и имеют стекловатый вид. В затруднительных случаях приходится, так же как при решении вопроса о составе стенки, прибегать к изготовлению шлифов.

Кристаллическая природа кальцитовых раковин фораминифер хорошо выявляется в поляризованном свете (Awerinzew, 1903, с. 488—489). Изучение целых раковин фораминифер показывает, что они ведут себя как сферокристаллы или группы их. У *Globigerina billoides* d'Orbigny, *Hastigerina*, «*Discorbina*» sp., *Planorbulina mediterranensis* d'Orbigny каждая камера ведет себя как отрицательный сферокристалл, дающий весьма правильный черный крест при наблюдении коноскопического эффекта. Подобные же наблюдения были осуществлены над глобигеринами М. Шультце (Schultze, 1863), а также В. Эбнером (Ebner, 1887) над эльфидиумами («*Polystomella*»).

При наблюдении *Hastigerina* оказывается, что в соответствии с вытянутостью камер крест несколько искажен — лапы креста соединены попарно темными перемычками. При изучении известковых игл *Hastigerina* хорошо видно, что каждая из них ведет себя как одноосный отрицательный кристалл. Раковины *Orbitolites* и *Peneroplis* при разглядывании их с широкой стороны ведут себя как оптически положительные сферокристаллы (нерезкий или едва заметный темный крест). Наоборот, при введении гипсовой пластинки 1,0 оптический характер хорошо выявляется. У *Orbitolites* можно отчетливо наблюдать, что концентрические стенки, как и стенки плоских сторон, оптически выражены иначе в сравнении со стенками, ориентированными радиально; последние в тонких шлифах смотрятся как образованные хорошо выраженными положительными одноосными кристаллами, ориентированными в радиальном по отношению к центру раковины направлении; концентрические и горизонтальные стенки — как образованные тангентально расположенными такими же кристаллами. Эти данные С. Аверинцев не считает, однако, окончательными и указывает, что раковины *Orbitolites* требуют дальнейшего изучения.

Поскольку оптические оси в различных частях раковины в данном случае ориентированы неодинаково, общий оптический эффект, получаемый при изучении какой-то значительной части раковины,— суммарный. С. Аверинцев предполагает, что иной оптический характер раковин *Peneroplis* и *Orbitolites* может быть объяснен не различным характером самого карбоната кальция, а другой ориентировкой его кристаллов. Действительно, например, кристаллическое известковистое вещество по краям отверстий в септах раковины *Peneroplis* представляется при рассматривании с поверхности оптически отрицательным.

Кремневые раковины

Если отбросить нечастые случаи образования псевдоморфоз кремнезема по кальцитовым раковинам, то состоящие из кремнезема секреционные — первичные в данном случае — скелетные образования у фораминифер встречаются исключительно редко — у представителей одного семейства Silicinidae, самостоятельность которого оспаривается рядом исследователей, и у некоторых особняком стоящих форм (Silicotextulina). Можно предполагать, что подобно известковым кремневые раковины образуются в результате пропитывания псевдохитиновой основы минеральным веществом, в данном случае кремнеземом. Имеется и другое

предположение, что кремневые раковины представляют собой только лишь продукт выделения — секрет цитоплазмы (Le Calvez, 1953). Вопрос о происхождении кремневых фораминифер, в силу невыясненности природы их раковины, остается открытым.

Учитывая важное таксономическое значение особенностей биохимической деятельности организмов, в фораминиферах с кремневыми раковинами можно видеть представителей особого ответвления. В приведенном ниже систематическом обзоре фораминифер Silicinidae[5] с кремневой раковиной лишь условно отнесены к отряду Ammodiscida.

Следует отметить маловероятное предположение М. Глесснера (Glaessner, 1948, с. 66), что все кремневые раковины фораминифер — вторичной природы, т. е. либо псевдоморфозы по кальциту, либо перекристаллизованные первично тонкопесчанистые (кремневые же) раковины.

Зависимость состава раковины от условий обитания

Различный характер скелета связан с условиями существования тех или иных фораминифер. Среди фораминифер с псевдохитиновой раковиной имеется ряд пресноводных форм, что является для данного подкласса исключением. Агглютинированные и известковистые непористые раковины присущи морским донным формам — представителям бентоса. Известковистые пористые раковины свойственны как донным, так и обитающим в толще морской воды планктонным фораминиферам. Раковины фораминифер, обитающих в теплых морях, богаче, как правило, известью, чем холодноводные. В случае некоторого опреснения раковины становятся беднее известью. Так, экземпляры одного и того же вида *Ammonia beccarii* (Linne) из Средиземного моря относительно толще черноморских и в особенности каспийских. Кроме того, у средиземноморских *A. beccarii* имеются хорошо развитые натеки дополнительного скелета на брюшной стороне — вдоль швов и в пупочной области[6].

Аналогичные изменения отмечались и для раковин некоторых милиолид, выдерживающих определенное опреснение. Агглютинированные раковины, как уже указывалось, в отношении состава слагающих их минеральных частиц зависят в известной степени от характера грунта, на котором обитают образующие их фораминиферы. В этом отношении заслуживают интереса данные Д. Слама (Slama, 1954, с. 33), касающиеся построения стенки раковины у одного рода *Ammobaculites*. В природных условиях изучавшаяся Сламом форма обитает на илистом грунте (в солоноватоводном озере Пончартрем близ Нового Орлеана) и строит свою раковину из очень мелких частиц неопределенной формы, в соответствии с характером субстрата. В условиях культуры, на субстрате из песчинок размером 1/4—1/8 мм данный вид использовал этот материал, несмотря на то, что отдельные песчинки занимали подчас всю поверхность отдельной камеры раковины. При добавлении к субстрату порошка карборунда фораминиферы использовали и этот новый материал, причем зерна карборунда вклинивались между крупными песчинками.

Вообще говоря, в противоположность известковым, агглютинированные формы в больших количествах развиваются в холодных водах и соответственно на относительно больших глубинах в южных широтах,

---

[5] Вместо этого таксона далее принято семейство Rzehakinidae Cushman, 1933 (Loeblich, Tappan, 1964), так как номинативный род *Silicina* (Bornemann, 1874) с типовым видом *Involutina polymorpha* Terquem оказался младшим синонимом рода *Reophax* Montfort, 1808. (*Прим. ред.*)

[6] Эти особенности дали основание для выделения новых видов и подвидов данного рода (Щедрина, Майер, 1975). (*Прим. ред.*).

и в основном приурочены к терригенным илам. В ископаемом состоянии, как правило, процент содержания известковых раковин фораминифер по отношению к агглютинированным в органогенных породах несколько выше, чем в глинистых и обломочных.

Значение состава и структуры раковины для классификации фораминифер

В прежних классификационных схемах признакам состава стенки и наличию или, наоборот, отсутствию поровых каналов придавалось решающее значение. Фораминиферы делились на основании этих признаков на группы: агглютинированные (Agglutinantia), известковые непроподенные (Imperforata), или иначе фарфоровидные (Porcellanea), и известковые проподенные (Perforata), или стекловато-известковистые (Vitrocalcarea). В настоящее время составу стенки хотя и придается большое значение, но в то же время этот признак не рассматривается в качестве решающего для подразделения подкласса фораминифер на основные группы (отряды).

Признак состава скелета, агглютинированного в одних случаях и известковистого — в других, находится, как видно из вышеизложенного, в тесной зависимости от внешних условий и может в различном виде проявляться у близких, заведомо родственных форм (Endothyridae, Miliolidae).

Известковые раковины в условиях опреснения не только значительно обедняются известью, но и становятся почти нацело псевдохитиновыми. Необходимо отметить порочность всякого рода попыток построения системы той или иной группы, исходя исключительно из какого-либо одного признака, хотя бы и очень существенного. Такая система неизбежно будет искусственной. К рассмотрению этого вопроса в общем виде применительно к систематике фораминифер придется еще вернуться.

В табл. 3 дана примерная оценка значения состава и структуры стенки раковин фораминифер в качестве систематического признака. Особенности состава и строения стенки имеют в основном значение в качестве признаков для отрядов и семейств, иногда подсемейств, реже родов и в исключительных случаях для видов.

Можно предполагать, что наиболее примитивными и, по-видимому, исходными в филогенетическом отношении являются фораминиферы, обладающие псевдохитиновой раковиной. Дальнейшее усложнение выражается в пропитывании псевдохитиновой основы углекислой известью, а также в приобретении способности к агглютинации посторонних частиц, всегда связанной с наличием псевдохитиновой основы, обычно пропитанной неорганическими солями.

Принято считать, что наличие агглютинированной раковины служит признаком примитивности и, наоборот, наличие органогенной (известковой) раковины свидетельствует о более высокой ступени организации. Это не совсем правильно. Одного лишь наличия раковины первого или второго типа недостаточно для подобного суждения.

Агглютинированные скелетные образования действительно являются более примитивными в сравнении с известковыми, поскольку сочетаются, как правило, с относительной примитивностью других черт организации раковины. Есть основание считать, что способность к агглютинации посторонних частиц появилась у фораминифер с органогенным (псевдохитиновым или даже известковистым) скелетом на низкой ступени развития еще в силуре и привела к концу девона к образованию умеренно усложненных форм с агглютинированной раковиной; многие подобные, хотя, разумеется, и не тождественные, формы про-

Таблица 3

Состав и основные типы структуры стенки у фораминифер

Отряд, надсемейство, семейство	Псевдохитиновые	Агглютинированные			Известковистые				Кремневые
					Непрободенные		Прободенные		
		с несовершенной сортировкой посторонних частиц; цемента мало	с совершенной сортировкой посторонних частиц; цемента много	посторонние частицы лишь вкраплены в известковую стенку	с однородной структурой стенки	с более или менее сложными текстурами стенки	с многочисленными равномерно рассеянными поровыми каналами	с немногочисленными определенным образом расположенными каналами	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Allogromiida	+								
Astrorhizida		+	+	+	+	+			
Astrorhizidea		+	+						
Astrorhizidae		+	+						
Rhizamminidae			+						
Saccamminidae		+	+						
Hyperamminidae		+	+						
Reophacidae			+						
Parathuramminidea				+	+	+			
Parathuramminidae				+	+	+			
Calligellidae				+	+				
Ammodiscida		+	+	+	+				+
Ammodiscidea		+	+		+				
Ammodiscidae			+		+				
Tournayellidea				+					
Tournayellidae				+					
Lituolidea		+	+	+					
Lituolidae		+	+	+					
Rzehakinidae									+
Endothyrida			+	+	+	+			
Endothyridae			+	+	+	+			
Bradyinidae						+			
Mesoendothyridae				+		+			
Spirocyclinidae						+			
Fusulinida					+	+			
Fusulinidea					+	+			
Ozawainellidae					+				
Fusulinidae						+			
Schubertellidae						+			
Schwagerinidae						+			
Verbeekinidea					+	+			
Verbeekinidae						+			
Neoschwagerinidae					+	+			
Textulariida		+	+						
Textulariidae		+	+						
Ataxophragmiida		+	+	+					
Trochamminidae		+	+						
Ataxophragmiidae			+						
Orbitolinidae			+	+					
Tetrataxidae				+					
Biseriamminidae				+					
Miliolida				+	+				
Miliolidea				+	+				
Cornuspiridae					+				
Ophthalmidiidae					+				
Miliolidae				+	+				
Alveolinidea					+				
Peneroplidae					+				
Alveolinidae					+				
Lagenida (все семейства)							+		
Rotaliida (все надсемейства и семейства)							+		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nummulitida (все семейства)								+	
Buliminida (все семейства)							+		
Heterohelicida (все семейства)							+		

должают существовать вплоть до настоящего времени[7]. Лишь в мелу и палеогене встречаются фораминиферы, отличающиеся относительно сложным строением агглютинированной раковины (вальвулиниды, орбитолиниды).

Известковым скелетом обладают в основном более высокоорганизованные формы, имеющие подчас исключительно сложно построенные раковины. Необходимо заметить, что существуют и крайне просто построенные известковые формы, отличающиеся к тому же большой древностью (силур, девон). Это обстоятельство позволяет высказать предположение о том, что в каких-то случаях формы с известковой раковиной возникли параллельно с агглютинированными и независимо от них — нодозариды среди известковых, астроризиды и саккаминиды среди агглютинированных. Известно также, что иногда формы с известковой раковиной вне всякого сомнения взяли свое начало от агглютинированных предков, притом в отдельных случаях независимо одни от других (эндотириды, текстуляриды).

Вместе с тем в процессе филогенеза фораминифер имела место и неоднократная утрата способности к агглютинации, приводившая к образованию чисто органогенных известковых скелетов (у тех же эндотирид и милиолид).

Учитывая вышеизложенное, трудно согласиться с некоторыми утверждениями Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1953, с. 152), который основывает свои выводы на формальном применении биогенетического закона и игнорирует данные по палеонтологии фораминифер. Он отмечает, что, во-первых, многие виды, имеющие чисто известковую стенку на ранних стадиях своего индивидуального развития, на более поздних стадиях онтогенеза приобретают способность к агглютинации посторонних частиц; во-вторых, до сих пор не известны такие фораминиферы, у которых раковина была бы на ранних стадиях онтогенеза песчанистой, а затем становилась бы чисто известковой. Из этого Ж. Ле Кальвец приходит к заключению, что известковые формы филогенетически примитивнее агглютинированных, причем происходят от форм с псевдохитиновой раковиной за счет пропитывания органической основы карбонатом кальция. Возможность развития в обратном направлении — от агглютинированных форм к известковистым за счет утраты из состава стенки агглютинированных частиц — Ж. Ле Кальвец отрицает.

Прободенные раковины явились, очевидно, результатом усложнения непрободенных. Наличие поровых каналов, как явствует из вышеизложенного, свидетельствует о более высоком положении в филогенетическом отношении, поскольку этот признак часто сочетается с наиболее высокой степенью организации раковины вообще и присущ наиболее молодым, специализированным группам (в частности отряду Rotaliida). Наличие прободенной стенки лишь у одной начальной каме-

[7] В литературе имеются указания о первых находках агглютинирующих фораминифер (род *Bathysiphon*) в нижнем кембрии (Loeblich, Tappan. 1964, с. 186)) В таком случае следует принять, что агглютинация как способ построения раковины возникла у фораминифер, по крайней мере, с начала палеозоя. (*Прим. ред.*)

ры раковины у непрободенных пенероплид, появившихся лишь в третичное время, говорит о возможной утрате прободенного строения стенки как о вторичном явлении или же, наоборот, о возникновении нового признака на ранних стадиях онтогенеза. Необходимо отметить, что все основные признаки строения стенки могли возникать неоднократно, в каждой группе независимо.

Типы строения раковин фораминифер

Под типом строения раковины понимается известная закономерность в относительном пространственном расположении ее частей, что придает раковине в той или иной мере определенную характерную форму. Соответственно в качестве основных типов строения различают раковины одноосные, спиральные, в том числе клубковидные, спирально-плоскостные, спирально-конические, спирально-винтовые и циклические. Кроме того, приходится особо выделять раковины неправильного строения, в основном с лучистым или иногда с ветвистым расположением частей.

Закономерное расположение частей раковины отражает, в первую очередь, закономерности ее онтогенетического, т. е. индивидуального развития. Это последнее идет у фораминифер, как известно, путем последовательного наращивания новых частей, причем ранее сформировавшиеся части сохраняют свое первоначальное строение и расположение. Благодаря этому изучение строения сформировавшейся раковины позволяет восстановить весь ход ее онтогенетического развития.

Иногда в одной и той же раковине сочетается два или более типов строения. Такие раковины носят название разноформенных (гетероморфных). Подобная особенность объясняется тем, что в процессе индивидуального развития раковины закономерность нарастания ее частей меняется: раковина начинает свое развитие по одному типу, заканчивает его по другому, иногда даже по третьему. Так, например, раковина, нарастающая на ранних стадиях онтогенеза по спирали, к концу своего развития образует прямой, одноосный отдел и т. п.[8] Гетероморфность распространяется не только на основные типы строения раковины, но и на второстепенные ее особенности, например, на число и форму камер по отдельным оборотам, закономерность возрастания этих последних и т. д.

Закономерное строение раковин фораминифер, подчас очень сложное и в большинстве случаев в достаточной мере правильное, указывает на высокую степень дифференцировки цитоплазмы этих последних, на сложность составляющих цитоплазму белковых молекул и образуемых ими комбинаций. Приводящие нас в изумление совершенством своих форм раковины фораминифер не могли бы образоваться, если бы физико-химические процессы, совершающиеся в цитоплазме, не были бы чрезвычайно закономерны в отношении последовательности и ритма. Рассматривая сформировавшуюся раковину какого-либо вида фораминифер, нельзя забывать, что она является не только результатом определенных физико-химических процессов, но что эти процессы развертываются в течение всего времени существования организма, начиная с первых моментов его онтогенетического развития, и притом во взаимосвязи с определенными, изменяющимися известным образом условиями внешней среды.

---

[8] Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1953, с. 155) применяет для подобного типа строения раковины термины: биформная, триформная, многоформная (biforme, triforme и multiforme). Соответственные примеры: *Gaudryina, Gaudryinella, Idalina.*

Процесс индивидуального развития раковины представляет собой сложное биологическое явление, которое следует рассматривать как результат длительного процесса филогенетического развития данного вида, определившего природу — наследственность последнего. Таким образом, палеонтологу следует рассматривать каждую сформировавшуюся раковину не только как определенное морфологическое образование, но и как продукт жизнедеятельности цитоплазмы.

Сказанное относится ко всем вообще особенностям строения раковины, но в первую очередь касается типа строения, поскольку именно он, надо полагать, в наибольшей степени отражает в себе те общие, выработавшиеся в филогенезе закономерности процессов, совершающихся в цитоплазме, которые обусловливают закономерный ход индивидуального развития скелетных образований.

Различные типы строения раковины могут быть охарактеризованы с неизбежной долей схематизации, исходя из общеизвестных геометрических понятий, хотя степень приложимости этих последних к органическим скелетам совершенно иная, чем для геометрически правильных тел неживой природы, таких как, например, кристаллы. Если для последних установлен закон постоянства гранных углов, то этот закон имеет абсолютное значение. Попытки установить аналогичные закономерности для раковин фораминифер какого-либо определенного вида имеют относительную цену, поскольку постоянство угловых величин и соотношений размеров подвержены здесь известным индивидуальным отклонениям и, кроме того, оказываются переменными в зависимости от стадии индивидуального развития. Это вполне понятно, если учитывать качественное отличие организмов от тел неживой природы.

При рассмотрении типов строения раковины применение геометрических понятий имеет лишь относительное (условное) значение. Однако к геометрическим понятиям приходится прибегать с тем, чтобы наглядно охарактеризовать строение раковины в его общей схеме.

Раковины неправильного строения

Раковины неправильного строения наблюдаются лишь у некоторых примитивных фораминифер, в частности, в семействах Astrorhizidae, Hyperamminidae, а также у ряда форм из других семейств, вторично видоизмененных в результате перехода к сидячему (прикрепленному) образу жизни — некоторых представителей семейств Reophacidae, Rzehakinidae, Polymorphinidae, Ophthalmidiidae, Planorbulinidae.

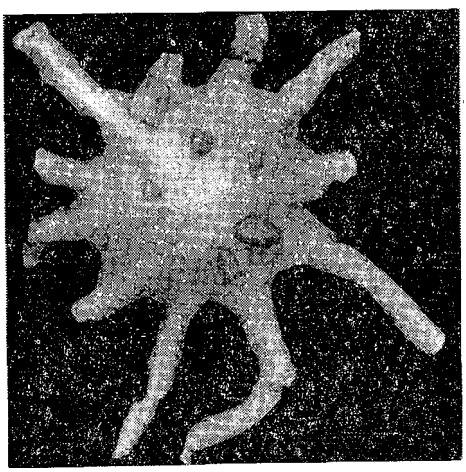


Рис. 22. Раковина неправильного строения рода *Astrorhiza* (Loeblich, Tappan, 1964, фиг. 103 (1)).

У представителей семейства Astrorhizidae, обладающих раковиной неправильного строения, обычно имеется более или менее хорошо выраженное центральное тело и отходящие от него лучи или руки (например, у рода *Astrorhiza*). Такие раковины можно представить себе как образовавшиеся в результате отложения скелетного вещества на поверхности неправильного по своим очертаниям амебовидного протоплазматического тела, распространяющегося по поверхности субстрата. У *Astrorhiza* таким скелет-

ным веществом являются посторонние частицы, песчанистые или иловатые, связанные псевдохитином, пропитанным в той или иной степени неорганическими солями. Лучи раковины в рассматриваемом случае представляют скелетный панцирь основания ложноножек, выходящих наружу через зияющие отверстия на концах лучей (рис. 22).

У принадлежащих к тому же семейству представителей рода *Rhabdammina* раковины также лучистые, но центральное тело выражено слабо. У *Rhizammina* центральное тело вовсе отсутствует, и раковины при наличии небольшого числа лучей имеют форму тройников или крестовин, образованных соответственно тремя или четырьмя соединяющимися трубками. Раковины *Rhizammina*, переплетались друг с другом, образуют напоминающие войлок скопления, покрывающие субстрат.

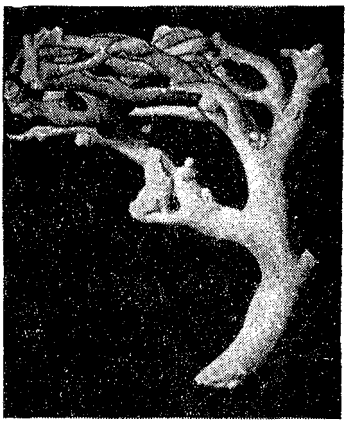


Рис. 23. Раковина неправильного древовидно-ветвящегося строения рода *Dendrophrya* (Loeblich, Tappan, 1964, фиг. 108(1)).

Неправильные, стелющиеся по грунту амебовидные по очертаниям раковины наблюдаются у представителей рода *Iridia*, относимого к семейству Saccamminidae.

У Hyperamminidae, наряду с раковинами иного строения, известны скелетные образования либо древовидно-ветвящиеся, как, например, у *Dendrophrya* (рис. 23), либо образованные системой ветвящихся и вновь попарно соединяющихся друг с другом или, как принято говорить, анастомозирующих трубок (*Syringammina*) и др. У древовидных форм развивается иногда особая подошва, при помощи которой раковина прикрепляется к субстрату.

Вопрос о том, насколько раковины неправильного строения представителей трех названных семейств являются филогенетически первичными, остается в настоящее время неясным. Не исключена возможность, что наиболее примитивные фораминиферы обладали раковиной правильного, в частности, одноосного строения. В таком случае все перечисленные примеры относятся к раковинам, вторично приспособившимся к прикрепленному образу жизни. Ниже при рассмотрении правильных раковин различных типов строения, будут приведены дополнительно те случаи неправильного строения, которые уже заведомо являются результатом перехода к сидячему образу жизни или прикреплению к субстрату.

Одноосные раковины

Одноосные раковины могут рассматриваться, в целях наглядности изложения, как тела вращения, приближающиеся то к шару, то к овоиду, то к эллипсоиду, то к цилиндру и т. п. Очень часто форма раковины не может быть даже приближенно уподоблена этим телам и должна быть представлена как результат вращения некоторой сложной фигуры вокруг воображаемой оси, которая является в то же время и осью симметрии данного скелетного образования. Само собой разумеется, что сказанное имеет чисто геометрический смысл, так как на самом деле нарастание раковины происходит от некоторой начальной точки в направлении вдоль оси (рис. 24).

В простейшем случае, когда любое, перпендикулярное оси, сечение раковины представляет круг, ось симметрии будет бесконечно большого порядка: при повороте «тела вращения» вокруг такой оси на любой

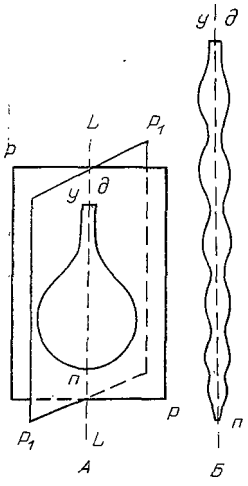


Рис. 24. Схема одноосных раковин.

А — однокамерная типа *Lagena*; *Б* — многокамерная типа *Nodosaria*; *LL* — ось симметрии; *PP* и P_1P_1 — плоскости симметрии; *п* — проксимальный конец; *д* — дистальный конец; *у* — устье (Фурсенко, 1933₁).

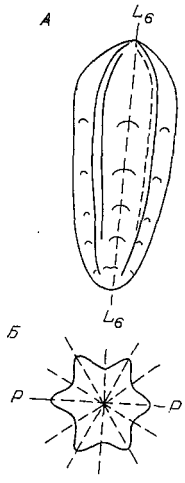


Рис. 25. Одноосные раковины.

Nodosaria (шестигранная): *А* — сбоку; *Б* — со стороны устья; L_6L_6 — ось симметрии шестого порядка; *PP* — одна из шести плоскостей симметрии.

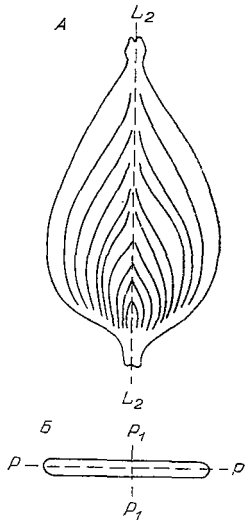


Рис. 26. Одноосные раковины.

Frondicularia (двусимметричная): *А* — сбоку; *Б* — со стороны устья; L_2L_2 — ось симметрии второго порядка; *PP* и P_1P_1 — плоскости симметрии (Фурсенко, 1959).

произвольный угол будет наблюдаться полное совмещение всех точек тела с их исходным положением в отношении оси.

Нередко раковины одноосного типа строения имеют в своем поперечном сечении эллипс или многоугольник — трех-, четырех-, пяти- и шестиугольник и т. д. Соответственно и ось симметрии таких раковин будет 2-го, 3-го, 4-го, 5-го, 6-го и т. д. порядка (рис. 25, 26). Воображаемая ось симметрии раковины является геометрическим местом точек пересечения плоскостей симметрии раковины; при наличии оси симметрии бесконечно большого порядка можно представить себе также бесконечное количество и плоскостей симметрии. Если мысленно разрезать такую одноосную раковину вдоль оси по любому ее диаметру и одну из полученных половин приложить к зеркалу, то нам представится полная раковина. При наличии осей симметрии 2-го, 3-го, 4-го, 5-го, 6-го или вообще любого (энного) порядка количество плоскостей симметрии будет равно порядку оси (см. рис. 25, 26).

Одноосные раковины лишь в исключительных случаях имеют одинаковые, расположенные на противоположных концах оси, окончания. Такие раковины обладают, естественно, еще одной плоскостью симметрии, перпендикулярной в данном случае оси. Поскольку у подобных раковин на противоположных концах расположены отверстия — устья, их называют двоякоротыми, или амфистомными (от *греч.* ἀμφι — с обеих сторон и **στόμα** — рот). Двоякоротые (амфистомные) раковины, строго говоря, не являются одноосными, поскольку у них имеется бесконечно большое количество осей симметрии второго порядка, расположенных в плоскости симметрии, перпендикулярной продольной оси. В большинстве случаев, однако, одноосные раковины разнополюсны — гетерополярны (от *греч.* ἕτερο — разно и *лат.* polus — полюс).

На одном из окончаний раковины в таком случае находится устье, другое (противоположное) может рассматриваться как начало роста. Для обозначения первого из окончаний иногда употребляется название

дистальный конец (от *лат.* distalis — дальний), апертурный или иногда оральный, т. е. ротовой конец (от *лат.* or, oris — рот). Противоположный конец раковины обозначается соответственно как проксимальный (от *лат.* proximalis — ближний), аборальный (противоротовый, или апикальный; от *лат.* apex — вершина).

В зависимости от характера роста, в одних случаях вставочного, либо непрерывного, проходящего путем наращивания новых частей скелета со стороны устья, а в других — прерывистого или ритмичного, раковины могут быть однокамерными или многокамерными. В промежуточных случаях при наличии лишь колебаний в скорости роста на раковине отмечаются только перетяжки или пережимы, обозначающие замедления в отложении скелетного вещества. В такой форме обычно намечается переход от однокамерного строения к многокамерному в филогенезе ряда групп фораминифер.

Среди одноосных раковин наблюдаются как однокамерные, так и многокамерные, например, *Proteonella* и *Lagena, Reophax* и *Nodosaria* (рис. 27). При этом с одноосным строением сочетается то агглютинированная, то известковая стенка. Поскольку наращивание новых, относительно более молодых частей раковины идет со стороны устья, части раковины, находящиеся у проксимального конца, являются более старыми: у многокамерных форм здесь находится начальная (эмбриональная или примордиальная; от *лат.* primordium — первоначало) камера, иначе называемая пролокулум (proloculum).

Общая форма одноосных раковин может быть очень различной. Однокамерные раковины иногда шаровидны или почти шаровидны, при этом положение оси симметрии определяется подчас лишь по местонахождению устья. В исключительных случаях, когда устье отсутствует, шаровидные раковины, строго говоря, уже не могут рассматриваться как одноосные. В качестве примера можно привести раковины некоторых Saccamminidae, а также раковины представителей пелагического рода *Orbulina*. У последних, правда, строго сферической и в то же время лишенной устья является только последняя камера, полностью объемлющая все сформировавшиеся ранее и образующие спираль.

Чаще, при относительно незначительном удлинении раковины в направлении оси, одноосные раковины обладают яйцевидной (овоидной) или эллипсоидальной формой: нередки раковины в виде плоской фляги (например, *Oolina*). При заметном удлинении раковины по оси она может приобретать веретеновидную, вытянуто-эллиптическую или даже палочковидную, или трубчатую форму. Часто раковина заметно расширяется к несущему устье окончанию и приобретает коническую или вытянуто (удлиненно) коническую форму. Благодаря наличию перетяжек, многокамерные одноосные раковины могут иметь четковидное строение.

Принято различать длину одноосных раковин, измеряемую в направлении роста, т. е. по оси, их ширину и, что во многих случаях совпадает, толщину. Понятия толщины и ширины имеют различный смысл. Если раковина двусимметричная (имеет ось второго порядка), тогда под шириной понимается наибольшее из измерений, перпендикулярное оси; наименьшее измерение, одновременно перпендикулярное оси и ширине, будет толщиной.

При изучении одноосных раковин в шлифах важно правильно обозначить различные их сечения. Всякое сечение, ориентированное в направлении оси раковины, будет продольным. Частный случай продольного сечения — осевое, то, которое проходит строго по оси раковины. Сечение, перпендикулярное оси, носит название поперечного; если сечение ориентировано по отношению к оси раковины под некоторым произвольным углом, не равным нулю или 90°, то его принято называть косым.

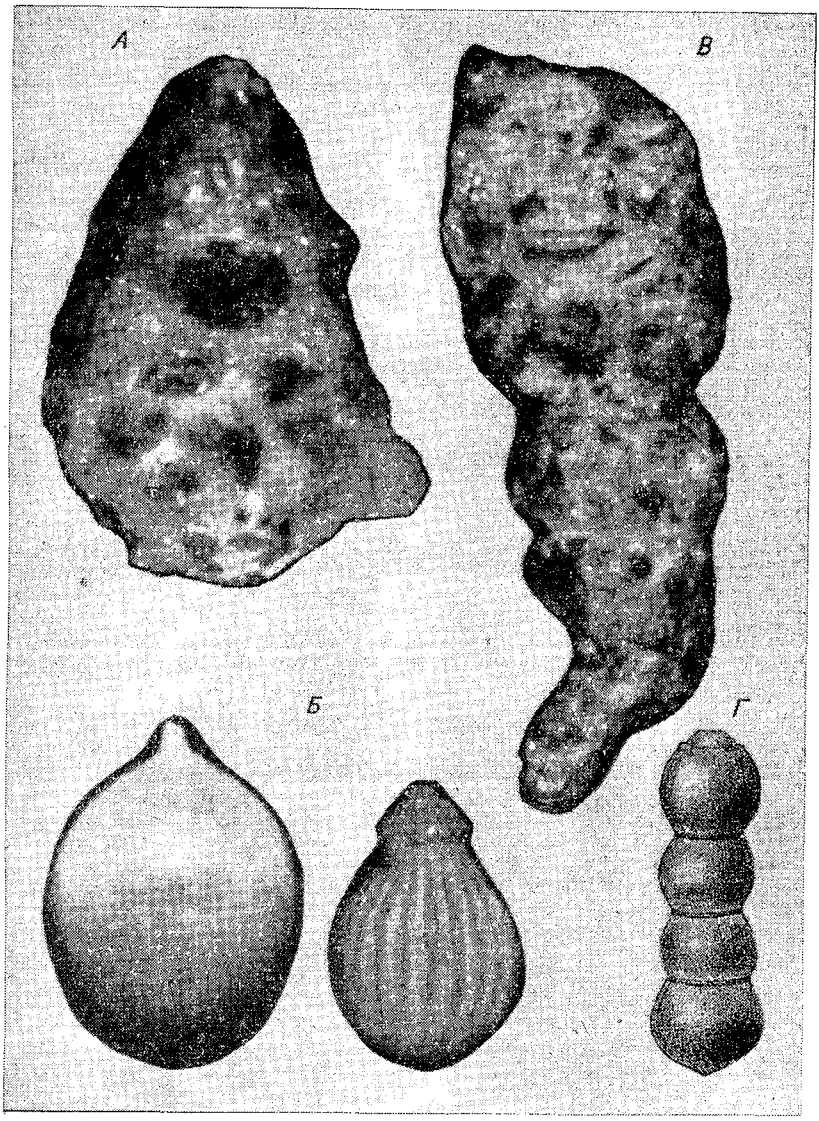


Рис. 27. Одноосные раковины. Однокамерные: *А* — *Proteonella*; *Б* — *Lagena*; многокамерные: *В* — *Reophax*; *Г* — *Nodosaria*.

Одноосные раковины присущи в основном донным (бентосным) фораминиферам, приспособленным к неподвижно лежачему или ползающему образу жизни. Как указывалось выше, планктонный (пелагический) образ ведут представители рода *Orbulina*, шаровидные раковины которых не являются, во-первых, в строгом смысле слова, одноосными, а, во-вторых, в данном случае речь идет о строении одной лишь последней камеры спиральной, по существу, раковины.

В результате наблюдающегося иногда перехода к прикрепленному образу жизни одноосные формы утрачивают присущее им правильное расположение камер (или вообще частей раковины) и образуют раковину, змеевидно стелющуюся по субстрату. В качестве примера можно привести некоторых Reophacidae, род *Placopsilina* и близкие ему. У подобных прикрепленных форм обращенная к субстрату сторона становится плоской, а поперечное сечение раковины — приближающимся к полукругу или к сегменту круга.

Спиральные раковины

Спиральные раковины можно представить как результат видоизменения одноосных в силу скручивания оси. Такое определение имеет не только геометрический смысл и является удобным в целях наглядности, но и в известной мере отвечает действительности, поскольку в процессе филогенетического развития фораминифер спиральные раковины происходят от одноосных. Имеется, правда, в некоторых случаях и обратный переход — от спиральных форм к одноосным. При этом спиральная раковина сперва образует более рыхло свернутый конечный отдел, затем происходит дальнейшее раскручивание этого отдела, в результате получается ряд одноосно расположенных камер, продолжающих начальную спираль, а в конечном счете спиральное строение первых камер может быть вовсе утрачено (рис. 28). В основном, однако, спиральное строение развивается как новообразование, захватывающее сперва только ранние стадии онтогенеза, а затем постепенно распространяется на более поздние и, в конечном счете, на всю раковину.

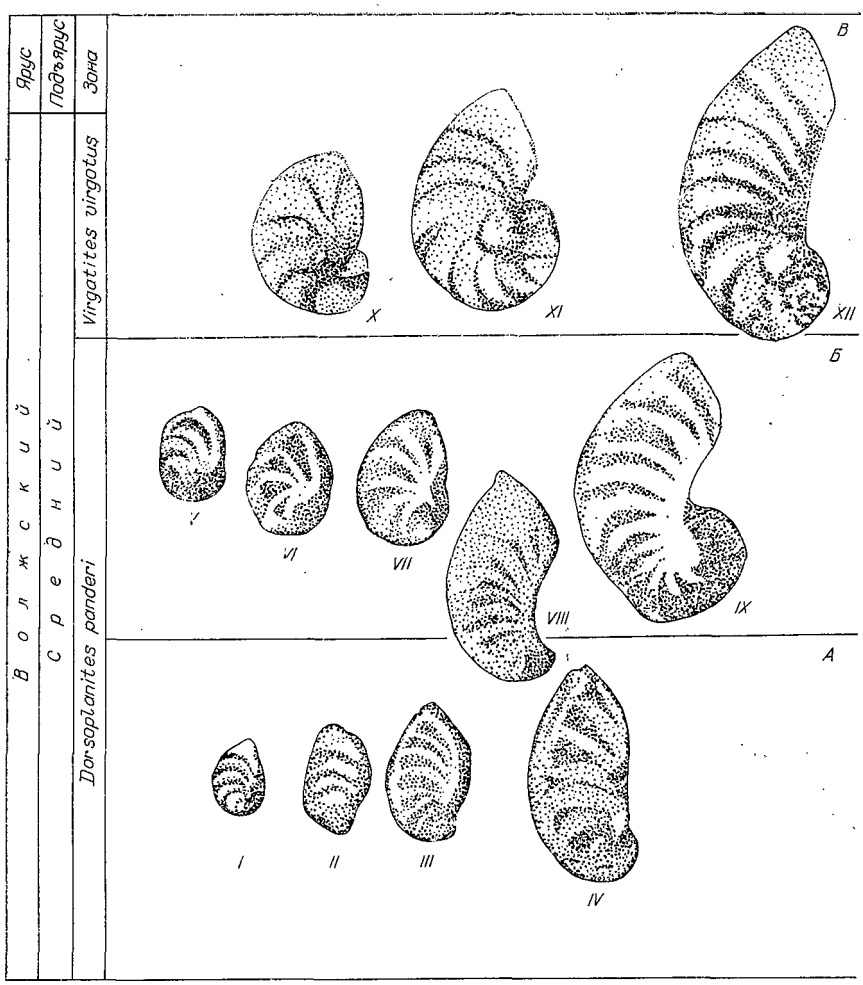


Рис. 28. Развитие спирального строения у трех видов лентикулин из средневолжских отложений.

Спиральное строение появляется на ранней стадии индивидуального развития раковины у наиболее древнего из трех видов, об этом свидетельствует строение начального отдела раковины — *А*, и постепенно распространяется на более поздние стадии онтогенеза у двух других видов — *Б* и *В*, являющихся потомками первого. Каждый вид представлен несколькими экземплярами разных размеров. Экземпляр *VIII* обладает признаками, промежуточными между *А* и *В* (Фурсенко, 1950).

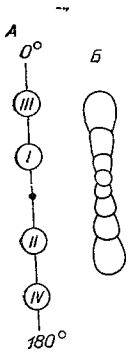


Рис. 29. Строение спирально-плоскостных раковин типа «спиролокулина»: *А* — схема расположения камер; *Б* — срединное поперечное сечение через раковину *Spiroloculina* (Богданович, 1952).

В соответствии с вышесказанным принято различать неправильно клубковидные раковины, когда навивание происходит в беспорядке или в некоторой более или менее непрерывно меняющей свое положение плоскости: раковины спирально-плокостные, спирально-конические (трохоидные) и спирально-винтовые, являющиеся, по существу, лишь крайним выражением спирально-конического типа строения. Особо следует выделить раковины семейства Miliolidae, отличающиеся в типичном случае правильно клубковидным навиванием в нескольких, обычно в трех — пяти закономерно ориентированных одна к другой плоскостях. Наряду с подобным типом навивания у Miliolidae наблюдается и навивание по спирально-плоскостному типу (рис. 29).

Неправильно клубковидные раковины

По своему строению неправильно клубковидные раковины являются наиболее примитивными, их можно представить как результат беспорядочного навивания одноосного скелетного образования в нескольких направлениях. Такие раковины, по-видимому, наиболее примитивны и генетически, поскольку наблюдаются в таком относительно низко организованном и древнем семействе, как Ammodiscidae (например, род *Glomospira;* рис. 30). У некоторых представителей названного рода наблюдается, однако, известный переход к более правильному расположению оборотов — спирально-винтовому, как у *Glomospira charoides*, или к охватывающему часть оборотов спирально-плоскостному типу.

Особо характерны неправильно клубковидные раковины для семейства Endothyridae, где наблюдаются и многочисленные случаи выраженного в более или менее чистом виде спирально-плоскостного типа

Рис. 30. Неправильно-клубковидное строение раковины *Glomospira.*

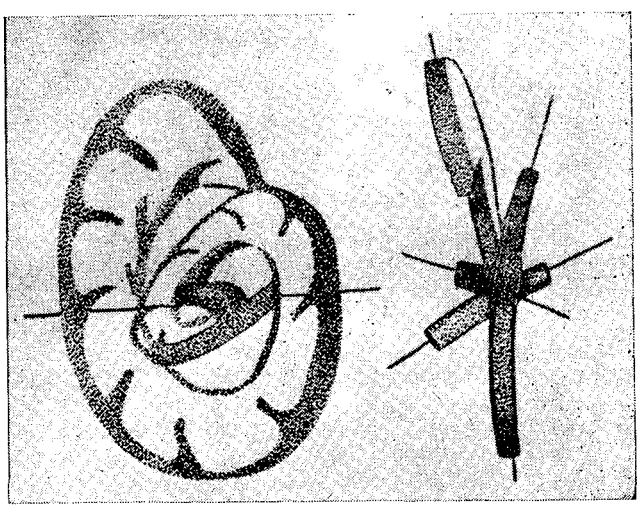


Рис. 31. Схематическое изображение плектогироидной спирали по А. В. Скотту и др. (Основы палеонтологии, 1959).

строения. Неправильно клубковидное навивание многокамерных раковин представителей этого семейства послужило основанием для введения термина «плектогироидное» навивание (от названия рода *Plectogyra*). Плектогироидное навивание наблюдается и в начальных оборотах некоторых Fusulinidae, что рассматривается как дополнительное указание на происхождение этого семейства, обладающего спирально-плоскостными раковинами, от эндотир (рис. 31).

Спирально-плоскостные раковины

Спирально-плоскостные раковины могут быть как многокамерными, так и образованными трубчатой неподразделенной камерой, помимо которой в таких случаях имеется расположенная в центре раковины шаровидная начальная камера. Независимо от этого спирально-плоскостные раковины могут иметь то агглютинированную, то известковую стенку, непрободенную и различной текстуры, или прободенную. Если из соображений большей наглядности исходить из представления о скручивании оси раковины одноосного типа строения при образовании спиральных форм, то естественно такой скрученной оси дать название спиральной; подобное понятие о воображаемой спиральной оси полезно для облегчения дальнейшего изложения.

Спирально-плоскостными раковинами принято называть такие, спиральная ось которых расположена в одной плоскости. Иногда для обозначения раковин такого типа пользуются терминами «плоскоспиральная», «планоспиральная» или «наутилоидная». Эти наименования менее удачны, так как спирально-плоскостные раковины далеко не всегда плоские или вообще в той или иной мере уплощенные, наоборот, у фузулинид, например, они часто веретеновидные, сходство же с головоногим моллюском из рода наутилус может быть иногда очень относительным. Термин же «спирально-плоскостная» наиболее удачен, поскольку включает в себя существенную особенность данного типа строения раковин и применим ко всем без исключения случаям.

Плоскость, в которой располагается воображаемая спиральная ось, является одновременно и плоскостью симметрии раковины (рис. 32) — это так называемая срединная, медианная или экваториальная плоскость. Располагающиеся по сторонам экваториальной плоскости симметричные половины раковины носят название боковых сторон; в литературе иногда употребляется равноценный по значению термин «латеральные» стороны (от лат. lateralis — боковой). Начальная точка спиральной оси носит название центральной точки спирали или центра спирали. Перпендикуляр к экваториальной плоскости, проходящий через центр спирали, принято обозначать как ось навивания (завивания) или просто ось раковины; это понятие не следует смешивать со спиральной осью раковины. Отрезок спирали, конечная точ-

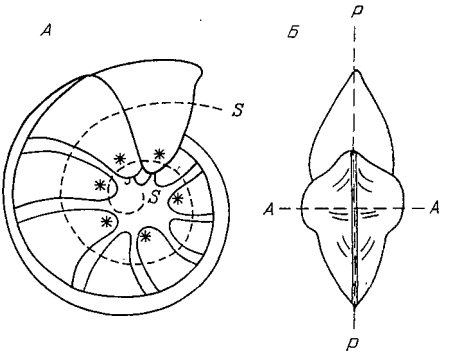


Рис. 32. Схема соотношения частей и элементов симметрии спирально-плоскостной раковины *Lenticulina*.

А — вид сбоку; *Б* — вид с периферического края; *АА* — ось навивания; *РР* — плоскость симметрии экваториальная или медианная; *SS* — спиральная ось; звездочкой отмечены пупочные окончания камер, ограничивающие пупочную область раковины (Фурсенко, 1959).

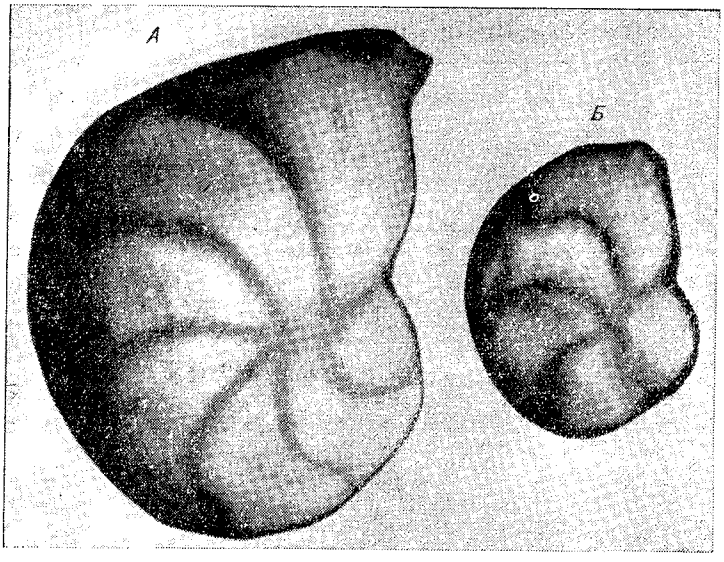


Рис. 33. Спирально-плоскостные раковины *Lenticulina*, состоящие из одного полного (*А*) и неполного (*Б*) оборотов.

ка которого удалена от начальной на 360°, носит название оборота спирали. В противоположность центральным частям раковины наиболее удаленные носят название периферических.

При изучении раковин фораминифер спирально-плоскостного типа строения приходится практически иметь дело не с воображаемой спиральной осью, а с внешними очертаниями последовательных оборотов, лишь в некоторой мере отражающими направление спиральной оси. Внешний, видимый при разглядывании раковины сбоку, контур наружного оборота называется внешним или периферическим краем. Это уже вполне конкретное понятие. Характер внешнего края — существенный диагностический признак при определении и описании спирально-плоскостных (а также и спирально-конических) форм. Внешний край может быть ровным или, как нередко бывает, на нем наблюдаются чередующиеся выступы и углубления — лопастной внешний край раковины.

При изучении фораминифер в шлифах иногда, например, при определении нуммулитов приходится обращать внимание не на внешний контур оборотов, а на сечение наружной (периферической) стенки оборотов, имеющей известную толщину. На срединных (медианных или экваториальных) сечениях эта стенка выражена в виде так называемой спиральной полости.

Следует указать, что если в большинстве случаев спирально-плоскостные раковины образованы несколькими оборотами, то иногда имеется всего-навсего один полный или даже неполный оборот (например, раковины некоторых Nodosariidae — *Lenticulina*; рис. 33).

Наибольший поперечник спирально-плоскостной раковины, лежащий в ее срединной, медианной или экваториальной плоскости, называется диаметром. Чтобы правильно провести диаметр, необходимо мысленно наметить две точки: центр спирали и точку, находящуюся на наибольшем удалении от центра на внешнем крае, т. е. на окончании спирали. Через эти две точки следует провести прямую до пересечения с внешним краем на противоположной стороне раковины. Это и будет диаметр раковины — большой диаметр, как его иногда называют (рис. 34). Иногда употребляется понятие радиуса или полупоперечни-

ка раковины. В некоторых случаях полезным является ввести также понятие малого поперечника или диаметра — перпендикуляра к большему диаметру в плоскости симметрии раковины (рис. 34, *А*). Отношение большего диаметра к малому дает представление о степени удлиненности раковины. Отрезки диаметра, отвечающие размерам отдельных оборотов, носят название высоты оборотов (см. рис. 34, *А*).

Под толщиной спирально-плоскостной раковины принято понимать измерение по оси навивания (рис. 34, *Б*). У вытянутых, как правило, в направлении этой оси раковин семейства Fusulinidae для подобного измерения употребляется наименование длина; это понятие в в силу установившегося обычая в целях единообразия описаний распространяется и на уплощенные раковины примитивных представителей отряда Fusulinila.

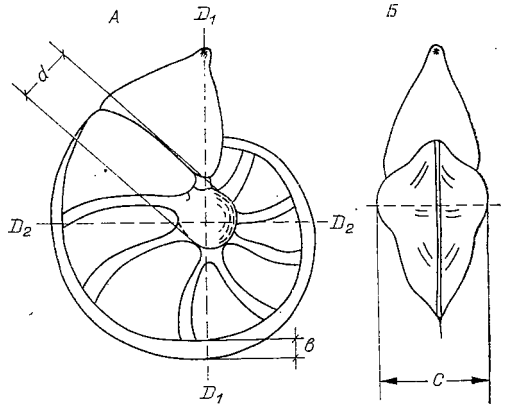


Рис. 34. Схема измерений спирально-плоскостной раковины *Lenticulina*.

А — вид сбоку; *Б* — вид с периферического края; *d* — диаметр пупочного диска ограничен окончаниями стрелок; D_1D_1 — большой диаметр; D_2D_2 — малый диаметр; *С* — толщина раковины; *b* — ширина киля (Фурсенко, 1959).

Необходимо указать, что по своей форме раковины спирально-плоскостного типа строения в достаточной мере изменчивы: у одних родов или видов они дисковидные, в таком случае боковые стороны оказываются более или менее плоскими, толщина незначительной; у других — линзовидных, или чечевицеобразных раковин боковые стороны — низкие конусы, а диаметр не превышает толщину. Встречаются также шаровидные или почти шаровидные раковины, последние иногда описываются под наименованием субсферических. Веретеновидные раковины отличаются тем, что толщина (в данном случае длина) превышает диаметр, а сама раковина вытянута к концам, носящим название полюсных. Сильно вытянутые по оси раковины могут быть почти цилиндрическими (субцилиндрическими), валиковидными, как это имеет место у некоторых высокоорганизованных представителей отряда Fusulinida.

Степень удлиненности раковины в направлении оси имеет для фузулинид важное систематическое значение. Для того чтобы дать степени удлиненности раковины точную характеристику, принято определять отношение длины раковины к ее диаметру ($L : D$). Известными пределами колебаний в значении этого отношения отличаются отдельные роды фузулинид, тогда как для видов характерно более или менее определенное отношение длины к диаметру, изменяющееся в сравнительно небольшой степени. Необходимо только отметить, что в течение индивидуального развития раковины — ее онтогенеза — значение названного отношения может существенно меняться: раковина, относительно уплощенная на ранних стадиях, может стать на более поздних веретеновидной или почти цилиндрической; имеют место и обратные случаи, когда ранние стадии веретеновидные, а поздние шаровидные, как это наблюдается у швагерин (*Schwagerina*, рис. 35). Характер изменения в онтогенезе отношения длины к диаметру также имеет систематическое значение.

При описании веретеновидных и вообще вытянутых в направлении оси раковин Fusulinidae, а также Alveolinidae применение понятий «боковые стороны» и «периферический край» оказывается неудобным. Поэтому в данном случае принято различать среднюю область раковины, ее бока и полюсные или осевые концы. Под срединной

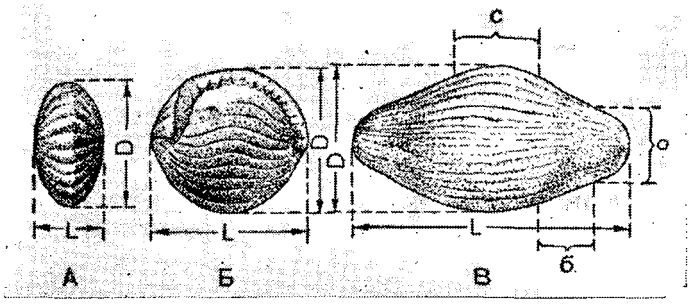


Рис. 35. Спирально-плоскостные раковины фузулинид. *А* — *Staffella* (чечевицеобразная); *Б* — *Schwagerina* (шаровидная); *В* — *Fusulinella* (веретеновидная).

D — диаметр; *L* — длина раковины в направлении оси; *c* — срединная область; *б* — бока раковины; *o* — осевые или полюсные концы. По Меллеру, 1880 (Фурсенко, 1959).

областью понимается часть раковины, находящаяся близ срединной, или медианной (экваториальной), плоскости; под осевыми концами — области вблизи точек выхода воображаемой оси навивания; части же раковины, располагающиеся между срединной областью и осевыми концами, будут носить название боков раковины (см. рис. 35).

При описании спирально-плоскостных раковин, особенно заметно удлиненных в направлении диаметра, приходится вводить понятия о спинном и брюшном краях. Для того чтобы дать правильное определение этих понятий, нужно представить себе раковину, положенную на одну из ее сторон так, чтобы наиболее выдающаяся часть последней камеры была направлена от наблюдателя (на рисунке верх), а более ранняя часть завитка спирали вправо (рис. 36). Таким образом принято ориентировать изображения спирально-плоскостных фораминифер в палеонтологических таблицах. Если в соответствии с приведенными выше указаниями провести диаметр раковины, то при подобной ориентировке половина раковины, расположенная вправо от диаметра, будет брюшной, соответствующий же отрезок контура раковины — брюшным краем. Слева от диаметра расположатся спинная половина раковины и спинной край. Понятия «спинной» и «брюшной» у спирально-плоскостных форм имеют иное значение, чем у спирально-конических (у них спинная и брюшная стороны).

На общей форме спирально-плоскостных раковин сильно сказывается степень возрастания высоты последовательных оборотов. При значительном возрастании высоты оборотов раковина приближается к кругу по своим очертаниям; при резком возрастании высоты оборотов — к рогу изобилия. Между этими крайними случаями имеются всевозможные переходы.

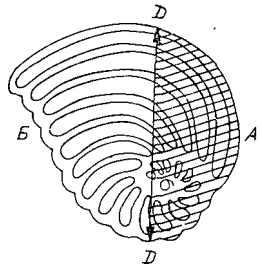


Рис. 36. Брюшной (*А*) и спинной (*Б*) края у спирально-плоскостной раковины *Peneroplis*: *DD* — большой диаметр раковины (или ее длина).

С целью выяснить и математически точно охарактеризовать закономерности строения и нарастания раковин некоторых фораминифер, обладающих спирально-плоскостным строением, были введены еще некоторые понятия, вообще говоря, малоупотребительные. Так, спиральная линия, касательная к неровностям внешнего края всех оборотов, получила название периферической спирали (спинной или дорзальной спирали в некоторых работах; от лат. dorsum — спина). Вполне понятно, что при наличии ровного

внешнего края это последнее понятие совпадает с понятием периферической спирали. Нетрудно убедиться, что центром периферической спирали является не точка, а небольшая окружность, отвечающая в данном случае контуру начальной камеры раковины. Поэтому периферическая спираль рассматриваемого типа раковин фораминифер может быть названа циклоцентрической конхоспиралью.

В конце прошлого столетия профессор Петербургского горного института В. И. Меллер (1878), хорошо известный палеонтологам как автор основательных монографий по палеозойским фораминиферам, попытался дать математическое (аналитическое) выражение для «циклоцентрических конхоспиралей» различных видов Fusulinidae. Данным математического анализа спиралей В. И. Меллер придавал большое систематическое значение. Методы, предложенные В. И. Меллером, оказались слишком сложными и в силу этого неудобными при определении научных названий и при описании фораминифер. Однако сама по себе попытка охарактеризовать правильные скелетные образования математическими формулами, за которыми скрываются определенные закономерности роста, имеет бесспорный интерес. Совершенно несомненно, что в дальнейшем методы В. И. Меллера могут получить известное развитие[9].

При наличии нескольких оборотов они могут просто налегать один на другой. В таком случае снаружи видны все обороты, называемые необъемлющими. Раковины с необъемлющими оборотами называются эволютными. Нередко каждый последующий оборот охватывает полностью с боков предыдущий. Обороты такого типа называют объемлющими, а раковины с объемлющими оборотами — инволютными.

Степень охвата оборотов друг другом может быть очень различной: фактически наблюдаются все мыслимые переходы между совершенно эволютными и строго инволютными раковинами. Для раковин с не вполне объемлющими оборотами употребляется наименование полуинволютные (полуэволютные). Степень инволютности может изменяться по мере нарастания новых, более молодых частей раковины. Инволютная на ранних стадиях своего развития раковина может образовать эволютные последующие обороты, иногда наоборот. Признак инволютности, или соответственно эволютности, а также в некоторых случаях степени инволютности имеет существенное диагностическое значение, особенно для видов таких семейств, как Endothyridae, Nodosariidae и др. (рис. 37).

Принято наружный оборот противопоставлять завитку раковины, т. е. ее внутренним оборотам. Видимая снаружи начальная часть завитка носит название пупка раковины. У эволютных форм снаружи видна большая часть завитка — пупок у них широкий. У инволютных он может быть либо узким, либо вовсе отсутствовать. Пупок может быть открытым или, наоборот, заполненным веществом дополнительного скелета, кроме того глубоким или неглубоким. Узкий в то же время глубокий пупок носит название зияющего. Особенности строения пупка и окружающей его пупочной области имеют систематическое значение, равно как и характер выполняющих пупок дополнительных скелетных образований.

При изучении спирально-плоскостных раковин необходимо точно именовать их сечения, это особенно важно при изучении раковин в шлифах. Любое сечение, проходящее в направлении, перпендикулярном

---

[9] Эти вопросы рассматриваются в работах С. Акаги (Akagi, 1958) и А. А. Герке (1975). (*Прим. ред.*).

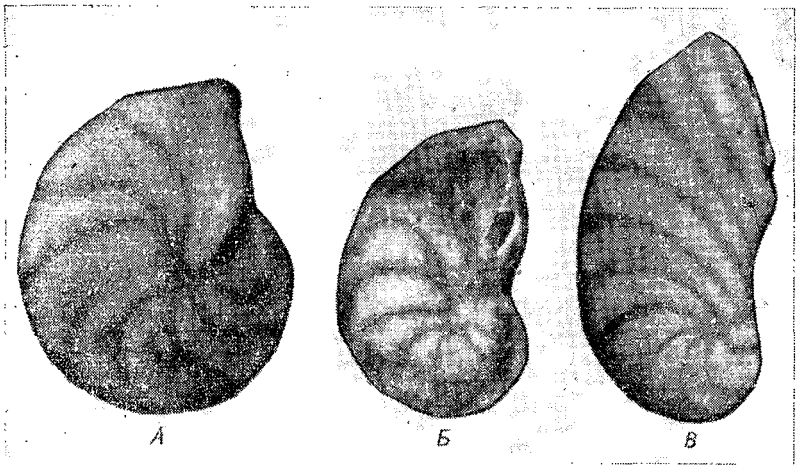


Рис. 37. Степень инволютности у спирально-плоскостных раковин.
А — инволютная *Lenticulina pseudoarctica* E. Ivanova (Иванова, 1970); *Б* — полуинволютная *Lenticulina ronkina* Bassov (Иванова, 1967); *В* — эволютная *Astacolus sachsi* E. Ivanova (Иванова, 1970).

оси навивания раковины, независимо от внешней формы последней, носит название поперечного. Поперечное сечение, совпадающее со срединной плоскостью раковины, — срединное (медианное или экваториальное). Любое сечение, проходящее в направлении оси раковины, является продольным. Продольные сечения, совмещающиеся с осью раковины (таких сечений, как и вообще продольных, для каждой раковины можно представить любое количество), называются осевыми или (часто) аксиальными. Почти совмещающиеся с осью сечения (в некоторых работах по Fusulinida) обозначаются как параакси-альные. Сечения продольные, но близкие к поверхности раковины, называются тангентальными. Сечения, ориентированные по отношению к оси раковины наискось, именуются косыми. Диагональными принято называть те косые сечения, которые проходят через центр раковины или, во всяком случае, захватывают ее начальную камеру. Само собой разумеется, что из одной раковины практически можно изготовить обычно одно сечение (шлиф), осевое или срединное, или диагональное, поперечных или тангентальных сечений при достаточных размерах раковины можно при известном умении сделать и несколько.

Спирально-конические (трохоидные) раковины

Спирально-конические, или трохоидные (от названия моллюска *Trochus*), раковины, так же как и спирально-плоскостные, могут быть либо агглютинированными, либо известковыми. В большинстве случаев они многокамерные, но известны и состоящие из начальной и спирально-конической второй неподразделенной камер.

Спирально-конические раковины отличаются от спирально-плоскостных тем, что их спиральная ось расположена не в одной плоскости, а на некоторой воображаемой конической поверхности (рис. 38). Отношение высоты конуса к его основанию может быть различным и достигать 1 : 1. Раковины, у которых это отношение превышает единицу, по существу, также спирально-конические, но их для удобства описания признаков принято выделять в особую группу — спирально-винтовых. Спирально-конические раковины совершенно несимметричны; этим они отличаются от спирально-плоскостных, имеющих, как указывалось,

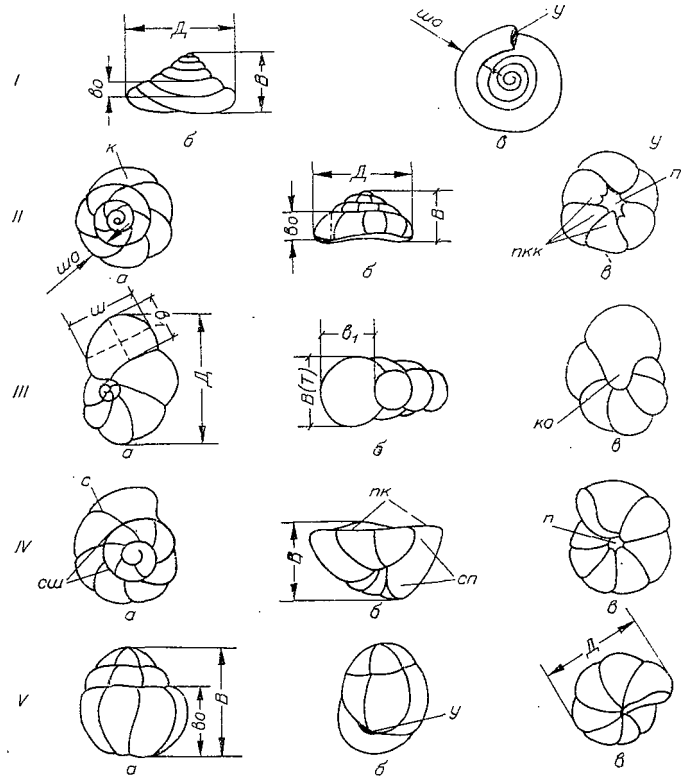


Рис. 38. Схема строения спирально-плоскостных (трохоидных) раковин.

I — двухкамерная раковина (*Turrispirillina*); *II* — многокамерная раковина с высокой спиралью (*Discorbis*); *III* — многокамерная раковина с низкой спиралью (*Valvulineria*); *IV* — многокамерная раковина с низкой спинной и высокой брюшной сторонами спирали (*Gyroidina*); *V* — многокамерная раковина с вытянутой по оси навивания спиралью (*Rotaliatina*); *а* — вид раковины со спинной стороны, *б* — вид с периферического края, *в* — вид с брюшной стороны. *Д* — диаметр; *В* — высота раковины; *во* — высота оборота; *шо* — ширина оборота (она же ширина камеры); *к* — камера; *в* — высота камеры; *ш* — ширина камеры; *ко* — клапанообразный отросток последней камеры; *пк* — периферический край; *сш* — спиральный шов; *с* — септальный шов; *сп* — септальная поверхность последней камеры; *у* — устье; *п* — пупок; *пкк* — пупочные концы камер (Мятлюк, 1953).

срединную плоскость, являющуюся плоскостью симметрии. Понятие оси навивания вполне, однако, применимо и в данном случае.

Учитывая особенности строения спирально-конических раковин, нетрудно понять, что их стороны не могут быть равноценными, как это имеет место у спирально-плоскостных. Одна сторона казалось бы должна быть более выпуклой, другая менее; так оно обычно и бывает. Однако иногда при наличии спирально-конического строения и несимметричном строении сторон раковина оказывается двояковыпуклой и внешне симметричной: расположение спиральной оси оказывается замаскированным. Кроме того, важно при сравнении раковин между собой и при их описании исходить не из признака относительной выпуклости сторон, а из более существенных и постоянных особенностей.

Принято называть спинной (или спиральной) стороной ту, на которой снаружи видны все обороты спирали или во всяком случае большее их количество, и где эти обороты необъемлющие или же менее объемлющие, чем на другой стороне. Брюшной (или пупочной) стороной спирально-конических раковин называют ту, где снаружи виден лишь один последний оборот или меньшее число оборотов и где обороты объемлющие либо более объемлющие, чем на другой стороне.

Во многих старых работах по фораминиферам взамен названий «спинная» и «брюшная» стороны употребляются соответственно «дорзальная» и «вентральная» (от *лат.* ventrum — брюхо). Следует заметить, что у одних родов или даже видов более выпуклой может быть спинная сторона, а у других — брюшная. У ползающих по грунту фораминифер со спирально-конической раковиной более плоской бывает обычно брюшная сторона, обращенная в данном случае к грунту, к субстрату; более выпуклая — спинная — направлена вверх. У других форм наблюдаются обратные отношения: более плоская спинная сторона обращена к субстрату, а выпуклая брюшная — вверх. Такой особенностью отличаются преимущественно неподвижно лежащие на грунте или прирастающие к субстрату спирально-конические формы, например из семейства Anomalinidae.

С прикреплением к субстрату спинной стороной в филогенезе фораминифер происходит постепенная утрата правильного спирально-конического расположения частей (камер) раковины (семейство Planorbulinidae). Спирально-коническое, унаследованное от предков, строение сохраняется у таких форм на ранних стадиях индивидуального — онтогенетического — развития и нарушается на более поздних. Известны редкие, правда, случаи образования у спирально-конических раковин однорядного отдела из более или менее прямолинейно расположенных камер на поздних стадиях онтогенеза (род *Rectocibicides* из Anomalinidae).

Спирально-коническое строение раковин фораминифер возникло, очевидно, как приспособление к ползанию по субстрату, сопровождавшееся дифференцировкой сторон раковины на брюшную и спинную. При этом брюшная сторона была первоначально обращена к субстрату. В процессе дальнейшего филогенетического развития выработались приспособительные черты, связанные с переходом к прикрепленному образу жизни; этот процесс перехода сочетался с переменой физиологического значения сторон — спинная сторона стала нижней, брюшная — верхней. В процессе развития спирально-конических известковых фораминифер обособились, кроме того, формы, приспособленные к планктонному образу жизни — к свободному парению в толще воды (семейства Globigerinidae и Globorotaliidae). У этих форм выработались другие особенности строения — шаровидные или килеватые камеры, облегченная стенка с ячеистой поверхностью.

В качестве основных измерений для спирально-конических форм принято определять величины большого и малого диаметров раковины, руководствуясь теми же указаниями, которые были сделаны выше в отношении спирально-плоскостных раковин, а также высоту раковины в направлении оси навивания.

Сечение, перпендикулярное оси спирально-конических раковин, носит название спирального, а сечение, ориентированное по оси, — осевого (или аксиального, как у спирально-плоскостных форм). Возможны также продольные — параллельные оси навивания, в том числе тангентальные, косые и диагональные сечения.

Спирально-винтовые раковины

Этот тип строения распространяется так же, как и предыдущий, и на агглютинированные, и на известковые раковины; в подавляющем большинстве случаев спирально-винтовые раковины многокамерные.

Определение понятия спирально-винтовая раковина было дано выше — это раковина спирально-конического, по существу, типа строения, но значительно вытянутая по оси; высота раковины в данном случае превышает ее основание.

В зависимости от числа камер, образующих отдельные обороты, различают двух-, трех-, четырех- и пятирядные спирально-винтовые

раковины. Число камер в обороте в данном типе строения лишь в исключительных случаях превышает пять. Иногда в одном обороте насчитывается не целое число камер, а несколько камер и еще часть камеры, какой-то своей частью переходящей уже в следующий оборот. Взаимное расположение камер в оборотах спирально-винтовых форм можно определить не только исходя из числа приходящихся на один оборот камер, но и из того угла, который образуют отдельные камеры одна по отношению к другой. Нетрудно понять, что в двухрядных раковинах камеры будут ориентированы под углом 180°, а в трехрядных располагаться одна по отношению к другой под углом 120° и т. д.

Признаку числа камер в отдельных оборотах у спирально-винтовых раковин придается известное систематическое значение. Так, например, принято относить к подсемейству Verneuilininae семейства Ataxophragmiidae такие формы, у которых число камер в отдельных оборотах не превышает трех. У близкого подсемейства Ataxophragmiinae может быть до пяти и более камер в обороте. Правда, эти подсемейства отличаются и другими не менее существенными признаками.

В онтогенезе спирально-винтовых форм количество камер по оборотам может меняться: раковина, начавшая свое развитие как трехрядная, может на более поздней стадии стать двухрядной (например, *Gaudryina*) и т. д.

Спирально-винтовое строение может сочетаться в одной и той же раковине и с другими типами строения. Так, у Textulariidae и у Heterohelicidae развитие раковины нередко начинается по спирально-плоскостному типу и продолжается по спирально-винтовому: поздний отдел раковины у типичных представителей этих семейств имеет двухрядное строение с ориентировкой камер под углом 180° по отношению одна к другой. У некоторых Textulariidae вслед за друхрядным отделом развивается однорядный (*Climacammina, Bigenerina*). Среди семейств Ataxophragmiidae и Buliminidae нередки случаи, когда спирально-винтовое строение сменяется однорядным. Все это примеры разноформенных раковин. Закономерность нарастания таких раковин существенно меняется в течение онтогенеза.

При изучении спирально-винтовых раковин принято различать конец, на котором расположена начальная камера, называя его проксимальным, и противоположный, несущий устье,— дистальным (рис. 39). Для раковин двухрядного строения принято различать боковые стороны, с которых видны все камеры — оба их ряда, и край раковины или периферический край, со стороны которого, естественно, можно видеть только камеры одного из рядов. Для трехрядных раковин и раковин, обороты которых образованы бо́льшим трех числом камер, приходится говорить лишь о боковых сторонах раковины, соответствующих, по существу, всей ее поверхности, за исключением дистальных поверхностей последних камер. Ориентировать такие раковины на наблюдателя можно двояко: либо одним из рядов камер, либо одним из промежутков — швов между смежными рядами камер.

При измерениях спирально-винтовых раковин за длину принимается расстояние от проксимального до дистального конца; за ширину — наибольший поперечник раковины, перпендикулярный оси. Особое понятие толщины приходится вводить только при изучении двухрядных раковин. Для них ширина — измерение в той плоскости, в которой расположены камеры (она же у них,

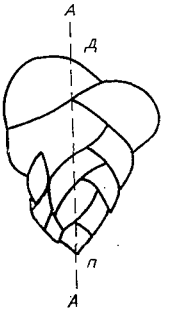


Рис. 39. Схема строения спирально-винтовой раковины *Tritaxis*. *АА* — ось навивания; *g* — дистальный конец; *n* — проксимальный конец.

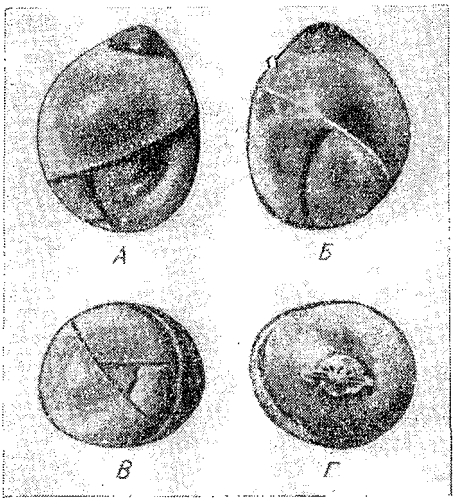


Рис. 40. Спирально-винтовая раковина *Globulina lacrima* (Reuss) *subsphaerica* (Berthelin) × 72.

А, Б — вид с боковых сторон; *В* — вид с начального конца; *Г* — вид со стороны устья (Фораминиферы меловых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской низменности, 1964).

в виде исключения для раковин в широком смысле слова спирально-конического типа строения, является плоскостью симметрии). Толщина двухрядных раковин измерение в направлении, перпендикулярном к названной плоскости и продольной оси раковины, соединяющей ее проксимальный и дистальный концы, т. е. к направлению длины раковины, или, что в данном случае равноценно, оси навивания раковины.

Принято различать сечения спирально-винтовых раковин: продольное, ориентированное в направлении оси, — ей параллельное; осевое (аксиальное), совпадающее с осью продольное же сечение; поперечное, ориентированное перпендикулярно продольной оси (оси навивания), косое. Для двухрядных раковин приходится различать сагиттальное сечение, проходящее в плоскости симметрии через оба ряда камер, и фронтальное, проходящее также строго по оси раковины, как и сагиттальное, но ориентированное к этому последнему под прямым углом. Поэтому понятно, что и фронтальное и сагиттальное сечения будут относиться к категории осевых (или аксиальных) сечений.

Образующие раковину камеры спирально-винтовых форм могут либо тесно прилегать друг к другу, либо охватывать одна другую в более или менее значительной мере, как это имеет место, например, у Polymorphinidae. У некоторых представителей этого семейства камеры настолько сильно заходят своими проксимальными окончаниями к одноименному концу раковины, облекая при этом предыдущие, что почти охватывают начальную камеру (рис. 40). Расположение камер у Polymorphinidae может быть различным — по две, три, четыре или пять в каждом из оборотов винтовой спирали. У некоторых форм наблюдается изменение в расположении камер в зависимости от стадии онтогенеза; так, например, у рода *Pseudopolymorphina* пятирядное расположение ранних камер сменяется на более поздних стадиях двухрядным. Раковины представителей этого рода, строго говоря, разнотипного строения — конечный отдел их часто однорядный.

Спирально-винтовые раковины наблюдаются исключительно у донных (бентосных) фораминифер; преимущественно у свободно передвигающихся — ползающих по субстрату или лежащих на нем.

Правильно клубковидные раковины

Несколько особняком по типу своего строения стоят раковины представителей семейства Miliolidae. Камеры, составляющие раковину этих фораминифер, располагаются в наиболее типичных случаях в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, образуя свернутый клубок; при этом обычно каждая камера занимает половину оборота (рис. 41). Для того чтобы уяснить себе расположение частей раковины Miliolidae — тип ее строения, следует обратиться к той картине, которая получается, если разрезать раковину по ее оси, изготовить шлиф ее акси-

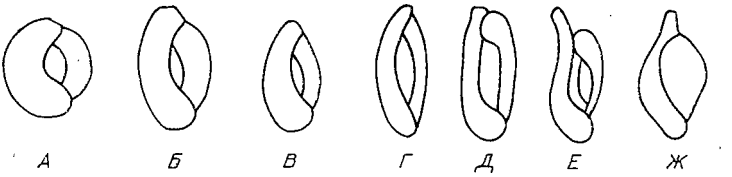


Рис. 41. Основные типы контура раковин милиолид.

А — округлый; *Б* — широкоовальный; *В* — яйцевидный; *Г* — удлиненно-овальный; *Д* — «прямоугольный»; *Е* — сигмоидальный; *Ж* — ромбический (Богданович, 1952).

ального (осевого) сечения. Такое сечение называют главным. Обычно оно перпендикулярно наибольшему измерению раковины — ее длине и совпадает с направлениями, которые принято обозначать как ширину и толщину.

Необходимо заметить, что у некоторых Miliodidae, таких как представители родов *Spiroloculina* и *Pyrgo*, раковины имеют спирально-плоскостное строение. В главном сечении видно, что камеры располагаются одна по отношению к другой под углом в 180°, т. е. лежат в одной плоскости (см. рис. 29). У гетероморфных раковин Miliolidae, которые сочетают два или более типа строения, отвечающих различным стадиям индивидуального (онтогенетического) развития, имеется и спирально-плоскостной отдел.

Наиболее характерным для Miliolidae является так называемый пятерной (квинквелокулиновый — от названия рода *Quinqueloculina*) тип строения раковины. В главном сечении у таких форм наблюдается следующая картина (рис. 42): по отношению к расположенной в центре раковины начальной камере первая камера будет располагаться в плоскости, условно принятой за нулевую, вторая в плоскости, ориентированной под углом 144°, третья под тем же углом по отношению ко второй, стало быть в плоскости, ориентированной под углом 288°; нетрудно заметить, что в то же время третья камера по отношению к первой располагается под углом 72° (360—288°). Четвертая, по порядку возникновения, камера располагается под углом 144° по отношению к третьей, т. е. под углом 72° по отношению к первой и ко второй по порядку возникновения; пятая камера, располагаясь под углом 144° по отношению к четвертой, подобно этой последней попадает в промежуток между двумя камерами, в данном случае второй и третьей. Наконец, шестая по порядку возникновения камера оказывается расположенной в той же нулевой плоскости, что и первая. При последующем нарастании камер картина повторяется: седьмая камера располагается в плоскости второй, восьмая — третьей и т. д.

Закономерность пятерного клубковидного типа строения раковин Miliolidae выражается в расположении последовательных по порядку возникновения камер под углом 144°, а смежных по своему месту — под углом 72°. Благодаря такой закономерности, раковины подобного типа строения в известной мере приближаются по своей форме к многограннику, правда, неправильному, благодаря возрастанию размеров последовательных камер. У наиболее типичных представителей рода *Quinqueloculina* снаружи бывает видно пять камер, при этом с одного бока — четыре, а с другого — три (см. рис. 42 и 43).

В некоторых случаях пятерное расположение камер нарушается на более или менее ранней стадии онтогенеза раковины — камеры продолжают нарастать под углом 120°; раковина в результате этого приобретает трехгранное — тройное или трилокулиновое строение. Формы с подобным расположением камер относятся к особому роду — *Triloculina* (рис. 44).

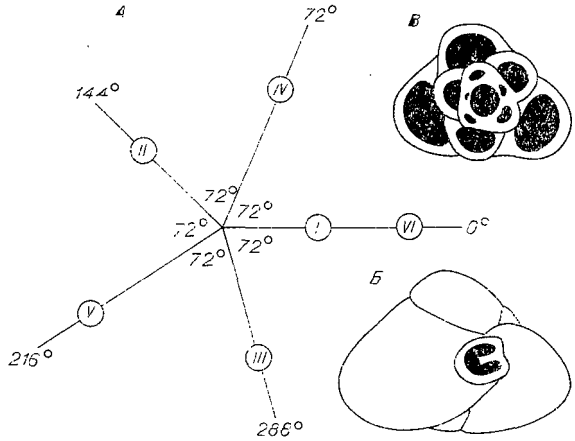


Рис. 42. Строение клубкообразно свернутых раковин типа «квинквелокулина».

А — схема расположения камер, римские цифры — последовательные камеры; *Б* — вид со стороны устья у *Miliolina aknerlana* (d'Orbigny); *В* — срединное поперечное сечение через раковину (Богданович, 1952).

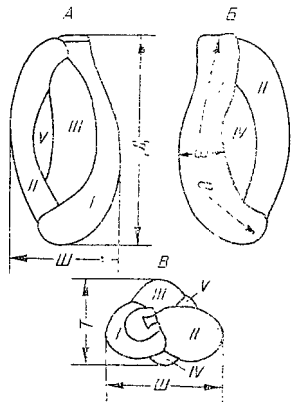


Рис. 43. Обозначение частей «квинквелокулиновой» раковины и ее измерения.

А — многокамерная сторона; *Б* — малокамерная сторона; *В* — устьевая сторона; *Д* — длина раковины; *Ш* — ширина раковины; *д* — длина камеры; *ш* — ширина камеры; *I—V* — камеры последнего наружного цикла (Богданович, 1952).

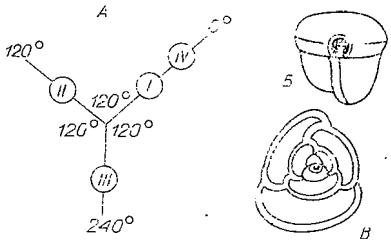


Рис. 44. Строение клубкообразно свернутых раковин типа «трилокулина».

А — схема главного сечения трилокулинового отдела раковины, расположение камер, римские цифры — последовательные камеры; *Б* — вид раковины *Triloculina trigonula* Lam со стороны устья; *В* — почти срединное поперечное сечение через раковину *Triloculina trigonula* Lam. (Богданович, 1952).

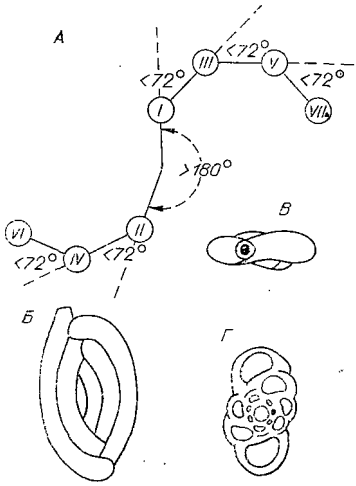


Рис. 45. Строение клубкообразно свернутых раковин типа «сигмоилина».

А — схема расположения камер, римские цифры — последовательные камеры; *Б*, *В* — *Sigmoilina tenuis* (Czjzek): *Б* — вид сбоку, *В* — устьевая сторона; *Г* — срединное поперечное сечение через раковину (Богданович, 1952).

У представителей рода *Sigmoilina* нарастание последовательных камер происходит в плоскостях, расположенных одна по отношению к другой под углом, большим 144° и меньшим 180°; в результате в главном сечении получается характерная *S*-образная фигура, откуда и название *Sigmoilina* (рис. 45).

При описании раковин Miliolidae принято различать устьевой (апертурный) конец, на котором находится устье последней камеры; основание раковины — ее противоположный конец и стороны: многокамерную, на которой у *Quinqueloculina* видно снаружи четыре камеры или, вообще говоря, большее число камер, и малокамерную, на которой видно три камеры, или вообще меньшее число камер. Кроме концов и сторон раковины у Miliolidae в большинстве случаев удобно различать периферический край, разграничивающий стороны. У *Sigmoilina* понятия малокамерной и многокамерной сторон являются более или менее условными: за многокамерную сторону в данном случае принимается та сторона, куда обращен своей выпуклостью тот изгиб видимой в главном сечении *S*-образной фигуры, который несет последнюю камеру раковины. У типичных *Sigmoilina* швы, отделяющие камеры друг от друга на этой стороне раковины, параллельны шву, отделяющему последнюю камеру от смежной. Для форм трилокулинового строения понятия мало- и многокамерной сторон в еще большей степени условны: за малокамерную сторону в данном случае приходится принимать ту сторону раковины, где видна одна лишь последняя камера, а за многокамерную — ту, куда направлено ребро и где видны две предпоследние камеры.

Основные направления измерений раковин Miliolidae: длина — измерение от основания раковины до ее устьевого конца; ширина — наибольшее измерение между наиболее удаленными точками периферического края в перпендикулярном длине направлении и толщина — наибольшее расстояние между наиболее выдающимися точками малокамерной и многокамерной сторон (см. рис. 43).

Вопрос об относительной примитивности того или иного типа строения у Miliolidae не представляется в настоящее время достаточно ясным. Существует предположение, что исходным для представителей этого семейства является квинквелокулиновое — пятерное строение. Это предположение основано на том факте, что у многих Miliolidae пятерное строение проявляется лишь на ранних стадиях онтогенеза, «рекапитулируется» по биогенетическому закону. Однако отсутствие правильного пятерного навивания у наиболее древних форм из отряда Miliolida и геометрически сложная его закономерность заставляют искать исходный тип в неправильно клубковидном навивании, видимо, давшем начало и пятерному и спирально-плоскостному.

Циклические раковины

Циклическое расположение частей раковины (составляющих ее камер) по концентрическим окружностям в одной плоскости или по некоторой воображаемой конической поверхности представляет для раковин фораминифер относительно редкий случай. При этом для большинства родов, отличающихся подобным строением, установлено, что начальный отдел раковины имеет спиральное строение; особенно часто проявляется эта особенность у форм микросферического поколения. Это обстоятельство позволяет рассматривать циклический тип строения как производный от спирального и как результат видоизменения последнего.

Циклическое строение наиболее ярко выражено у представителей семейства Orbitoididae и ему близких. Их раковина, имеющая в большинстве случаев дисковидную или чечевицеобразную форму, заключа-

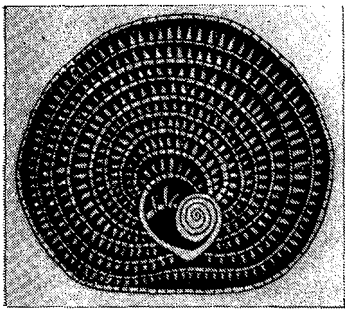


Рис. 46. Discospirina tenuissima (Carpenter), внешний вид сбоку; современный (Cushman, 1933).

ет в центре начальную камеру, обнаруживающую у Orbitoididae сложное строение: обычно она бывает поделена на несколько вторичных камер. Стенка начальной камеры, как правило, толстая, значительно толще перегородок между вторичными камерами. В данном случае, скорее, можно говорить о начальной раковине, чем о начальной камере; эта, по существу, эмбриональная раковина обозначается нередко как нуклеоконх.

По предположению Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1953) нуклеоконх представляет собой раковину зародыша — мерозоита, образованную им еще во время пребывания внутри материнского шизонта. Последующие характерные для Orbitodidae, Discocyclinidae и Miogypsinidae камеры — экваториальные и латеральные — образуются, по мнению этого исследователя, уже после того, как зародыш перешел к свободному образу жизни. В срединной или экваториальной плоскости раковины располагаются в один, реже в два слоя концентрическими рядами так называемые экваториальные камеры, образующие в своей совокупности экваториальную пластинку. Иногда при наличии однослойной экваториальной пластинки в периферической зоне наблюдается ее удвоение, а между образовавшимися двумя слоями может в еще более периферических частях вклиниваться третий. При двухслойной экваториальной пластинке в периферической ее зоне может развиваться вклинивающийся между двумя слоями третий (*Omphalocyclus*). У наиболее типичных циклических форм (*Orbitoides. Discocyclina, Myogypsina* и др.) экваториальная пластинка образована одним слоем камер.

Помимо нуклеоконха и камер, образующих экваториальную пластинку, у большинства Orbitoididae, Discocyclinidae и других, за исключением *Omphalocyclus,* имеются еще многочисленные латеральные (боковые) камеры, образующие как бы подушки по сторонам экваториальной пластинки. Расположение латеральных камер либо в известной мере приближается к циклическому, либо более или менее беспорядочное.

Несколько иначе построены раковины у представителей семейства Peneroplidae (*Orbitolites* и близкие к нему роды). Здесь вслед за начальной камерой обычного типа располагаются камеры спирального отдела, не выраженного обычно у мегасферических форм. Благодаря непомерному возрастанию оборотов спирали в высоту, последующие камеры приобретают кольцевую форму. Дальнейшее нарастание новых камер происходит циклически (рис. 46). Характерной особенностью рода *Orbitolites* и ему близких является наличие в камерах вторичных радиальных перегородок, обеспечивающих подразделение основных камер раковины на вторичные камерки. В результате в экваториальном сечении получается картина, напоминающая наблюдаемую у Orbitoididae.

Необходимо отметить, что у ряда представителей семейства Peneroplidae (*Peneroplis, Archaias*) наблюдается быстрое увеличение оборотов в высоту по мере роста раковины, что придает ей форму рога изобилия или веера, однако у этих родов образования кольцевых камер не происходит.

Сходно с представителями семейства Peneroplidae ведут себя некоторые Nummulitidae — род *Heterostegina*, с сильно возрастающими в высоту оборотами, но не смыкающимися в кольцо камерами, и роды *Heteroclypeus* и *Cycloclypeus* с циклическим расположением поздних камер раковины.

Попутно можно заметить, что у *Spiroclypeus*, относимого к тому же семейству Nummulitidae, при спиральном расположении камер близком к наблюдаемому у *Peneroplis* и *Heterostegina*, по бокам раковины развиваются слои латеральных камер.

Циклическим расположением, опять-таки связанным с непомерным возрастанием оборотов в высоту, отличаются и некоторые Miliolidae, в частности род *Discospirina*.

Переход от спирально-конического типа строения к циклическому (с расположением камер по конической же поверхности) наблюдается у представителей Planorbulinidae.

Устье

Простым устьем (апертурой) называется отверстие, при помощи которого внутренние полости раковины фораминифер сообщаются с внешней средой. Устье называется сложным, если это сообщение осуществляется через несколько отверстий. При образовании новой камеры раковины устье предыдущей камеры становится отверстием, соединяющим полости этих двух между собой — устье превращается в так называемый форамен (откуда название Foraminifera — дырочники; от *лат.* foramen — отверстие, дыра). У некоторых фораминифер (Epistominidae) при образовании новой камеры первичное устье (протофорамен; Hofker, 1950, 1954) зарастает, а сообщение между последовательными камерами осуществляется при помощи вторичного вновь образовавшегося отверстия (дейтерофорамена; Hofker, 1950, 1954).

По своему положению устье может быть конечным (терминальным), например, у одноосных форм, когда оно располагается на дистальном окончании раковины (рис. 47, *А*). Оно может быть основным (базальным), если находится у основания септальной поверхности последней камеры, у внутреннего края этой поверхности (рис. 47, *Б*; интериомаргинальная апертура, по Hofker, 1953). У спирально-плоскостных форм устье при этом занимает, как правило, срединное (медианное) положение. Такого типа устье при трохоидном строении раковины может оказаться срединным, спинным (дорзальным) или брюшным (вентральным) (рис. 47, *В* и *Г*); наблюдаются и более сложные случаи, например, устье срединное, но заходящее на спинную или брюшную сторону. В других случаях устье может быть расположено на самой септальной поверхности — конечное, посередине или ближе к одному из ее краев — продольно-краевое (рис. 47, *Д*, *Ж*; ареальная апертура, по Hofker, 1950, $1951_{1,2}$). Наконец (это касается лишь простого устья спирально-плоскостных и трохоидных форм), оно может располагаться у внешнего края септальной поверхности на периферическом крае раковины — периферическое устье (некоторые Nodosariidae, Epistominidae; рис. 47, *Е*).

Простое устье по своей форме может быть круглым, почти круглым (округлым), эллиптическим, щелевидным, полулунным, серповидным, петлевидным (рис. 47, *З*, *И*, *К*). Благодаря образованиям неровностей по краям устья, оно может быть лопастным; в подразделении на лопасти могут играть роль выросты различного строения (некоторые Ataxophragmiidae, Miliolidae и др.; рис. 47, *Л*, *М*, *Н*). У большинства представителей отряда Lagenida устье лучистое — круглое отверстие, осложненное радиально отходящими от него щелями.

Строение устья усложняется особыми, связанными с ним образованиями. У форм с конечным устьем, например, нередко наблюдается устьевая шейка в виде короткой трубочки, подчас отороченной губой (см. рис. 47, *А*); иногда такая шейка вместо того, чтобы выдаваться наружу, оказывается ввернутой внутрь полости раковины или послед-

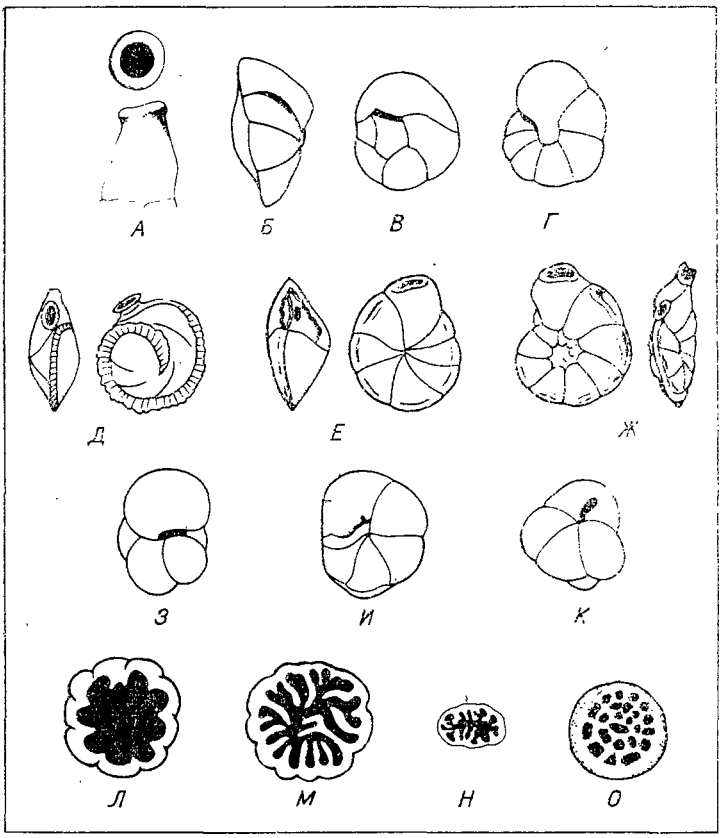


Рис. 47. Различные типы и форма устьев у фораминифер.

А — конечное (терминальное); *Б* — основное (базальное, интериомаргинальное); *В* — срединное; *Г* — брюшное (вентральное); *Д* — конечное, расположенное на септальной поверхности на конце шейки, отгороженной губой; *Е* — краевое, периферическое щелевидное; *Ж* — продольно-краевое у периферического края на брюшной стороне; *З* — щелевидное; *И* — серповидное; *К* — петлевидное; *Л, М, Н* — лопастное; *О* — ситовидное.

ней ее камеры. У некоторых Nodosariidae и Polymorphinidae устье открывается не непосредственно в полость последней камеры, а в особую устьевую камерку; последняя, в свою очередь, при помощи простого круглого отверстия открывается в полость камеры. У ряда фораминифер (Epistominidae, Ceratobuliminidae, Buliminidae и др.) от края устья в полости камеры отходит особая «зубная пластинка» (Hofker, 1950, 1951_2; Höglund, 1974), часто желобчато-изогнутая; внутренним своим концом эта пластинка прирастает обычно к краю устья (форамена) предшествующей камеры (рис. 48). У форм с первичным зарубцевавшимся впоследствии устьем и дейтерофораменом зубная пластинка скрепляет края того и другого отверстия. Как самый факт наличия «зубной пластинки», так и ее характер, форма, способ прикрепления — важные систематические признаки.

У некоторых фораминифер по краю устья, внутри него развиваются различного строения выросты — з у б ы (Miliolidae; Богданович, 1952). Устьевой зуб может быть палочкообразным, пластинчатым, двураздельным, кольцевидным, в последнем случае устье неизбежно становится сложным, состоящим из нескольких отверстий; дальнейшее расчленение зуба может привести к образованию ситовидного устья (рис. 49 и 50, *Б*). Иногда простое устье оказывается усложненным наличием добавочного отверстия. Так, например, у рода *Robulus*, помимо перифери-

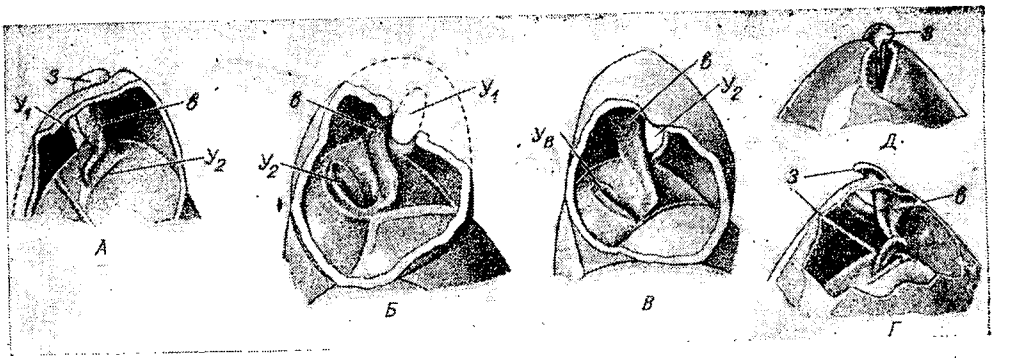


Рис. 48. Внутреннее строение устьевой системы у представителей сем. Buliminidae.

А — *Buliminella companica* Dain.; *Б*, *В* — *Neobulimina elongata* (d'Orbigny); *Г*, *Д* — *Globobulimina* sp. $У_1$ — устье первое (от конца); $У_2$ — устье второе; $У_3$ — устье третье; *в* — устьевая, желобообразная пластинка (или язычок); *з* — устьевой зуб (Основы палеонтологии, 1959).

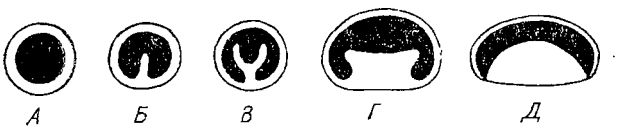


Рис. 49. Простые устья у раковин миликолид.

А — без зуба; *Б* — с палочкообразным зубом; *В* — с двураздельным зубом; *Г* и *Д* — с пластинчатым зубом (Богданович, 1952).

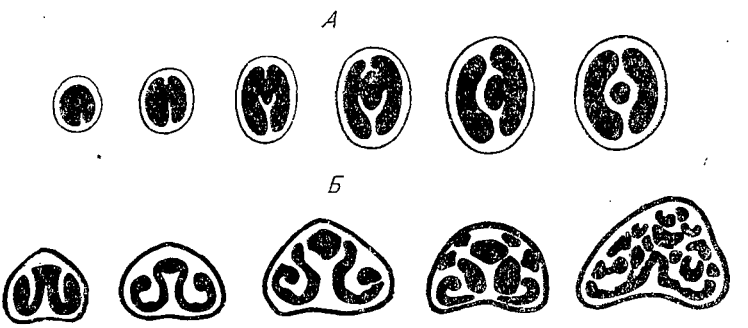


Рис. 50. Развитие устья в онтогенезе.

А — ситовидного у *Hauerina* sp. (по М. Я. Серовой); *Б* — кольцевидного у *Triloculina tricarinata* d'Orb. (по А. К. Богдановичу) (Фурсенко, 1959).

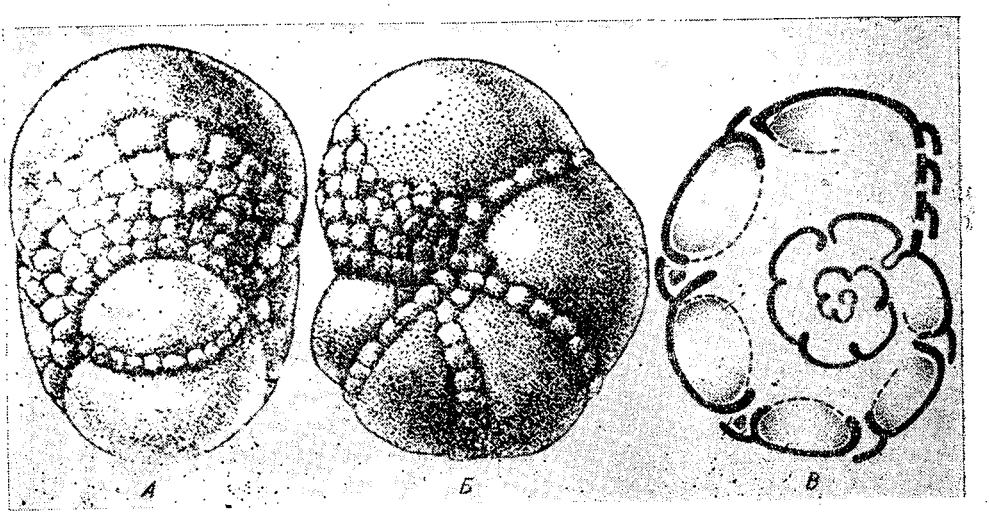


Рис. 51. Строение устья у *Janischewskina typica* Mikhailov.

А — вид со стороны устья; *Б* — вид сбоку; *В* — схематическое изображение строения устья.

ческого лучистого устья, имеется еще щелевидное отверстие на септальной поверхности.

Сложное устье чаще всего бывает ситовидным, состоящим из ряда небольших отверстий, расположенных на септальной поверхности, иногда на конце одноосной раковины — терминально (рис. 47, *О*). У некоторых форм (Nonionidae, Elphidiidae) сложное устье, состоящее из нескольких отверстий, расположено базально — у основания септальной поверхности. Ситовидный характер устья у агглютинированных форм нередко сочетается с губчатым строением стенки.

В онтогенезе устье может менять свое положение: устье ранних камер может быть, например, базальным, а в дальнейшем ареальным, т. е. смещаться на септальную поверхность, или в начале простым, а затем ситовидным и т. п. Устьевые зубы в процессе онтогенеза в ряде последовательных камер могут претерпеть изменение от простого палочковидного, через ряд промежуточных стадий — два палочковидных, ориентированных навстречу один другому, двухраздельный и палочковидный, два встречных двухраздельных — до кольцевого и т. п.; (рис. 50, *А*).

Различные усложняющие строение устья морфологические структуры типа зубов, пластинок и т. п. играют, по-видимому, важную роль в передвижении фораминифер, обеспечивая прикрепление основания выходящего из устья пучка ложноножек; кроме того все эти образования увеличивают прочность раковины в наиболее подверженной излому ее части.

Не выяснено физиологическое значение свойственных некоторым фораминиферам прикрывающих устье пластинок, имеющих характер отворота или козырька края устья (Globigerinidae, Globorotaliidae). У *Janischewskina* (рис. 51) устье сложное, причем каждое из составляющих его отверстий полностью прикрыто круглым козырьком, прирастающим одной своей стороной к стенке раковины у края устья.

Система каналов

Наличие системы каналов, находящихся внутри раковины, является особенностью наиболее высокоорганизованных фораминифер из семейств Rotaliidae, Calcarinidae, Elphidiidae и Nummulitidae. Система каналов у представителей названных семейств была изучена первоначально В. Карпентером (Carpenter, 1862), затем Я. Гофкером (Hofker, 1927, 1930) и другими исследователями (Крашенинников, 1953; Волошинова, 1958; Волошинова и др., 1970; и др.).

У *Rotalia polystomelloides* Parker et Jones (рис. 52) система каналов имеет следующее строение: основными ее элементами являются спиральный и межсептальный (внутрисептальный) каналы. Спиральный канал один, он постепенно увеличивается в диаметре по направлению к более поздним оборотам, завернут в глубине брюшной части раковины в роталоидную (коническую) спираль. Начинается он слепо у начальных камер раковины и открывается на ее поверхности близ устья с нижней стороны последней камеры небольшим отверстием. Этот канал имеет, кроме того, сообщение с брюшной лопастью каждой из камер раковины (у *Rotalia polystomelloides* и у некоторых других видов данного рода каждая камера имеет слепой придаток на брюшной стороне, это и есть брюшная лопасть). В промежутках между камерами спиральный канал дает ответвления — межсептальные каналы, которые, в свою очередь, подразделяются на четыре — пять веерообразно расходящихся канальцев, открывающихся в швах; отдельные отверстия этих канальцев разграничены известковыми перемычками.

У *Rotalia schroeteriana* Parker et Jones имеется сходная система каналов (из спирального и межсептальных), но в отличие от *R. polystomelloides* сообщения между каналами и брюшными придатками камер

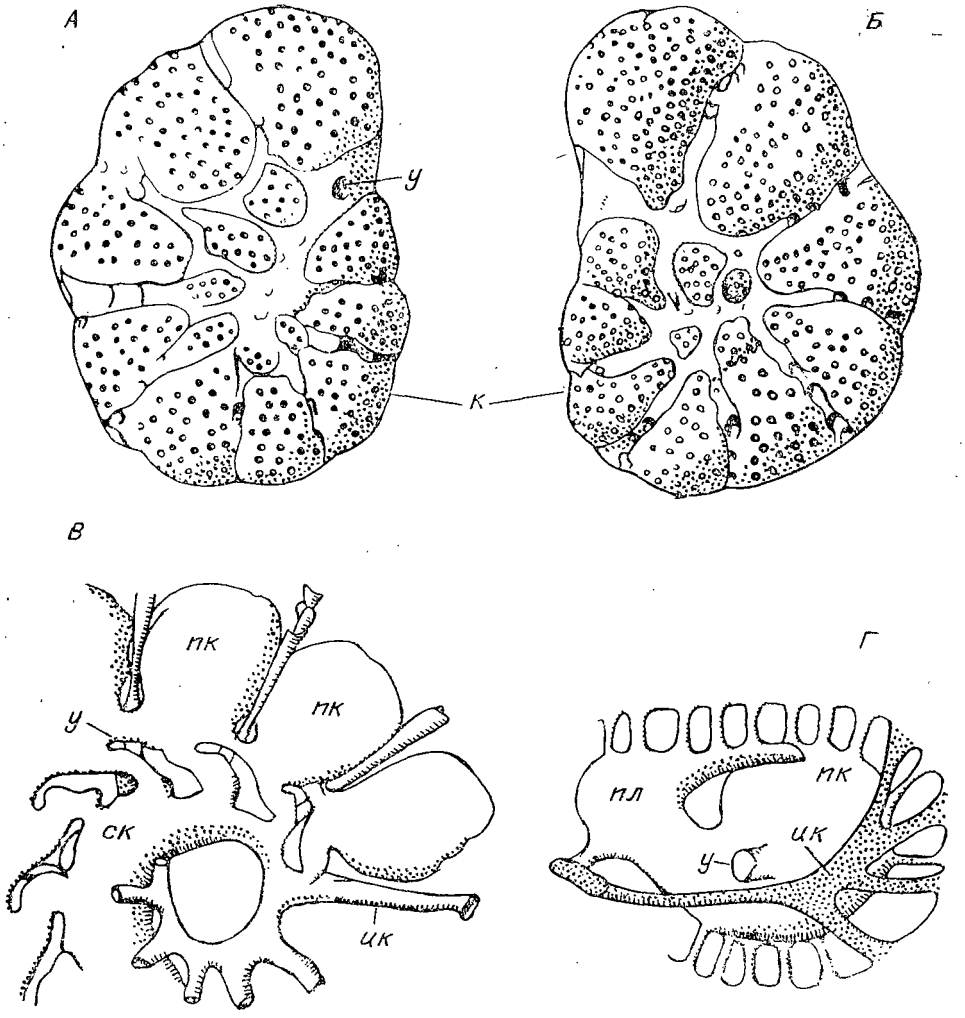


Рис. 52. Система каналов у *Rotalia polystomelloides* Parker. et. Jones.

А — брюшная (пупочная) сторона; *Б* — спинная (спиральная) сторона; *В* — отливка внутренних полостей камер и каналов, в экваториальном плане; *Г* — то же, в аксиальном плане. *ик* — интерсептальный (внутрисептальный) канал; *к* — камеры; *пк* — полости камер; *пл* — пупочная лопасть; *ск* — спиральный канал; *у* — устье (форамен). По Hofker, 1930 (Фурсенко, 1959).

осуществляются через посредство многочисленных пор; анастомозирующие отверстия спирального канала проникают в имеющуюся у *R. schroeteriana* пористую пупочную шишку.

У представителей семейства Calcarinidae система каналов изменена в связи с развитием вторичных наслоений дополнительного скелета, в том числе характерных для данного семейства радиальных шипов. Свойственные роталиям спиральный и межсептальные каналы здесь не развиты. Имеется сеть анастомозирующих пупочных каналов, пронизывающих пупочный диск и открывающихся наружу посреди брюшной поверхности. От этой сети каналов отходят ответвления, при помощи которых каналы сообщаются с брюшной частью камер; кроме того, в направлении к краю раковины и к ее спинной поверхности отходят многочисленные радиальные каналы, разветвляющиеся и открывающиеся на спинной поверхности. Шипы *Calcarina*, представляющие собой вторичные скелетные образования, возникшие после того, как сформировался первый оборот спирали, также пронизаны каналами, берущими начало в пупочной области. Эти каналы непосредственно или через радиальные

каналы соединяются с перфорациями смежных с шипами камер.

У *Nonionidae* система каналов присутствует не всегда. Ее нет у наиболее примитивных форм с незаполненным пупком и плоскими (поверхностными) швами, таких как *Melonis pompilioides* (Fichtel et Moll). У форм, подобных *Florilus asterizans* (Fichtel et Moll), с пупком, заполненным вторичными образованиями, и с углубленными швами система каналов имеется, но строение ее несложное: с каждой стороны симметричной спирально-плоскостной раковины наблюдается по спиральному каналу, затем имеются пупочные и короткие межсептальные каналы, едва заходящие за пределы пупочной области.

У представителей семейства Elphidiidae система каналов имеет более сложное строение. Так, у рода *Elphidium* наблюдается два спиральных канала, имеющих вид низких конусов, обращенных вершинами друг к другу. От этих каналов к пупку отходят не образующие анастомоз пупочные каналы. Межсептальные каналы имеются на каждой из сторон раковины, у периферии они соединяются попарно. Межсептальные каналы дают, кроме того, боковые отверстия, открывающиеся в области швов септальными порами; у микросферических форм эти отверстия, в свою очередь, раздваиваются, в результате чего образуются парные септальные поры [10].

У представителей *Nummulitidae* система каналов имеет различное строение. У *Nummulites* она представлена спиральным каналом, проходящим под периферическим краем раковины и межсептальными разветвленными каналами, находящимися между двумя скелетными листками, образующими двойную септу. У *Operculina*, по данным В. Карпентера (Carpenter, 1862), периферический канал в более поздних оборотах подразделяется на сеть канальцев, заполняющих всю периферическую область стенки камеры. В более внутренних оборотах, напротив, от неподразделенного краевого канала отходят парные ответвления, которые симметрично открываются порами на противоположных сторонах раковины. У *Heterostegina*, где каждая камера подразделена на вторичные камерки, система межсептальных (интерсептальных) каналов отсутствует, а взамен нее развивается сетка каналов, окружающих каждую вторичную камерку. У *Cycloclypeus* при наличии кольцевых камер исчезает утолщение периферического края, а вместе с ним и спиральный канал, характерный для других Nummulitida; остается только сеть каналов, окружающих камерки.

Швы

Последовательные камеры раковин (у многокамерных форм) отделяются одна от другой септальными швами, которые отвечают линиям сочленения перегородок — септ с наружной стенкой раковины (у Fusulinida — так называемые септальные линии). Линия соприкосновения смежных оборотов у спиральных форм называется спиральным швом. Швы могут быть в той или иной мере углубленными (при вздутых в различной степени камерах), поверхностными или выпуклыми. Швы бывают либо линейными в виде не имеющей практически толщины границы между смежными камерами; каемчатыми, выраженными на поверхности раковины двухконтурными полосками; натечными, когда вдоль них отлагается дополнительное скелетное вещество. По своим очертаниям септальные швы могут быть прямыми, дуговидно или сигмоидально изогнутыми и т. п. У Nummulitidae септальные швы — в данном случае так называемые «следы перегородок» — могут быть радиальными и при этом прямыми или дуговидно изогнутыми, волнистыми,

---

[10] Система каналов у сем. Elphidiidae подробно разработана Н. А. Волошиновой (Волошинова и др. 1970). *(Прим. ред.)*

вихреобразно закругленными, меандрирующими и, наконец, сетчатыми (благодаря слиянию окончаний смежных септ). По отношению к оси симметрии у одноосных форм или к периферическому краю у спиральных швы могут быть ориентированы перпендикулярно или наклонно под различным, характерным обычно для того или иного вида углом.

У некоторых форм (Elphidiidae) швы бывают осложнены более или менее многочисленными поперечными скелетными перемычками, соединяющими выпуклые поверхности смежных камер: это либо плотные септальные, либо имеющие полость межсептальные мостики, в которые заходят особые так называмые ретральные отростки цитоплазмы. В промежутках между мостиками расположены соответственно септальные или межсептальные ямки. Пресептальные и постсептальные пластинки (Bradyinidae), располагающиеся у швов внутри — в полости камер, также являются осложняющими пришовную область образованиями, не имеющими, однако, ничего общего с наружными септальными и межсептальными мостиками Elphidiidae.

Характер швов имеет, как правило, значение видового или родового признака.

Дополнительный скелет

Под дополнительным скелетом у фораминифер понимаются все те образования, которые не представляют собой непосредственно стенок раковины или перегородок между камерами, т. е. основных частей скелета. Дополнительный скелет образуется в онтогенезе, по-видимому,

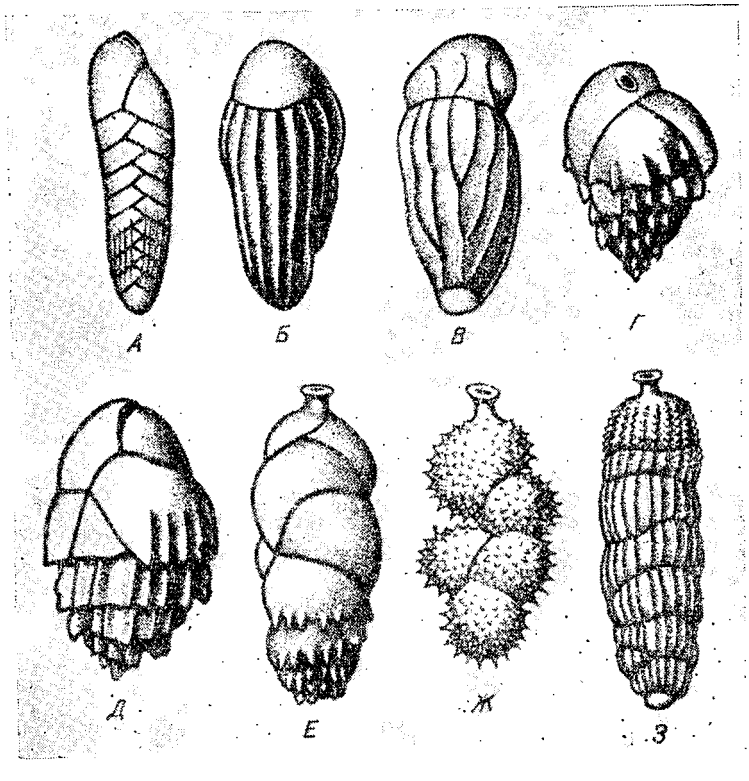


Рис. 53. Типы скульптуры раковин у представителей сем. Buliminidae.
А — тонкие ребрышки (*Grammostomum*); *Б* — радиальные ребра (*Bulimina*); *В* — дихотомирующие ребра (*Bulimina*); *Г* — шиповатые складки (*Bulimina*); *Д* — складчатые ребра (*Bulimina*); *Е* — сосочковидные шипы (*Uvigerina*); *Ж* — острые шипы (*Uvigerina*); *З* — ребра и шипы (*Rectouvigerina*) (Фурсенко, 1959).

несколько позже основного скелета, в качестве вторичных отложений. Дополнительный скелет может быть как внутренним, так и наружным. К образованиям внутреннего скелета относятся различные базальные образования у Endothyrida и Fusulinida, располагающиеся на поверхности основания оборотов внутри раковины: хоматы, парахоматы и пр. Сюда же относятся псевдохоматы, представляющие собой уплотнения септ (осевые уплотнения Fusulinida и т. д.)

К образованиям наружного дополнительного скелета относятся различные известковые натеки на поверхности раковины, ребра, шипы, иглы (рис. 53). Наблюдающиеся у ряда фораминифер грануляции — бугорки представляют обычно выходы на поверхность стенки окончаний столбиков дополнительного скелета, пронизывающих раковину и имеющих обычно коническую форму (Nummulitidae, Discocyclinidae).

У многих спиральных фораминифер дополнительные скелетные образования выполняют пупочную область, образуя либо известковую втулку — затычку, более или менее свободно сидящую в пупочном углублении *Ammonia*, либо так называемые пупочные шишки, представляющие собой, строго говоря, выходы на поверхность раковины конических по форме выполнений пупочных углублений (некоторые Nodosariidae, Rotaliidae, Elphidiidae, Nummulitidae и др.). Нередко пупочные шишки бывают пронизаны поровыми канальцами или даже выводными трубками внутренней системы каналов. Пупочные шишки, как и большинство образований дополнительного скелета, обычно стекловидные из-за единообразной (нормальной к поверхности шишки) ориентировки слагающих их кристаллов кальцита.

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СПРАВОЧНИК К ГЛАВЕ «СТРОЕНИЕ РАКОВИНЫ ФОРАМИНИФЕР»

Состав и структура стенки

Агглютинированная (песчаная, песчанистая) раковина (стенка): состоящая из инородных (посторонних) частиц различного состава (кварц, полевые шпаты, чешуйки слюды, фрагменты скелета различных других организмов), сцементированных веществом, выделенным цитоплазмой.

Агглютинирующие (песчаные, песчанистые) фораминиферы: совокупность фораминифер с агглютинированной раковиной (например, при характеристике комплексов) (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 98).

Известковая (известковистая) раковина (стенка): органическая псевдохитиновая (ложнохитиновая), пропитанная углекислой известью, также наслоения или выделения извести, которые образуют дополнительные скелетные образования. Последние, по-видимому, не имеют псевдохитиновой основы.

Известковые (известковистые) фораминиферы: с известковой (карбонатной) раковиной независимо от происхождения материала, слагающего раковину (фораминиферы, имеющие как секреционную известковую раковину, так и агглютинированную из известковых частиц). Часто ошибочно применяется вместо термина секреционные известковые (известковистые) фораминиферы, чего делать не следует (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 110).

Кремневая раковина (стенка): состоящая из кремнезема; образуется в результате пропитывания ложнохитиновой основы кремнеземом; встречается исключительно редко (сем. Rzehakinidae).

Ложнохитиновая (псевдохитиновая, хитиноидная, тектиноидная, тектиновая) раковина (стенка): мягкая и эластичная, неминерализованная раковина (стенка) некоторых современных фораминифер, состоя-

щая из органических веществ (см. псевдохитин; Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 128).

Ложный хитин (псевдохитин): особое органическое вещество, близкое к альбуминоидам, соединение глюкопротеинов и углеводов, представляющее продукт выделения эктоплазмы.

Мембрана (от лат. membrana — кожица): употребляется для обозначения органических пленок (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 115).

Стенка раковины (тека): основной элемент раковины, составляющий все основные ее части, наружные и внутренние (включая септы), за исключением образований дополнительного скелета. Допустимо и более широкое понимание стенки, включая образования дополнительного скелета, в таком случае с подразделением на собственно стенку и дополнительный скелет (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 139).

Прободенная раковина (стенка): снабженная порами и поровыми каналами (семейства Nodosariidae, Polymorphinidae, Buliminidae, Heterochelicidae и др.).

Непрободенная раковина (стенка): лишенная поровых отверстий и поровых каналов (почти все фарфоровидные и агглютинированные и большая часть микрогранулярных раковин).

Пористая раковина (стенка). См. прободенная.

Состав стенки раковины: первичный (прижизненный) состав определяется химическим и минералогическим составом секреционных веществ (органической основы, минеральной фазы) и агглютината; он зависит в основном от биохимической специфики цитоплазмы, в некоторой степени от особенностей внешней среды (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 133, частично).

Структура стенки: величина и форма слагающих стенку частиц.

Текстура стенки: форма расположения слагающих стенку элементарных частиц.

Лучистая микроструктура стенки: образованная в определенном порядке ориентированными кристаллами кальцита (или арагонита).

Зернистая микроструктура стенки: стекловатая, из беспорядочно ориентированных, плотно прилегающих один к другому мельчайших (около 3 мкм) кристаллов кальцита или арагонита.

Микрогранулярная ложноволокнистая микроструктура стенки (волокнистая тонкозернистая микроструктура): разновидность микрогранулярной очень тонкозернистой, с рядовым расположением зерен — кристаллов (Endothyridae, Palaeotextulariidae) (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 115).

Альвеолярное строение стенок (от *лат.* alveolus — ячейка, лунка): в более общем значении термина строение первично двухслойное с непористым внешним слоем (эпидермисом) и ячеистым вторым слоем (субэпидермисом, гиподермисом) (непористые крупные мезозойские фораминиферы); в узком значении — строение агглютинированных раковин типа *Alveolophragmium* (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 98).

Диафанотека (от греч. diaphanos[11] — прозрачный и theke — чехол, футляр, вместилище): слой первичной стенки фузулинид, отличающийся прозрачностью и заключенный между более темными слоями тектума и внутреннего текториума (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 108).

Кериотека (от греч. kerion — пчелиные соты и theke — чехол, футляр, вместилище): внутренний основной слой первичной двухслойной стенки фузулинидей со сложными поровыми канальцами; наружная часть кериотеки (верхняя кериотека) с более мелкими порами и каналами, сливающимися во внутренней части кериотеки (нижняя кериотека) в более крупные (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 111).

---

[11] Здесь сохранена латинская транскрипция греческих слов, которая принята в «Терминологическом справочнике по стенкам раковин фораминифер» (Раузер-Черноусова, Герке, 1971).

Протека (от греч. pro — впереди, раньше и theke — футляр, чехол, ящик): двухслойная стенка фузулинид, состоящая из наружного слоя — тектума и внутреннего слоя с различной микроструктурой у разных подсемейств, соответственно называемого приматека, диафанотека, кериотека (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 127).

Тектум (от лат. tectum — крышка, кровля): наружный тонкий темный слой двухслойной первичной стенки (протеки) фузулинидей (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 141).

Внутренний текториум (от лат. tectorium — отделка стены, штукатурка): вторичный внутренний слой, подстилающий первичную стенку (протеку) четырехслойных стенок (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 102).

Наружный текториум: наружный слой трех- и четырехслойной стенки раковины Fusulinida, покрывающей тектум (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 119).

Наружная стенка оборота (камеры): внешняя часть стенки оборота или камеры, не представляющая собой их «днища», налегающего на ранее образовавшиеся обороты (различается у свернутых трубчатых и некоторых многокамерных форм, имеющих внутреннюю стенку оборотов или камер) (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 118).

Септа (от лат. septum — ограда, забор): перегородка, отделяющая предыдущую камеру от последующей: септой становится передняя (фронтальная) часть стенки камеры после того, как она перекроется следующей новой камерой (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 130).

Типы строения раковин

Тип строения раковины: известная закономерность в относительном пространственном расположении ее частей, что придает раковине в той или иной мере определенную характерную форму.

Гетероморфное (разноформенное) строение раковины (гетероморфность): сочетание в одной раковине двух или более типов строения (например, раковина, нарастающая на ранних стадиях онтогенеза по спирали, к концу своего развития образует прямой — одноосный отдел (*Astacolus*, *Ammobaculites* и т. п.). Гетероморфность распространяется не только на основные типы строения раковин, но и на второстепенные ее особенности, например, на число и форму камер по отдельным оборотам, закономерность возрастания этих последних и т. д.

Неправильное строение раковины: образовавшееся в результате отложения скелетного вещества на поверхности неправильного по своим очертаниям амебовидного протоплазматического тела, распространяющегося по поверхности субстрата, которым могут быть посторонние частицы, песчанистые или иловатые, связанные ложным хитином, пропитанным в той или иной степени неорганическими солями. Неправильные раковины по очертаниям могут быть: амебовидные (род *Iridia* из сем. Saccamminidae); древовидно-ветвящиеся (*Dendrophrya* из сем. Hyperamminidae); образованные системой ветвящихся и вновь попарно соединяющихся друг с другом трубок (*Syringammina*).

Одноосное строение раковины: раковина может рассматриваться как тело вращения, приближающееся то к шару, то к овоиду, то к эллипсоиду, то к цилиндру и т. п. Очень часто форма раковины не может быть даже приблизительно уподоблена этим телам и должна быть представлена как результат вращения некоторой сложной фигуры вокруг воображаемой оси вращения, являющейся в то же время и осью симметрии данного скелетного образования (в геометрическом смысле). Нарастание же раковин происходит от некоторой начальной точки в направлении вдоль оси.

Начальная (эмбриональная, пролокулум) камера: первая камера у многокамерных форм.

Начальный (проксимальный) конец: на котором расположена начальная камера.

Устьевой (дистальный) конец: на котором находится устье последней камеры.

Основание раковины: часть, противоположная устьевому концу.

Спиральное строение раковины: результат видоизменения одноосных раковин в силу скручивания оси.

Неправильно клубковидное строение раковины: беспорядочное навивание одноосного скелетного образования в нескольких направлениях (некоторые представители сем. Ammodiscidae).

Спирально-плоскостное строение раковины: спиральная ось расположена в одной плоскости; раковина двусторонне-симметричная.

Инволютная раковина: каждый последующий оборот охватывает полностью с боков предыдущий.

Эволютная раковина: с необъемлющими оборотами, просто налегающими один на другой (снаружи видны все обороты).

Полуинволютная (полуэволютная) раковина: с неполно объемлющими оборотами.

Оборот спирали: отрезок спирали, конечная точка которого удалена от начальной на 360°.

Боковые стороны (бока): часть раковины, располагающиеся между срединной областью и осевыми концами.

Внутренний (брюшной) край: отрезок контура раковины, на котором расположены начало и конец последнего оборота, ограниченный пересечением с большим диаметром.

Внешний (спинной) край: отрезок контура раковины, ограниченный пересечением с большим диаметром и занимающий центральную часть последнего оборота.

Пупок раковины: видимая с боковых сторон начальная часть завитка спирали. Пупок может быть узкий, широкий, глубокий, неглубокий, зияющий (узкий и глубокий), открытый или заполненный веществом дополнительного скелета.

Пупочная область: окружающая пупок.

Пупочные (внутренние) края камер: внутренние края, примыкающие к пупочной области (Волошинова и др., 1970, с. 25).

Периферическая (спинная, дорзальная) **спираль:** спиральная линия, касательная к спинному (внешнему) краю всех оборотов.

Периферический край: внешний, видимый при разглядывании раковины сбоку контур наружного оборота; в сечении он может быть закругленный, тупой, острый, килеватый.

Септальная поверхность (наружная септальная, устьевая, апертурная, фронтальная): внешняя поверхность наружной септальной стенки (антитеки, фронтальной стенки) (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 118). Септальная поверхность может быть округлая, овальная, стреловидная (стрельчато-треугольная), широкая, узкая, высокая, низкая, выпуклая, вздутая, уплощенная, плоская, гладкая, покрытая порами.

Срединная область (плоскость): часть раковины, находящаяся близ срединной (медианной, экваториальной) плоскости.

Полюсные (осевые) концы раковины: области вблизи точек выхода воображаемой оси навивания.

Веретеновидная форма раковины: толщина (длина) превышает диаметр, а сама раковина вытянута к концам, носящим название полюсных.

Линзовидная (чечевицеобразная) форма раковины: боковые стороны — низкие конусы, а диаметр не превышает толщину.

Субсферическая (почти шаровидная) форма раковины: больший и малый диаметры почти равны.

Субцилиндрическая (почти цилиндрическая, валиковидная) форма раковины: сильно вытянутая по оси.

Шаровидная форма раковины: большой и малый диаметры равны.

Удлиненность раковины: отношение большого диаметра к малому.

Спирально-коническое (трохоидное) строение раковины: спиральная ось расположена не в одной плоскости, а на некоторой воображаемой конической поверхности. Отношение высоты конуса к его основанию может быть различным и достигать 1 : 1. Раковины такого строения несимметричны (одна сторона более выпуклая).

Брюшная (пупочная, вентральная) сторона раковины: снаружи виден лишь один последний оборот, или меньшее число оборотов, и где обороты объемлющие, либо более объемлющие, чем на другой стороне.

Спинная (дорзальная) сторона раковины: снаружи видны все обороты спирали или большее их количество, и где эти обороты необъемлющие или же менее объемлющие.

Спирально-винтовое строение раковины: раковина спирально-конического строения, но значительно вытянутая по оси.

Правильно клубковидное строение раковины: камеры, составляющие раковину, располагаются в наиболее типичных случаях в нескольких взаимно пересекающихся плоскостях, образуя свернутый клубок; при этом каждая камера занимает половину оборота (сем. Miliolidae).

Циклическое строение раковины: циклическое расположение частей (камер) раковины по концентрическим окружностям в одной плоскости или по некоторой воображаемой конической поверхности (сем. Orbitoididae).

Нуклеоконх: эмбриональная, начальная раковина (раковина зародыша — мерозоита; по Le Calvez, 1953).

Экваториальная пластинка: образованная экваториальными камерами, расположенными в один, реже в два слоя концентрическими рядами в срединной (экваториальной) плоскости раковины (сем. Orbitoididae).

Сечения, элементы измерений раковин, устье и швы

Главное сечение: см. осевое сечение.

Диагональное сечение: косое сечение, проходящее через центр раковины или захватывающее ее начальную камеру.

Косое сечение: ориентированное по отношению к оси раковины под некоторым произвольным углом, не равным 0 или 90°.

Осевое (аксиальное) сечение: продольное сечение, совмещающееся с осью раковины.

Парааксиальное сечение: почти совмещающееся с осью раковины.

Поперечное сечение: любое сечение, проходящее в направлении, перпендикулярном оси навивания раковины, независимо от внешней формы последней.

Продольное сечение: ориентированное в направлении оси раковины.

Сагиттальное сечение: проходящее в плоскости симметрии через оба ряда камер (у спирально-винтовых двухрядных).

Спиральное сечение: перпендикулярное оси спирально-конических раковин.

Срединное (медианное или экваториальное) сечение: поперечное сечение, совпадающее со срединной плоскостью раковины.

Тангентальное сечение: продольное сечение, но близкое к поверхности раковины.

Фронтальное сечение: проходящее строго по оси раковины, как и сагиттальное, но ориентированное к последнему под прямым углом (у спирально-винтовых двухрядных).

Высота оборота раковины: отрезок диаметра, отвечающий размеру отдельного оборота.

Диаметр раковины: большой — наибольший поперечник раковины, лежащий в ее срединной, медианной или экваториальной плоскости; малый — перпендикуляр к большому диаметру в плоскости симметрии раковины.

Длина раковины: расстояние от проксимального до дистального концов (у спирально-винтовых); от основания раковины до ее устьевого конца (у правильно-клубковидных, сем. Miliolidae).

Толщина раковины: измерение по оси навивания (у спирально-плоскостных) в направлении, перпендикулярном к плоскости симметрии и продольной оси раковины, соединяющей ее проксимальный и дистальный концы, т. е. перпендикулярно направлению длины раковины (у спирально-винтовых); наибольшее расстояние между наиболее выдающимися точками обеих сторон раковины (сем. Miliolidae).

Ширина раковины: наибольший поперечник перпендикулярно оси (у спирально-винтовых); измерение между наиболее удаленными точками от периферического края в перпендикулярном длине направлении (сем. Miliolidae).

Высота раковины: см. толщина раковины.

Устье (апертура): отверстие, при помощи которого внутренние полости раковины фораминифер сообщаются с внешней средой. Устье бывает: 1) по положению: конечное (терминальное), основное (базальное, интериомаргинальное), брюшное (вентральное), спинное (дорзальное), срединное (медианное), септальное, периферическое, дополнительное; 2) по форме: а) простое — круглое (округлое), эллиптическое, щелевидное, полулунное, серповидное, петлевидное, арковидное; б) сложное — лопастное, лучистое, ситовидное, с зубом различной формы, со сложным устьевым аппаратом, с зубными (внутрикамерными) пластинками.

Форамен: отверстие, соединяющее полости двух камер.

Швы: см. септальные швы. Швы бывают: углубленные, поверхностные, выпуклые; линейные, каемчатые (двуконтурные полоски), натечные (вдоль них отлагается дополнительное скелетное вещество); по очертаниям: прямые, дуговидно (сигмоидально) изогнутые, радиальные, вихреобразно закругленные, меандрирующие, сетчатые.

Септальный шов: линия, отделяющая одну камеру от другой и отвечающая линии сочленения перегородок (септ) с наружной стенкой раковины (у Fusulinidae — септальные линии).

Спиральный шов: линия соприкосновения смежных оборотов у спиральных форм.

Система каналов и дополнительный скелет

Межсептальные (интерсептальные) = меридиональные (= подшовные) каналы: узкие, в типичном случае округлые в сечении, полые пространства, расположенные непосредственно под септальными швами и соединяющиеся со спиральными каналами (Волошинова и др., 1970, с. 32).

Межсептальные мостики (у родов *Elphidium, Parrelina*): выпуклые «ребра» на поверхности камер, протягивающиеся между выпуклыми септальными швами на всю длину камеры или немного менее (Волошинова и др., 1970, с. 26).

Пупочные (вертикальные) каналы: трубчатые каналы, выходящие из спиральных каналов, иногда анастомозирующие, расположенные в непористом веществе пупочной шишки и открывающиеся наружу округлыми отверстиями (Волошинова и др., 1970, с. 33).

Ретральные отростки: трубчатые образования в стенке раковины рода *Elphidium*, которым на поверхности соответствуют возвышения (межсептальные мостики) (Волошинова и др., 1970, с. 33).

Септальные мостики: пространства между септальными отверстиями, расположенными на септальных швах. Септальные мостики могут быть полыми и сплошными (Волошинова и др., 1970, с. 27).

Септальные поры (выходы внутренних отростков меридиональных каналов): отверстия, расположенные непосредственно на висячей септе.

Спиральный канал: замкнутое пространство, симметрично расположенное по обеим сторонам инволютной раковины, обычно открывающееся наружу посредством одного или нескольких отверстий (Волошинова и др., 1970, с. 32).

Дополнительный скелет: образования, которые не представляют собой непосредственно стенок раковины или перегородок между камерами, т. е. основных частей скелета. К образованиям наружного дополнительного скелета относятся: известковые натеки на поверхности раковины, ребра, шипы, иглы; бугорки (Nummulitidae, Discocyclinidae); втулки — затычки (*Ammonia*); пупочные диски (Nodosariidae, Rotaliidae, Elphidiidae, Nummulitidae).

Валик: скульптурное образование, чаще как скульптура нарастания или наложенная скульптура (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 100).

Диск дорзальный (спинной): наложенная скульптура из дополнительного скелетного вещества (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 108).

Киль: 1) сжатая периферическая часть раковины или скульптурное образование на ее периферическом крае в виде гребня, валика, пластинчатой каймы, сжатого выступа, протягивающегося вдоль края (периферический киль); 2) резко выступающее грубое ребро на поверхности раковины; обычно и те и другие образования возникают как скульптуры вздутий или пронизывающие скульптуры, реже как наложенные (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 112). Киль может быть острый и притупленный.

Килеватая поверхность раковины: поверхность, покрытая выступающими грубыми скульптурными образованиями (валик, гребень, пластинчатая кайма).

Морщинистая поверхность раковины: поверхность с морщинистостью, образованной или изгибами всей стенки раковины (милиолиды), или наружного слоя стенки (фузулиниды), или слоев нарастания (вторично-многослойные раковины), или рисунком выступающих на поверхности кристаллов (раковины со стекловатой радиально-лучистой микроструктурой). Синоним: зазубренная поверхность.

Натеки, натечные образования: наложенные скульптурные образования из дополнительного скелетного вещества в виде шишек, каемок, пупочных гранул, дорзальных дисков и пр.

Пупочная шишка: непористое скелетное вещество, заполняющее углубленный пупок и образующее выпуклую пупочную поверхность. Шишка может быть сплошной или разделенной на столбики (у *Ammonia*) (Волошинова и др., 1970, с. 27).

Ребристая поверхность раковины: покрытая выступающими ребрами.

Шиповатая поверхность раковины: с равномерно расположенными шипами; иногда шипы образованы отдельными крупными значительно удлиненными кристаллами (чаще фораминиферы со стекловатой радиально-лучистой микроструктурой) (Раузер-Черноусова, Герке, 1971, с. 144).

Глава III

ИСТОРИЯ РАЗРАБОТКИ КЛАССИФИКАЦИИ ФОРАМИНИФЕР

Фораминиферы, в частности нуммулиты, в известняках египетских пирамид впервые упоминаются у Геродота (V в. до н. э.) и Плиния (I в. н. э.). Как во время античной древности, так и в средние века нуммулиты наряду с прочими ископаемыми организмами рассматривались в качестве «игры природы». Как остатки организмов нуммулиты упоминаются в работах Агриколы, Геснера и Р. Гука (Hooke, 1665), а также Дж. Листера (Lister, 1903), где приводятся их изображения. Мелкие фораминиферы были впервые описаны в XVIII в. Беккариусом (Beccarius, 1731), а затем Я. Планкусом (Plancus, 1739, 1760). Фораминиферы в то время рассматривались как молодые или мелкие моллюски.

Современные видовые названия фораминифер ведут свое начало с линнеевской бинарной номенклатуры. В «Системе природы» К. Линнея (Linnaeus, 1758) фораминиферы помещены под родовыми названиями *Nautilus* и *Serpula*. К. Линней, а также исследователи второй половины XVIII и начала XIX в. рассматривали фораминиферы в качестве головоногих моллюсков. За этот период были опубликованы монографии по фораминиферам, в которых даны описания многочисленных новых родов: это работы А. Бача (Batsch, 1791), А. Солдани (Soldani, 1789—1798), Л. Фихтеля и Д. Молля (Fichtel, Moll, 1798), Ж. Ламарка (Lamarck, 1801, 1822) и Д. Монфора (Montfort, 1808). К этому же примерно времени относится открытие фузулин московским палеонтологом В. Фишером (Fischer, 1829).

СИСТЕМА А. Д'ОРБИНЬИ, 1839

Первая серьезная попытка дать классификацию фораминифер принадлежит французскому палеонтологу и стратиграфу Асиду д'Орбиньи — ученику Ж. Кювье (d'Orbigny, 1826, $1839_{1,2,3}$, 1846, 1849, 1851) и основывается, как и все последующие попытки подобного рода, на изучении строения раковины этих организмов. В основу своей системы А. д'Орбиньи положил признак различного расположения частей раковины — различные типы ее строения. А. д'Орбиньи делит всех фораминифер на семь отрядов, распадающихся, в свою очередь, на ряд семейств. К первому отряду Monostegia (франц.— Monostégues, от греч. μονος — единственный и στέγη — крыша) А. д'Орбиньи относит однокамерных фораминифер из родов *Orbulina*, *Oolina* (=*Lagena*) и др. Ко второму отряду Stichostegia (франц. — Stichostegues, от греч. στιχος — ряд) отнесены фораминиферы с многокамерными одноосными раковинами, ось которых может быть либо прямой, либо дуговидно изогнутой, но никогда не бывает спирально закрученной. В этот отряд входят два семейства: Aequilateralidae с родами *Glandulina*, *Nodosaria*, *Dentalina*, *Vaginulina*, *Marginulina*, *Pavonina* и некоторыми другими и Inaequilateralidae с родом *Webbina*.

Третий отряд Helicostegia (франц. Helicostegues; от греч ελιξ завиток, улитка) включает фораминифер со спиральными раковинами. Сюда отнесены, во-первых, спирально-плоскостные формы, такие как *Cristellaria*, *Flabellina*, *Robulina*, *Fusulina*, *Nonionina*, *Polystomella*, *Peneroplis*, *Lituola*, *Alveolina* и другие, объединенные в семейство Nautiloidae, а также спирально-конические (трохоидные) формы, образующие семейство Turbinoidae, заключающее в себе роды: *Rotalina*, *Globigerina*,

Planorbulina, Truncatulina, Anomalina, Rosalina, Valvulina, Verneuilina — Bulimina, Uvigerina, Faujasina, Clavulina, Gaudryina и другие. Четвертый отряд Cyclostegia (франц. Cyclostéques; то греч. κύκλος — круг), выделенный А. д'Орбиньи в 1851 г., объединяет фораминифер с дисковидными раковинами, образованными концентрически расположенными камерами — это *Orbitolites* и некоторые другие роды. Пятый отряд Entomostegia (франц. Entomostegues; от греч. ἔντομος — насеченный) заключает в себе фораминифер с двурядно и очередно расположенными камерами, причем ряды очередно расположенных камер завернуты спирально. Сюда отнесены семейства Asterigerinidae с родами *Robertina, Asterigerina, Amphistegina, Heterostegina* и *Cassidulinidae* с ростом *Cassidulina*.

Шестой отряд Enallostegia (франц. Enallostégues; от греч. ἐπάλλος — очередный) включает фораминифер, раковина которых характеризуется расположением камер, как говорит А. д'Орбиньи, по двум или трем независимым осям, камеры при этом никогда не образуют спирали (с нашей точки зрения, это спирально-винтовые формы с двухрядным — по две в обороте или трехрядным — по три расположением камер). Сюда отнесены семейства Polymorphinidae с родами *Dimorphina, Guttulina, Polymorphina, Virgulina* и *Textularidae* с родами *Bigenerina, Gemmulina, Textularia, Bolivina, Sagrina* и некоторыми другими. Наконец, к седьмому отряду Agathistegia (франц. Agathistégues) отнесены фораминиферы, имеющие раковины, образованные симметричным (спирально-плоскостным) или несимметричным клубком камер, в полоборота каждая. Это семейства Milliolidae с родами *Biloculina, Fabularia, Spiroloculina* и Multiloculidae с родами *Triloculina Articutina, Sphaeroidina, Quinqueloculina*.

Система А. д'Орбиньи является искусственной, построенной на основании немногих признаков, из которых один (тип строения раковины) принят за основной. Эта система не отражает филогенетических отношений между отдельными групппами фораминифер, их семействами и родами. Система А. д'Орбиньи — классификация линнеевских еще времен, построенная на основе представления о неизменяемости видов. Это типичная классификация метафизического периода развития естествознания.

Для А. д'Орбиньи, принадлежавшего к школе Ж. Кювье, характерно признание смены органических форм на протяжении истории Земли, притом обусловливающей общий прогресс организмов, сказывающийся как в увеличении числа видов, так и в усложнении их организации. Факт эволюции органического мира не мог ускользнуть ни от гениального создателя сравнительной анатомии Ж. Кювье, ни от проницательного и добросовестного наблюдателя А. д'Орбиньи. Однако, как хорошо всем известно, ни тот ни другой не сумел подняться до естественнонаучного — эволюционного объяснения наблюдаемых явлений: Ж. Кювье считал, что смена органических форм была обусловлена катастрофами, причины которых не поддаются объяснению, а А. д'Орбиньи открыто высказывался за последовательные акты творения и даже пытался определить их число (1849, с. 251 и др.).

Несмотря на то, что А. д'Орбиньи в своих исследованиях оставался последовательным метафизиком, его труды в части изложения фактического материала безусловно являются классическими, не утратившими своего значения и в наше время. А. д'Орбиньи изучил чрезвычайно большое число навсегда вошедших в науку родов и видов фораминифер, как ископаемых — меловых (1840), палеогеновых и неогеновых (1826, 1846), так и современных (1826, $1839_{1,2,3}$). Описания его кратки и содержательны, сопровождаются обычно блестящими по исполнению иллюстрациями. Объем отдельных систематических единиц оценивался

А. д'Орбиньи обычно очень правильно; в этом отношении он во многом опередил многих позднейших ученых конца прошлого и даже начала текущего столетия. А. д'Орбиньи первый указал на стратиграфическое значение ископаемых фораминифер, в чем опять-таки превзошел не только своих предшественников и современников, но и более поздних исследователей.

Система А. д'Орбиньи господствовала в палеонтологии фораминифер довольно долгое время. Она вошла в такие известные в середине прошлого столетия сводки, как «Трактат палеонтологии или естественная история ископаемых животных, рассмотренная в отношениях зоологическом и геологическом» Ф. Ж. Пикто (Pictet, 1857), профессора зоологии и сравнительной анатомии в Женеве. Этой же системой пользовался в своей «Lethaea rossica» известный русский палеонтолог Э. Эйхвальд (Eichwald, 1860) и многие другие ученые.

КЛАСС FORAMINIFERES

Отряд Monostègues

Роды: Orbulina, Oolina, Ovulites, Dactylopora, Conodictium, Goniolina

Отряд Cyclostègues

Роды: Cyclolina, Orbitolites, Orbitolina, Orbitoides

Отряд Stichostègues

Семейство Aequilateralidae

Роды: Glandulina, Nodosaria, Orthocerina, Dentalina, Frondicularia, Lingulina, Vaginulina, Marginulina

Семейство Inaequilateralidae

Род Webbina

Отряд Hèlicostègues

Семейство Nautiloidae

Роды: Cristellaria, Flabellina, Robulina, Fusulina, Nonionina, Nummulites, Assilina, Siderolina, Hauerina, Operculina, Polystomella, Peneroplis, Dendritina, Spirolina, Lituola, Orbiculina, Alveolina

Семейство Turbinoidae

Роды: Rotalia, Globigerina, Planorbulina, Truncatulina, Placopsilina, Anomalina, Rosalina, Valvulina, Verneuilina, Bulimina, Uvigerina, Pyrulina, Faujasina, Chrysalidina, Clavulina, Gaudryina

Отряд Enthomostègues

Роды: Asterigerina, Amphistegina, Heterostegina

Отряд Enallostègues

Семейство Polymorphinidae

Роды: Dimorphina, Guttulina, Globulina, Polymorphina

Семейство Textularidae

Роды: Bigenerina, Textularia, Bolivina, Sagrina, Cuneolina

Отряд Agathistègues

Семейство Miliolidae

Роды: Biloculina, Fabularia, Spiroloculina

Семейство Multiloculidae

Роды: Triloculina, Articulina, Sphaeroidina, Quinqueloculina, Adelosina

Исключительно важное значение имеет работа немецкого исследователя М. Шульца (Schultze, 1854), посвященная изучению раковины и протоплазматического тела современных фораминифер. В основу предложенной М. Шультце системы фораминифер были положены такие признаки, как наличие хитиноидной, известковистой или песчанистой, прободенной или непрободенной раковины, а также признак одно- или многокамерности последней; типу строения раковины уделялось меньшее внимание. Детальное изучение строения стенки раковин фораминифер, осуществленное М. Шультце и В. Уильямсоном (Williamson, 1858), дало новый критерий систематики фораминифер, использованный пражским профессором А. Рейссом (Reuss, 1862) и независимо от него английским исследователем В. Карпентером совместно с В. Паркером и Т. Джонсом (Carpenter, Parker, Jones, 1862). В. Паркеру и Т. Джонсу (Parker, Jones, $1859_{1,2}$, 1860) принадлежит, помимо того, опубликованная в ряде отдельных статей ревизия выполненных прежними авторами описаний фораминифер (начиная с К. Линнея).

СИСТЕМА А. Э. РЕЙССА, 1861 (1862)

В 1861 г. пражский профессор Аугуст Эммануэль Рейсс (Reuss, 1861, 1862), занимавшийся много лет изучением ископаемых фораминифер [12], предложил Академии наук в Вене новую классификацию этой группы. При создании новой классификации А. Э. Рейсс исходил из того соображения, что система, основанная на одном каком-либо изолированном признаке, не может отражать природные отношения. Естественная система должна основываться по возможности на совокупности всех признаков; наиболее важные и общие из этих последних должны при этом учитываться в первую очередь.

К числу наиболее важных признаков А. Э. Рейссом отнесен химический состав раковин: по мнению этого исследователя выделение организмом неодинаковых химических соединений указывает, бесспорно, на различную внутреннюю организацию живых существ. А. Э. Рейсс отмечает, что значительное количество фораминифер обладает агглютинированными — кремневыми раковинами; этот признак характерен не только для отдельных родов, но даже для семейств фораминифер. Подобным же образом известковыми раковинами отличаются другие роды, а также и семейства. Необходимо отметить, что по современным представлениям речь в данном случае идет не столько о химическом составе раковины, хотя отличия в нем очевидны, сколько о характере (способе) выделения раковины: путем агглютинации посторонних частиц в первом случае и за счет выделения (секретирования) — во втором.

Другим важным признаком, по мнению А. Э. Рейсса, является тонкая структура стенки, поскольку эта особенность отражает определенную секреторную способность животного, без сомнения связанную с его организацией — с тонким строением живого вещества.

Большое значение, как и в предшествующих классификациях, придается признаку расположения камер — типу строения раковины — двухрядному, альтернативному, спиральному, прямолинейному и т. д. В отличие, однако, от А. д'Орбиньи А. Э. Рейсс не придает типу строения раковины решающего значения, считая первые два из рассмотренных признаков более существенными.

Классификация А. Э. Рейсса дана в одной и той же статье в двух вариантах: в основном тексте работы — первый вариант и в послесловии — второй. Отличия двух вариантов заключаются в том, что в первом однокамерные фораминиферы выделяются в самостоятельную группу, противопоставляемую другой, включающей в себя многокамерные формы. Во втором варианте однокамерные формы отнесены по принадлежности к разным группам фораминифер, выделенным на основании других особенностей строения.

В первом варианте однокамерные фораминиферы (Monomera) подразделены на семейства: Gromidea, Lagenidae, Spirillinidae, Squamulinidae, Ovulitidea, Cornuspiridae, Ammodiscinea.

К числу образующих второе подразделение системы многокамерных (Polymera) отнесено четырнадцать семейств. Первые шесть из них обладают известковыми стекловатыми раковинами, пронизанными тончайшими поровыми канальцами — это Rhabdoidea, Cristellaridea, Polymorphinidea, Cryptostegia, Textularidea, Cassidulinidea. Следующие три — Miliolidea, Orbitulitidea, Peneroplidea отличаются компактными известковыми фарфоровидными раковинами. У Lituolidea, Uvellidea ра-

---

[12] Первая работа А. Э. Рейсса, заключающая описания фораминифер, была опубликована в 1846 г. — это известное его исследование фауны верхнего мела Чехословакии, так называемого пленера — сеноманских и туронских отложений. Вслед за тем А. Э. Рейсс обнародовал целый ряд работ по меловым и третичным фораминиферам Западной Европы.

ковины песчано-кремневые. Раковины представителей Rotalidea известковые, пронизанные, по мнению Рейсса, разветвленными каналами различного диаметра. Наконец, наиболее высокоорганизованными фораминиферами, у которых структура раковины достигает наибольшей сложности, являются Polystomellidea и Nummulitidea, они имеют известковую раковину, пронизанную сложно построенной системой каналов.

Изложенная А. Э. Рейссом в послесловии (Nachschrift) система фораминифер — более совершенная и, по нашему мнению, более близка к действительности.

I. Фораминиферы с непрободенной раковиной

А. С песчано-кремневой раковиной

1. Lituolidea: Ammodiscus, Nubecularia, Haplostiche, Lituola
2. Uvellidea: Trochammina, Valvulina, Verneuilina, Tritaxia, Ataxophragmium, Plecanium, Clavulina, Gaudryina, Bigenerina

Б. С компактной фарфоровидной известковой раковиной

3. Squamulinidea (?): Squamulina
4. Miliolidea
   а) Cornuspiridea: Cornuspira
   б) Miliolidea: Uniloculina, Biloculina, Spiroloculina, Triloculina, Quinqueloculina
   в) Fabularidea: Fabularia
5. Peneroplidea: Peneroplis, Vertebralina, Hauerina
6. Orbitulitidea: Cyclolina, Orbitulites, Orbitulina, Alveolina

II. С пористой раковиной

А. Со стекловидной тонкопористой раковиной

7. Spirillinidea: Spirillina
8. Ovulitidea: Ovulites
9. Rhabdoidea
   а) Lagenidea: Lagena, Fissurina
   б) Nodosariidea: Nodosaria
   в) Vaginulinidea: Vaginulina
   д) Frondicularidea: Frondicularia, Rhabdogonium, Amphimorphina, Dentalinopsis, Flabellina
   е) Glandulinidea: Glandulina, Psecadium, Lingulina, Lingulinopsis
   ж) Pleurostomellidea: Pleurostomella
10. Cristellaridea: Cristellaria
11. Polymorphinidea: Bulimina, Virgulina, Polymorphina, Uvigerina, Strophoconus, Robertina, Sphaeroidina, Dimorphina
12. Criptostegia: Chilostomella, Allomorphina
13. Textulariidea: Textularia, Proroporus, Sagraina, Vulvulina, Bolivina, Cuneolina, Gemmulina, Schizophora
14. Cassidulinidea: Cassidulina, Ehrenbergina

Б. Со сложнопористой известковой раковиной

15. Rotalidea: Rotalia, Patellina, Rosalina, Truncatulina, Planorbulina, Globigerina, Spirobotrys

В. С известковой, пронизанной разветвленными каналами раковиной

16. Polystomellidea: Polystomella, Faujasina, Nonionina, Fusulina
17. Nummulitidea: Nummulites, Assilina, Amphistegina, Cycloclypeus, Orbitoides, Conulites

СИСТЕМА Г. Б. БРЭДИ, 1884

Вопросы классификации фораминифер рассматриваются в ряде работ английского зоолога Генри Баумена Брэди (Brady, $1879_{1,2}$, 1881, 1884), посвященных результатам обработки сборов океанологической экспедиции на судне «Челленджер» в 1873—1876 гг. Предложенная Г. Б. Брэди система фораминифер была опубликована им первоначально в одной из журнальных статей, а затем с небольшими изменениями вошла в его капитальный труд, составивший два тома отчета названной экспедиции (Brady, 1884).

Г. Б. Брэди ограничивается подразделением фораминифер, которые рассматриваются в качестве одного из отрядов простейших животных, на ряд семейств; некоторые из них, в свою очередь, подразделены на подсемейства. При этом Г. Б. Брэди совершенно отказывается от признания самостоятельности групп песчанистых, прободенных и непрободенных фораминифер, ссылаясь на то, что, во-первых, некоторые песчанистые формы являются в то же время и прободенными и, во-вторых, что при подобном делении близко родственные, по его мнению, песчанистые и известковистые текстуляриды попадают в совершенно различные, далеко отстоящие одно от другого подразделения системы.

Наиболее примитивные фораминиферы, обладающие хитиноидной непрободенной однокамерной раковиной, способной в отдельных случаях агглютинировать посторонние частицы, отнесены к семейству Gromidae.

Miliolidae — семейство, объединяющее такие, по нашим представлениям, разнородные формы, как относимые Г. Б. Брэди (Brady, 1881) даже к одним подсемействам: Miliolininae — *Nubecularia*, *Miliolina*, *Hauerina* и *Orbitolitinae* — *Peneroplis*, *Alveolina* и др., общей особенностью большинства которых является наличие известковистых непрободенных раковин. В отдельных случаях раковины фораминифер, относимых Г. В. Брэди к Miliolidae, инкрустированы песчинками; при неблагоприятных условиях (например, при опреснении) раковина становится хитиноидной или хитиноидно-песчанистой; в абиссальной зоне милиолиды приобретают гомогенную непрободенную тонкую раковину из кремнезема.

Представители семейства Astrorhizidae обладают однокамерными раковинами, как правило, всегда агглютинированными, чаще грубопесчанистыми, по типу строения неправильно лучистыми, разветвленными, палочковидными, при этом однополюсными или «амфистомными» — открытыми с обоих концов, либо, наконец, одноосными — пузыревидными или почти шаровидными. «Многокамерные» представители этого семейства не имеют правильного строения и представляют собой агрегаты отдельных раковин, «не успевших обособиться одна от другой», а не результат ритмичного роста, как это имеет место при настоящей многокамерности. Правда, у некоторых трубчатых форм (*Hyperammina*), отнесенных Г. Б. Брэди к астроризидам, наблюдаются перетяжки на поверхности раковины, могущие быть истолкованными как зачаточное проявление многокамерности. К семейству Astrorhizidae Г. Б. Брэди относит роды *Astrorhiza*, *Pilulina*, *Saccammina*, *Rhabdammina*, *Hyperammina* и др. Практически, как указывает Г. Б. Брэди, в это семейство включены современные глубоководные агглютинированные формы, за исключением представителей семейства Lituolidae (Brady, 1881, с. 41).

К семейству Lituolidae Г. Б. Брэди отнесены песчанистые формы, обладающие агглютинированной раковиной, спирально-свернутые и либо неподразделенные на камеры, либо многокамерные; сюда же отнесены одноосные многокамерные агглютинированные формы. Навивание у спирально-свернутых литуолид (в понимании этого семейства Г. Б. Брэди) может быть клубковидным (неправильным) спирально-плоскостным или, наконец, спирально-коническим (трохоидным). Перегородки у многокамерных литуолид развиты несовершенно. Камеры у представителей этого семейства нередко отличаются лабиринтовым строением стенок, иногда подразделены на вторичные камерки. В семейство включены роды *Lituola*, *Reophax*, *Haplophragmium*, *Placopsilina*, *Ammodiscus*, *Endothyra*, *Cyclammina*, *Trochammina* и др. Некоторые из литуолид обладают раковинами, по типу строения очень сходными (гомеоморфными) с известковыми раковинами представителей других семейств — *Lagena*, *Nidosaria*, *Globigerina*, *Rotalia*, *Nonionina* и т. п.

Как семейство Astrorhizidae, так и Lituolidae в объеме, предлагаемом Г. Б. Брэди, представляет, по нашему мнению, сборные группы, куда помимо родственных форм включены и далеко отстоящие друг от друга роды, возможно, совершенно различного происхождения. Однако даже при современном уровне изученности фораминифер эти сборные группы в известной части приходится сохранять из-за недостаточности критериев для распознавания родов, обладающих внешне сходным строением, но генетически друг с другом не связанных.

Раковины представителей семейства Parkeridae неизменно песчанистые, по форме чечевицеобразные, шаровидные или веретеновидные, имеющие спиральное или слоистое — концентрическое строение. Камеры

лабиринтовые или заполнены вторичными перегородками, образующими решетчатые подразделения. Г. Б. Брэди считает, что относимые сюда *Parkeria* и *Loftusia* напоминают своим строением строматопор и что семейство паркерид, занимающее среди фораминифер несколько особое положение, представляет собой связующее звено между фораминиферами и губками, к которым относит, очевидно, строматопор (Brady, 1881, с. 42).

К семейству Textularidae Г. Б. Брэди причисляет все спирально-винтовые формы (за исключением полиморфин и близких к ним), независимо от того, обладают они известковистой или агглютинированной раковиной. Таким образом, в это семейство попадают такие заведомо далекие в генетическом отношении роды как *Textularia, Bulimina* и *Cassidulina.* Правда, эти роды принимаются Г. Б. Брэди за типичные для трех подсемейств текстулярид: Textularinae (сюда, помимо типичного, включены роды *Verneuilina* и *Valvulina*), Bulimininae и Cassidulininae (с родом *Ehrenbergina*, помимо типичного). Г. Б. Брэди особо подчеркивает, что у него нет оснований отделять агглютинированных представителей родов *Textularia* и *Bulimina* от гомеоморфных их форм с прозрачной известковистой раковиной. Кроме того, он отмечает, что отличия между родами *Textularia* и *Valvulina* являются малосущественными.

К семейству Chilostomellidae частично отнесены гомеоморфные с милиолидами фораминиферы — *Chilostomella,* обладающие пористыми раковинами, а также *Ellipsoidina* и *Allomorphina.* Г. Б. Брэди отмечает, что если бы он знал род *Chilostomella* не только по изображениям, то давно уже отнес бы его и *Ellipsoidina* к одному семейству. Отличия между упомянутыми родами Г. Б. Брэди видит лишь в том, что у *Chilostomella* камеры расположены так, что каждая последующая оказывается обращенной своим устьем в противоположную сторону в сравнении с предыдущей, у *Ellipsoidina* же нарастание камер идет в одном направлении и устья соответственно обращены в одну и ту же сторону. Именно эти различия заставили последующих авторов, в частности Кушмана, отнести роды *Chilostomella* и *Ellipsoidina* к разным семействам и притом в качестве типичных представителей этих последних.

У семейства Lagenidae, принимаемого Г. Б. Брэди в полном соответствии с трактовкой В. Карпентера, В. Паркера и Т. Джонса (Carpenter, Parker, Jones, 1862), раковины известковистые, очень тонкопористые, каналы и дополнительный скелет отсутствуют. Устье конечное — терминальное, у спиральных форм периферическое, в виде простого круглого отверстия или лучистое. К Lagenidae Г. Б. Брэди относит подсемейство Lageninae с родами *Lagena, Nodosaria, Cristellaria* и другими и подсемейство Polymorphininae, куда входят *Polymorphina, Ramulina, Uvigerina* и др. Таким образом, к семейству Lagenidae отнесены роды, принадлежащие к двум близким по современным представлениям семействам.

Семейство Globigerinidae включает в основном пелагических фораминифер, которые обладают известковыми пористыми спиральными раковинами, состоящими из немногочисленных шаровидно-вздутых камер. Устье углобигеринид простое или усложнено дополнительными, расположенными вдоль швов отверстиями. Система каналов отсутствует, а дополнительного скелета либо нет вовсе, либо он представлен многочисленными тонкими радиально ориентированными иглами, покрывающими поверхность раковины. К глобигеринидам Г. Б. Брэди относит роды *Globigerina, Hastigerina, Sphaeroidina, Pullenia* и *Candeina,* из которых по современным представлениям только первые три заслуживают совершенно бесспорного отнесения к данному семейству, а последний заведомо ничего общего с ним не имеет.

Представители семейства Rotalidae имеют известковистые прободенные раковины, в отличие от планктонных глобигеринид ведут донный

образ жизни, могут свободно передвигаться по субстрату или прикрепляться к нему. Типичные представители имеют спирально-конические трохоидные раковины, но Г. Б. Брэди, в отличие от В. Карпентера, В. Паркера и Т. Джонса (Carpenter, Parker, Jones, 1862), включает сюда же спирально-плоскостных *Spirillina*, указывая, что этот род является такой же лишенной перегородок модификацией роталид, как *Cornuspira* среди милиолид или *Ammodiscus* по отношению к *Trochammina*. Наиболее характерные роды *Discorbina, Rotalina, Pulvinulina, Truncatulina, Anomalina, Calcarina*. К роталидам отнесены и некоторые формы неправильного строения — *Planorbulina, Rupertia, Carpenteria* и *Polytrema*. В состав семейства включены многие формы, причисляемые в настоящее время к самостоятельным семействам, особенно такие, как *Tinoporus, Cymbalopora* и *Calcarina*. Г. Б. Брэди отмечает, что для некоторых наиболее высокоорганизованных роталид характерны двухслойные перегородки, а также наличие системы каналов.

Последнее, по Г. Б. Брэди, семейство Nummulitidae отличается многокамерными раковинами спирально-плоскостного типа строения, с известковыми стенками, пронизанными поровыми канальцами, у наиболее высокоорганизованных форм имеется система каналов, подчас очень сложного строения, а также разнообразно построенные образования дополнительного скелета. К этому семейству Г. Б. Брэди относит подсемейства Polystomellinae в составе родов *Nonionina* и *Polystomella* и Nummulitinae. Последнее подсемейство представляет сборную группу, включающую в основном роды заведомо различного происхождения, такие как *Archaediscus, Amphistegina, Fusulina, Orbitoides, Cycloclypeus, Heterostegina, Operculina, Nummulites* и *Eozoon* (?).

Из приведенного обзора нетрудно усмотреть, что число принимаемых Г. Б. Брэди семейств фораминифер довольно незначительно — всего одиннадцать (в более позднем варианте 1884 г. их десять: исключено семейство Parkeridae). По объему семейства Г. Б. Брэди мало отличаются от отрядов А. д' Орбиньи, хотя этими авторами в предлагаемые ими группы вкладывается неодинаковое содержание. Система Г. Б. Брэди, в отличие от предложенной А. д' Орбиньи, является значительным шагом вперед и в большей мере приближается к естественной, поскольку построена с учетом совокупности признаков строения. Если обратиться к последующим попыткам классификации фораминифер, то оказывается, что во всех них в той или иной мере находят свое отражение представления Г. Б. Брэди. Некоторые принятые им семейства сохраняются (в измененном объеме) и до настоящего времени. Многим подсемействам, по Г. Б. Брэди, придается значение семейств. Ряд семейств этого исследователя представляет основу выделенных впоследствии надсемейств (в системах М. Глеснера и Ж. Сигаля), или отрядов фораминифер в нашем понимании. Все же, однако, лишь в некоторых случаях семейства, выделенные Г. Б. Брэди, более или менее правильно отражая существующие в природе отношения, включают действительно родственные формы (лагениды, отчасти милиолиды и роталиды); в других случаях они представляют собой сборные группы.

Экспедиция «Челленджера», хотя и была следствием колониальной политики Великобритании начала второй половины прошлого столетия, явилась крупным событием в мировой науке и принесла исключительно ценные результаты. Экспедиция, посетившая в течение трех с лишним лет почти все моря земного шара, доставила материалы по самым различным группам организмов, в том числе исключительные по своему богатству сборы фораминифер. Экспедиция была организована в то время, когда наука развивалась под влиянием прогрессивных эволюционных идей Ч. Дарвина. Совершенно несомненно, что и участники экспедиции, и лица, обрабатывавшие ее сборы, в какой-то мере находились под сильным влиянием этих идей, задевшими безусловно и Г. Б. Брэди. Как

добросовестный естествоиспытатель, располагавший исключительно большим материалом, Г. Б. Брэди в этих условиях не мог отказаться от попытки построить естественную генетическую классификацию, хотя бы для некоторых групп фораминифер. В самом тексте труда Г. Б. Брэди (Brady, 1881, с. 34) можно найти суждения о необходимости учитывать при построении системы «естественное родство и естественную последовательность форм». Указания о родстве тех или иных форм, неоднократно приводимые Г. Б. Брэди, следует понимать в буквальном смысле, как указания на филогенетическую близость.

Эволюционные принципы не были, однако, доведены Г. Б. Брэди последовательно до конца: не было серьезной попытки воссоздания родственных отношений между отдельными семействами и родами. Характерной чертой классификации Г. Б. Брэди является ее исключительно сравнительно-морфологический характер: родственные связи между отдельными формами, определяющие их положение в системе, устанавливаются им исключительно на основании изучения взрослых, вполне сформировавшихся раковин; особенности их онтогенетического развития во внимание не принимаются. Несмотря на то, что в работах Г. Б. Брэди можно найти многочисленные указания на ископаемые формы, палеонтологические данные не используются им для решения задач систематики и установления филогенетических отношений между отдельными родами и семействами фораминифер.

Представления Ч. Дарвина о неощутимом — постепенном переходе от одного вида к другому и о том, что разновидность представляет собой зачинающийся вид, повлияли, возможно, на Г. Б. Брэди в отношении понимания им объема видов и оценки их границ. Виды фораминифер в понимании Г. Б. Брэди неопределенны, обычно слишком велики, охватывают подчас большое количество разнородных форм. Не углубляясь в суть дела, Г. Б. Брэди постоянно отождествляет лишь внешне сходные современные виды с ископаемыми. Подобное понимание видов, не отражающее существующие в природе отношения, значительно обесценивает классификацию Г. Б. Брэди в практическом отношении. Вкладывая в понятие вида чрезвычайно широкое, неконкретное, расплывчатое содержание, Г. Б. Брэди тем самым лишает возможности детализировать историю развития группы. Объемистые «виды» обладают, если перенести их на палеонтологический материал, широким, неопределенным стратиграфическим распространением, и не имеют соответственно почти никакого значения при решении стратиграфических задач. Эти особенности и недостатки системы Г. Б. Брэди были в свое время совершенно правильно отмечены М. Неймайром (Neumayr, 1889, с. 202).

По мнению М. Неймайра, положительным является то, что при классификации должное внимание уделяется наружной форме раковины и что в системе нет крупных таксономических категорий. Наряду с этим, М. Неймайр отмечает как отрицательный момент: сборный характер семейства Nummulitidae и Lituolidae, неправильное объединение форм с системой каналов и без нее, в семействе роталид неправильное положение родов *Cornuspira*, *Spirillina*, *Ammodiscus*.

Ниже приводится система Г. Б. Брэди с включением всех принимаемых им семейств, подсемейств и родов, заимствованных из его работ (Brady, 1881, с. 43, 44; 1884).

КЛАСС RHIZOPODA

Отряд Foraminifera (Reticularia)

1. Семейство Gromidae: Gromia, Lagynis, Lieberkuehnia, Shepheardella
2. Семейство Miliolidae

Подсемейство Miliolinae: Bathysiphon, Squamulina, Nubecularia, Uni-Bi-Spiroloculina, Miliolina, Cornuspira (Ophthalmidium), Hauerina, Vertebralina, (Articulina), Fabularia

Подсемейство Orbitolitinae: Peneroplis, Orbiculina, Orbitolites, Alveolina

Подсемейство Dactyloporinae (?): Ovulites, Dactylopora и подроды

3. Семейство Astrorhizidae: Psammosphaera, Sorosphaera, Saccammina, Pilulina, Storthosphaera, Technitella, Pelosina, Aschemonella, Astrorhiza, Dendrophrya, Rhabdammina, Jaculella, Hyperammina, Psammatodendron, Sagenella, Botellina, Marsipella, Haliphysema, Polyphragma

4. Семейство Lituolidae: Lituola, Reophax, Haplophragmium, Haplostiche, Placopsilina, Bdelloidina, Trochammina, Hormosina, Ammodiscus, Webbina, Nodosinella, Involutina, Endothyra, Stacheya, Thurammina, Hippocrepina, Cyclammina

5. Семейство Parkeridae: Parkeria, Loftusia

6. Семейство Textularidae
Подсемейство Textularinae: Textularia (Bigenerina, Pavonina, Spiroplecta, Cuneolina), Verneuilina (Gaudryina, Chrysalidina, Tritaxia), Valvulina (Clavulina)
Подсемейство Bulimininae: Bulimina (Virgulina, Bolivina, Pleurostomella)
Подсемейство Cassidulininae: Cassidulina, Ehrenbergina

7. Семейство Chilostomellidae: Chilostomella, Allomorphina, Ellipsoidina

8. Семейство Lagenidae
Подсемейство Lageninae: Lagena, Ramulina, Nodosaria (Lingulina), Frondicularia (Flabellina), Vaginulina (Rimulina), Rhabdogonium, Marginulina, Cristellaria
Подсемейство Polymorphininae: Polymorphina (Dimorphina), Uvigerina (Sagrina)

9. Семейство Globigerinidae: Globigerina (Orbulina), Hastigerina, Pulenia, Sphaeroidina, Candeina

10. Семейство Rotalidae: Spirillina, Patellina, Discorbina, Planorbulina (Truncatulina), Anomalina, Rupertia, *Carpenteria*, *Polytrema*, *Tinoporus* (Gypsina), Cymbalopora, Pulvinulina, Rotalia, Calcarina

11. Семейство Nummulitidae
Подсемейство Polystomellinae: Nonionina, Polystomella
Подсемейство Nummulitinae: Archaediscus, Amphistegina, Fusulina, Eozoon (?), Orbitoides, Cycloclypeus, Heterostegina, Operculina, Nummulites

СИСТЕМА М. НЕЙМАЙРА, 1889

Мельхиор Неймайр (M. Neumayr), венский геолог и палеонтолог, был одним из первых убежденных сторонников учения Ч. Дарвина. В вышедшей в свет еще при жизни автора первой части его книги «Стволы царства животных» (1889)[13] была сделана попытка показать картину филогенетического развития ряда групп низших безпозвоночных: простейших, губок, кишечнополостных, иглокожих, червей, мшанок и плеченогих; в числе простейших подробно рассматриваются фораминиферы. Кроме того, М. Неймайром несколько ранее была опубликована работа, посвященная вопросам филогенетического развития одних лишь фораминифер и соответственно — естественной классификации этой группы (Neumayr, 1887).

М. Неймайр, располагавший в свое время более скудными, чем мы, сведениями о раннепалеозойских фораминиферах и значительно более ограниченными данными о среднепалеозойских их представителях, указывает, что корни фораминифер не могут быть прослежены с достаточной полнотой в геологическом прошлом Земли. Ему были известны разнообразные и в основном уже высокоорганизованные фораминиферы карбона, для объяснения происхождения которых он не имел необходимых данных. М. Неймайр отмечает, что фораминиферы карбона представляют, несомненно, естественную группу, представители которой связаны друг с другом узами родства. Совершенно естественно, что отсюда вытекало предположение об их общих предках, не сохранившихся из-за неполноты геологической летописи или просто еще не известных.

---

[13] Имеется русский перевод М. В. Павловой вступительных глав этой книги — «Корни животного царства» (Под редакцией А. П. Павлова. М., 1919). Общая оценка деятельности М. Неймайра как палеонтолога — эволюциониста дана Л. Ш. Давиташвили (1948, с. 129).

М. Неймайр прямо указывает на то, что постепенная смена форм обусловливалась эволюционным — филогенетическим развитием фораминифер в геологическом прошлом. Он высказывает ряд положений, касающихся этого развития. Так, например, он считает, что фораминиферы с известковыми раковинами произошли от форм с агглютинированными скелетными образованиями. Наиболее примитивными по типу строения он считает неправильные раковины астроризид. Различные основные генетические группы — «стволы» или «ветви» известковистых форм не связаны непосредственно друг с другом, но берут начало от представителей, обладающих песчанистой раковиной, независимо одни от других. С одними и теми же агглютинированными предковыми формами могут стоять в родственной связи, с одной стороны, прободенные, а с другой,— непрободенные известковистые формы.

Относительно низкоорганизованные (примитивные) известковистые формы, связанные непосредственно со своими песчанистыми предками, никогда не имеют таких черт высокой организации, как система каналов и дополнительный «промежуточный» скелет. М. Неймайр отмечает, что между песчанистыми фораминиферами, с одной стороны, и известковистыми — с другой, наблюдаются многочисленные случаи «изоморфизма»— гомеоморфии. Агглютинированные формы в течение геологической истории постепенно вытеснялись известковистыми формами: если в карбоне число видов с известковой раковиной было несколько меньше числа агглютинированных форм, то в лейасе известковистых видов было вдвое, а в палеогеновом и неогеновом периодах втрое или вчетверо больше числа агглютинированных. Связующие формы между агглютинированными и известковистыми формами существовали в основном только в палеозое; к таким формам М. Неймайр относит *Endothyra, Nodosinella* и *Agathammina*. Необходимо отметить, что второй из упомянутых родов в настоящее время некоторые исследователи причисляют к водорослям. В том, что какое-то количество примитивных по своему строению форм, таких, например, как агглютинированные астроризиды и текстуляриды, сохранилось до наших дней, М. Неймайр не видит ничего противоречащего эволюционной теории — подобные случаи переживания примитивных форм наблюдаются и в других группах животного мира.

М. Неймайр устанавливает три ступени развития фораминифер. Первая из них — наиболее примитивные неправильного в основном строения агглютинированные формы, наиболее характерными представителями которых являются Astrorhizidae. Второй ступени развития отвечают агглютинированные же формы, но более высокоорганизованные — правильного строения. Наконец, третья ступень — это формы с известковой раковиной. М. Неймайр считает, что от астроризид берут начало более или менее независимо четыре основных направления — главных ствола развития фораминифер (М. Неймайр называет их «типами»): I) ствол корнуспирид, включающий в себя формы с непрободенной фарфоровидной известковой раковиной, а также их агглютинированных предков; 2) ствол агглютинированных и известковистых текстуляриид («текстилярид», как их называет М. Неймайр); 3) ствол литуолид, куда входят различные по типу строения раковины фораминифер — одноосные, изогнутые и спиральные, имеющие песчанистые или известковые раковины; 4) ствол фузулинид. Все четыре перечисленных ствола проходят, по мнению М. Неймайра, две ступени развития — вторую и третью. Пятым стволом развития фораминифер, по М. Неймайру, являются исключительно известковистые нуммулитиды. Происхождение этой группы для него остается неясным. Отдельные стволы фораминифер дают разветвления, приводящие к формам, специализированным в различных направлениях.

К группе астроризид М. Неймайр относит не только представителей семейства Astrorhizidae в современном понимании, но и саккаминид,

гиперамминид и др. Некоторые из этих форм имеют обособленное устье, тогда как у других сообщение с внешней средой осуществляется через диффузно рассеянные отверстия. Корнуспириды, берущие начало непосредственно от астроризид, начинают свое развитие, как уже указывалось, со второй ступени; первыми их представителями являются виды рода *Ammodiscus* с песчанистой стенкой, от которых берут начало кремневые *Silicina*; сюда же отнесен установленный М. Неймайром (Neumayr, 1887) род *Agathammina* переходный, по его мнению, к милиолидам. Положение этого рода остается, однако, не вполне ясным, поскольку М. Неймайр совершенно определенно говорит о том, что от агглютинированного *Ammodiscus* берут начало два ответвления: непрободенные *Cornuspira* и генетически связанные с ней милиолиды и пенероплиды, с одной стороны, и пористые, появляющиеся еще в карбоне, *Spirillina* с происходящими от нее *Involutina* и *Problematina* — с другой. Род *Agathammina* при этом остается в стороне.

В то же время М. Неймайр видит бесспорное подтверждение генетической связи между корнуспирами, милиолидами и пенероплидами в том, что раковина милиолид, а также некоторых пенероплид начинается спиральной неподразделенной трубкой. В этом отношении М. Неймайр опирается на данные своих предшественников — Г. Штейнманна (Steinmann, 1881), В. Карпентера, Т. Джонса и В. Паркера (Carpenter a. oth., 1862), а также других авторов. М. Неймайр пытается установить положение в системе таких родов ствола корнуспирид, как *Planispirina* (*Nummoloculina*), *Vertebralina*, *Hauerina* и *Ophthalmidium*. Ранее эти формы относили то к подсемейству Hauerininae, то к Cornuspirinae. М. Неймайр считает, что *Hauerina* и *Vertebralina* (включая *Articulina*) следует относить к пенероплидам в качестве наиболее примитивных форм, переходных от милиолид. Род *Ophthalmidium* М. Неймайр рассматривает как предковый по отношению к прочим милиолидам, а *Planispirina* — как боковое ответвление от названного рода.

Наиболее типичными представителями семейства милиолид являются роды *Spiroloculina, Biloculina, Triloculina* и *Quinqueloculina*, объединяемые нередко под общим названием *Miliolina*. Все эти формы отличаются общей особенностью — камеры их раковин занимают половину оборота клубковидно навитой раковины. Расположение оборотов, как известно, у различных родов неодинаково (в одной плоскости под углом 120° и 72°). Появление этой группы типичных милиолид в триасе (по данным М. Неймайра) хорошо согласуется, по мнению этого исследователя, с тем, что предковая форма — *Cornuspira* появляется еще в карбоне. Учитывая особенности внешней формы раковины, характер ее навивания и подразделения на камеры у альвеолинид, появляющихся в верхнем мелу и достигающих расцвета в эоцене, М. Неймайр считает, что они настолько существенно отличаются от прочих фораминифер с фарфоровидной непрободенной раковиной — представителей ствола корнуспирид, что принадлежность их к этому стволу, по меньшей мере, сомнительна.

Появляющиеся уже в палеозое агглютинированные текстуляриды (М. Неймайр приводит как данные об их сомнительных находках в виде внутренних ядер в окрестностях Ленинграда в глауконитовых породах нижнего ордовика (Ehrenberg, 1855), так и достоверные сведения о каменноугольных формах) дают начало ряду известковистых представителей этого семейства, отличающихся всегда прободенной раковиной. В отличие от некоторых других стволов фораминифер, где переходные формы между агглютинированными и известковистыми представителями не доживают до наших дней, среди современных текстуляриид мы наблюдаем ряд примитивных представителей, унаследованных, по мнению М. Неймайра, от палеозойских фаун. С большим сомнением относит М. Неймайр к стволу текстуляриид семейство хилостомеллид в составе

родов *Allomorphina*, *Chilostomella* и *Ellipsoidina*. Все прочие фораминиферы с известковой раковиной стоят от хилостомеллид еще дальше, чем текстуляриды. М. Неймайр отмечает, что среди агглютинированных фораминифер имеются гомеоморфные роду *Allomorphina* формы, такие как *Trochammina galeata* и *T. pauciforata*, выделяемые им (Neumayr, 1889) в особый род — *Cystammina*. Если принять, что известные М. Неймайру представители *Trochammina* исключительно современные, а род *Allomorphina* известен с мела, то вполне понятно, что вопрос о происхождении хилостомеллид от агглютинированных форм непосредственно также остался для этого исследователя неясным. Необходимо отметить, что и в свете современных данных систематическое положение хилостомеллид не удается установить достаточно достоверно.

К агглютинированным представителям ствола литуолид М. Неймайр относит род *Lituola*, понимаемый в широком смысле, включая *Haplophragmium, Haplostiche, Reophax* и др.; затем — роды *Trochamina, Endothyra*, *Nodosinella* и др. Последний из перечисленных родов М. Неймайр принимает за предка семейства нодозариид, оспаривая при этом мнение о происхождении нодозариид от однокамерных *Lagena*. Если учесть, что по современным данным, как отмечалось выше, *Nodosinella* не относятся к фораминиферам, а лагены появляются с ордовика или силура, что было известно и М. Неймайру, то вряд ли можно согласиться с мнением этого исследователя. Совершенно правильным с нашей точки зрения является мнение М. Неймайра о том, что нодозарииды происходят от одноосных форм и что исходным — предковым родом для спиральных представителей данного семейства является *Nodosaria*. К семейству нодозариид, рассматриваемому в качестве самостоятельной ветви ствола литуолид, М. Неймайр относит полиморфинид, а также увигерин, полагая, что общим для всех, столь широко понимаемых нодозариид является конечное (терминальное) положение устья; кроме того, нодозарииды отличаются блестящей очень тонкопористой стенкой, а также простым внутренним строением — без системы каналов и дополнительного скелета, при образовании новой камеры раковины септальная поверхность предыдущей камеры становится дном последующей, т. е. септы у нодозариид однослойные.

Останавливаясь на фораминиферах, происходящих от *Endothyra*, М. Неймайр указывает, что наиболее близки к этому роду *Nonionina* (*Nonion* по современной номенклатуре). *Nonionina* дает начало полистомеллидам, а близкая к ней *Sphaeroidina* представляет собой основание — исходную форму другой ветви — глобигеринид, куда помимо этого рода входят *Pullenia, Globigerina* и *Orbulina*. Наиболее высокоорганизованными известковистыми представителями ствола литуолид и соответственно третьей ветвью группы эндотирид являются роталиды в собственном смысле слова, у которых, так же как у наиболее сложноорганизованных полистомеллид, развиваются система каналов и дополнительный «промежуточный» скелет. Среди роталид отмечаются такие специализированные формы, как *Cymbalopora*, объединяющая в себе признаки глобигеринид и роталид, как *Calcarina* с мощными шиповидными выростами дополнительного скелета и *Planorbulina* с одними лишь ранними камерами, расположенными по спирали, и с последующими — циклическими.

Очень существенно, что в качестве особого ответвления роталид М. Неймайр выделяет орбитоидов и близкие к ним формы, отмечая, что на начальных стадиях индивидуального развития раковина этих форм имеет спиральное строение. Необходимо также подчеркнуть, что М. Неймайр при разборе развития ствола литуолид настаивает на исключении из него родов *Spirillina, Involutina* и *Problematina*, а также мало еще изученного в то время *Patellina*. Здесь уместно упомянуть,

что по современным данным *Spirillina* и *Patellina* резко отличаются от всех прочих фораминифер, цикл развития которых изучен, наличием амебоидных, а не жгутиковых гамет.

Вопрос о происхождении нуммулитов М. Неймайр оставляет открытым и, помещая их условно вместе с представителями ствола литуолид, лишь приводит три возможных варианта его разрешения: нуммулиты — либо потомки каких-то нодозариид — высокоразвитых кристеллярий, либо произошли от полистомеллид, с которыми их сближает положение устья, либо, наконец, представляют собой отдаленных потомков палеозойских архедисцид. В последнем варианте филогении фораминифер М. Неймайр (Neumayr, 1889) предлагает еще один вариант — происхождение нуммулитов от *Amphistegina*, с которыми их сближает наличие так называемого краевого тяжа раковины.

Разбирая вопрос о происхождении фузулинид, представляющих особое направление развития, берущее, возможно, начало от эндотир, М. Неймайр отмечал, что среди представителей этого семейства имеются как непрободенные — *Fusulinella* (по Brady, 1884, настолько тонкопрободенные, что поры неразличимы), так и прободенные формы — *Fusulina, Hemifusulina* и *Schwagerina*. Опираясь на мнение Г. Картера (Carter, 1877) и Г. Штейнманна (Steinmann, 1881) и на собственные наблюдения, М. Неймайр склонен считать, что признак прободенного и соответственно непрободенного строения стенки раковины фораминифер не имеет принципиально важного значения: он предполагает (как теперь известно — без достаточного основания), что формы с фарфоровидной раковиной (такие даже, как милиолиды) при использовании более совершенных оптических средств окажутся также прободенными. Это позволяет ему рассматривать *Fusulinella* лишь как представителей одного из направлений развития ствола фузулинид, тогда как *Fusulina* и близкие к ней роды отвечают другому — параллельному направлению. Следует отметить, что М. Неймайр ошибочно допускал наличие у некоторых *Fusulinella* агглютинированной стенки.

М. Неймайр сделал большой шаг вперед в сравнении со своими предшественниками. Многие высказанные им положения сохраняют силу и до настоящего времени. Его построения основываются не на одних лишь сравнительно-морфологических данных. Он последовательно проводит в своих работах идею преемственности развивающихся в процессе эволюции организмов. М. Неймайр рассматривает этот процесс развития в рамках геологического времени — в пределах последовательных геологических периодов. При создании своей первой в истории изучения фораминифер генетической классификации М. Неймайр использовал преимущества бывших в его распоряжении данных по ископаемым фораминиферам.

По уровню развития геологических наук во второй половине прошлого столетия едва ли можно поставить в вину М. Неймайру, что он не осветил в должной мере вопрос о тех изменениях внешней среды, в условиях которых протекало филогенетическое развитие фораминифер. Эта сторона палеонтологических исследований не получает должного развития подчас и в наше время, не столько в силу косности палеонтологов, сколько по причине сложности работ в данной области, неразработанности методики, недостаточности материалов и т. п. Отдельные филогенетические стволы и ветви в развитии фораминифер, установленные М. Неймайром, близки к реально существовавшим (и существующим) в природе группам, взятым в их развитии (табл. 4). Действительно, такие группы, как *Cornuspiridae, Fusulinidae* и *Nummulitidae*, а также некоторые другие правильно отражают направления филогенетического развития. В той или иной форме эти группы входят в последующие классификационные схемы и, естественно, должны быть учтены и при создании новейшей классификации фораминифер.

Таблица 4

Естественные родственные взаимоотношения фораминифер (по Neumayr, 1889)

1-я ступень развития — неправильные агглютинированные формы	Астроризиды			
2-я ступень развития — правильные агглютинированные формы	А. Ствол корнуспирид *Ammodiscus* *Silicina* *Agathammina*	Б. Ствол текстуляриид Агглютинированные текстуляриды	В. Ствол литуолид *Lituola* в широком смысле (*Haplophragmium*, *Haplostiche*, *Reophax* и др.) *Trochammina* *Endothyra* *Stachella* Nodosinella и др.	Г. Ствол фузулинид *Fusulinella* (частично) Агглютинированные формы, предположительно связанные с *Endothyra*
3-я ступень развитня — известковистые формы	А. Ствол корнуспирид (прободенные и непрободенные) 1. Ряд непрободенных форм а) Cornuspiridae *Cornuspira* б) Miliolidae *Ophthalmidium* *Planispirina* *Spiroloculina* *Biloculina* *Triloculina* *Quinqueloculina* в) Peneroplidae *Hauerina* *Vertebralina* *Peneroplis* *Orbiculina* *Orbitolites* г) Alveolinae 2. Ряд прободенных форм Spirillinidae *Spirillina* *Involutina* *Problematina*	Б. Ствол текстуляриид (прободенные) Известковистые текстуляриды, ?хилостомеллиды	В. Ствол литуолид (прободенные) 1. Ряд нодозариид Nodosariidae 2. Ряд эндотир а) Ветвь Polystomellidae, *Nonionina*, *Polystomella* б) Ветвь Globigerinidae *Sphaeroidina* *Globigerina* *Pullenia* *Orbulina* 3. Ряд роталид а) Rotalidae *Cymbalopora* *Discorbina* *Planorbulina* *Truncatulina* *Pulvinulina* *Rotalia* *Calcarina* *Amphistegina* *Tinoporus*, *Carpenteria* б) Cycloclypeidae *Cycloclypeus* *Orbitoides* Nummulitidae *Operculina* *Nummulites*	Г. Ствол фузулинид (прободенные и непрободенные) 1. Ряд непрободенных форм *Fusulinella* 2. Ряд прободенных форм *Fusulina* *Hemifusulina* *Schwagerina*

СИСТЕМА Л. РУМБЛЕРА, 1895

Основной предпосылкой классификации Людвига Румблера (Rhumbler, 1895_2, 1903, 1911, 1913, 1923) является принцип адаптивной (приспособительной) эволюции, при этом раковина рассматривается как опорное или защитное скелетное приспособление. В основу своих рассуждений Л. Румблер кладет математически обоснованные механические расчеты прочности раковин различного типа строения и сопротивляемости различных типов раковин излому. Эволюция раковин фораминифер, преимущественно прогрессивная, идет по пути от неправильных форм через палочковидные к спиральным; последние являются наиболее совершенными. Основным систематическим признаком Л. Румблер считает форму раковины, а признаки состава и структуры стенки — второстепенными.

Классификация Л. Румблера грешит рядом существенных недостатков. Л. Румблер, как видно из сказанного, односторонне преувеличивает значение одной группы систематических признаков и недооценивает другие. Данные палеонтологического изучения фораминифер Л. Румблером почти не учитываются. В своей попытке свести причины развития различных скелетных образований к причинам механическим (в лучшем случае физическим и химическим) он почти совершенно игнорирует специфические биологические закономерности; в частности, Л. Румблер не придает должного значения принципу рекапитуляции, проявляющемуся у фораминифер в индивидуальном развитии раковины, а подчас неправильно, с нашей точки зрения, истолковывает последовательность стадий онтогенеза с целью выяснения филогенеза той или иной группы фораминифер. Взаимоотношениям организма со средой, которым по смыслу казалось бы Л. Румблер должен был бы придавать особое значение, почти не уделяется внимания: рассматривает скелетные образования фораминифер, как определенные опорные и защитные приспособления, в условиях некоей абстрактной среды, а не в тех или иных конкретных условиях.

Классификация Л. Румблера в наиболее новой редакции имеет следующий вид. К первой группе семейств (Familiengruppe) — Archi-Monothalamia Л. Румблер относит фораминифер с первично-однокамерными раковинами, не имеющими настоящих перегородок (септ), а иногда имеющими лишь подразделения раковины на камеры, благодаря наличию перетяжек. К семейству Rhabdamminidae, включаемому в эту группу, Л. Румблер относит роды *Myxotheca*, *Allogromia*, *Lieberkuehnia*, *Dendrotuba*, *Astrorhiza*, *Rhabdammina* и др. К семейству Ammodisculinidae отнесены частично агглютинированные формы, а частично известковистые, как прободенные, так и непрободенные; общей для всех представителей данного семейства особенностью является трубчатая раковина, в той или иной степени завернутая спирально. К Ammodisculinidae отнесены роды *Lituotuba*, *Ammodiscus*, *Cornuspira*, *Spirillina*, *Tetrataxis*, *Patellina* и др.

Ко второй группе семейств — *Nodosalidia* отнесены фораминиферы, имеющие, как правило, многокамерные раковины, прямые — одноосные, дуговидные или спирально-плоскостные. Известны случаи вторичной однокамерности, имеющие место у некоторых форм в силу того, что каждая вновь образовавшаяся камера отшнуровывается от предыдущей; начальная камера у представителей данного семейства без особой шейки, характерной для следующей группы семейств. К семейству Nodosammidae относятся роды *Nodosinella*, *Reophax*, к Nodosariidae — роды *Nodosaria*, *Lagena*, *Cristellaria* и др.

Третья группа семейств — Elexostylidia включает формы с шаровидной начальной камерой, снабженной трубчатым продолжением — шейкой (flexostyler kammerhals). Через посредство этой трубчатой шейки на-

чальная камера соединяется со второй камерой раковины. В эту группу входят формы с непрободенной известковой стенкой раковины, реже формы прободенные или имеющие в составе стенки песчинки. Представители этой группы, приспособившиеся к обитанию в солоноватой воде, приобретают псевдохитиновые или псевдохитиново-песчанистые раковины. У некоторых глубоководных форм из Flexostylidia раковины состоят из аморфного кремнезема. В семейство Miliolidae Л. Румблером включены роды *Peneroplis*, *Nubecularia*, *Biloculina*, *Miliolina*; к семейству Orbitolinidae отнесены роды *Orbitolites*, *Orbitoides* и некоторые другие.

Четвертая группа семейств — Textulinidia охватывает фораминифер с многокамерными раковинами. Начальная камера без трубчатой соединительной шейки; последующие камеры располагаются в два, три или более рядов и при этом очередно (в нашем понимании — по винтовой спирали). У некоторых относительно высокоорганизованных форм двухрядная (по сути дела спирально-винтовая) раковина, в свою очередь, может быть закручена по плоскостной спирали. Раковины агглютинированные, песчаные или известково-песчаные, иногда чисто известковые; в большинстве случаев прободенные, реже непрободенные. Единственное семейство Textulinidae, к которому отнесены роды *Textularia, Cribrostomum*, *Bolivina*, *Verneuilina, Cassidulina.*

Представители пятой и последней группы семейств — Rotaliaridia отличаются многокамерными раковинами, начальная камера которых лишена трубчатой соединительной шейки. Последующие камеры располагаются по плоскостной или конической спирали; реже наблюдается неправильное гроздевидное (ацервальное) расположение камер. Семейства: Trochamminidae с родами *Endothyra*, *Trochammina*, *Cyclammina* и др; Fusulinidae с родами *Fusulina, Schwagerina*, и др; Rotaliaridae с родами *Pulvinulina*, *Rotalina*, *Globigerina*, *Orbulina. Polystomella*, *Nummulites* и многими другими.

СИСТЕМА ДЖ. А. КУШМАНА, 1927

Существенным вкладом в систематику фораминифер явились работы американского исследователя Джозефа А. Кушмана (Joseph A. Cushman). Свою новую классификацию Дж. Кушман предложил в 1927 г. (Cushman, $1927_{1,2}$) в журнальной статье в издававшихся им ежеквартально (с 1925 по 1950 г.) «Сообщениях лаборатории Кушмана по изучению фораминифер» (Contributions from the Cushman Laboratory for Foraminiferal Research)[14]. Вновь предложенная классификация была иллюстрирована гипотетическими схемами филогенезов отдельных семейств, эти схемы без каких-либо изменений вошли во все последующие уже самостоятельные и притом каждый раз дополнявшиеся издания труда Дж. Кушмана —«Фораминиферы, их классификация и практическое значение» (Foraminifera, their classification and economic use; 1-е изд. 1928, 2-е изд. 1933, 3-е изд. 1940, 4-е изд. 1948 и второе стереотипное тиснение этого последнего издания 1950 г.). Кроме этой сводки, Дж. Кушманом было выпущено в свет несколько сот специальных исследований по фораминиферам, свыше сотни работ было написано им совместно с другими палеонтологами и зоологами — его сотрудниками и учениками. После смерти Дж. Кушмана остались большие коллекции микроскопических препаратов фораминифер, а также картотеки видов и родов фораминифер. И коллекция, и картотеки переданы по завещанию исследователя в собственность Национального музея США в Вашингтоне.

[14] С 1950 г., после смерти Дж. Кушмана (1948), этот журнал издается как Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research; 1970 — Journal of Foraminiferal Research.

В основу системы, разработанной Дж. Кушманом, положены данные сравнительно-морфологического изучения, причем признаку структуры и микроскопического строения стенки по примеру А. Рейсса придается большое значение. Этим признаком в его системе охарактеризованы группы семейств и отдельные семейства. В качестве признака семейства или даже групп семейств Дж. Кушман принимает тип строения раковины, иногда устья. Особенностью системы Дж. Кушмана является попытка обосновать ее, исходя из данных изучения онтогенеза раковин фораминифер, путем применения к фораминиферам биогенетического принципа. При этом Дж. Кушман ограничивался лишь признанием палингенеза, т. е. рекапитуляции — повторения в онтогенезе стадии филогенеза в первоначальной последовательности. Из нарушений палингенетической рекапитуляции Дж. Кушман, строго говоря, признавал лишь ускорение развития — «акцелерацию» в мегасферическом поколении фораминифер, сопровождавшееся выпадением особенностей, наблюдаемых в строении ранних стадий онтогенеза. Критика некоторых ошибочных положений Дж. Кушмана, не допускавшего возможности вторичных усложнений онтогенеза (ценогенетических, или вообще нарушавших палингенетический порядок индивидуального развития) была дана в прежних работах автора (Фурсенко, 1933_1, 1950).

Вопрос о применимости биогенетического закона к простейшим требует, однако, дополнительного рассмотрения и к нему придется неоднократно еще возвращаться. Ценность работы Дж. Кушмана заключается, во-первых, в том, что им широко используются данные изучения как современных, так и ископаемых фораминифер, и, во-вторых, в попытке дать схему филогенетического развития фораминифер, если и несовершенную, то во всяком случае более близкую к действительности, чем предложенные его предшественниками. В-третьих, Дж. Кушманом была проведена ревизия родовых названий фораминифер с точки зрения номенклатурной, установлен приоритет ряда забытых названий и, наоборот, упразднены те названия родов, которые были в свое время «преоккупированными», т. е. являлись синонимами более ранних родовых наименований.

Дж. Кушман допускает широкое распространение среди фораминифер явлений параллелизма и гомеоморфии («изоморфии») в далеко отстоящих неродственных группах (Cushman, $1927_{1,2}$, 1945). Многие признаки — такие важные черты строения, как, например, многокамерность возникали, по мнению Дж. Кушмана, неоднократно и независимо в различных филогенетических стволах; при этом имели место случаи возврата к однокамерному строению в некоторых высокоспециализированных стволах: у лагенид (род *Lagena*), у булиминид (род *Entosolenia*). Точно также независимым образом, с одной стороны, у агглютинированных и, с другой — у известковистых форм выработался, скажем, спирально-конический (трохоидный) тип строения раковины (например, агглютинированные *Trochammina* и известковистые представители семейства Rotaliidae и ему родственные). Двухрядным — спирально-винтовым строением с расположением камер по две в обороте обладают опять-таки неродственные, по мнению Дж. Кушмана, разделяемому и нами, *Textularia* из одноименного семейства, *Bolivina* из Bulimminidae, *Gümbelina* и генетически с ней связанные *Bolivinoides* и *Bolivinita* из семейства Heterohelicidae. В ряде семейств совершенно независимо вырабатывается одноосное строение раковин с расположением камер в один ряд, то первичное (песчанистые Reophacidae), то вторичное, как полагает Дж. Кушман (известковистые Lagenidae, Buliminidae, Heterohelicidae).

Перечень семейств, среди представителей которых независимым образом проявляется одноосное и однорядное строение, очень значительно увеличится, если принять во внимание не только те формы, у которых одноосное и однорядное строение распространяется на все отделы ра-

ковины (как у *Nodosaria*), а и те, у которых подобным строением отличаются лишь последние, позднее других образовавшиеся в индивидуальном развитии камеры раковины (*Ammobaculites, Tritaxia, Marginulina, Rectocibicides* и многие другие).

Филогенетические отношения между отдельными семействами рисуются Дж. Кушманом (1948, 1949) в следующем виде. Исходными являются однокамерные формы с хитиноидной раковиной из семейства Allogromiidae, от которых берут начало агглютинированные фораминиферы с производными от них непрободенными и прободенными известковистыми формами. Дж. Кушман не отражает эти основные направления развития в номенклатуре таксономических подразделений фораминифер, как это делает А. Рейсс. Агглютинированные формы дают начало по меньшей мере пятнадцати основным направлениям развития фораминифер. Первое — это песчанистые Astrorhizidae и более или менее параллельно с ними развивающиеся Rhizamminidae; и те и другие берут начало непосредственно от аллогромиид. Второе — семейства Saccamminidae, Hyperamminidae и Reophacidae, первое из этих трех семейств прямо связано с аллогромиидами. От саккамминид берут начало остальные фораминиферы, причем промежуточной группой, давшей начало радиации еще одиннадцати направлениям, из которых одно, в свою очередь, разветвляется натрое, является семейство Ammodiscidae.

От Ammodiscidae берут начало Lituolidae, являющиеся предками третьей ветви филогенетического развития фораминифер — спирально-винтовых форм с агглютинированной раковиной (семейства Textulariidae. Verneuilinidae и Valvulinidae). От литуолид берут начало, кроме того, обладающие известковой и подчас сложно дифференцированной стенкой Fusulinidae, представляющие четвертое направление развития, и Loftusiidae — пятое. Кроме того, независимо от перечисленных ветвей, от Lituolidae берут начало представители небольшой боковой ветви — семейства Neusinidae. Непосредственно от Ammodiscidae происходит Placopsilinidae (небольшое шестое направление). Седьмое направление — имеющие кремневую раковину Silicinidae и непрободенную известковую, обычно фарфоровидную — Opathalmidiidae. Fischerinidae и Miliolidae; при этом Silicinidae рассматривается как боковое очень раннее ответвление от ствола милиолидных фораминифер. Восьмое направление — Orbitolinidae. Девятое — ветвь спирально-плоскостных известковистых, непрободенных Peneroplidae, Alveolinellidae и таких же, но циклических Keramosphaeridae.

Десятое направление развития — фораминиферы, имеющие систему интерсептельных каналов (у наиболее высокоорганизованных представителей) — Nonionidae и Camerinidae (=Nummulitidae). Одиннадцатое и, с нашей точки зрения, реально существующее в природе направление — семейства с тонкими стекловидными и чрезвычайно тонкопористыми раковинами и, что крайне существенно, со своеобразными лучистыми устьями — Lagenidae и Polymorphinidae. Далее от аммодисцид берут начало двенадцатое и тринадцатое направления: во-первых, семейство известковых тонкопористых и на начальных стадиях онтогенеза нередко спирально-плоскостных, а на конечных спирально-винтовых Heterohelicidae и, во-вторых, последовательно связанные друг с другом семейства Buliminidae и Ellipsoidinidae с известковистыми очень тонкопористыми раковинами спирально-винтового в основном строения, с особыми опорными образованиями, связанными с устьями (устьевые дудки и т. п.). Четырнадцатое направление развития представляет целую систему — сложную радиацию, берущую начало от связанных с аммодисцидами спирально-конических, известковистых прободенных Rotaliidae.

Вполне естественным вторичным в данном случае направлением является группа, приспособившаяся к планктонному образу жизни —

семейства Globigerinidae, Globorotaliidae и, очевидно, связанные с первым из этих двух семейств Hantkeninidae и Pegidiidae. Другая производная от Rotaliidae группа — формы, приспособившиеся к сидячему образу жизни или даже к прикреплению к субстрату — это семейства Anomalinidae, Planorbulinidae и берущие начало от последних в виде пучка ветвей Rupertiidae, Victoriellidae, Homotremidae. Дж. Кушман связывает, кроме того, с роталиидами еще целый ряд, на наш взгляд, возможно, и неродственных семейств: Calcarinidae, Cymbaloporidae, Cassidulinidae, Chilostomellidae, Amphisteginidae. Еще меньше, по нашему мнению, оснований для отнесения к стволу роталоидных фораминифер семейства Orbitoididae, занимающего несколько обособленное положение; происхождение этого семейства является пока неясным. Последним пятнадцатым направлением развития фораминифер, берущим начало опять-таки от аммодисцид, являются спирально-конические и в то же время агглютинированные Trochamminidae, в которых Дж. Кушман склонен с известным сомнением видеть предков Rotaliidae (второй вариант происхождения Rotaliidae — от аммодисцид через посредство промежуточной группы — семейства трохамминид).

Из приведенного обзора очевидно, что в отдельных деталях филогенетическая схема Дж. Кушмана правильно отражает действительность. В других же своих частях она может быть принята с большими оговорками как временная; во многих же случаях к этой схеме приходится относиться критически. Располагая разнообразным, исключительно богатым материалом по ископаемым и современным фораминиферам, Дж. Кушман ограничился лишь поверхностным его изучением (известно, что он почти не прибегал к изготовлению шлифов), не сумел полностью использовать этот материал для филогенетических построений. Несмотря на это, его филогенетическая схема является известным шагом вперед по отношению к аналогичным попыткам его предшественников.

Отряд *Foraminifera*

Семейство Allogromiidae

Подсемейства: Myxothecinae, Allogromiinae

Семейство Astrorhizidae

Семейство Rhizamminidae

Семейство Saccamminidae

Подсемейства: Psammosphaerinae, Saccammininae, Pelosininae, Webbinellinae

Семейство Hyperamminidae

Подсемейства: Hyperammininae, Dendrophryinae

Семейство Reophacidae

Подсемейства: Aschemonellinae, Reophacinae, Sphaerammininae

Семейство Ammodiscidae

Подсемейства: Ammodiscinae, Tolyammininae

Семейство Lituolidae

Подсемейства: Haplophragmiinae, Endothyrinae

Семейство Textulariidae

Подсемейства: Spiroplectammininae, Textulariinae

Семейство Verneuilinidae

Семейство Valvulinidae

Подсемейства: Valvulininae, Eggerellinae

Семейство Fusulinidae

Подсемейства: Fusulininae, Schwagerininae

Семейство Neoschwagerinidae

Подсемейства: Verbeekininae, Neoschwagerininae

Семейство Loftusiidae

Семейство Neusinidae

Семейство Silicinidae

Подсемейства: Involutininae, Rzehakininae

Семейство Miliolidae

Семейство Ophthalmidiidae

Подсемейства: Cornuspirinae, Nodophthalmidiinae, Ophthalmidiinae, Nubeculariinae

Семейство Fischerinidae

Семейство Trochamminidae

Подсемейства: Trochammininae, Globotextulariinae, Ammosphaeroidininae, Tetrataxinae

Семейство Placopsilinidae

Подсемейства: Placopsilininae, Polyphragminae

Семейство Orbitolinidae

Семейство Lagenidae

Подсемейства: Nodosariinae, Lageninae

Семейство Polymorphinidae

Подсемейства: Polymorphininae, Ramulininae

Семейство Nonionidae

Семейство Camerinidae

Подсемейства: Archaediscinae, Camerininae

Семейство Peneroplidae

Подсемейства: Spirolininae, Archaiasinae, Orbitolitinae

Семейство Alveolinellidae

Семейство Keramosphaeridae

Семейство Heterohelicidae

Подсемейства: Heterohelicinae, Gumbelininae, Bolivinitinae, Plectofrondicularinae, Eouvigerininae

Семейство Buliminidae

Подсемейства: Terebralininae, Turrilininae, Bulimininae, Virgulininae, Reusselinae, Uvigerininae

Семейство Ellipsoidinidae

Семейство Rotaliidae

Подсемейства: Spirillininae, Turrispirillininae, Discorbinae, Rotaliinae, Siphoninae, Baggininae

Семейство Pegidiidae

Семейство Amphisteginidae

Семейство Calcarinidae

Семейство Cymbaloporidae

Семейство Cassidulinidae

Подсемейства: Ceratobulimininae, Cassidulininae, Ehrenbergininae

Семейство Chilostomellidae

Подсемейства: Allomorphininae, Chilostomellinae, Seabrookiinae, Allomorphinellinae, Sphaeroidinae

Семейство Globigerinidae

Подсемейства: Globigerininae, Orbulininae, Pulleniatininae, Candeininae

Семейство Hantkeninidae

Семейство Globorotaliidae

Семейство Anomalinidae

Подсемейства: Anomalininae, Cibicidinae

Семейство Planorbulinidae

Семейство Rupertiidae

Семейство Victoriellidae

Семейство Homotremidae

Семейство Orbitoididae

Подсемейства: Pseudorbitoidinae, Orbitoidinae, Lepidocyclininae, Helicilepidinae

Семейство Discocyclinidae

Семейство Miogypsinidae

СИСТЕМА Д. ГЕЛЛОУЭЯ, 1933

Вслед за Дж. Кушманом опубликовал сводку по систематике фораминифер Д. Геллоуэй (Galloway, 1933). В этой сводке ряд вопросов трактуется оригинально. Примитивные формы — сфероидальные; они дали начало трубчатым, многокамерным. Примитивные раковины — желатинозные; от них взяли начало хитиноидные или известковые зернистые; от последних — фарфоровидные и волокнистые; начало фарфоровидным дали гиалиновые (прозрачные), а из волокнистых развивались альвеолярные. Песчанистые агглютинированные стенки развиваются на основе как желатинозных, так и хитиноидных, известковых зернистых, гиалиновых фарфоровидных и волокнистых. Ни в одном случае песчанистая стенка не дает начало стенке какого-либо другого типа.

Д. Геллоуэй дает филогенетическую схему для 35 выделенных им семейств фораминифер и, кроме того, схемы генетических взаимоотношений родов отдельных семейств. При этом им используются данные сравнительной морфологии раковины и придается большое значение биогенетическому принципу.

1. Семейство Lagynidae
   Подсемейства: Lagyninae, Amphitreminae, Myxothecinae, Allogrominae, Rhynchogromiinae
2. Семейство Astrorhizidae
   Подсемейства: Saccammininae, Proteoninninae, Astrorhizinae, Hyperammininae
3. Семейство Spirillinidae
   Подсемейства: Spirillininae, Problematininae, Patellininae
4. Семейство Ammodiscidae
5. Семейство Miliolidae
   Подсемейства: Cornuspirinae, Nubeculariinae, Miliolinae, Haueriniae
6. Семейство Soritidae
   Подсемейства: Peneroplinae, Orbitolitinae
7. Семейство Alveolinellidae
   Подсемейства: Alveolinellinae, Keramosphaerinae
8. Семейство Endothyridae

Подсемейства: Endothyrinae, Tetrataxinae

9. Семейство Nodosinellidae

10. Семейство Reophacidae

11. Семейство Trochamminidae
Подсемейства: Trochammininae, Placopsilininae

12. Семейство Lituolidae
Подсемейства: Lituolinae, Neusininae

13. Семейство Orbitolinidae

14. Семейство Ataxophragmiidae
Подсемейства: Ataxophragmiinae, Verneuilininae

15. Семейство Textulariidae
Подсемейства: Palaeotextulariinae, Textulariinae

16. Семейство Nodosariidae
Подсемейства: Frondiculariinae, Nodosariinae, Robulinae

17. Семейство Polymorphinidae
Подсемейства: Polymorphininae, Ramulininae

18. Семейство Nonionidae
Подсемейства: Nonioninae, Elphidiinae

19. Семейство Rotaliidae
Подсемейства: Rotaliinae, Discorbinae, Cibicidinae, Planorbulininae

20. Семейство Acervulinidae
Подсемейства: Rupertiinae, Acervulininae

21. Семейство Tinoporidae

22. Семейство Asterigerinidae

23. Семейство Chapmaniidae

24. Семейство Chilostomellidae

25. Семейство Orbulinidae

26. Семейство Pegidiidae

27. Семейство Heterohelicidae
Подсемейства: Heterohelicinae, Gümbelininae, Bolivinitinae

28. Семейство Buliminidae
Подсемейства: Turrilininae, Buliminiae

29. Семейство Cassidulinidae

30. Семейство Uvigerinidae
Подсемейства: Uvigerininae, Angulogerininae

31. Семейство Pleurostomellidae

32. Семейство Fusulinidae
Подсемейства: Fusulininae, Schwagerininae, Verbeekininae

33. Семейство Camerinidae
Подсемейства: Camerininae Heterostegininae

34. Семейство Orbitoididae
Подсемейства: Orbitoidinae, Miogypsininae, Omphalocyclinae

35. Семейство Cycloclypeidae
Подсемейства: Cycloclypeininae, Discocyclininae

СИСТЕМА Ф. ЧЕПМЭНА И В. ПАРРА, 1936

Основные положения классификации, развиваемые в работе Ф. Чепмэна и В. Парра (Chapman, Parr, 1936) следующие.

1. Одновременное появление агглютинированных и известковистых форм (*Spirillina* и *Lituotuba*) с кембрия.

2. Nummulitidae с их высокоорганизованной системой каналов рассматриваются как наиболее высокоразвитые фораминиферы.

3. Cassidulininae и Ehrenbergininae включены в семейство Cassidulinidae, помещенное рядом с Buliminidae, с которым они имеют больше сходства, чем с Rotaliidae.

4. За многими исключениями принимаются роды, принятые Дж. Кушманом в соответствии с правилами приоритета.

5. *Robulus* объединен с *Lenticulina* в силу непостоянства признаков устья.

6. *Neurina, Jullienella* и *Rhaphidosceus* исключены по причине родства с гидроидами или губками.

7. *Botellina*, относимая ранее к Naurinidae перемещена в Rhizamminidae.

Ниже приводится система фораминифер, данная указанными исследователями.

1. **Надсемейство Allogromioidea**

1. Семейство Allogromiidae
Подсемейства: Myxothecinae, Allogromiinae

2. **Надсемейство, Spirillinoidea**

2. Семейство Spirillinidae (вкл. Archaediscus)

3. Семейство Nodosariidae
Подсемейства: Nodosariinae (вкл. Chrysalogonium), Lageninae (Entosolenia)

4. Семейство Polymorphinidae
Подсемейства: Polymorphininae, Ramulininae

5. Семейство Buliminidae
Подсемейства: Turrilininae (роды Turrilina, Buliminella Buliminoides, Robertina), Bulimininae (роды Bulimina, Neobulimina, Globobulimina), Virgulininae (роды Virgulina (Virgulinella), Bolivina, Rectobolivina, Loxostomum, Tubulogenerina, Bifarina, Schubertina), Reusselinae (роды Reussella, Mimosina, Trimosina, Pavonina, Chrysalidinella), Uvigerininae (роды Uvigerinella, Uvigerina, Hopkinsina, Siphogenerina, Siphonodosaria, Angulogerina, Trifarina, Dentalinopsis, Sporadogenerina).

6. Семейство Cassidulinidae

7. Семейство Pleurostomellidae

8. Семейство Heterohelicidae
Подсемейства: Heterohelicinae (род Heterohelix), Gümbelininae (род Spiroplectoides), Bolivinitinae (роды Bolivinoides, Bolivinita, Bolivinella), Plectofrondicularіinae (включая Nodemorphina), Eouvigerininae

9. Семейство Rotaliidae
Подсемейства: Discorbinae (роды Patellina, Patellinoides, Ungulatella, Patellinella, Annulopatellina, Discorbis, Heronallenia, Lamarckina, Valvulineria, Ceratobulimina), Cymbaloporinae (роды Cymbalopora, Cymbaloporella, Tretomphalus, Pyropilus), Rotaliinae (роды Gyroidina, Rotaliatina, Eponides, Planopulvinulina, Pulvinulinella, Lockhartia, Dictyoconoides), Pegidiinae, Siphonininae (включая Epistomina), Bagginiinae, Cibicidinae, Planorbulininae, Rupertiinae, Hemitruninae, Amphistegininae, Calcarininae.

10. Семейство Chilostomellidae
Подсемейства: Chilostomellinae (включая Allomorphina); Seabrookiinae, Allomorphinellinae (включая Pullenia), Spheroidininae

11. Семейство Orbulinidae
Подсемейства: Lepidorbitoidinae, Orbininae, Pulleniatininae, Candeininae, Hantkenininae, Globorotaliinae (включая Cycloculina, Sherbornina)

12. Семейство Orbitoididae
Подсемейства: Lepidorbitoidinae, Orbitoidinae, Omphalocyclinae, Miogypsininae, Discocyclininae

13. Семейство Nummulitidae
Подсемейства: Nonioninae (включая Elphidium), Nummulitinae (включая Nummulites)

3. Надсемейство Ammodiscoidea

14. Семейство Ammodiscidae
Подсемейства: Ammodiscinae, Tolypamininae

15. Семейство Hyperamminidae
Подсемейства: Hyperamminininae, Dendrophryinae

16. Семейство Saccamminidae
Подсемейства: Psammosphaerinae, Saccammininae, Pelosininae, Webbinellinae

17. Семейство Rhizamminidae
Подсемейства: Rhizamminінae, Botellininae

18. Семейство Astrorhizidae

19. Семейство Opthalmidiidae
Подсемейства: Cornuspirinae (роды Cornuspira, Rectocornuspira, Vidalina, Hemigordius, Gordiospira, Ortovertella, Calcitovella; Calcivertella, Plummerella, Arterinella, Cornuspiramina, Cornuspirella), Nodobaculariinae, Opthalmidiinae, Nubecula riinae.

20. Семейство Miliolidae

21. Семейство Fischerinidae

22. Семейство Soritidae
Подсемейства: Peneroplinae, Archaiasinae, Orbitolitinae

23. Семейство Alveolinellidae

24. Семейство Keramosphaeridae

25. Семейство Silicinidae
Подсемейства: Silicininae, Rzehakininae (включая Rzehakina, Miliammina, Spirolocammina)

26. Семейство Lituolidae
Подсемейства: Endothyrinea (включая Bradyina), Haplophragmiinae (включая Orbignyna?), Lituolinae (роды Discammina, Cyclammina, Pseudocyclammina, Choffatella, Dictyopsella, Yaberinella, Lituola, Spirocyclina, Cyclolina, Orbitopsella, Cyclopsinella), Placopsilininae, Polyphragminae (роды Haddonia, Polyphragna, Stylolina, Stacheia).

27. Семейство Loftusiidae

28. Семейство Reophacidae
Подсемейства: Nodosinellinae (роды — Nodosinella, Saccamminopsis), Reophacinae, Aschemonellinae, Sphaerammininae (роды Sphaerammina, Ammosphaerulina)

29. Семейство Textulariidae

30. Семейство Trochamminidae
Подсемейства: Trochammininae, Globotextulariinae, Ammosphaeroidininae, Nouriinae

31. Семейство Valvulinidae
Подсемейства: Tetrataxinae (включая Globivalvulina, Valvulinella), Valvulininae, Orbitolininae

32. Семейство Verneuilinidae

33. Семейство Fusulinidae
Подсемейства: Fusulininae, Schwagerininae, Verbeekininae, Neoschwagerininae

СИСТЕМА М. Ф. ГЛЕССНЕРА, 1945

Наиболее, с нашей точки зрения, близкой к действительности является система Мартина Ф. Глесснера (Glaessner, 1945, 1948), основы которой были разработаны ее автором при чтении лекций по микропалеонтологии в Московском университете в 1936—1937 гг. При разработке новой системы М. Глесснером были учтены все предыдущие попытки классификации фораминифер. Ко времени опубликования системы он располагал многолетним личным опытом изучения фораминифер. Положительной чертой системы М. Глесснера является продуманное, последовательное рассмотрение филогенетических отношений между родами и семействами фораминифер. При этом учитывались разнообразные данные: результаты сравнительно-анатомического изучения раковин фораминифер, их онтогенеза, геологическая последовательность родов, а также, в известной мере, связь отдельных форм с фациальными условиями. Система М. Глесснера построена на значительно более солидной основе, чем у его предшественников в том отношении, что принимается во внимание многообразие критериев систематики, которые учитывались в своей совокупности. Заслуживающая одобрения особенность системы М. Глесснера заключается в том, что он не ограничивается по примеру Дж. Кушмана (Cushman, $1927_{1,2}$, 1927, 1933, 1940, 1948) и Д. Геллоуэя (Galloway, 1933) делением фораминифер на многочисленные более или менее равноценные по объему семейства, но объединяет эти последние в группы более высокого ранга — надсемейства, могущие претендовать, хотя бы частично, на звание естественных основных систематических подразделений отряда фораминифер.

Подводя итог краткому историческому обзору классификаций фораминифер, М. Глесснер (Glaessner, 1948, с. 84—87) отмечает бесспорность ряда положений, вытекающих по его мнению из работ предшественников. Положения эти следующие: 1. Формы без септации примитивнее имеющих септацию. 2. Высшие, имеющие септацию спирально-свернутые песчанистые формы образуют вполне определенную группу. 3. Фузулиниды происходят непосредствено от эндотирид. 4. Различные линии развития фарфоровидных фораминифер берут начало от общего спирально-свернутого предка без септации. 5. Полиморфиниды происходят от лагенид, хотя вполне ясного представления по этому поводу нет. 6. Кассидулиниды и эллипсоидиниды (плевростомеллиды) родственны булиминидам, которые берут начало от трохоспиральной предковой формы. Большая часть мелких известковистых прободенных фораминифер, бесспорно, происходит от роталоидных (трохоспиральных) предков. 7. Большинство крупных известковистых прободенных фораминифер (*Siderolites*, *Orbitolites*, *Lepidocyclina*, *Miogypsina*), и возможно, нуммулиты, произошли от нескольких, но близко родственных друг другу мелких роталоидных (трохоспиральных) предков. С большинством из этих положений трудно не согласиться. Известные возражения может встретить лишь второе из них, поскольку в состав спирально-свернутых песчанистых форм, обладающих хорошо выраженной септацией, входят, по-видимому, формы различного происхождения.

Рассматривая приведенные положения в качестве отправных, М. Глесснер устанавливает семь надсемейств, отношения между которыми видны в таблице, заимствованной из его книги и дополненной его же данными о составе входящих в выделенные группы семейств (табл. 5).

Соображения М. Глесснера по поводу филогенетических отношений в рамках отдельных надсемейств заслуживают серьезного внимания и будут рассмотрены ниже вместе с краткими характеристиками особенностей и объема выделяемых им групп.

Таблица 5

Приблизительно эквивалентные семейства в классификациях М. Глесснера (1948) и Дж. Кушмана (1948)

Надсемейство	Семейство	Семейство
I. Astrorhizidea	1. Astrorhizidae	1. Allogromiidae 2. Astrorhizidae 3. Rhizamminidae 5. Hyperamminidae
	2. Saccamminidae	4. Saccamminidae
	3. Ammodiscidae	7. Ammodiscidae
		6. Reophacidae
II. Lituolidea	1. Reophacidae	
	2. Lituolidae	8. Lituolidae (partim) 14. Loftusiidae 21. Placopsilinidae (?)
	3. Orbitolinidae	22. Orbitolinidae
	4. Textulariidae	9. Textulariidae
	5. Trochamminidae	20. Trochamminidae
	6. Verneuilinidae	10. Verneuilinidae 11. Valvulinidae
		8. Lituolidae (partim)
III. Endothyridea	1. Endothyridae	12. Fusulinidae 13. Neoschwagerinidae
	2. Fusulinidae	
IV. Miliolidea	1. Miliolidae	17. Miliolidae
	2. Ophthalmidiidae	18. Ophthalmidiidae
	3. Peneroplidae	27. Peneroplidae
	4. Alveolinidae	28. Alveolinellidae
V. Lagenidea	1. Lagenidae	23. Lagenidae
	2. Polymorphinidae	24. Polymorphinidae
VI. Buliminidea	1. Buliminidae	30. Heterohelicidae (partim) 31. Buliminidae
	2. Cassidulinidae	38. Cassidulinidae (partim)
	3. Ellipsoidinidae	32. Ellipsoidinidae
	4. Chilostomellidae	39. Chilostomellidae
VII. Rotaliidea	1. Spirillinidae	33. Rotaliidae (partim)
	2. Discorbidae	33. Rotaliidae (partim)
	3. Globigerinidae	43. Anomalinidae 40. Globigerinidae 41. Hantkeninidae
	4. Globorotaliidae	42. Globorotaliidae
	5. Gümbelinidae	30. Heterohelicidae (partim)
	6. Planorbulinidae	44. Planorbulinidae 45. Rupertiidae
	7. Cymbaloporidae	37. Cymbaloporidae
	8. Nonionidae	25. Nonionidae
	9. Ceratobuliminidae	38. Cassidulinidae (partim)
	10. Amphisteginidae	35. Amphisteginidae
	11. Rotaliidae	33. Rotaliidae (partim)
	12. Calcarinidae	36. Calcarinidae
	13. Miogypsinidae	50. Miogypsinidae
	14. Orbitoididae	48. Orbitoididae
	15. Discocyclinidae	49. Discocyclinidae
	16. Camerinidae	26. Camerinidae
	Без категории	15. Neusinidae 16. Silicinidae 19. Fischerinidae 29. Keramosphaeridae 34. Pegidiidae 46. Victoriellidae 47. Homotremidae 51. Meandropsinidae

Надсемейство Astrorhizidea включает фораминифер с агглютинированными раковинами, без септации или с неправильными перетяжками; форма раковины неправильная, сфероидальная или трубчатая и прямая, либо различным образом завернута, устье простое. Сюда входят семейства Astrorhizidae с подсемейством Astrorhizinae, Rhizamminina e и Hy-

peramminiinae (Дж. Кушман, как известно, считает эти подсемейства семействами); семейство Saccamminidae с подсемействами Psammosphaerinae и Saccammininae и, наконец, Ammodiscidae. Как видно из этого перечня, надсемейство Astrorhizidea вряд ли представляет собой естественную группу. Устанавливая, что надсемейство Astrorhizidea с чисто морфологической точки зрения может быть подразделено на четыре группы по типу строения раковины (раковина, распространяющаяся в различных направлениях, имеющая центральную камеру или ее лишенная — Astrorhizinae и Rhizammininae; раковина с постоянным ростом в одном направлении, имеющая начальную камеру — Hyperammininae; раковина непрерывно растущая, спирально-свернутая — Ammodiscidae), М. Глесснер отмечает, что совершенно невозможно установить, какая из этих групп более примитивна. Поскольку у многих спиральных форм на поздней стадии онтогенеза развивается прямолинейный отдел, он считает маловероятным происхождение этих форм от прямых трубчатых.

В данном случае, как и в ряде других, М. Глесснер стоит, подобно Дж. Кушману, на точке зрения прямой палингенетической рекапитуляции, не допуская возможных исключений, когда новообразования развиваются на ранних, а не на конечных стадиях онтогенеза. В качестве основного критерия для выделения надсемейства Astrorhizidea М. Глесснер принимает отсутствие периодического роста, приводящего к образованию настоящих камер. Отмечая в то же время вероятное происхождение реофацид от гиперамминид с зачаточной септацией, он тем самым не только подчеркивает сборный характер первого надсемейства, но и делает неизбежный вывод о полифилетическом характере следующего надсемейства — Lituolidea.

К надсемейству Lituolidea М. Глесснером отнесены многокамерные агглютинированные фораминиферы с зернистой или частично фиброзной структурой стенки, в типичном случае спирально-свернутые, по крайней мере на ранних стадиях роста, с простыми или лабиринтовыми камерами. Сюда отнесены семейства: Reophacidae, Lituolidae с подсемействами Haplophragmiinae, Lituolinae и Loftusiinae; Orbitolinidae, Textulariidae, Trochamminidae с подсемействами Trochammininae и Tetrataxinae; наконец Verneuilinidae с подсемействами Verneuilininae, Eggerellininae, Ataxophragmiinae и Valvulininae.

Разбирая филогенетические отношения надсемейства Lituolidea, М. Глесснер допускает происхождение всех входящих в него семейств от неподразделенных на камеры спирально-свернутых форм, поскольку на ранних стадиях онтогенеза строение всегда спиральное. Исключение составляют Reophacidae, из чего сразу же, на наш взгляд, вытекает вывод о сборном — полифилетическом харктере и этого надсемейства. Вместе с тем М. Глесснер совершенно правильно отмечает, что параллелизм между спирально-свернутыми агглютинированными формами и такими же по типу строения раковины известковистыми, сказывающийся в неоднократных проявлениях гомеоморфии (изоморфии), лишь чисто внешний. Многокамерные агглютинированные формы, с одной стороны, и известковистые — с другой, отличаются не только составом стенки раковины, но и рядом других существенных особенностей. В частности, у наиболее специализированных Lituolidea вторичные подразделения камер осуществляются путем лабиринтового строения, а у известковистых — путем развития вторичных перегородок (септул).

Среди известковистых спиральных форм широко распространен спирально-конический (трохоспиральный или трохоидный) тип строения раковины, тогда как у агглютинированных этот тип строения представлен лишь в одном семействе Trochamminidae и не дает подобия того многообразия, какое наблюдается среди трохоидных известковистых форм. М. Глесснер считает, что крупные раковины рода *Loftusia* обна-

руживают несомненные признаки родства с литуолидами. Орбитолины, по его мнению, произошли от дисковидного предка, подобного лейасовой *Orbitopsella*, и отрицает предположение Л. Дэйвиса (Davies, 1939) о возможном происхождении орбитолин от фарфоровидных известковистых форм. Особую ветвь ствола литуолид М. Глесснер совершенно правильно, с нашей точки зрения, видит в семействе Textulariidae, у которого онтогенез в типичном случае начинается со спирально-плоскостной стадии типа *Haplophragmoides*.

М. Глесснер отмечает, что некоторые палеозойские фораминиферы напоминают текстуляриид по типу строения — двухрядному, а на поздних стадиях однорядному, но отличаются известковой стенкой, зернистой, фиброзной или сложной по структуре. Он указывает, что подобная особенность наблюдается у некоторых реофацид. В отношении подсемейства Tetrataxinae М. Глесснер отмечает его неопределенное положение в системе и что, несмотря на сходство с некоторыми агглютинированными формами, они могут оказаться родственными Endothyridea.

Наконец, Verneuilinidae представляют группу, для которой характерно спирально-винтовое строение раковины с трехрядным расположением камер на ранних стадиях онтогенеза. При этом у Verneuilininae и Eggerellininae количество камер в обороте (или число их рядов) в процессе развития постепенно уменьшается, а у Ataxophragmiinae и Valvulininae последовательно увеличивается. Однородная стадия достигается в том и другом случае, но разным путем: в первом — увеличением камеры в длину, в результате чего она прикрывает предшествующий оборот, а во втором — увеличением радиуса кривизны спирали, обусловливающего постепенное ее раскручивание. Подобные отношения, по мнению М. Глесснера, служат препятствием для противопоставления вернейлинин всем прочим подсемействам в качестве самостоятельного семейства; отличие вернейлинин от эггереллинин состоит, скорее, в форме камер, чем в принципе их расположения.

Ранние мезозойские представители Eggerellininae напоминают в то же время Ataxophragmiinae, которые отличаются, однако, ходом дальнейшего филогенетического развития, напоминающим таковой у Valvulininae, допалеогеновые представители которых достоверно неизвестны; это обстоятельство указывает на параллельное, но независимое развитие атаксофрагмиин и вальвулинин. Выделяя среди рассматриваемого семейства четыре подсемейства, М. Глесснер сохраняет за ним название Verneuilinidae по наименованию наиболее древнего из известных родов. Предполагается, что вернейлиниды происходят от каких-то позднепалеозойских или раннемезозойских трохамминид. Наиболее специализированные вернейлиниды — *Dictyoconus*, появляющиеся в нижнем мелу (валанжин, альб), не могут быть, как предполагал Дж. Кушман, потомками позднемеловых *Arenobulimina*; этот род представляет собой наиболее высокоразвитых ранних Verneuilinidae в собственном смысле слова. В заключение М. Глесснер подчеркивает, что, по бесспорным данным Л. Дэйвиса (Davies, 1939), сходство *Dictyoconus* с *Orbitolina* является чисто внешним и что эти роды относятся к разным семействам. Семейство Verneuilinidae, в широком понимании М. Глесснера, представляет относительно малоизученную группу фораминифер. Предложенная этим исследователем трактовка при всей своей оригинальности едва ли может быть признана окончательной, хотя отдельные положения и не вызывают возражений.

Надсемейство Endothyridea включает многочисленные, стоящие на очень различных ступенях специализации формы, объединенные общностью происхождения — это, безусловно, естественная в филогенетическом отношении группа. Сюда отнесены формы, обладающие неприкрепленной чечевицеобразной, сфероидальной или крупной (в большинстве случаев) веретеновидной раковиной, состоящей из многочисленных ка-

мер. Ювенариум трохоспиральный (?), или неправильно завернутый. Камеры у некоторых высокоорганизованных форм подразделены на правильные камерки. Стенка известковистая, фиброзная или зернистая, у примитивных форм с дополнительным агглютинированным материалом; у большинства родов подразделена на различные в структурном отношении слои, тонкопористая. Устья могут иметь различное строение или вовсе отсутствовать. К этому надсемейству М. Глесснер относит два семейства: Endothyridae и Fusulinidae. Второе из них подразделено на подсемейства: Fusulininae, Schwagerininae, Verbeekininae и Neoschwagerininae.

В вопросах филогении надсемейства М. Глесснер стоит на точке зрения, близкой к современной, развивая взгляды М. Неймайра (Neumayr, 1887, 1889), Д. М. Раузер-Черноусовой (1937) и других исследователей о происхождении фузулинид от эндотирид. Относя род *Bradyina* к семейству Endothyridae, М. Глесснер, по сути дела, оставляет открытым вопрос о филогенетических отношениях этого рода и *Endothyra,* поскольку морфологические отличия в данном случае довольно существенны (спирально-плоскостное навивание у *Bradyina* в отличие от обычно неправильного клубковидного у *Endothyra,* своеобразное строение областей септальных швов у первого из названных родов, неодинаковое строение стенки у эндотир и брэйдиин). В отношении систематики и филогении семейства Fusulinidae М. Глесснер не высказывает каких-либо оригинальных суждений, придерживаясь взглядов Д. М. Раузер-Черноусовой (1936, 1937) и С. Данбэра (Dunbar, 1940). В настоящее время в силу того, что изучение фузулинид значительно продвинулось вперед, данные М. Глесснера, в основе своей правильные, требуют существенных дополнений.

К надсемейству Miliolidea М. Глесснером отнесены в основном родственные друг другу формы, образующие более или менее естественную группу; два из входящих в это надсемейство семейств отличаются некоторыми особенностями строения, и филогенетические отношения их остаются не вполне для нас ясными — это Peneroplidae и Alveolinidae. В качестве диагностических особенностей надсемейства Miliolidea указывается наличие фарфоровидной раковины, состоящей из известковистого и органического вещества (часто с внутренней хитиновой, точнее псевдохитиновой, выстилкой), иногда на поверхности раковины наблюдается агглютинированный материал. Раковина у Miliolidea на «постэмбриональных» стадиях, во всяком случае, непрободенная. Начальная камера со спиральным протоком («флексостильная»), у форм септированных за этим протоком следуют расположенные по спирали многочисленные камеры; навивание их может быть или спирально-плоскостным или происходить в различных более или менее закономерно расположенных одна по отношению к другой плоскостях (т. е. правильно-клубковидное навивание). Устье конечное, простое или ситовидное. У некоторых специализированных форм спиральное строение может проявляться только на ранних стадиях онтогенеза, тогда как на более поздних расположение камер становится однорядным.

Помимо вышеупомянутых двух семейств к надсемейству Miliolidea М. Глесснером отнесены Miliolidae и Ophthalmidiidae. Разбирая филогенетические отношения данного надсемейства, М. Глесснер отмечает, что милиолиды и офталмидииды появляются значительно раньше (возможно, еще в палеозое), чем правильно спирально-плоскостные пенероплиды и альвеолиниды. Он затрудняется сказать, являются ли первичными милиолиды с их клубковидным навиванием или офтальмидииды со спирально-плоскостным. М. Глесснер сомневается, чтобы позднепалеозойская *Agathammina pusilla* (Geinitz), рассматриваемая М. Неймайром (Neumayr, 1887, 1889) и другими исследователями в качестве предка милиолид, действительно была таковым. М. Глесснер отмечает, что неко-

торые имеющие бесспорное отношение к милиолидам формы из более древних отложений, как *Nummoloculina* из нижнего мела или палеозойский неправильно завернутый *Hemigordius*, указывают на то, что дифференцировка двух основных групп семейств Miliolidea — клубковидно-завернутых и спирально-плоскостных началась на очень ранних стадиях филогенетического развития надсемейства.

Опираясь на данные изучения онтогенезов и используя биогенетический принцип, М. Глесснер намечает две основные линии развития среди собственно милиолид. Одна из них характеризуется постепенным развитием инволютности — это ряд *Quinqueloculina — Triloculina — Pyrgo — Idalina — Lacazina*. Другая, начинаясь от тех же *Quinqueloculina*, через *Massilina* приводит к спирально-плоскостным и притом эволютным *Spiroloculina*. Несмотря на то, что М. Глесснер понимает филогенетическое развитие милиолид несколько упрощенно, его соображения не вызывают принципиальных возражений и в известной мере учитываются и нами. Большое разнообразие форм в семействе Ophthalmidiidae М. Глесснер объясняет адаптивной радиацией; им выделяются такие типы, как наиболее древние прикрепленные формы без септации («Cornuspirinae») или с септацией («Nubeculariinae»), более поздние по времени появления свободноживущие формы с септацией («Ophthalmidiinae»), неогеновые и современные *Discospirina* с подразделенными кольцевыми камерами, напоминающие орбитолин, а также представители неогеновой ветви семейства с однорядным расположением камер (Nodophthalmidiinae).

В отношении рода *Fischerina*, относимого Дж. Кушманом к особому семейству по причине спирально-конического типа строения фарфоровидной раковины, М. Глесснер ограничивается лишь кратким замечанием при разборе филогенеза семейства Ophthalmidiidae, не уточняя систематическое положение этого своеобразного рода; в систематический обзор названного семейства *Fischerina* не включена. Переходя к рассмотрению филогенеза семейства Peneroplidae, М. Глесснер отмечает, что представители его могли бы взять начало от малоизвестных древних милиолидей, подобных, например, *Planispirina*.

Совершенно правильно указано, что пенероплиды относительно слабо изучены; это замечание остается в силе и в настоящее время; такие высокоорганизованные формы, как *Fallotia*, *Praesorites* и *Meandrospira*, встречены в верхнем мелу, тогда как значительно более примитивный род *Peneroplis* не известен из донеогеновых отложений. Загадкой представляется М. Глесснеру наличие у *Peneroplis* прободенной начальной камеры, в чем Дж. Кушман видит, как известно, указание на филогенетическую близость этого рода с гиалиновыми известковистыми формами, такими как *Nonion* и *Camerina* (*Nummulites*).

Дальнейшая структурная дифференцировка пенероплид представляется М. Глесснеру идущей по нескольким направлениям. Первое — к *Orbitolites* с кольцевыми камерами — в эоцене, к *Archaias* с инволютными и подразделенными камерами — в нижнем миоцене, к *Sorites*, с добавившимися подразделенными кольцевыми камерами редуцировавшейся непионической (ранней юношеской) стадией — в нижнем же миоцене и к *Marginopora* с очень сложным — трехслойным и в то же время циклическим расположением камерок и с очень большим числом устьев по периферии; с крупной дисковидной раковиной — в верхнем миоцене. Другое направление развития приводит к заканчивающимся однорядным отделом *Spirolina*. Развивая представления М. Рейхеля (Reichel, 1936—1937), М. Глесснер склонен производить семейство Alveolinidae также от напоминающего *Planispirina* предка. Наиболее существенными особенностями морфогенеза альвеолинид являются развитие вторичных перегородок раковины и удлинение раковины в направлении оси навивания; при этом важное значение имеет приобретаемое в процессе эволюции

расположение вторичных камерок, их количество, а также характер сообщений между ними. Филогенез альвеолинид во многом представляется неясным, так например, не удается установить родство между уже высокоразвитыми позднемеловыми формами и палеогеновыми; некоторые стволы кажутся М. Глесснеру сборными.

Не менее естественной группой, чем Miliolidea, являются Lagenidea — представители следующего установленного М. Глесснером надсемейства фораминифер, отличающегося тонкопрободенной известковистой прозрачной (гиалиновой) раковиной, с камерами, расположенными по плоскостной спирали или прямолинейно, либо правильно по винтовой спирали и завернутых вокруг продольной оси; устье периферическое или терминальное, в типичных случаях лучистое, но у примитивных древних форм простое (в виде круглого отверстия). В состав этого надсемейства входят два семейства: Lagenidae и Polymorphinidae. М. Глесснер совершенно справедливо отмечает, что семейство лагенид представляет очень изменчивую группу фораминифер. Известные недочеты существующей классификации этого семейства М. Глесснер склонен объяснять в какой-то мере тем, что в основу систематического изучения лагенид были первоначально положены данные по современным формам, а крайне существенные сведения о строении ископаемых форм, в особенности юрских, отвечающих времени расцвета семейства, при этом игнорировались. По мнению М. Глесснера, ископаемые фораминиферы были в дальнейшем искусственно «втиснуты» в рамки зоологической системы; значительно более близкая к естественной была бы система, построенная с самого начала на основании изучения последовательно развивавшихся в геологическом прошлом форм.

М. Глесснер справедливо отмечает, что филогенетические отношения между родами лагенид были в свое время установлены лишь предположительно, на основании чисто морфологического изучения раковин. В качестве наиболее распространенной точки зрения на филогению лагенид М. Глесснер приводит изложенную в работах Дж. Кушмана (Cushman, 1927, 1948) и Д. Геллоуэя (Galloway, 1933). Эти исследователи принимают за исходную для лагенид спирально-свернутую форму типа *Lenticulina*. При этом Д. Геллоуэй определенно указывает на происхождение лагенид от рода *Orobias*, т. е. от фузулинид. Дальнейшее развитие идет в одном направлении через *Marginulina*, *Dentalina* и *Nodosaria* к *Lagena*, а в другом — через *Palmula* к *Frondicularia*. М. Глесснер напоминает и о третьем направлении — о развитии форм, имеющих щелевидное устье (*Robulus*, *Lingulina*), указанном Д. Геллоуэем. М. Глесснер отмечает и другую точку зрения на филогенетическое развитие лагенид, высказанную Ф. Чепмэном, В. Хаучином и В. Парром (Chapman, Howchin, Parr, 1934). По этим авторам, лагениды могли произойти лишь от форм дуговидно изогнутых или образующих слабо выраженную спираль. Они отмечают, что среди известных им пермских фаун не наблюдалось присутствие спирально-плотносвернутых фораминифер, в то же время у микросферических форм некоторых пермских *Geinitzina* им удалось обнаружить ряд дуговидно расположенных ранних камер.

Располагая этими данными, М. Глесснер не решился, однако, высказывать наиболее вероятное, с нашей точки зрения, предположение о происхождении спирально-свернутых лагенид от одноосных форм путем возникновения спирального строения на ранних стадиях онтогенеза и последующего распространения этого строения на более поздние стадии индивидуального развития и, в конечном счете, на всю раковину. М. Глесснер не без основания отмечает возможность полифилетического происхождения родов лагенид, отличающихся гетероморфным строением, таких как *Palmula* и *Frondicularia*, у которых начальные стадии онтогенеза отвечают строению различных родов — *Cristellaria*, *Vaginulina*,

Planularia и др. Возможно, по мнению М. Глесснера, что формы, относимые к родам *Nodosaria* и *Lagena*, не представляют естественные роды, а всего лишь сборные группы, объединяющие формы различного происхождения, которые являются конечными звеньями развития нескольких родов.

В отношении полиморфинид М. Глесснер принимает предположение Дж. Кушмана об их возможном происхождении от формы, подобной *Marginulina* из лагенид, путем скручивания по винтовой спирали вокруг длинной оси раковины. Дальнейшее развитие полиморфинид рассматривается М. Глесснером в соответствии с представлениями Дж. Кушмана и И. Озавы (Cushman, Ozawa, 1930). Два замечания М. Глесснера заслуживают внимания. Первое из них касается своеобразия и образования двухрядных раковин у лагенид (*Dyofrondicularia*) и полиморфинид (*Polymorphina*); в первом случае двухрядное расположение кажущееся, обусловленное неравномерным и притом поочередным преимущественным разрастанием одного из «плеч» шевронообразных камер, во втором — имеет место спирально-винтовое навивание с чередованием расположенных по две в обороте камер. Второе замечание касается рода *Frondicularia*, который, по мнению этого исследователя, может быть сборным и объединять формы как бесспорно относящиеся к лагенидам, так и происходящие от каких-то полиморфинид.

М. Глесснер отмечает, что конечное (терминальное или периферическое) положение устья у представителей надсемейства Lagenidea является особенностью исключительно важного значения, ограничивающей возможность нарастания камер лишь по выраженным у Lagenidea типам: спирально-коническое расположение камер наблюдается у представителей этого надсемейства в виде редких исключений, равно как и ложномилиолидное нарастание, отмечаемое лишь у некоторых примитивных полиморфинид. Базальное или суббазальное положение устья у прочих прободенных известковистых фораминифер обусловливает преимущественное развитие среди них спирально-конического типа строения (трохоспирального роста).

У представителей выделяемого М. Глесснером надсемейства Buliminidea камеры в типичном случае расположены трохоспирально (точнее, по винтовой спирали) или двухрядно по крайней мере на ранних стадиях онтогенеза, на более поздних — у некоторых родов, которые М. Глесснер считает более высокоразвитыми, может образовываться однорядный отдел или даже вся раковина становится однорядной. Раковины с двухрядным расположением камер могут быть либо прямыми, либо спирально закрученными в свою очередь. Устье первичное у более примитивных форм в виде щели у основания септальной поверхности последней камеры — вдоль шва; у однорядных, а также у некоторых трехрядных форм оно становится конечным, круглым или иногда щелевидным. В устье часто наблюдается внутренний зуб либо соединительная трубка или пластинка; конечное устье (круглое) может находиться на выступающей над поверхностью раковины шейке (горлышке). Стенка обычно тонкопористая, реже с крупными порами, часто скульптирована.

М. Глесснер относит к надсемейству Buliminidea семейство Buliminidae (Turrillininae, Bulimininae, Reussellinae, Uvigerininae, Plectofrondiculariinae и Bolivininae), Cassidulinidae, Ellipsoidinidae и Chilostomellidae. Касаясь филогенеза надсемейства Buliminidea, М. Глесснер отмечает, что наиболее примитивным предковым семейством является Buliminidae. Представители этого семейства *Turrilina*, *Bulimina* и *Virgulina* появляются в нижнем мелу; при этом раннемеловые *Bulimina* еще в достаточной мере примитивны и обнаруживают черты строения, указывающие на вероятное происхождение от *Turrilina*. Необходимо отметить, что более высокоорганизованные, по сравнению с тремя упомяну-

тыми родами, *Bolivina* упоминаются с лейаса; это обстоятельство может быть объяснено лишь недостаточной изученностью мезозойских булиминид.

Позднемеловая эпоха является временем расцвета булиминид: здесь отмечается дальнейшая дифференцировка как трехрядных, так и двухрядных форм за счет возникновения новой особенности строения — угловатой формы камер, что приводит к развитию подсемейств Reussellinae и Plectofrondiculariinae. В позднемеловую эпоху развивается круглое конечное устье (подсемейство Uvigerininae). В дальнейшем развитии в некоторых рядах происходит выпадение ранних стадий онтогенеза, который протекает по сокращенному, ускоренному типу (явление акцелерации), в результате чего, в частности, возникают однорядные формы, такие как *Siphonodosaria*. У некоторых булиминид из относительно более молодых отложений, особенно у третичных и современных, на поверхности раковины развиваются различные скульптурные образования. К числу прогрессивных особенностей строения следует отнести наличие зуба в устье. Группа *Bolivina eleyi* рассматривается как предковая в отношении меловых *Eouvigerina* и третичных *Plectofrondicularia*.

Представители семейства Cassidulinidae появляются впервые в верхнем мелу. Сведения о более ранних их находках нуждаются, по мнению М. Глесснера, в подтверждении. Он рассматривает кассидулинид как боливин, спирально-свернутых, начиная с самых ранних стадий онтогенеза. У некоторых более поздних, особенно у современных представителей этого семейства, наблюдается обратный процесс — раскручивание спирали, начиная с более поздних камер. При этом М. Глесснер отмечает, что уже самые ранние из известных кассидулин имеют четко выраженные признаки рода и семейства, и черты, отличающие их от боливин, выражены на ранних стадиях онтогенеза. Предполагается, что кассидулиниды взяли начало от боливин, через посредство каких-то промежуточных форм, существовавших в лейасе (появление *Bolivina*) — верхнем мелу (появление *Cassidulina*).

М. Глесснер считает, что хотя в онтогенезе Ellipsoidinidae нет прямых указаний на происхождение от булиминид, но по морфологическому сходству они близки к ним. В филогенезе эллипсоидинид в соответствии с представлениями Дж. Кушмана (Cushman, 1927, 1948) и Д. Геллоуэя (Galloway, 1933) принимаются два основных направления: одно — к инволютным формам с полностью объемлющей предыдущую последней камерой, второе — к однорядным — «нодозариидным». Наиболее примитивный и древний представитель семейства Chilostomellidae — *Allomorphina* обладает камерами, расположенными по типу туррилин, но уплощен при этом в продольном направлении.

Приводится мнение Я. Гофкера, что по типу своего строения раковина *Chilistomella* не что иное, как очень короткая и широкая *Bolivina* с сильно объемлющими камерами; устье при этом находится в примитивном — септальном положении (как у *Turrilina*), таким оно остается и у других родов хилостомеллид. М. Глесснер указывает, что наиболее существенные черты строения примитивных булиминид свойственны и древним хилостомеллидам. Инволютные раковины с объемлющими камерами — черта высокоразвитых булиминид и эллипсоидинид, у хилостомеллид является господствующей. Отмечается, что онтогенез *Pullenia* и *Sphaeroidina* заслуживает дальнейшего изучения. Не исключается возможность филогенетической близости этих двух родов с некоторыми представителями надсемейства роталиидей. Отдельные исследователи вообще склонны считать, что хилостомеллиды произошли от примитивных роталоидных фораминифер (от Discorbidae, в понимании М. Глесснера). В качестве заключительного аргумента в пользу целесообразности объединения кассидулинид, эллипсоидинид и, возможно, также и хилосто-

меллид в одном надсемействе Buliminidea М. Глесснер указывает то, что эти семейства стоят к булиминидам ближе, чем к какому-либо иному семейству известковистых фораминифер с прободенной раковиной.

Последнее из выделяемых М. Глесснером надсемейств — Rotaliidea. Оно обнимает значительное число семейств (16), общими особенностями которых являются: многокамерная в типичном случае раковина, целиком спирально-коническая (трохоспиральная — трохоидная) или только на ранних стадиях онтогенеза, с устьем в виде щели вдоль базального шва последней камеры; стенка явственно прободенная. Незначительное число примитивных форм, относимых М. Глесснером к данному надсемейству, не имеет септации, навивание при этом может быть как спирально-плоскостным, так и спирально-коническим. От типично роталоидных форм производятся специализированные. Так, у некоторых высокоорганизованных роталиидей вместе с увеличением числа устьев образуются вторичные подразделения камер на камерки или на вторичные камеры. Эти последние могут располагаться правильно у свободноживущих родов или беспорядочно — у прикрепленных к субстрату.

У планктонных родов развиваются вздутые или шаровидные камеры, шипы на поверхности раковины, иногда — многочисленные устья. У крупных толстостенных форм обычно имеются система каналов и столбики дополнительного скелета. У некоторых высокоорганизованных представителей надсемейства развиваются так называемые латеральные (боковые) камеры. Надсемейство Rotaliidea представляет естественную группу и с нашей точки зрения; известные сомнения возникают только в отношении филогенетического положения некоторых специализированных форм. Семейства, включаемые М. Глесснером в состав Rotaliidea, следующие: Spirillinidae (Spirillininae и Patellininae), Discorbidae (Discorbinae, Siphonininae и Anomalininae), Globigerinidae (Globigerininae и Hantkenininae), Globorotaliidae, Gümbelinidae, Planorbulinidae (Planorbulininae и Rupertiinae), Cymbaloporidae, Nonionidae, Ceratobuliminidae, Amphisteginidae, Rotaliidae, Calcarinidae, Miogypsinidae, Orbitoididae (Omphalocyclinae, Orbitoidinae и Helicolepidininae), Discocyclinidae и, наконец, Camerinidae (Camerininae и Heterostegininae).

М. Глесснер довольно обстоятельно разбирает филогенетические отношения Rotalidea. По его мнению, из агглютинированных, известковистых фарфоровидных и прободенных форм, рассматриваемых нередко как предковые для данного надсемейства, ни одна не может быть отождествлена со *Spirillina*. Достоверные представители этого рода известны только с юры, т. е. с того времени, когда уже существуют многокамерные роталоидные фораминиферы. Группа *Patellina* не может рассматриваться в качестве предка Discorbidae, поскольку она специализированнее и моложе, чем *Discorbis*. Предполагается, что *Discorbis* произошел от древних Spirillinidae, которые приобрели септацию на ранних стадиях своего онтогенеза. Семейство Discorbidae представляет, по мнению М. Глесснера, «нормальное» направление развития в надсемействе Rotaliidea, сравнимое с развитием Buliminidea и других больших групп.

Это направление дало многие новые роды и виды, начиная с середины мелового периода. Все эти роды отличаются относительно несущественными признаками, такими как форма и положение устья, форма камер, перфорация и др. Наиболее важная ветвь развития этого семейства — подсемейство Anomalininae, многие из представителей которого приспособлены к прикрепленному образу жизни. Расположение камер при этом может становиться в конечном счете однорядным или неправильным, а некоторые из неправильно растущих форм начинают свое развитие с начальной стадии онтогенеза, напоминающей то *Discorbis*, то *Cibicides*, то *Eponides*, то *Pulvinulinella*, обнаруживая тем самым разнообразие происхождения при сходстве конечных стадий онтогенеза. Такие специализированные представители Discorbidae вряд ли

могли дать начало высокоорганизованным группам Rotaliidea. В то же время многие из этих последних имеют напоминающие *Discorbis* ранние стадии онтогенеза. Это замечание относится к планктонным Globigerinidae и Globorotaliidae, а также, по мнению М. Глесснера, к Gümbelinidae.

М. Глесснер возражает против отнесения гюмбелин и близких к ним форм вместе с Plectofrondiculariinae к особому семейству Heterohelicidae, поскольку гюмбелиниды неродственны этому подсемейству и по спирально-коническому (Schubert, 1908) начальному отделу раковины должны быть отнесены к Rotaliidea. Совершенно правильно, с нашей точки зрения, отнесение к Rotaliidea семейства Nonionidae и сближение этого последнего с Anomalinidae. Предположение М. Глесснера о том, что наиболее примитивные нониониды должны были иметь спирально-коническую раковину и что спирально-плоскостные формы являются от них производными, в настоящее время кажется наиболее вероятным. Наличие системы каналов является, по М. Глесснеру (который относит по примеру своих предшественников род *Elphidium* к семейству Nonionidae), особенностью наиболее высокоорганизованных представителей этого семейства.

Обычные, начиная с юры, представители семейства Ceratobuliminidae, установленного самим М. Глесснером (Glaessner, 1937), отличаются, как известно, наличием внутренних перегородок, отделяющих приустьевую часть полости камер от остальной; для этого семейства характерно несоответствие фораменов, представляющих в данном случае образования особого рода, наружным устьям. Ceratobuliminidae происходят, по мнению М. Глесснера, от *Discorbis*. Он относит к этому семейству эпистомин и близкие к ним фауны, заслуживающие выделения, с точки зрения Ж. Сигаля (Sigal, 1952), разделяемой нами, в особое семейство.

Филогения семейства Cymbaloporidae представляется М. Глесснеру неясной: предположительно позднемеловые *Cymbalopora* произошли от *Discorbis*; дальнейшие звенья этой линии — *Cymbaloporetta* и *Cymbaloporella*. В то же время *Halkyardia* и *Linderina* кажутся ему связанными с Planorbulinidae, которые, в свою очередь, происходят от *Cibicides*. Таким образом, семейство Cymbaloporidae может оказаться сборной группой.

Особое положение занимают Asterigerinidae, характерная особенность которых — наличие расположенных на брюшной стороне звездчатых добавочных камерок, которым, возможно, соответствуют так называемые «звездчатые бороздки» («Astralifurrows») некоторых *Rotalia*. Вместе с тем М. Глесснер склонен предполагать, что *Rotalia*, обладающие системой каналов и дополнительным скелетом, образующим наслоения и столбики, и *Amphistegina* произошли от общего корня — либо от *Discorbis*, либо от Ceratobuliminidae. Поскольку наиболее древние представители амфистегинид и роталиид (в узком смысле слова) нам до сих пор неизвестны, вопрос о происхождении этих семейств М. Глесснер оставляет открытым.

К Calcarinidae этот исследователь относит формы без добавочных камерок, но с развитыми в толстом периферическом киле и в шипах каналами; имеется дополнительный скелет обычно в форме столбиков. Возражая против сближения камеринид с нониониднами, М. Глесснер склонен сближать камеринид с калькаринидами, а не усматривать между двумя последними семействами одно лишь конвергентное сходство. Он не видит оснований для установления генетических связей между камерининдами и палеозойскими родами *Archaediscus* и *Nummulostegina*. Одним из наиболее ранних представителей камеринид М. Глесснер считает *Miscellanea*. Этот род сочетает черты камерин (нуммулитов), калькарин и роталиид, откуда и происходит его название (от лат. misceo — мешать, смешивать).

Род *Miscellanea* был выделен первоначально Дж. Пфендером (Pfender, 1934) по причине отсутствия сильно развитых каналов, чем отличается от *Siderolites* из калькаринид. Однако более поздние исследования Т. Вогана и В. Коле (Vauhgan, Cole, 1941) показали, что различные вестиндские виды Miscellanea очень изменчивы в отношении этого признака, что в еще большей мере сближает примитивных камеринид с двумя другими названными семействами. Обособление калькаринид от камеринид, а также тех и других от роталиид произошло, по мнению М. Глесснера, в позднемеловое время. Дальнейшая эволюция камеринид шла, по-видимому, в нескольких направлениях: одно привело через *Operculina—Heterostegina—Spiroclypeus* к *Cycloclypeus*, другое — к *Camerina* (*Nummulites*) и третье — к *Assilina*. Попытки вывести *Operculina* из *Camerina* или наоборот оказались безуспешными, так как каждый раз приходилось иметь дело с неизбежным выводом о наличии общего предка для обоих этих родов.

В качестве возможного, хотя и нуждающегося в подтверждении, предположения о ходе развития оперкулиновой ветви камеринид М. Глесснер приводит соображения Тан Син Хока (Tan Sin Hok, 1936) об «итеративном», т. е. независимом и повторяющемся — в итоге полифилетическом — развитии этой ветви. Вместе с тем М. Глесснер приводит второй пример подобного «итеративного» развития — *Rotalia* и *Miogypsinoides*. С нашей точки зрения «итеративное » развитие маловероятно.

Происхождение остальных групп фораминифер, входящих в состав Rotaliidea, в основном Orbitoididae и близкие к ним семейства, М. Глесснер склонен рассматривать от Rotaliidae и Amphisteginidae. Происхождение Miogypsinidae от *Rotalia*, как отмечает М. Глесснер, было доказано одновременно и независимо друг от друга Р. Баркером и Т. Гримсдейлом в их совместной работе (Barker, Grimsdal, 1936) и Тан Син Хоком (Tan Sin Hok, 1936). Первые два автора, кроме того, проследили предковые формы лепидоциклин через *Eylinderina* и *Helicostegina* вплоть до эоценовой *Amphistegina*. Последующее развитие приводит к *Lepidocyclina* (s. str.), *Nephrolepidina* и *Eulepidina* с индотихоокеанской ветвью *Nephrolepidina — Trybliolepidina*.

В отношении крайне неясного, по мнению М. Глесснера, происхождения позднемеловых орбитоидид приводится несколько точек зрения: 1) происхождение от позднемеловых *Arnaudiella* — рода, близкого к *Siderolites* (*S. vidali*) из Calcarinidae (Douville, 1922, 1924); 2) происхождение от *Linderina* — мнение Я. Гофкера (Hofker, 1927), разделяемое Т. Воганом (Vaughan, 1929) при допущении, что столбики и латеральные камеры являются позднейшими новообразованиями; слабое место этого взгляда в том, что ни *Linderina*, ни близкая к ней *Planorbulina* не известны из допалеогеновых отложений; 3) гипотеза происхождения от *Amphistegina*, предложенная Р. Баркером и Т. Гримсдейлом (цит. выше) и нуждающаяся для подтверждения в более полных данных по позднемеловым представителям этого рода.

Еще более неясным представляется присхождение *Discocyclina* и родственных ей форм: возможна их генетическая связь с камеринидами (*Spiroclypeus*) или же с примитивными орбитоидидами. В заключение М. Глесснер совершенно правильно отмечает, что основная филетическая линия роталоидных фораминифер медленно и постепенно развивалась в течение юрского периода и почти всей раннемеловой эпохи, составляя в это время очень несущественный элемент фауны фораминифер, среди которых господствовали лагениды. К концу мелового и палеогенового периода развивается значительное число ветвей высокоорганизованных роталидей, среди которых в изобилии появляются крупные формы из семейств Orbitoididae, Camerinidae, затем Discocyclinidae, а несколько позже Miogypsinidae.

Отряд Foraminifera

I. Надсемейство Astrorhizidea

1. Семейство Astrorhizidae
   Подсемейства: Astrorhizinae, Rhizammininae, Hyperammininae
2. Семейство Saccamminidae
   Подсемейства: Psammosphaerinae, Saccammininae
3. Семейство Ammodiscidae

II. Надсемейство Lituolidea

4. Семейство Reophacidae
5. Семейство Lituolidae
   Подсемейства: Haplophragmiinae, Lituolinae, Loftusiinae
6. Семейство Orbitolinidae
7. Семейство Textulariidae
8. Семейство Trochamminidae
   Подсемейства: Trochammininae, Tetrataxinae
9. Семейство Verneuilinidae
   Подсемейства: Verneuilininae, Eggerellinae, Ataxophragmiinae, Valvulininae

III. Надсемейство Endothyridea

10. Семейство Endothyridae
11. Семейство Fusulinidae
    Подсемейства: Fusulininae, Schwagerininae, Verbeekininae, Neoschwagerininae

IV. Надсемейство Miliolidea

12. Семейство Miliolidae
13. Семейство Ophthalmidiidae
14. Семейство Peneroplidae
15. Семейство Alveolinidae

V. Надсемейство Lagenidea

16. Семейство Lagenidae
17. Семейство Polymorphinidae

VI. Надсемейство Buliminidea

18. Семейство Buliminidae
    Подсемейства: Turrilininae, Buliminiae, Reussellinae, Uvigerininae, Plectofrondiculariinae, Bolivininae
19. Семейство Cassidulinidae
20. Семейство Ellipsoidinidae
21. Семейство Chilostomellidae

VII. Надсемейство Rotaliidea

22. Семейство Spirillinidae
    Подсемейства: Spirillininae, Patellininae
23. Семейство Discorbidae
    Подсемейства: Discorbinae, Siphoninae, Anomalininae
24. Семейство Globigerinidae
    Подсемейства: Globigerininae, Hantkenininae
25. Семейство Globorotaliidae
26. Семейство Gümbelinidae
27. Семейство Planorbulinidae
    Подсемейства: Planorbulininae, Rupertiinae
28. Семейство Cymbaloporidae
29. Семейство Nonionidae
30. Семейство Ceratobuliminidae
31. Семейство Amphisteginidae
32. Семейство Rotaliidae
33. Семейство Calcarinidae
34. Семейство Miogypsinidae
35. Семейство Orbitoididae
    Подсемейства: Omphalocyclinae, Orbitoidinae, Helicolepidininae
36. Семейство Discocyclinidae
37. Семейство Camerinidae
    Подсемейства: Camerininae, Heterostegininae

СИСТЕМА Ж. СИГАЛЯ, 1952

Несколько позднее Жак Сигаль (Sigal, 1952, русский перевод, 1956) предложил новую классификацию фораминифер, в основу которой легло подразделение фораминифер на подотряды однокамерных (Uniloculinidea), двухкамерных (Biloculinidea) и многокамерных (Pluriloculinidea). В пределах подотрядов на основании различий в типе строения раковин, состава и структуры стенки выделяются надсемейства и семейства, частично совпадающие с установленными ранее другими исследователями, особенно М. Глесснером.

Отряд Foraminifera (Foraminiféres)

Подотряд I. Uniloculinidea

1. Надсемейство Lagynidea

2. Надсемейство Astrorhizidea

1. Семейство Saccamminidae
2. Семейство Rhizamminidae
3. Семейство Astrorhizidae

Подотряд II. Biloculinidea

4. Семейство Hyperamminidae
5. Семейство Ammodiscidae
6. Семейство Cornuspiridae
7. Семейство Spirillinidae
8. Семейство Involutinidae

Подотряд III. Pluriloculinidea

3. Надсемейство Lituolidea

9. Семейство Reophacidae
10. Семейство Haplophragmiidae
11. Семейство Textulariidae
12. Семейство Silicotextulinidae
13. Семейство Trochamminidae
    Подсемейства: Trochammininae, Tetrataxinae
14. Семейство Placopsilinidae
15. Семейство Ptychocladiidae
16. Семейство Verneuilinidae
    Подсемейства: Eggerellinae, Valvulininae, Verneuilininae, Ataxophragmiinae
17. Семейство Lituolidae
    Подсемейства: Lituolinae, Loftusiinae
18. Семейство Orbitolinidae
19. Семейство Endothyridae

4. Надсемейство Fusulinoidea

20. Семейство Fusulinidae
    Подсемейства: Fusulininae, Schwagerininae
21. Семейство Neoschwagerinidae
    Подсемейства: Verbeekininae, Neoschwagerininae

5. Надсемейство Miliolidea

22. Семейство Ophthalmidiidae
23. Семейство Miliolidae
24. Семейство Fischerinidae
25. Семейство Peneroplidae
    Подсемейства: Spirolininae, Meandropsininae, Orbitolitinae
26. Семейство Alveolinidae
27. Семейство Paramiliolidae

6. Надсемейство Lagenidea

28. Семейство Lagenidae
    Подсемейства: Lenticulininae, Lageninae, Stilostomellinae
29. Семейство Polymorphinidae
    Подсемейства: Polymorphininae, Ramulininae
30. Семейство Enantiomorphinidae

7. Надсемейство Buliminidea

31. Семейство Buliminidae
    Подсемейства: Turrilininae, Buliminiae, Reussellinae, Bolivininae, Uvigerininae, Robertininae, Lacosteininae
32. Семейство Cassidulinidae
33. Семейство Ellipsoidinidae
34. Семейство Chilostomellidae
35. Семейство Nonionidae
36. Семейство Heterohelicidae

8. Надсемейство Rotaliidea

37. Семейство Discorbidae
    Подсемейства: Patellininae, Discorbinae, Cancrininae, Discorbinellinae, Chapmaninae
38. Семейство Anomalinidae
39. Семейство Epistominidae
40. Семейство Ceratobuliminidae
41. Семейство Globigerinidae
42. Семейство Hantkeninidae
43. Семейство Globorotaliidae
44. Семейство Gümbelinidae
45. Семейство Elphidiidae
46. Семейство Planorbulinidae
47. Семейство Rupertiidae
48. Семейство Victoriellidae
49. Семейство Homotremidae
50. Семейство Pegidiidae
51. Семейство Cymbaloporidae
52. Семейство Rotaliidae
53. Семейство Calcarinidae
54. Семейство Miscellaneidae
55. Семейство Nummulitidae
    Подсемейства: Nummulitinae, Siderolitinae, Heterostegininae
56. Семейство Miogypsinidae
57. Семейство Orbitoididae
    Подсемейства: Omphalocyclinae, Orbitoidinae, Pseudorbitoidinae, Clypeorbinae, Lepidorbitoidinae
58. Семейство Discocyclinidae
59. Семейство Amphisteginidae
60. Семейство Helicolepidinidae
61. Семейство Lepidocyclinidae

СИСТЕМА В. ПОКОРНОГО, 1958

Классификация М. Глесснера была полностью воспринята чешским палеонтологом В. Покорным (Pokorný, 1954) в его очень обстоятельной сводке по микропалеонтологии. Основное внимание в ней уделяется

фораминиферам. Позднее В. Покорны (Pokorný, 1958) пересмотрел эту классификацию и внес соответствующие изменения и дополнения.

КЛАСС GRANULORETICULOSE

Отряд Foraminifera

I. Надсемейство Allogromiidea

II. Надсемейство Astrorhizidea

1. Семейство Saccamminidae
   Подсемейства: Psammosphaerinae, Saccammininae, Pelosininae
2. Семейство Astrorhizidae
3. Семейство Rhizamminidae
4. Семейство Hyperamminidae
   Подсемейства: Hyperammininae, Earlandiinae, Dendrophryinae, Moravammininae
5. Семейство Reophacidae
6. Семейство Ammodiscidae
   Подсемейства: Ammodiscinae, Rzehakininae
7. Семейство Tournayellidae
8. Семейство Lasiodiscidae
9. Семейство Archaediscidae

III. Надсемейство Lituolidea

10. Семейство Lituolidae
11. Семейство Loftusiidae
12. Семейство Textulariidae
13. Семейство Semitextulariidae
14. Семейство Trochamminidae
15. Семейство Tetrataxidae
    Подсемейства Tetrataxinae, Globivalvulininae
16. Семейство Verneuilinidae
    Подсемейства: Verneuilininae, Valvulininae, Ataxophragmiinae
17. Семейство Orbitolinidae
18. Семейство Endothyridae
    Подсемейства: Endothyrinae, Bradyininae

IV. Надсемейство Fusulinidea

19. Семейство Fusulinidae
    Подсемейства: Schubertellinae, Staffelininae, Boultoniinae, Fusulininae, Schwagerininae
20. Семейство Neoschwagerinidae
    Подсемейства: Verbeekininae, Neoschwagerininae

V. Надсемейство Miliolidea

21. Семейство Ophthalmidiidae
    Подсемейства: Cornuspirinae, Ophthalmidiinae, Nubeculariinae
22. Семейство Miliolidae
23. Семейство Peneroplididae
24. Семейство Alveolinidae
25. Семейство Keramosphaeridae

VI. Надсемейство Nodosariidea

26. Семейство Nodosariidae
27. Семейство Polymorphinidae
28. Семейство Enantiomorphinidae

VII. Надсемейство Buliminidea

29. Семейство Buliminidae
    Подсемейства: Turrilininae, Buliminiae, Reussellinae, Uvigerininae Plectofrondicularinae, Bolivininae
30. Семейство Cassidulinidae
31. Семейство Chilostomellidae
32. Семейство Nonionidae
33. Семейство Ellipsoidinidae

VIII. Надсемейство Spirillinidea

34. Семейство Spirillinidae
    Подсемейства: Spirillininae, Patellininae

IX. Надсемейство Rotaliidea

35. Семейство Discorbidae
    Подсемейства: Discorbinae, Siphoninae, Bagginiae, Anomalininae
36. Семейство Planorbulinidae
37. Семейство Rupertiidae
    Подсемейства: Rupertiinae, Homotrematinae
38. Семейство Pegidiidae
39. Семейство Cymbaloporidae
40. Семейство Ceratobuliminidae
41. Семейство Epistominidae
42. Семейство Robertinidae
43. Семейство Orbulinidae
44. Семейство Schackoinidae
45. Семейство Hantkeninidae
46. Семейство Globorotaliidae
47. Семейство Heterohelicidae
48. Семейство Amphisteginidae
49. Семейство Elphidiidae
50. Семейство Rotaliidae
51. Семейство Baculogypsinidae
52. Семейство Miscellaneidae
53. Семейство Nummulitidae
    Подсемейства: Nummulitinae, Heterostegininae
54. Семейство Orbitoididae
55. Семейство Pseudorbitoididae
56. Семейство Lepidorbitoididae
57. Семейство Discocyclinidae
58. Семейство Orbitoclypeidae
59. Семейство Helicolepidinidae
60. Семейство Lepidocyclinidae
61. Семейство Miogypsinidae

СИСТЕМА, ПРИНЯТАЯ В «ОСНОВАХ ПАЛЕОНТОЛОГИИ» (1959)

В 1959 г. коллективом советских микропалеонтологов была предложена новая система фораминифер, опубликованная в «Основах палеонтологии» (1959). При разработке этой классификации был решен вопрос о таксономическом ранге и систематическом положении фораминифер в целом. По предложению автора, фораминиферы были выделены в подкласс Foraminifera и вместе с радиоляриями в общей системе простейших расположены после амеб. Возведение в подкласс дало возможность избавиться от того дефекта, который имеется в классификации Дж. Кушмана: выделенные 50 семейств не сгруппированы, не имеют промежуточных подразделений, которые бы образовывали группы близко родственных семейств. Благодаря тому, что фораминиферы выделены в подкласс группы семейств, можно было объединить в отряды. Некоторые отряды близки по составу к надсемействам, данным в системе М. Глесснера. Но по количеству и объему они не вполне совпадают ни с отрядами Дж. Листера, ни с надсемействами М. Глесснера, Ж. Сигаля и других, хотя при установлении отрядов учитывались данные всех предшествующих авторов.

В основу рассматриваемой классификации положены: характер стенки, тип строения раковины, развитие дополнительного скелета, системы каналов, устья; учитывался также адаптивный характер изменения строения раковины, т. е. классификация основывалась на сочетании признаков, имеющих относительный характер — морфологический критерий. При этом выяснялось также появление групп во времени, учитывалось индивидуальное развитие раковин, т. е. данные онтогенетического развития — геохронологический, а также географический и экологический критерии. Автором было выдвинуто предложение о выделении в подклассе фораминифер тринадцати отрядов, представляющих собой более или менее естественные группы, отражающие основные направления филогенетического развития. Не была установлена принадлежность к какому-либо из отрядов лишь четырех семейств (Chilostomellidae, Archaediscidae, Lasiodiscidae и Spirillinidae), которые включены в состав подкласса как «семейства неясного положения».

При разработке систематики фораминифер приняты во внимание классификационные схемы, существовавшие ранее и разобранные выше, а также новейшие данные изучения подкласса. Ниже излагаются в общем виде соображения автора в части объема отрядов фораминифер.

1-й отряд — **Allogromiida**. Формы с псевдохитиновой примитивного строения раковиной, в ископаемом состоянии неизвестны.

2-й отряд — **Astrorhizida**. Примитивные формы с агглютинированной, секреционной известковой или смешанного состава раковиной (агглютинированной с секреционным цементом). Раковины по типу строения неправильные или одноосные. Септация развивается только у наиболее высокоорганизованных представителей отряда (семейство Reophacidae).

3-й отряд — **Ammodiscida**. Примитивные, спирального типа строения, неправильно клубковидные и спирально-плоскостные формы, без септации (Ammodiscidae), с незначительной септацией (Tournayellidae) и с достаточно развитой септацией (Lituolidae).

Стенка обычно агглютинированная с секреционным цементом, но у некоторых форм чисто секреционная известковая.

4-й отряд — **Endothyrida**. Стенка преимущественно секреционная известковая, часто дифференцированная в текстурном отношении. Навивание плектогироидное или спирально-плоскостное. Нередки дополнительные скелетные образования (некоторые Endothyridae), у других — сложное строение присептальных участков раковины (Bradyinidae).

5-й отряд — **Fusulinida**. Стенка секреционная известковая, относи-

тельно простая у низших форм и сложно дифференцированная у высших. Раковина спирально-плоскостная, нередко с плектогироидным началом навивания. У некоторых специализированных форм последний оборот развернутый. Развиваются от сжатых в направлении оси форм из семейства Ozawainellidae, близких к Endothyridae, через шаровидные; веретеновидные до субцилиндрических, иногда сильно вытянутых. В процессе эволюции размеры значительно увеличиваются, вырабатываются внутренние опорные дифференцировки: складчатость септ у Fusulinidae и Schwagerinidae (отчасти у Schubertellidae) или вторичные перегородки у Neoschwagerinidae. Характерно развитие дополнительных скелетных образований, особенно хомат и парахомат.

6-й отряд — **Textulariida**. Характерно спирально-винтовое двухрядное строение раковины, на начальной стадии иногда спирально-плоскостное. Стенка агглютинированная, обычно с секреционным цементом или известковая секреционная. Возможно, сборная группа: многие палеозойские формы не имеют спирально-плоскостного отдела, стенка раковины у них двухслойная с прозрачным внутренним слоем, образованным радиально-ориентированными кристаллами кальцита.

7-й отряд — **Ataxophragmiida.** Объединяет преимущественно агглютинированные формы или с трохоидной (спирально-конической у Trochamminidae), или со спирально-винтовой многорядной или трехрядной раковиной (Ataxophragmiidae). У наиболее специализированных форм (Orbitolinidae) камеры с вторичными перегородками.

8-й отряд — **Miliolida.** Стенка секреционная, известковая, состоящая из беспорядочно ориентированных кристалликов кальцита. Раковина по типу строения спирально-плоскостная (Cornuspiridae, Ophthalmidiidae, Peneroplidae и Alveolinidae) или правильно клубковидная (Miliolidae).

9-й отряд — **Lagenida**. Стенка секреционная известковая из радиально ориентированных кристаллов кальцита, стекловидная, обычно тонкая и очень тонкопористая. У большинства устье лучистое, иногда круглое или щелевидное. Тип строения у Nodosariidae одноосный или спирально-плоскостной, в виде исключения — трохоидный, у Polymorphinidae — спирально-винтовой, у Enantiomorphinidae — спирально-плоскостной или одноосный с очередным в том и другом случае расположением камер.

10-й отряд — **Rotaliida**. Обнимает, как правило, спирально-конические формы трохоидного строения, в виде исключения (Nonionidae, большинство Elphidiidae, Hantkeninidae) — спирально-плоскостные. Стенка известковая пористая. У наиболее высокоорганизованных — система каналов. Развитие по типу адаптивной радиации в различных направлениях.

11-отряд — **Nummulitida**. Крупные спирально-плоскостные и циклические формы с развитым, как правило, дополнительным скелетом. Обычна система каналов. Отряд распадается на две естественные группы: Nummulitidae и семейства, близкие к Orbitoididae.

12-й отряд — **Buliminida**. Спирально-винтовые многорядные, трехрядные и двухрядные формы (Buliminidae, Pleurostomellidae), в последнем случае иногда свернутые по спирали (Cassidulinidae)[15]. Некоторые аберрантные представители однорядные и даже однокамерные (*Oolina* из Buliminidae). Стенка секреционная известковая, прободенная, как правило, тонкая и стекловидно-прозрачная.

13-й отряд — **Heterohelicida**. Спирально-винтовые, двухрядные в основном формы, имеющие иногда, в отличие от Buliminida, спирально-плоскостной начальный отдел. Стека секреционная известковая, прободенная, обычно тонкая.

---

[15] Двухрядные формы, свернутые по спирали, Н. А. Волошиновой (1970) и Х. М. Саидовой (1970) выделяются в отряд Cassidulinida (*Прим. ред.*).

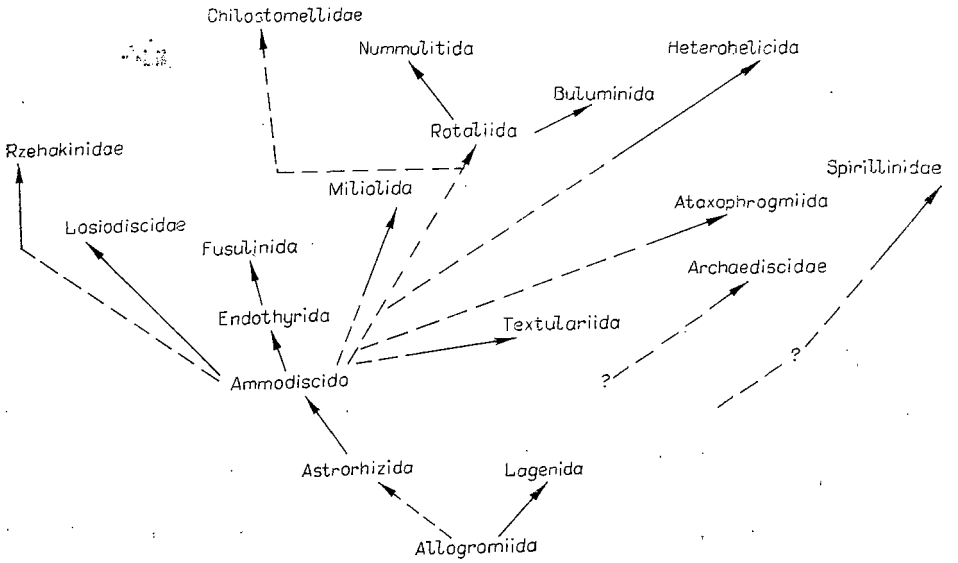


Рис. 54. Схема родственных отношений между отрядами и некоторыми семействами фораминифер (Фурсенко, 1959).

Неясного положения семейства: Chilostomellidae, Archaediscidae, Lasiodiscidae и Spirilinidae. Современные представители последнего из этих семейств существенно отличаются от всех прочих фораминифер по наличию амебоидных (а не жгутиковых) гамет.

Родственные отношения между отдельными отрядами и семействами фораминифер во многом еще остаются неясными. На рис. 54 эти отношения показаны лишь приблизительно. Исходными для всего подкласса служили формы с хитиноидной раковиной, объединенные в отряде Allogromiida, известном лишь по современным его представителям. Возможно, что непосредственно от Allogromiida взяли начало Astrorhizida как с агглютинированной, так и с известковой раковиной, а также Lagenida. Ammodiscida произошли, по-видимому, от Astrorhizida. Большинство прочих отрядов — Endothyrida, Miliolida, Textulariida, Ataxophragmiida, а также, возможно, семейства Archaediscidae, Lasiodiscidae и Spirillinidae взяли начало от Ammodiscida. Происхождение Rotaliida и Heterohelicida и особенно семейство Chilostomellidae остается неясным. Возможно, корни этих отрядов следует искать также среди Ammodiscida. Отряд Fusulinida происходит от Endothyrida. Buliminida и Nummulitida являются потомками Rotaliida.

ПОДКЛАСС FORAMINIFERA

Отряд Allogromiida

Отряд Astrorhizida

I. Надсемейство Astrorhizidea

1. Семейство Astrorhizidae
2. Семейство Rhizamminidae
3. Семейство Saccamminidae
   Подсемейства: Psammosphaerinae, Saccammininae, Webbinellinae
4. Семейство Hyperamminidae
   Подсемейства: Hyperammininae, Dendrophryinae
5. Семейство Reophacidae

II. Надсемейство Parathuramminidea

6. Семейство Parathuramminidae
7. Семейство Caligellidae
8. Семейство Neusinidae

Отряд Ammodiscida

III. Надсемейство Ammodiscidea

9. Семейство Ammodiscidae
   Подсемейства: Ammodiscinae, Tolypammininae

IV. Надсемейство Tournayellidea

10. Семейство Tournayellidae
Подсемейства: Tournayellinae, Forschiinae

V. Надсемейство Lituolidea

11. Семейство Lituolidae
Подсемейства: Haplophragmellinae, Lituolinae

12. Семейство Silicinidae
Подсемейства: Involutininae, Rzehakininae

Отряд Endothyrida

13. Семейство Endothyridae
Подсемейства: Endothyrinae, Chernyshinellinae, Plectogyrinae, Endothyranopsinae

14. Семейство Bradyinidae

15. Семейство Mesoendothyridae

16. Семейство Spirocyclinidae

Отряд Fusulinida

VI. Надсемейство Fusulinidea

17. Семейство Ozawainellidae
Подсемейства: Staffellinae, Ozawainellinae

18. Семейство Fusulinidae
Подсемейства: Fusulinellinae; Fusulininae, Eofusulininae

19. Семейство Schubertellidae
Подсемейства: Schubertellinae, Boultoniinae

20. Семейство Schwagerinidae
Подсемейства: Schwagerininae, Polydiexodininae

VII. Надсемейство Verbeekinidea

21. Семейство Verbeekinidae

22. Семейство Neoschwagerinidae

Отряд Textulariida

23. Семейство Textulariidae
Подсемейства: Palaeotextulariinae, Textulariinae

Отряд Ataxophragmiida

24. Семейство Trochamminidae

25. Семейство Ataxophragmiidae
Подсемейства: Verneuillininae; Valvulininae, Ataxophragmiinae

26. Семейство Orbitolinidae

27. Семейство Placopsilinidae
Подсемейства: Placopsilininae, Coscinophragminae

28. Семейство Tetrataxidae

29. Семейство Biseriamminidae

Отряд Miliolida

VIII. Надсемейство Miliolidea

30. Семейство Cornuspiridae

31. Семейство Ophthalmidiidae

32. Семейство Miliolidae

IX. Надсемейство Alveolinidea

33. Семейство Peneroplidae

34. Семейство Alveolinidae

Отряд Lagenida

35. Семейство Lagenidae
Подсемейства: Umbellinae, Lageninae, Colaniellinae, Nanicellinae, Lenticulininae

36. Семейство Enantiomorphinidae

37. Семейство Polymorphinidae
Подсемейства: Polymorphininae, Ramulininae

38. Семейство Pseudopalmulidae

Отряд Rotaliida

X. Надсемейство Discorbidea

39. Семейство Discorbidae
Подсемейства: Discorbinae, Bagginiinae, Eponidinae

40. Семейство Siphoninidae
Подсемейства: Siphonininae, Almaeninae

41. Семейство Pseudoparrellidae

42. Семейство Chapmaniidae

XI. Надсемейство Ceratobuliminidea

43. Семейство Epistominidae

44. Семейство Ceratobuliminidae

45. Семейство Robertinidae

46. Семейство Asterigerinidae

XII. Надсемейство Nonionidea

47. Семейство Anomalinidae
Подсемейства: Anomalininae, Cibicidinae

48. Семейство Nonionidae
Подсемейства: Nonioninae, Nonionellinae, Melonisinae

49. Семейство Planorbulinidae

50. Семейство Rupertiidae

51. Семейство Victoriellidae

52. Семейство Homotremidae

53. Семейство Cymbaloporettidae

XIII. Надсемейство Globigerinidea

54. Семейство Globigerinidae
Подсемейства: Globigerininae, Orbulininae, Pulleniatininae, Candeininae

55. Семейство Hantkeninidae

56. Семейство Globorotaliidae
Подсемейства: Globotruncaninae, Globorotaliinae; Rugoglobigerininae

XIV. Надсемейство Rotaliidea

57. Семейство Rotaliidae

58. Семейство Elphidiidae
Подсемейства: Elphidiinae, Cribroelphidiinae

Отряд Nummulitida

59. Семейство Nummulitidae
Подсемейства: Nummulitinae, Miscellaneinae, Siderolitinae, Heterostegininae

60. Семейство Miogypsinidae

61. Семейство Orbitoididae
Подсемейства: Omphalocyclininae, Orbitoidinae, Pseudorbitoidinae; Lepidorbitoidinae

62. Семейство Discocyclinidae
Подсемейства: Discocyclininae, Orbitoclypeinae

63. Семейство Lepidocyclinidae
Подсемейства: Helicolepidininae, Lepidocyclininae

Отряд Buliminida

64. Семейство Buliminidae
Подсемейства: Buliminellinae, Virguliininae; Baggatellinae, Bulimininae, Reussellinae, Caucasininae, Uvigerininae

65. Семейство Pleurostomellidae

66. Семейство Cassidulinidae

Отряд Heterohelicida

67. Семейство Bolivinitidae
Подсемейства: Bolivininae, Bolivinitinae, Plectofrondiculariinae, Lacosteininae

68. Семейство Heterohelicidae

69. Семейство Chilostomellidae
Подсемейства: Allomorphininae, Chilostomellinae, Seabrookiinae, Allomorphinellinae; Sphaeroidininae

70. Семейство Archaediscidae

71. Семейство Lasiodiscidae

72. Семейство Spirillinidae
Подсемейства: Spirillininae, Patelliniнae

СИСТЕМА, ПРИНЯТАЯ В «TREATISE ON INVERTEBRATE PALEONTOLOGY» (LOEBLICH, TAPPAN, 1964)

Заслуживает внимания система фораминифер, разработанная известными американскими микропалеонтологами А. Р. Лебликом и Х. Тэппен (Loeblich, Tappan, 1961, 1964). Эти исследователи, по их словам, опираются на совокупность новейших данных по морфологии, жизненному циклу, биологии и физиологии ризопод и используют «достижения в наших познаниях простейших» из работ, подвергающих ревизии систему Дж. Кушмана. К таким работам А. Леблик и Х. Тэппен относят, наряду со сводками Ж. Сигаля (Sigal, 1952), Ж. Ле Кальвец (Le Calvez, 1953) и В. Покорного (Pokorny, 1958), также «Основы палеонтологии» (1959). В работе А. Леблика и Х. Тэппен (Loeblich, Tappan, 1964) помимо нововведений формального — номенклатурного характера, имеется оригинальная попытка усовершенствовать систему фораминифер по существу, полнее использовать систематические признаки и лучше отразить родство между отдельными группами фораминифер. Многое, однако, в их предложениях остается дискуссионным. Так, например, А. Леблик и Х. Тэппен разделили текстуляриидей, исходя только из характера структуры стенки, так что одни из них попали в надсемейство Lituolacea, другие — в Endothyracea. Исследователи мезозойских и кайнозойских фораминифер отлично знают, как практически иногда трудно сказать, имеем ли мы дело с родом *Anomalina* или с родом *Cibicides*. У А. Леблика и Х. Тэппен же *Anomalina* попадает в одно надсемейство, а *Cibicides* — в другое, т. е. естественная группа разбивается искусственно на две разные группы. Следовательно, надо учитывать относительность морфологических признаков и не фетишизировать их, связывать становление признаков с условиями развития и детально изучать группу в ее сложном эволюционном развитии.

Отряд Foraminiferida

Подотряд Allogromiina

I. Надсемейство Lagynacea

1. Семейство Lagynidae
2. Семейство Allogromiidae

Подотряд Textulariina

II. Надсемейство Ammodiscacea

3. Семейство Astrorhizidae
   Подсемейства: Astrorhizinae, Rhizammininae, Hippocrepininae, Botellininae, Dendrophryinae
4. Семейство Schizamminidae
5. Семейство Saccamminidae
   Подсемейства: Psammosphaerinae, Saccammininae, Hemisphaerammininae, Diffusilininae
6. Семейство Ammodiscidae
   Подсемейства: Ammodiscinae, Tolypammininae

III. Надсемейство Lituolacea

7. Семейство Hormosinidae
   Подсемейства: Aschemonellinae, Hormosininae, Cribrotininae
8. Семейство Nouriidae
9. Семейство Rzehakinidae
10. Семейство Lituolidae
    Подсемейства: Haplophragmoidinae; Sphaerammininae, Cyclammininae; Spirocyclininae, Loftusiinae, Lituolinae, Placopsilininae, Coscinophragmatinae
11. Семейство Textulariidae
    Подсемейства: Spiroplectammininae; Textulariinae, Pseudobolivininae, Plectorecurvoidinae, Tawitawiinae
12. Семейства: Trochamminidae
    Подсемейства: Trochammininae, Remaneicinae
13. Семейство Ataxophragmiidae
    Подсемейства: Verneuilininae, Globotextulariinae, Valvulininae, Ataxophragmiinae.
14. Семейство Pavonitinidae
    Подсемейства: Pfenderininae, Pavonitininae
15. Семейство Discocyclinidae
    Подсемейства: Cyclolininae, Discocyclininae
16. Семейство Orbitolinidae

Подотряд Fusulinina

IV. Надсемейство Parathuramminacea

17. Семейство Parathuramminidae
18. Семейство Caligellidae
19. Семейство Moravamminidae
    Подсемейства: Earlandiinae, Moravammininae

V. Надсемейство Endothyracea

20. Семейство Nodosinellidae
    Подсемейства: Tuberitininae, Umbellininae, Nodosinellinae
21. Семейство Colaniellidae
22. Семейство Phychocladiidae
    Подсемейства: Ptychocladiinae, Stacheiinae
23. Семейство Paleotextulariidae
24. Семейство Semitextulariidae
25. Семейство Tetrataxidae
26. Семейство Biseriamminidae
27. Семейство Tournayellidae
28. Семейство Endothyridae
    Подсемейства: Loeblichiinae, Endothyrinae, Haplophragmellinae, Endothyranopsinae, Bradyininae
29. Семейство Archaediscidae
30. Семейство Lasiodiscidae

VI. Надсемейство Fusulinacea

31. Семейство Ozawainellidae
32. Семейство Staffellidae
33. Семейство Fusulinidae
    Подсемейства: Schubertellinae, Fusulininae, Schwagerininae
34. Семейство Verbeekinidae
    Подсемейства: Verbeekininae, Neoschwagerininae

Подотряд Miliolina

VII. Надсемейство Miliolacea

35. Семейство Squamulinidae
36. Семейство Fisherinidae
    Подсемейства: Cyclogyrinae, Fisherininae, Calcivertellinae
37. Семейство Nubeculariidae
    Подсемейства: Nubeculariinae, Ophthalmidiinae, Spiroloculininae, Nodobaculariinae, Discospirininae
38. Семейство Miliolidae
    Подсемейства: Quinqueloculininae, Miliolinellinae, Miliolinae, Fabulariinae, Tubinellinae
39. Семейство Barkerinidae
40. Семейство Soritidae
    Подсемейства: Peneroplinae, Meandropsininae, Rhapydionininae, Archaiasinae, Soritinae, Keramosphaerinae
41. Семейство Alveolinidae

Подотряд Rotaliina

VIII. Надсемейство Nodosariacea

42. Семейство Nodosariidae
Подсемейства: Nodosariinae, Plectofrondicularíinae, Lingulininae

43. Семейство Polymorphinidae
Подсемейства: Polymorphininae, Webbinellinae, Ramulininae

44. Семейство Glandulinidae
Подсемейства: Glandulininae, Seabrookiinae, Oolininae

IX. Надсемейство Buliminacea

45. Семейство Turrilinidae
Подсемейства: Turrilininae, Lacosteininae

46. Семейство Sphaeroidinidae

47. Семейство Bolivinitidae

48. Семейство Islandiellidae

49. Семейство Eouvigerinidae

50. Семейство Buliminidae
Подсемейства: Bulimininae, Pavoninininae

51. Семейство Uvigerinidae

X. Надсемейство Discorbacea

52. Семейство Discorbidae
Подсемейства: Discorbinae, Bagginininae

53. Семейство Glabratellidae

54. Семейство Siphoninidae

55. Семейство Asterigerinidae

56. Семейство Epistomariidae

XI. Надсемейство Spirillinacea

57. Семейство Spirillinidae
Подсемейства: Spirillininae, Patellininae

58. Семейство Rotaliellidae

XII. Надсемейство Rotaliacea

59. Семейство Rotaliidae
Подсемейства: Rotaliinae, Cuvillierininae, Chapmanininae Pegidiinae, Rupertininae

60. Семейство Calcarinidae

61. Семейство Elphidiidae
Подсемейства: Elphidiinae, Faujasininae

62. Семейство Nummulitidae
Подсемейства: Nummulitinae, Cycloclypeinae

63. Семейство Miogypsinidae

XIII. Надсемейство Globigerinacea

64. Семейство Heterohelicidae
Подсемейства: Guembelitriinae, Heterohelicinae

65. Семейство Planomalinidae

66. Семейство Schackoinidae

67. Семейство Rotaliporidae
Подсемейства: Hedbergellidae, Rotaliporinae

68. Семейство Globotruncanidae

69. Семейство Hantkeninidae
Подсемейства: Hastigerininae, Hantkenininae, Cassigerinellinae

70. Семейство Globorotaliidae

71. Семейство Globigerinidae
Подсемейства: Globigerininae, Sphaeroidinellinae, Orbulininae, Catapsydracinae

XIV. Надсемейство Orbitoidacea

72. Семейство Eponidinidae

73. Семейство Amphisteginidae

74. Семейство Cibicididae
Подсемейства: Planulininae; Cibicidinae

75. Семейство Planorbulinidae

76. Семейство Acervulinidae

77. Семейство Cymbaloporidae

78. Семейство Homotrematidae
Подсемейства: Homotrematinae; Victoriellinae

79. Семейство Orbitoididae

80. Семейство Discocyclinidae

81. Семейство Lepidocyclinidae
Подсемейства: Lepidocyclininae; Helicolepidininae

82. Семейство Pseudorbitoididae

XV. Надсемейство Cassidulinacea

83. Семейство Pleurostomellidae
Подсемейства: Pleurostomellinae, Wheelerellinae

84. Семейство Annulopatellinidae

85. Семейство Caucasinidae
Подсемейства: Fursenkoininae, Caucasininae

86. Семейство Delosinidae

87. Семейство Loxostomidae

88. Семейство Cassidulinidae

89. Семейство Involutinidae

90. Семейство Nonionidae
Подсемейства: Chilostomellinae, Nonioninae

91. Семейство Alabaminidae

92. Семейство Osangulariidae

93. Семейство Anomalinidae
Подсемейства: Anomalininae, Almaeninae

XVI. Надсемейство Carterinacea

94. Семейство Carterinidae

XVII. Надсемейство Robertinacea	Подсемейства: Ceratobulimininae, Epistomininae
95. Семейство Ceratobuliminidae	96. Семейство Robertinidae

По мнению А. Леблика и Х. Тэппен, их классификация отвечает более высокому этапу изучения фораминифер, нежели классификация, приведенная в «Основах палеонтологии». С точки зрения автора, появление классификации А. Леблика и Х. Тэппен представляет, скорее, предложение, параллельное нашему, а не крупный шаг вперед и не может заставить нас отбросить все наши представления. Поэтому мы будем разрабатывать систему фораминифер на основе нашей прежней системы, учитывая все ценные предложения, в том числе и те, которые содержатся в системе А. Леблика и Х. Тэппен.

Высшие таксоны в пределах подкласса фораминифер должны быть пересмотрены и уточнены. Этого требует развитие науки, обилие новых фактов. Выделение помимо отрядов еще и подотрядов даст возможность более гибко построить систему. В таком случае будут крупные отряды, отвечающие самым основным и самым главным направлениям филогенетического развития фораминифер, и вместе с тем в пределах отрядов можно будет выделить более частные направления развития в рамках подотрядов. Это в корне противоречит предложениям А. Леблика и Х. Тэппен, которые против «иерархии» таксономических подразделений, тогда как «иерархия» лучше всего отражает монофилетическое, дивергентное развитие той или иной группы.

Глава IV

КРИТЕРИИ СИСТЕМАТИКИ

Микропалеонтологический метод может способствовать решению задач стратиграфии, фациального анализа и палеогеографии лишь на основе правильных, точных видовых определений. Такие определения могут быть обеспечены лишь при условии решения общих проблем систематики, среди которых важное место занимает вопрос о критериях вида и более высоких таксономических единиц. Этот вопрос в общей постановке затрагивается в целом ряде известных работ (Комаров, 1940; Майр, Линсли, Юзингер, 1956; Кэйн, 1958; и др.). Применительно к ископаемым фораминиферам он рассматривается в статьях многих советских и зарубежных микропалеонтологов (Фурсенко, 1937, 1954, 1960; Герке, 1938, $1961_{1,2}$; Раузер-Черноусова, 1949_2, 1956; Миклухо-Маклай, 1956, 1961; Миклухо-Маклай, Раузер-Черноусова, Розовская, 1958; Рейтлингер, 1958, 1961; Глесснер (Claessner, 1945, 1948); Сигаль, 1956; Покорны (Pokorný, 1954, 1958; и др.).

По мнению автора (Фурсенко, 1950, 1954, 1958, 1960), при решении задач систематики фораминифер на палеонтологическом материале нельзя исходить из какого-либо одного критерия. Необходимо принимать во внимание их совокупность. Критерии эти следующие: морфологический (в основе своей — сравнительно-морфологический); геохронологический, исходящий из учета приуроченности данного вида к определенному отрезку геологического времени и практически опирающийся на данные стратиграфического положения находок; географический или критерий ареала и экологический или критерий физико-географических условий, определяющих существование вида и его адаптации, а также, наконец, критерий дискретности, т. е. наличие достаточно резко выраженных отличительных особенностей, под-

тверждающих самостоятельность данного вида. Перечисленные критерии соответствуют основным философским категориям: времени (геохронологический критерий) и пространства (географический критерий), а также категориям биологии: органического развития — эволюции (морфологический критерий) и, в известной мере, обмена веществ (экологический критерий).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ

Морфологические критерии в систематике фораминифер, так же как и для подавляющего большинства других групп организмов, имеют первостепенное значение, поскольку именно в строении, в смене форм организмов находит наиболее конкретное выражение процесс эволюционного развития. Морфологические особенности поддаются непосредственному изучению и могут служить отличительными признаками видов, родов, семейств и т. д. Никакие другие критерии, будучи использованными в отдельности, не дают возможности практически решать вопрос о том, с каким видом, родом, семейством и т. д. мы имеем дело. Первенство среди критериев систематики остается за морфологическим, хотя и нельзя мыслить этот последний вне конкретных условий геологического времени, вне определенного географического положения и вне известных пределов условий внешней среды, т. е. вне связи с прочими, принимаемыми нами, критериями.

Существенным является вопрос о неполноте морфологических критериев, особенно когда речь идет об ископаемых формах. Как хорошо известно, в ископаемом состоянии встречаются лишь раковины фораминифер. Ввиду несовершенства, как правило, способов сбора и консервирования, мы имеем возможность изучать у современных фораминифер, лишь, строение раковины. Полному морфологическому изучению подвергались лишь немногие представители интересующей нас группы. При этом многие работы, посвященные строению живого протоплазматического тела современных фораминифер, оказываются устаревшими. Еще меньшее число работ знакомит нас с циклом развития современных фораминифер и с явлениями их индивидуального развития. Более или менее полностью цикл развития изучен лишь у очень ограниченного числа современных родов: *Iridia* (Le Calves, 1938_1), *Peneroplis* (Winter, 1907), *Discorbis* (Myers, 1940), *Planorbulina* (Le Calvez, 1937, 1938_1), *Rotalia* (Hofker, 1930), *Elphidium* (=*Polystomella*) (Lister, 1895, 1903; Schaudinn, 1903), *Spirillina* (Myers, 1936), *Patellina* (Le Calvez, 1938_1, Myers, 1940). Для некоторых родов, кроме того, известны отдельные стадии жизненного цикла. Поскольку общее число известных родов ископаемых и современных фораминифер достигает одной тысячи, изученность их жизненных циклов, конечно, является недостаточной.

Открытие у фораминифер, по крайней мере, у наиболее высокоорганизованных их представителей, сложных явлений мейоза, предшествующих образованию поколения гамонтов, убедительно говорит о наличии хромосомной — генной наследственности у названных организмов. Допущение реализации генной наследственности при морфогенезе, в процессе становления фенотипа через цитоплазму не может вызвать особых возражений, а обусловленность некоторых фенотипических особенностей исключительно за счет наследственных структурных свойств цитоплазмы представляется весьма вероятной.

При оценке значения тех или иных систематических признаков фораминифер приходится исходить из чрезвычайно важного допущения, что особенности строения их раковин в какой-то мере адекватны ультрамикроскопическим (молекулярным) структурам ядерного аппарата

и цитоплазмы. Процесс морфогенеза раковин фораминифер следует в основном рассматривать как реализацию генетического кода. Наиболее существенными при решении вопросов систематики, исходя из общебиологических соображений, следует считать признаки, отражающие наиболее своеобразные, прочные и сложные особенности генотипа, а отнюдь не признаки, резко бросающиеся в глаза, но не имеющие жесткой наследственной основы в строении хромосом или цитоплазмы.

Несмотря на то, что морфогенез свойствен всем фораминиферам, наиболее яркие и интересные его проявления относятся к представителям этой группы с многокамерной раковиной, где в чрезвычайно определенной форме проявляется полимеризация с неоднократным повторным становлением фенотипа при образовании новых камер, сохраняющих, как правило, связь между собой. Многокамерность фораминифер может рассматриваться как особая форма полимерного строения, отдельные звенья (метамеры) обладают не только собственными независимыми морфологическими чертами, повторяющимися в подобной форме в последовательных метамерах, но и морфологическими особенностями, играющими важную роль для обеспечения возможностей существования полимерного целостного организма. Нередки случаи образования «межзвеньевых» (межметамерных) структур, в отношении которых трудно сказать, к предыдущему или последующему звену они относятся (форамены, внутрисептальные каналы и т. п.). Последовательные наслоения стенки у так называемых ламеллярных форм, спиральные каналы, пупочные выполнения и некоторые другие образования имеют отношение ко всему организму в целом или к значительной его части. Можно считать, что у фораминифер с многокамерной гномонической раковиной, составленной из ряда геометрически подобных и обычно постепенно возрастающих по мере добавления пространственных фигур, происходит неоднократная периодическая реализация наследственного кода.

Необходимо отметить, что в процессе становления многокамерной раковины характер реализации исходного кода может в той или иной мере изменяться. Наиболее резко эта особенность проявляется при образовании так называемых гетероморфных раковин, сочетающих в себе два, три или даже более типов строения. Соответственно может коррелятивно меняться и характер других признаков: строения устья, фораменов, дополнительного скелета и т. д. В данном случае, как и вообще для типа строения раковины, основную роль может играть наследуемая структура цитоплазмы, допускающая деформации в силу причин, возникающих эпигенетическим путем — изменений действия сил поверхностного натяжения и взаимодействия камер по мере роста и т. п. Вполне допустимо, однако, предположение о наследственно закрепленном изменении запрограммированного генетического кода, когда по ходу реализации некоторой основной матрицы от камеры к камере вносятся «поправки», изменяющие ход морфогенеза определенным образом.

С общих позиций сравнительной анатомии последовательные камеры многокамерной раковины, или, по крайней мере, скелетные образования, относящиеся к отдельным «метамерам», представляют собой гомологичные и вместе с тем гомодинамные образования, морфологическая природа которых, как и физиологические функции, тождественны. Однако у некоторых пелагических фораминифер наблюдается образование особого строения пузыревидной конечной камеры, являющейся, по-видимому, выводковой. У других же фораминифер упомянутые выше изменения в реализации генетического кода приводят к возникновению в онтогенезе новых структур, подчас не имеющих гомологов в ранее сформировавшихся частях раковины и, мало того, несущих новые функции.

Особый интерес представляют случаи выполнения определенной функции, в особенности механической, опорной, рассчитанной на сопротивление излому в том или ином направлении, неравнозначными морфологическими структурами. Особенно ярко подобные случаи проявляются в отряде Fusulinida: функциональная равноценность интенсивной складчатости и парахомат, этих последних и вторичных перегородок — стенок вторичных камерок и т. п.

Принадлежность данного рода или вида фораминифер к формам, характеризующимся тем или иным типом строения стенки — секреционным с известковым составом стенки и секреционным же со способностью к агглютинации посторонних частиц разного состава — является важным морфологическим критерием систематики фораминифер. Существенно то, что и тот и другой тип строения обусловлен особым для каждого из них способом образования камер или вообще стенки раковины. Совершенно иной вопрос — целесообразно ли выделять в особую систематическую группу все фораминиферы, отличающиеся способностью к агглютинации (Agglutinantia), и в другую группу все известковистые формы (Calcarea)?

С нашей точки зрения, нашедшей свое отражение в «Основах палеонтологии» (1959) и опирающейся на мнение ряда исследователей (Brady, 1881, 1884; Cushman, 1928, 1933, 1940, 1948; Galloway, 1933; Glaessner, 1945; Sigal, 1952; Pokorný, 1958), признак способности к агглютинации, при всем его таксономическом значении, не является абсолютным в том смысле, что в различных группах агглютинированные формы могут независимым путем давать начало известковистым формам, отличающимся исключительно секреционным способом образования раковины. Агглютинированный характер стенки, как правило, имеет значение признака семейства, реже отряда; лишь в виде исключения в одном и том же семействе могут сочетаться как формы с типично агглютинированными, так и с чисто известковыми раковинами. При этом агглютинационный способ образования раковины мы склонны рассматривать как более примитивный, а чисто секреционный (с инкрустацией псевдохитина минеральными солями) — как вторичный. Однако не исключена возможность, что некоторые древние группы с известковыми раковинами берут начало непосредственно от древнейших форм, исходных как для агглютинированных, так и для известковистых форм примитивных фораминифер с псевдохитиновой раковиной (род *Allogromia* и др.).

До сих пор остается неразрешенным вопрос о таксономическом значении структуры стенки раковины у агглютинированных форм в отношении размеров и характера слагающих стенку посторонних частиц. В той же мере остается неясным таксономическое значение природы агглютинированных обломков (минеральные зерна, их состав, органогенные частицы, их форма). Таксономическое значение в первую очередь зависит от решения вопроса об избирательной способности фораминифер в отношении состава идущих на построение раковины обломков и от наличия определенного материала в окружающей внешней среде. Как показывают наблюдения, избирательная способность у фораминифер относительная, поскольку один и тот же вид, в зависимости от характера грунта, на котором он обитает, может использовать несколько отличный материал, например, по величине зерна. Однако особенность данного вида использовать различный материал далеко не безгранична: она лимитируется известными пределами, характерными для данного вида (Щедрина, 1950; Siama, 1954). Избирательная способность может быть обусловлена не только наличием того или иного материала во внешней среде, но и состоянием организма, т. е. при наличии во внешней среде сходной смеси посторонних частиц, могущих идти на построение раковины; в одних случаях,

в зависимости от условий среды, будут выбираться частицы одних размеров, а в других (при иной температуре, солености и т. п.) —иных размеров.

Существенный морфологический критерий — микроструктура и микротекстура стенок, особенно у известковистых форм. Принципиально важным является то, насколько кристаллы кальцита, слагающие стенку раковины, закономерно ориентированы в пространстве (Wood, 1949). Несомненно, мы имеем дело с существенным морфологическим признаком, основой которого, бесспорно, являются какие-то физико-химические специфические свойства цитоплазмы, обеспечивающие в одном случае беспорядочную, а в другом — закономерно правильную ориентировку кристаллов кальцита.

Структура стенки раковины — важный систематический признак для известковистых форм, при этом представители целых семейств и даже отрядов могут обладать исключительно прободенными стенками. Однако возникновение известковистых — и притом прободенных, а также и непрободенных — форм происходило, очевидно, неоднократно и независимо в различных стволах филогенетического развития фораминифер. Правда, большинство фораминифер с непрободенной известковой стенкой раковины группируется в несколько родственных друг другу семейств и образует, возможно, одну естественную группу — отряд Miliolida.

Особого упоминания заслуживают сложные, отчасти структурные, а в основном текстурные особенности строения стенок раковин фузулинид. Процесс дифференциации однослойной, по-видимому, бесструктурной первичной стенки (протеки) на ряд слоев (наружный и внутренний текториумы, тектум и диафанотеку, кериотеку) является важнейшим процессом в филогенезе фузулинид, связанным с прогрессивным развитием скелета и увеличением его прочности.

Дифференциация стенки раковин фузулинид в какой-то мере отражает прогрессивное развитие структурных особенностей поверхностных слоев цитоплазмы. Известный уровень дифференциации стенки раковины соответствует определенному отрезку геологического времени и определенным этапам филогенеза. Отсюда напрашивается естественный вывод о таксономическом значении критерия структуры и текстуры стенки для систематики фузулинид (включая неошвагеринид): основные структурно-текстурные типы строения стенки характеризуют, как правило, отдельные подсемейства и даже семейства фузулинид (Раузер-Черноусова, 1955, 1958). Существенное значение характера слоистости стенки для систематики фораминифер отмечали А. Рейсс (Reuss, 1861) и В. Карпентер (Carpenter, Parker, Jones, 1862). Эта особенность использована З. Райссом (Reiss, 1957) в качестве важного критерия для выделения основных подразделений — надсемейств фораминифер. С нашей точки зрения, в работах З. Райсса отдается несколько одностороннее предпочтение признаку слоистости стенки, но его попытка подметить у фораминифер новые систематические признаки заслуживает серьезного внимания.

Весьма существенное значение имеют признаки одно-, двух- и многокамерности. Однокамерное строение является более примитивным. Наиболее простые однокамерные раковины, которые могут быть псевдохитиновыми, известковыми или агглютинированными, либо копируют форму амебоидного протоплазматического тела, либо, наоборот, придают ему определенную форму — цилиндрическую, овоидную и т. п. Такие раковины не отличаются принципиально от скелетных образований многих других простейших: раковинных амеб, некоторых жгутиконосцев и ресничных инфузорий. Однокамерное строение наблюдается у примитивных форм различных филогенетических ветвей — на начальных стадиях развития надсемейств таких отрядов, как Astrorhi-

zida, Legenida. Объединение всех однокамерных фораминифер, в одну систематическую группу с этой точки зрения не оправдывается. Известны случаи вторичной однокамерности, когда раковина образуется в результате отшнуровывания от многокамерного скелета (*Lagena, Oolina* и др.). Кроме того, следует отметить, что отдельные однокамерные раковины некоторых Saccaminidae образуют скопления (агрегаты), которые вряд ли можно рассматривать как естественный переход к многокамерности.

Двухкамерное строение характеризуется обособлением начальной камеры, обычно шаровидной, от второй камеры, обычно трубчатой. Вторая камера может быть либо прямолинейной, либо клубкообразно закрученной, спирально-плоскостной, либо трохоидной. Во всех этих случаях скелетный покров начальной камеры образуется так же, как у однокамерных раковин, а скелет трубчатой камеры формируется путем постепенного наслаивания скелетного вещества по краям устья. Двухкамерное строение имеет место в различных, подчас далеко отстоящих, филогенетических ветвях фораминифер — у отрядов Astrorhizida, Ammodiscida, Miliolida и, наконец, у представителей семейства Spirillinidae, занимающего среди фораминифер, по-видимому, несколько обособленное положение.

В процессе филогенетического развития образование многокамерных раковин происходит путем перехода от постепенного наращивания скелетного вещества через ритмичный рост к эпизодическому образованию новых камер раковины. В основе этого перехода лежит глубокая физиологическая перестройка всего режима жизни плазматического тела, как и процесса образования раковины, т. е. имеет место резкое обособление чисто вегетативных периодов жизни от периодов роста, во время которых происходит известное нарушение вегетативных функций. Переход к многокамерности происходит, видимо, независимо в ряде ветвей фораминифер (Astrorizida: Hyperamminidae — Reophacidae — Parathuremminidae — Calligellidae; Miliolida: Cornuspiridae — Ophthalmidiidae — Miliolidae). Очевидно, подобный переход имел место и среди Lagenida и в некоторых других отрядах фораминифер.

Несмотря на то, что ни однокамерные, ни двухкамерные, ни многокамерные фораминиферы не образуют естественных групп, признак одно-, двух- или многокамерности является важным для систематики отдельных отрядов, надсемейств и семейств фораминифер.

Тип строения раковины, т. е. пространственное расположение ее частей, является важным критерием систематики фораминифер, но опять-таки не универсальным, поскольку однотипные раковины могут возникать в процессе эволюции в различных филогенетических ветвях. Это относится в полной мере к раковинам одноосным, неправильно клубковидным, спирально-плоскостным, спирально-коническим, спирально-винтовым. Раковины правильно клубковидного строения свойственны одному семейству Miliolidae, объединяющему близкородственные формы, а раковины трохоидного типа характерны для двух естественных групп: Trochamminidae и Ataxophragmiidae, у которых наблюдается переход к спирально-винтовому строению, и для отряда Rotaliida, объединяющего исключительно трохоидные формы с прободенной известковой раковиной. Этот отряд представляет собой естественную группу даже в том случае, если выделить из его состава семейства, относимые З. Райссом (Reiss, 1957) к надсемействам Monolamellidea и Bilamellidea. Переход от трохоидного к спирально-винтовому строению имеет место и среди форм с прободенной известковой раковиной, поскольку есть основания предполагать, что отряд Buliminida берет начало от Rotaliida.

Строение устья является не менее важным признаком, чем рассмотренные выше. В этом отношении приходится полностью согласить-

ся с Дж. Кушманом (Cushman, 1933, 1935), М. Глесснером (Glaessner, 1945) и другими исследователями, придающими большое систематическое значение признаку строения устья. Отрицание Р. Боуэном (Bowen, 1957) значения этого признака основано на непонимании им относительной сущности морфологических критериев, никогда не являющихся абсолютными. Строение устья в отдельных случаях может быть признаком семейства, в других — рода, в третьих — вида. Известны случаи, когда различные камеры несут различного характера устья не только у одного и того же вида, но у одной и той же раковины (особи). При этом всегда наблюдаются закономерности, определяющие наличие того или иного типа строения устья или расположение последнего. Даже при наличии широкой индивидуальной изменчивости, беспорядочной случайности строения устья, вопреки мнению Р. Боуэна, не наблюдается. Несмотря на то, что у одной и той же раковины некоторых нодозарий могут быть устья различного строения, в том числе лучистого и в виде простого круглого отверстия, лучистые устья встречаются только у представителей близкородственных семейств Nodosariidae, Polymorphinidae и Enantiomorphinidae, объединяемых большинством советских микропалеонтологов в отряд Lagenida.

У Miliolidae простое устье — зияющее отверстие последней камеры, может быть усложнено наличием одного или нескольких зубов, различно расположенных и обусловливающих иногда вторичное расчленение устья на ряд отверстий. Характер зубов, как правило, является видовым признаком, подверженным, естественно, в пределах вида индивидуальной изменчивости, укладывающейся в известные рамки.

Расположение устья и изменение его расположения в процессе филогенеза имеют исключительно большое значение в систематике роталоидных фораминифер. Для этой группы, равно как и для представителей отряда Buliminida, важное значение (особенно в качестве признака родов) имеют различные сопровождающие устье пластинчатые и трубчатые образования, описанные Ф. Бротценом (Brotzen, 1942), Г. Хоглундом (Höglund, 1947) и Я. Гофкером (Hofker, 1951_2, 1954). Тщательное изучение этих образований значительно углубляет наши познания в области систематики и филогении наиболее сложно организованных фораминифер. В результате изучения устья и связанных с ним структур у Nonionidae и Elphidiidae В. А. Крашенинникову (1959) и Н. А. Волошиновой (1958, Волошинова и др., 1970) удалось заново пересмотреть систематику названных семейств.

Существенное значение в систематике фораминифер имеют такие признаки, как строение дополнительного скелета (в том числе различные скульптурные образования на поверхности раковины, неудачно называемые «орнаментацией»), особенности строения перегородок, частные особенности навивания у спиральных форм, сказывающиеся в различной степени инволютности оборотов в неодинаковом строении пупочной области и т. п. Все эти признаки имеют, однако, относительное значение. Они то по-разному и в неповторимой форме проявляются у раковин определенных фораминифер, то возникают в очень близкой, внешне сходной конвергентной форме в различных, подчас далеко друг от друга отстоящих, группах. Примером признаков первого типа могут быть хоматы фузулинид, присущие только некоторым и притом родственным друг другу представителям определенного отряда. Пример признаков второго типа — скелетные столбики, наблюдающиеся у фораминифер, не находящихся в прямом родстве, хотя и объединяемых более или менее условно в один отряд Nummulitida (семейства Nummulitidae, Discocyclinidae и др.). Следовательно, оценка систематического значения признаков должна быть строго дифференцированной и индивидуальной для каждого отдельного случая.

ОНТО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ

Особое значение в систематике фораминифер имеет онто-филогенетический критерий. Хорошо известно, что раковины многих фораминифер отличаются гетероморфностью (Фурсенко, 1933_1), т. е. имеют в какой-то мере неодинаковое строение на различных стадиях своего индивидуального развития. Это сказывается то в неодинаковом типе строения раковины, то в различиях образований дополнительного скелета, то в характере швов и т. п.

Принято считать, что у фораминифер, как и у других простейших (ресничных инфузорий, например, по Э. Форе-Фремье (Faure-Fremiet, 1904), А. В. Фурсенко (Furssenko, 1929), В. А. Догелю (1951) и многим другим), имеет место определенная закономерная связь между становлением формы в процессах филогенетического и ее индивидуального развитий. Эта закономерная связь укладывается в основном в рамки биогенетического закона, определяющего взаимоотношения между филогенезом и онтогенезом у многоклеточных животных. Большинством исследователей — А. В. Фурсенко (1937, 1950, 1958, 1959), М. Глесснером (Glaesner, 1945), Д. М. Раузер-Черноусовой (1949_2), В. Покорны (Pokorný, 1958) — биогенетический закон принимается с известными поправками. Ими допускается не только прямая рекапитуляция признаков в смысле первоначальной концепции Э. Геккеля (Haeckel, 1894), но и принимаются во внимание различные усложняющие обстоятельства, в частности учитывается возможность возникновения новых морфологических особенностей не только на последних стадиях индивидуального развития — путем «надставок» или анаболий, но и на более ранних стадиях этого развития — по типу архаллаксисов и девиаций (по Северцеву, 1939). В. Покорны (Pokorný, 1958), подчеркивая своеобразие индивидуального развития простейших в сравнении с онтогенезом многоклеточных, предлагает применительно к простейшим особые термины: псевдоархаллаксис, псевдодевиация, псевдоанаболия.

Биогенетический закон, с точки зрения автора, представляется общим законом, определяющим взаимосвязи между филогенетическим и индивидуальным развитием любых организмов, и поэтому нет особой необходимости прибегать к специальным терминам, когда речь касается простейших и в частности фораминифер. Родственные связи между родами и видами фораминифер, а также между их таксономическими подразделениями высшего ранга устанавливаются преимущественно на основании прямой рекапитуляции, поскольку возникновение новых морфологических признаков у фораминифер в подавляющем большинстве случаев происходит путем анаболий. Несмотря на то, что развитие путем анаболий представляет наиболее обычный путь в эволюции фораминифер, у этих последних имеют место случаи девиаций и архаллаксисов. Так, например, у многокамерных Lagenida, наиболее примитивные представители которых имеют одноосную раковину, спиральное строение в процессе эволюции возникает первоначально не на конечных стадиях индивидуального развития, а на ранних — по способу архаллаксиса или, во всяком случае, девиации. Любопытно, что у некоторых относительно высокоорганизованных позднеюрских нодозариид из группы *Lenticulina kasanzevi* (Furssenko et Polenova), по наблюдениям автора и Р. В. Гилевич (Фурсенко, Гилевич, 1965), начальный отдел раковины прогрессивно приобретает в филогенезе более резко выраженное спиральное строение (Фурсенко, 1949, 1950). Возникновение новых признаков по способу архаллаксиса наблюдается у четвертичных исландиеллид (Гудина, 1966).

Случаи архаллаксиса и девиации у палеозойских фораминифер приводит наряду с анаболиями и Д. М. Раузер-Черноусова (1949_2). Очень возможно, что так называемое квинквелокулиновое строение в отряде

Miliolida возникло первоначально также по способу архаллаксиса (или девиации) и лишь у некоторых высших представителей семейства Miliolidae, происшедших от *Quinqueloculina*, названное строение является палингенетической особенностью, проявляющейся на ранних стадиях индивидуального развития по всем правилам рекапитуляции.

ГЕОХРОНОЛОГИЧЕСКИЙ КРИТЕРИЙ

Определенные морфологические образования (в данном случае раковины фораминифер) являются результатом процесса филогенетического развития, происходящего во времени, а применительно к ископаемым формам — в течение многих веков геологического прошлого. Для этого требуется учитывать геохронологический критерий наравне с другими критериями систематики. Это необходимо для того, чтобы установить естественную последовательность возникновения форм и предотвратить возможность смешения морфологических рядов, установленных на основании применения одного лишь сравнительно-анатомического метода, с истинными филогенетическими рядами. Без учета геохронологического критерия могут возникнуть грубые ошибки в отношении различного рода рекуррентных форм, в случае резко выраженной конвергенции и т. п.; не родственные, а лишь внешне сходные формы, будучи взяты вне времени, могут быть ошибочно отождествлены между собой.

Для установления последовательности филогенетического развития, без чего немыслимо построение естественной системы, требуется тщательное изучение развития органических форм во времени на основе палеонтологического материала из детальных послойных сборов. В этом отношении заслуживают упоминания исследования, осуществленные советскими палеонтологами — Д. М. Раузер-Черноусовой (1961) и ее учениками, а также С. Е. Розовской (1950) и А. Д. Миклухо-Маклай (1959) — по фузулинидам и Е. А. Рейтлингер (1949, 1950, 1954) — по эндотиридам. Данные по филогенетическому развитию и систематике эндотирид и фузулинид, опубликованные в «Основах палеонтологии» (1959), основываются на послойном изучении многочисленных геологических разрезов различных регионов Советского Союза. При этом, естественно, учитывались и материалы зарубежных исследователей. С этой точки зрения большой интерес представляют также результаты изучения планктонных фораминифер (Субботина, 1953_2; Bolli, 1951; Bronnimann, Brown, 1955; и др.), а также общеизвестные и ставшие классическими работы по нуммулитам.

В работах по фораминиферам волжского яруса района Индерского озера, благодаря учету геохронологического и отчасти географического критериев, наряду с использованием морфологических признаков удалось показать своеобразие фауны фораминифер нижне- и средневолжского подъярусов в систематическом отношении (Фурсенко, Поленова, 1950; Фурсенко, Гилевич, 1965). Выяснилось, что вопреки мнению В. П. Казанцева (1934, 1936), опиравшегося исключительно на морфологические признаки, в составе ранне- и средневолжской фауны фораминифер почти нет широко распространенных во времени форм. Наоборот, большинство видов ограничено в своем распространении рамками подъяруса или даже его отдельных зон. Сравнение близких форм некоторых групп фораминифер (*Lenticulina muensteri* (Römer), *L. acutauricularis* (Fichtel et Moll), *Citharina harpa* (Römer), *Citharinella moelleri* (Uhlig)) из отложений более древних и более молодых, чем ранне- и средневолжские (от келловея до готерива), убеждают в самостоятельности ранне- и средневолжских видов, образующие звенья в определенных филогенетических ветвях, раз-

вивающихся в указанный отрезок геологического времени в бореальном европейском бассейне.

Необходимо учесть, что в то время, когда автору пришлось начинать свои исследования в области микропалеонтологии (в начале тридцатых годов), вообще господствовало ошибочное мнение о крайне консервативной природе фораминифер, почти якобы не изменяющихся в течение целых геологических периодов и даже эр. Борьба с этим мнением носила принципиальный характер, нужно было доказать несостоятельность этого мнения, так как от правильного решения вопроса зависела возможность использования фораминифер для практических целей стратиграфии (Фурсенко, 1934). При оценке объема видов в упомянутых работах по ранне- и средневолжским фораминиферам и при определении границ видов в основу была положена политипическая концепция. Во всех случаях, когда позволял материал, во внимание принималась внутренняя неоднородность вида.

Установленные принципы систематики получили дальнейшее приложение в опубликованных совместно с К. Б. Фурсенко работах автора (1960, 1961). В этих работах при описании видов, помимо морфологических признаков, учитывалось и стратиграфическое положение находок и их географическое распространение, что позволило не только охарактеризовать позднеэоценовую фауну фораминифер Белоруссии в систематическом отношении, но и определить ее положение среди других одновозрастных, а также более древних и более молодых фаун смежных, а отчасти и относительно удаленных областей.

Все перечисленные исследования являются примером плодотворного применения геохронологического критерия и, в связи с этим, необходимости широкого использования его в систематике фораминифер. Следует отметить, что даже при решении частных вопросов систематики было бы ошибочно ограничиваться лишь одним геохронологическим критерием. Так, например, несмотря на разновозрастность находок, они не могут быть отнесены к разным видам при наличии морфологического сходства, обусловленного общностью происхождения.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИТЕРИИ

Существенную роль в становлении форм организмов играет фактор ареала и географической изоляции тех или иных групп или видов организмов. Отсюда, естественно, вытекает необходимость учитывать географический критерий, понимаемый нами в узком хронологическом смысле. Практически этот критерий неотделим от экологического, поскольку в понятие географических условий неизбежно вкладываются представления об определенных условиях внешней среды. Географическое разобщение ареалов может учитываться и как самостоятельное явление. При развитии даже смежных ветвей в двух различных ареалах неизбежно у их представителей наблюдаются известные особенности, связанные с различиями биотической и абиотической среды. Это приводит к образованию географических рас, а в дальнейшем подвидов и даже видов. Общеизвестно, что среди фузулинид, глоботрунканид, нуммулитид, дискоциклинид и многих других фораминифер наблюдаются хорошо выраженные географические формы, вплоть до замещающих, викарирующих видов. Примечательно, что при тождестве родового состава не менее 90% общего числа видов фузулинид карбона и нижней перми являются специфическими для восточного и западного полушарий и не более 10% видов общие для обоих полушарий. Несколько бо́льший процент общих форм отмечается среди фораминифер верхнего мела и палеогена. Однако при общем сходстве родового состава среди морских неогеновых фораминифер Европы и Северной

Америки общие виды представляют редкое исключение. Непосредственное изучение современных фораминифер, особенно пелагических, показывает, что отдельные виды обладают определенными ареалами, которые зависят от условий внешней среды (Бараш, 1970; Беляева, 1975).

Экологический критерий является наиболее важным, поскольку условия внешней среды не только определяют расселение организмов, но и оказывают на них через посредство отбора моделирующее воздействие. К сожалению, вопросы экологии фораминифер, в особенности их палеоэкологии, изучены еще недостаточно. Большой интерес в этом отношении представляют исследования А. Би (Be, 1959_2), Д. Брэдшоу (Bradshaw, 1959), И. Ресиг (Resig, 1958) и др. Работы З. Г. Щедриной (1956, 1958), Х. М. Саидовой (1958, 1961, 1975), Т. С. Троицкой (1970, 1972, $1973_{1,2}$), А. В. Фурсенко, К. Б. Фурсенко (1968, 1970, 1971, 1972, 1973), Гудиной и др. (1975), которые можно рассматривать как пример использования данных экологического изучения фораминифер для систематики и выявления географического распространения этих организмов в морях, омывающих территорию Советского Союза.

Учет экологического критерия дает возможность не только выявлять зависимость присутствия или отсутствия тех или иных видов или родов фораминифер от определенных условий внешней среды, но и устанавливать причинную зависимость определенных морфологических особенностей от условий внешней среды. В этом отношении весьма показательны наблюдения над изменчивостью *Ammonia beccarii* (Linne) — эврифациальной формы, строение раковины которой значительно изменяется в зависимости от условий внешней среды (Щедрина, Майер, 1975). Можно принять как общее положение, что строение раковины фораминифер находится в известном соотношении с условиями внешней среды в качестве приспособления к этим последним. Сдвиг, т. е. изменение того или иного фактора или нескольких факторов биотической или абиотической среды в ту или иную сторону, приводит к тому, что определенная форма либо уходит из данной среды (или погибает), либо приспосабливается, изменяя при этом в какой-то мере свои морфологические особенности. Это отмечается в работе А. К. Богдановича (1947) по неогеновым милиолидам и Д. М. Раузер-Черноусовой (1955) и С. Е. Розовской (1950) по фузулинидам. Интересные данные по фациальной приуроченности фораминифер среднего карбона Русской платформы приводятся в работах Е. А. Ивановой (1958). Из всех этих работ, равно как и из трудов многочисленных зарубежных исследователей, следует вывод о невозможности глубоко разбираться в вопросах систематики в отрыве от решения вопроса о том, в каких конкретно условиях внешней среды происходило филогенетическое развитие той или иной группы. Вопросы экологии являются наиболее сложными в микропалеонтологии и требуют дальнейшего и притом длительного и весьма кропотливого изучения, к тому же комплексного в отношении ископаемых фораминифер, в сочетании с литологическими и геохимическими исследованиями в первую очередь.

Наряду с перечисленными критериями в систематике фораминифер вполне мыслимы и другие: численность (физиологический критерий плодовитости), дискретность и т. д. Не отрицая значения численности в качестве видового критерия, приходится, однако, признать его второстепенность при интерпретации палеонтологических материалов. Уровень плодовитости вида — физиологическая особенность — недоступна для изучения не только на ископаемых, но обычно и на современных фораминиферах из-за исключительных трудностей их культивирования при экспериментах. Дискретность, понимаемая как наличие хиатуса — разрыва между близкими видами, закрепленного экологической и географической изоляцией,— должна учитываться, если имеется уверенность в том, что мы располагаем однородным материалом.

Глава V

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ФОРАМИНИФЕР

Фораминиферы — наиболее крупный и разнообразный подкласс морских простейших животных, претерпевший большой и сложный путь эволюционного развития, начиная с кембрийского периода и включая современность. Благодаря этому встречающиеся в разновозрастных слоях земной коры виды фораминифер оказываются неодинаковыми: каждому моменту геологического прошлого земли отвечает в той или иной мере своеобразная фауна фораминифер, свои характерные виды. В современных морях обитают фораминиферы, отличные от ископаемых по своему строению и систематическому составу. Чем древнее ископаемая фауна, взятая в качестве предмета сравнения, тем сильнее отличается она от современной. Изменчивые во времени, хорошо сохраняющиеся в ископаемом состоянии, легко распознаваемые по своему строению различные виды фораминифер являются превосходными хронологическими документами, позволяющими определять относительный геологический возраст пластов земной коры, осуществлять стратиграфическое расчленение, а также сопоставлять в той или иной мере разобщенные разрезы.

Переходя к рассмотрению сложного процесса развития фораминифер в геологическом прошлом, необходимо отметить, что этот процесс может рассматриваться по меньшей мере с двух точек зрения. Во-первых, можно направить основное внимание на развитие фаун фораминифер в целом как определенных совокупностей видов, принадлежащих к различным родам и семействам. Подобное освещение вопроса можно назвать палеофаунистическим. Во-вторых, вполне естественно рассматривать историческое развитие тех или иных групп фораминифер — семейств, родов — как результат изменения видов, превращение их в новые виды, качественно отличные по признакам строения от своих предшественников. Такая точка зрения будет эволюционной, в собственном смысле слова — филогенетической.

В дальнейшем вопросы палеофаунистики будут неизбежно переплетаться с вопросами филогенетического развития интересующего нас подкласса простейших животных. Необходимо учитывать при этом недостаточную изученность развития фораминифер в геологическом прошлом, в результате чего не всегда удается надежно дифференцировать какими причинами вызваны изменения в последовательных фаунах этих организмов. В одних случаях мы можем иметь дело с результатом появления в данное время и в определенном месте новых пришельцев, вытеснивших или сменивших ранее существовавшие формы. В других случаях изменения в составе фаун могут быть обусловлены эволюционным развитием организмов, переходящих из одной последовательной во времени фауны в другую и претерпевающих при этом более или менее резкие изменения в своем строении. При смене фаун обычно имеют место одновременно явления обеих названных категорий.

Начиная с кембрия и до современного периода можно выделить, по меньшей мере, четыре основные, сменяющие друг друга во времени фауны фораминифер. Развитие этих фаун распадается на ряд этапов; для каждого из этапов могут быть выделены местные географические типы фаун фораминифер.

Для наиболее древней, архаической фауны фораминифер, существовавшей с кембрия и до девона включительно, характерно преобладание примитивных агглютинирующих фораминифер из семейств Astro-

rhizidae, Saccamminidae, Hyperamminidae, Ammodiscidae и др. Лишь на последнем этапе существования этой фауны, в позднем девоне, в ней появляются более высокоорганизованные элементы, отличающиеся многокамерными раковинами, их спиральным, подчас, строением, во многих случаях известковой стенкой, что редко наблюдается у фораминифер из более древних отложений; структура стенки у позднедевонских спиральных фораминифер иногда достигает значительной сложности. Некоторые из элементов позднедевонской фауны — наиболее прогрессивные — дают начало второй палеозойской фауне фораминифер, которую можно назвать фузулинидовой по преобладанию представителей одного из наиболее сложноорганизованных семейств фораминифер. В качестве непосредственных предков фузулинид принято рассматривать появляющихся в позднем девоне спирально-свернутых эндотирид с двухслойной стенкой и хорошо выраженными хоматами — спиральными валиками («грядками») скелетного вещества, тянущимися по бокам устьев последовательных камер раковины. Первые примитивные фузулиниды появляются в раннем карбоне, а наиболее специализированные представители этого семейства вымирают нацело на границе пермской и триасовой систем.

Было бы ошибкой предполагать, что в раннем карбоне и во всем позднем палеозое не имели развития другие семейства фораминифер. Во-первых, здесь продолжают существовать виды примитивных семейств с агглютинированной раковиной: Hyperamminidae, Saccamminidae, Ammodiscidae и др. Во-вторых, значительного развития достигают Paleotextulariidae и появляющиеся в девоне, как указано выше, Endothyridae. Вместе с ними в морях каменноугольного и пермского периодов обитают представители еще некоторых семейств, в том числе Nodosariidae, о которых будет речь ниже, а также Bradyinidae и др. Особого интереса заслуживает появление в поздней перми первых Miliolida (в отличие от некоторых зарубежных палеонтологов, большинство советских исследователей включает в семейство Miliolidae и так называемых Ophthalmidiidae). Все эти семейства в фаунах карбона и перми в большинстве случаев значительно уступают по своему систематическому разнообразию и обилию экземпляров отдельных видов фузулинидам, являющимся наиболее характерным элементом фаун фораминифер карбона и перми. Лишь в отдельных случаях фузулиниды не преобладают или даже вовсе отсутствуют, уступая место представителям других семейств.

Корни мезозойской фауны фораминифер — нодозариидовой, названной так по преимущественному развитию одного из наиболее разнообразных семейств фораминифер, приходится искать, как и корни фузулинидовой фауны, в позднем девоне, когда появляются первые нодозариды. Представители этого последнего семейства не достигают значительного развития в палеозое; в карбоне и перми встречаются лишь одноосные нодозариды, преимущественно *Nodosaria,* обычно относительно редкие. Известное обилие и разнообразие одноосных Nodosariidae отмечается лишь для некоторых слоев верхнего девона, для швагеринового горизонта верхнего карбона и для артинского яруса нижней перми. В поздней перми Nodosariidae впервые достигают настолько значительного развития, что становятся основным элементом в фаунах фораминифер эпиконтинентальных морей. Преобладание нодозариид в названных фаунах становится особо отчетливым благодаря тому, что фузулиниды, являющиеся наиболее характерным элементом позднепалеозойских фаун фораминифер, сохраняются в позднепермское время только в геосинклинальных бассейнах, в основном в области Тетиса, и покидают эпиконтинентальные моря. Сопровождающие нодозариид в позднепермских фаунах фораминифер Ammodiscidae и представители некоторых других семейств не играют значительной роли. Позднеперм-

ская эпоха характеризуется не только разнообразием видов нодозариид и относительным обилием представителей этого семейства, но и первым появлением спиральных форм.

Для мезозойской эры наиболее характерны спиральные представители семейства Nodosariidae, тогда как одноосные играют подчиненную роль. К первой половине мелового периода нодозариидовая фауна обогащается рядом элементов, принадлежащих другим семействам и частично имеющих корни в юрском периоде; некоторые из этих элементов дают начало наиболее характерным для четвертой фауны формам — представителям роталоидных фораминифер, достигающих значительного расцвета в позднем мелу и в кайнозое и отличающихся спирально-конической раковиной; сюда относятся семейства Rotaliidae, Globigerinidae, Globorotaliidae, Anomalinidae и некоторые другие. Заслуживают также упоминая позднемеловые Orbitoididae, главным образом позднемеловые Heterohelicidae, палеогеновые Nummulitidae и Discociclinidae, преимущественно кайнозойские Miliolidae (в узком смысле слова).

Необходимо отметить, что развивающаяся в конце позднего девона, особенно во франском веке, еще мало изученная фауна фораминифер отличается настолько значительным своеобразием, что в дальнейшем может встать вопрос о необходимости выделения особой самостоятельной девонской фауны в качестве крупного этапа в развитии подкласса фораминифер, наравне с архаической фауной силура, фауной позднего палеозоя, характеризующейся господством фузулинид, и более молодыми фаунами — мезозойской и кайнозойской. В таком случае придется говорить уже не о четырех, а о пяти основных фаунах фораминифер, сменяющих одна другую во времени.

Следует отметить еще одно обстоятельство. Если некоторые группы фораминифер, такие как семейство Fusulinidae, Orbitoididae и другие, не говоря о многих родах, исчезают в определенные моменты геологического прошлого с лица Замли, то иные продолжают существовать в течение ряда периодов, и присутствие их отмечается даже в современных фаунах; такова судьба многих примитивных групп — семейств и даже родов из числа агглютинирующих фораминифер, затем нодозариид, эпистоминид и многих других; эти группы теряют свое преобладающее, ведущее значение, но продолжают играть известную, хотя и подчиненную роль. Само собой разумеется, что виды, принадлежащие этим группам, эволюционируют и не отличаются столь широким стратиграфическим распространением, как роды и семейства.

Для смены основных известных нам фаун фораминифер, для всего хода развития этого интереснейшего подкласса простейших наиболее характерно зарождение каждой последующей фауны в виде едва заметных, но прогрессивных ростков в составе предшествующей фауны. Новые элементы, неодолимо развиваясь, навсегда оттесняют на второй план преобладающие, господствующие и наиболее специализированные элементы достигшей своего расцвета фауны и в конечном итоге дают начало новой фауне, качественно отличной от предыдущей. Проходят десятки миллионов лет и сходный процесс повторяется вновь на более высокой ступени. При этом сходство касается самого хода процесса: зарождение нового, прогрессивного в составе предшествующей фауны и быстрого развития этого нового в известный момент геологического времени, в ущерб господствовавшим доныне формам. Различным при этом оказывается систематический состав играющих основные роли групп организмов. Разумеется, неодинаковы и те внешние условия, в которых в каждом случае протекает смена фаун, не говоря уже о несходстве процесса в деталях.

Сказанное поясняется схемой (рис. 55), на которой показана смена основных намеченных нами фаун фораминифер во времени (но не филогенетическое развитие отдельных групп этого подкласса в геоло-

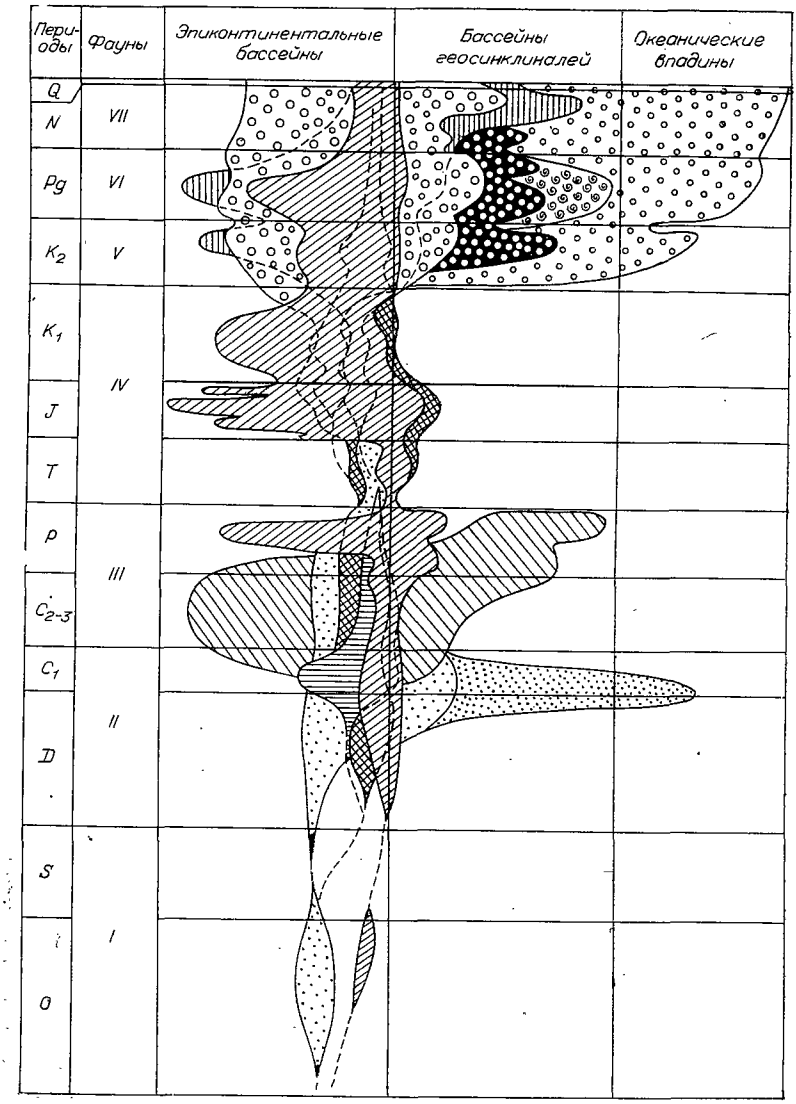
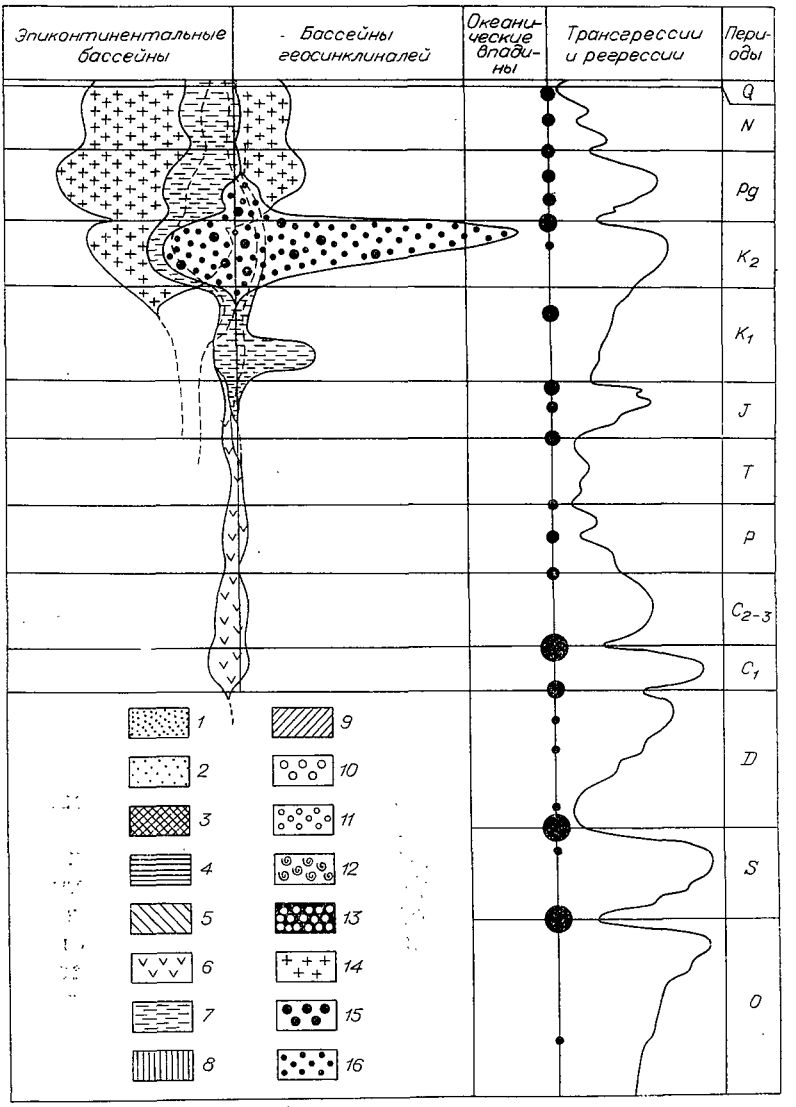


Рис. 55. Схема развития

I—VII — этапы развития фаун фораминифер на территории СССР: *I* — ордовик-зойский; *IV* — триасовый — раннемеловой; *V* — позднемеловой; *VI* — палеогеновый; минифер: *1* — Astrorhizida — бентосные формы; *2* — то же, планктонные; *3* — Ammo 8 — Miliolida; *9* — Lagenida; *10* — Rotaliida — бентосные формы; *11* — то же, планк Discociclinidae, Miogypsinidae); *14* — Buliminida; *15* — Heterohelicida — бентосные 1949, с небольшими изменениями) — распространение мороких трансгрессий (от зано время складкообразовательных движений

гическом прошлом). Эта общая закономерность в смене основных фаун фораминифер улавливается, может быть в несколько менее резко выраженной форме, и при переходе от одного подчиненного значения этапа в развитии фауны интересующего нас подкласса к другому такому же этапу. Так, для начального, отвечающего раннему карбону, этапа развития фузулинидовой фауны характерны примитивные чечевицеобразные формы. На границе со средним карбоном появляются шарообразные представители того же семейства, с хорошо выраженными спиральными обручами по бокам устьев — хоматами; здесь же появляются и веретеновидные формы, у которых в течение среднекаменноугольной эпохи перегородки между камерами становятся складчатыми. Чечевицеобразные формы теряют при этом свое значение. Подобным же об-



фаун фораминифер.

ский — силурийский; *II* — девонский — раннекаменноугольный; *III* — позднепалео- *VII* — неогеновый — современный. *1—16* — относительное развитие отрядов фора- discida; *4* — Endothyrida; *5* — Fusulinida; *6* — Textulariida; *7* — Ataxophragmiida; тонные; *12* — Nummulitida (сем. Nummulitidae); *13* — то же (сем. Orbitoididae, формы; *16* — то же, планктонные. Крайняя кривая справа (по Н. М. Страхову, носительные изменения площадей осадконакопления); черными кружками пока- различной интенсивности (Фурсенко, 1958).

разом кериотекальные (т. е. имеющие ячеистую стенку) и со складчатыми перегородками фузулиниды позднего карбона сменяют среднекарбоновых, имеющих стенку с прозрачным средним слоем, так называемой диафанотекой. С возникновением новых качественных отличий связано и появление раннепермских миселлин и арменин, у которых прочность стенки раковины обеспечивается не высоким уровнем развития складчатости септ — перегородок между камерами, а многочисленными спиральными обручами — парахоматами. Вместе с тем в раннепермское время фузулиниды с интенсивной складчатостью перегородок достигают наибольшей сложности строения; это парафузулины с базальными отверстиями, образующимися в местах соприкосновения складок перегородок, а также полидиэксодины с вторичными устьями.

Новые особенности строения отличают и позднепермских неошвагерин, суматрин и других фузулинид, имеющих сложную систему дополнительных внутренних перегородок — *септул; спиральных первого и* второго порядка и продольных осевого направления; здесь основная приспособительная особенность раковины, обеспечивающая ее скелетные опорные функции, проявляется опять-таки в совершенно новом качестве.

Возникновение новых качественно отличных особенностей строения раковин фораминифер происходит, как правило, еще в предшествующей фауне незаметно, путем накопления незначительных количественных изменений. Так, от раннекарбоновых фузулинид с едва выраженными утолщениями по бокам устьев берут начало среднекаменноугольные формы с хорошо выраженными хоматами. Подобным же образом от некоторых среднекаменноугольных форм, у которых неясная ячеистость стенки появляется сперва во внешних оборотах раковины, развиваются позднекарбоновые кериотекальные формы, с отчетливо во всех оборотах выраженным ячеистым строением и т. д.

Если обратиться к нодозариидам, достигающим расцвета в мезозойских отложениях, то здесь новым качеством, характеризующим эволюционный процесс, является возникновение спирального строения, что происходит, как указывалось, впервые в поздней перми. Исключительно интересен процесс становления периферического устья в ходе развития некоторых спиральных нодозариид: у рода *Robuloides* устье находится посреди септальной поверхности последней камеры, у мезозойских *Lenticulina* оно уже на периферии, у самого края раковины, т. е. в качественно отличном положении. В данном примере неясно, однако, может ли *Robuloides* рассматриваться как прямой предок *Lenticulina;* вероятнее, что это — побочная форма, имеющая совсем иное значение.

Исключительное разнообразие в развитии новых качественных отличий обнаруживается при изучении фораминифер верхнего мела и кайнозоя; эти отличия появляются, как правило, еще у прогрессивных представителей более древних мезозойских фаун. В качестве вновь приобретенных особенностей могут быть названы: спирально-коническое строение, которого не имели палеозойские фораминиферы; гроздевидное, но по существу спирально-коническое расположение шаровидных камер у *Globigerina;* плоские и двухкилеватые камеры у *Globotruncana,* не известных до верхнего мела и вымирающих на границе маастрихтского и датского веков; однокилеватые камеры, в основном, у кайнозойских *Globorotalia;* неправильное расположение камер у сидячих роталоидных форм и т. д.

При этом необходимо заметить, что формы с одним килем, крайне напоминающие глобороталий и едва ли правильно относимые в последнее время к глоботрунканам, появляются еще в сеномане, т. е. в самом начале позднемеловой эпохи. Есть основание предполагать, что эти формы происходят непосредственно от глобигерин (в широком понимании). Вероятно, эта линия развития однокилеватых форм (линия глобороталий) существовала в подавленном состоянии в течение почти всей последующей части позднемеловой эпохи; представителей этой линии из отложений моложе сеномана и древнее датского яруса мы до сих пор не знаем; начиная с датского яруса и особенно в палеогене глобороталии достигают значительного развития. Настоящие глоботрунканы уже на самых ранних стадиях своего эволюционного развития отличаются от «глобигерин» тем, что их раковина снабжена двумя едва намечающимися килями.

Линия глоботрункан, заканчивающая существование представителями с резко выраженной двухкилеватостью, возможно, параллельна линии глобороталий и независимо от этой последней взяла начало от

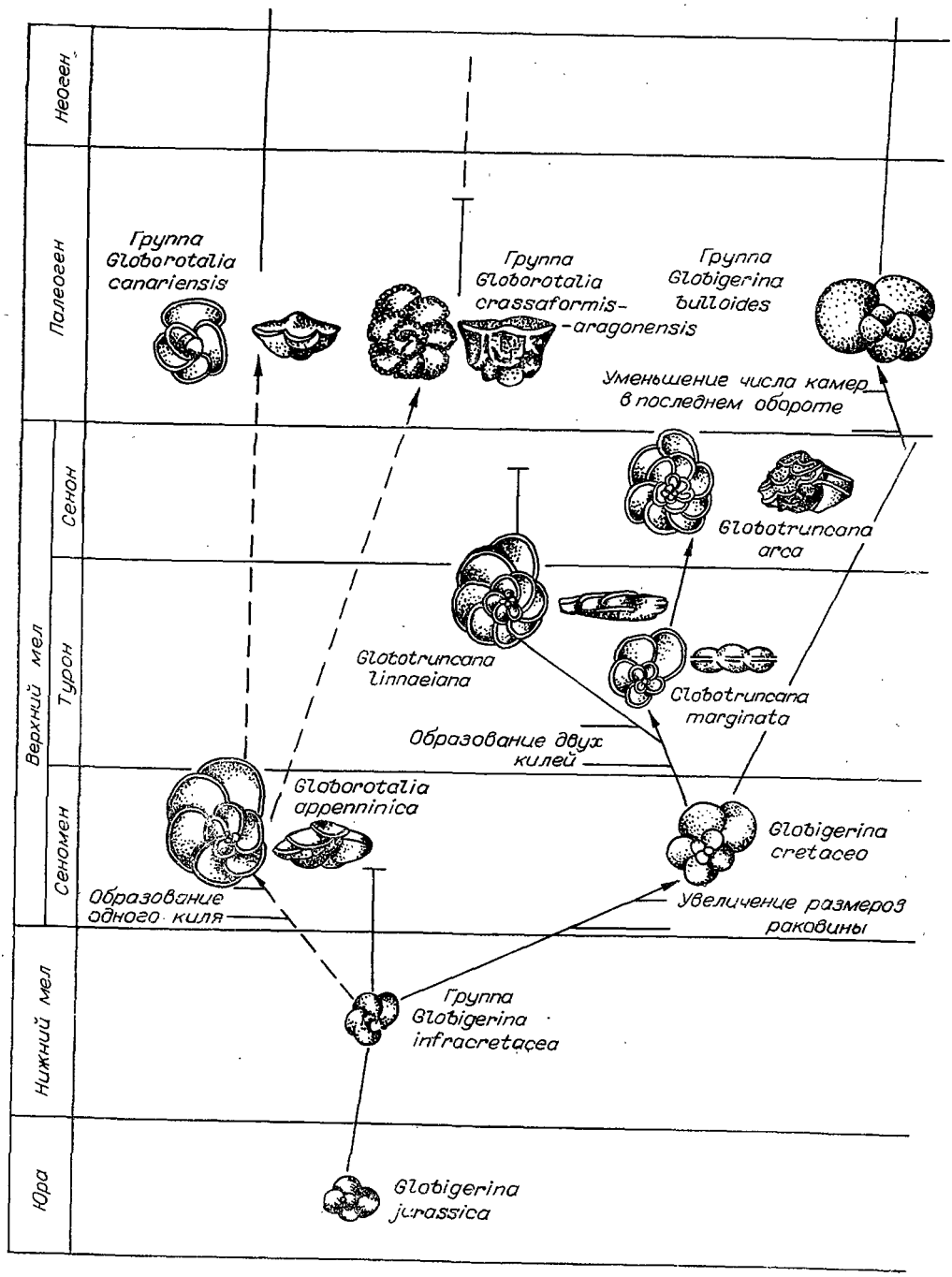


Рис. 56. Основные направления эволюции планктонных семейств глобигеринид и глобороталиид в мезозое и кайнозое (Фурсенко, 1950).

глобигерин. Если рассматривать обе линии развития с точки зрения возникновения новых качественных особенностей, то речь должна идти о параллельном возникновении среди лишенных киля глобигерин двух качеств: однокилеватости и двухкилеватости; в обоих случаях наблюдается коррелятивно связанный с килеватостью переход от шаровидных к более или менее уплощенным камерам. Примерный ход развития

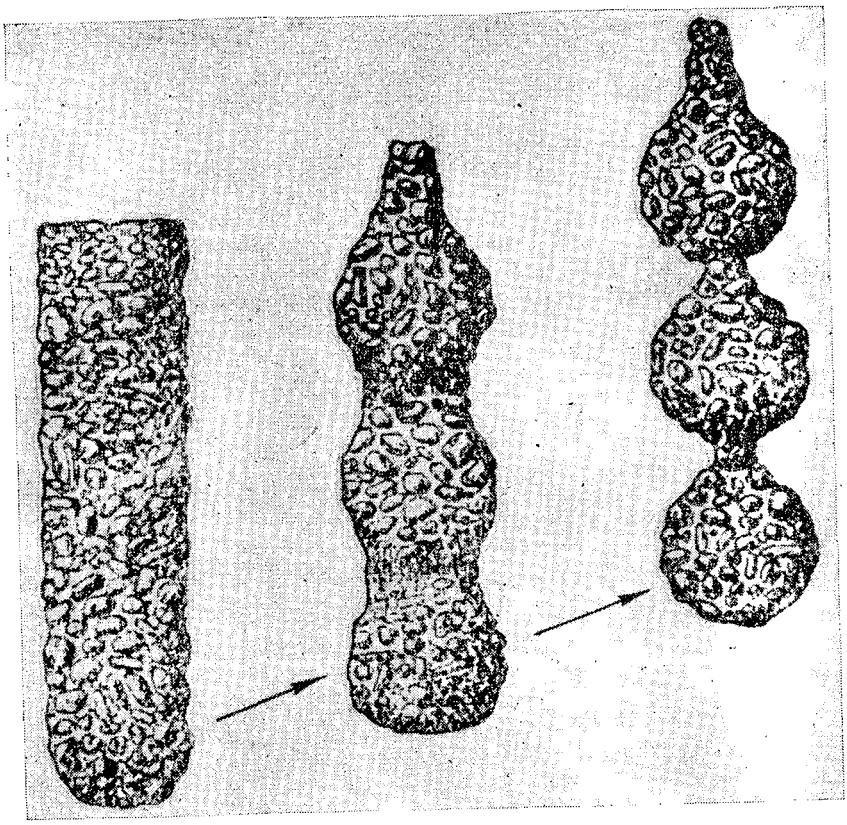


Рис. 57. Схема развития многокамерности в ряду одноосных примитивных фораминифер (Фурсенко, 1950).

планктонных фораминифер в мезозое и кайнозое иллюстрируется филогенетической схемой (рис. 56).

Чрезвычайно интересным примером возникновения новых качественных отличий является изменение формы экваториальных камер у позднемеловых орбитоидов и палеогеновых дискоциклин. Тогда как у первых эти камеры имеют фестончатую или шестиугольную форму, у вторых они прямоугольные; дискоциклины отличаются вместе с тем и характером столбиков, пересекающих боковые (латеральные) камеры раковин. При этом, несмотря на различное «решение конструктивных задач», общий план строения раковины остается сходным как у орбитоидов, так и у дискоциклин, что указывает на родство тех и других и, если не на происхождение одних от других по прямой линии, то хотя бы на параллельное развитие от общего корня.

Количество подобного рода примеров могло бы быть значительно увеличено. Достаточно упомянуть о развивавшихся по этапам нуммулитов палеогена, о появлении такой группы, как ханткениниды, свойственной одному лишь эоцену, и т. д.

Важной проблемой при разборе вопроса о путях эволюции фораминифер является установление критериев примитивности и, наоборот, прогрессивности представителей фораминифер.

Мы знаем, что в истории Земли однокамерные формы этого подкласса появляются раньше многокамерных. Можно сказать, что последние по своему развитию стоят на более высокой ступени. Вопрос этот, однако, не так прост, и на нем следует остановиться подробнее.

Примитивные однокамерные формы отличаются, насколько нам известно, агглютинированными (песчанистыми) раковинами, расту-

щими либо благодаря вклиниванию изнутри из выполняющей раковину цитоплазмы новых песчинок в мозаику минеральных частиц, слагающих стенку, либо путем наслаивания новых рядов песчинок вокруг устья. Последним путем развиваются трубчатые одноосные формы. Подобный тип онтогенетического развития раковин появляется в древние времена существования Земли, очевидно, еще в кембрии, и сохраняется среди наиболее примитивных представителей современной фауны фораминифер.

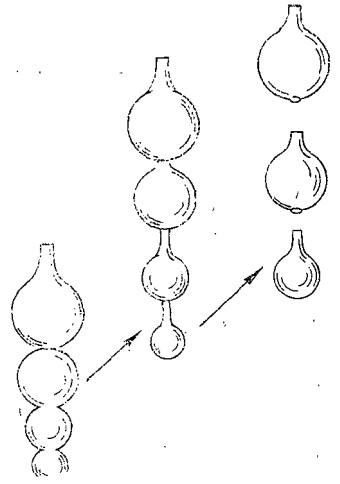


Рис. 58. Схема перехода к вторичной однокамерности лагенид.

Переход, к многокамерному строению у трубчатых форм происходит через ритмичный рост раковин, характеризующийся периодами различной интенсивности, в результате образуются не цилиндрические трубчатые раковины, а раковины с пережимами и под конец — четковидные раковины. Еще один шаг — и мы имеем перед собой качественно отличное образование — многокамерную раковину, в основе развития которой лежит чередование более или менее длительных пауз — состояния вегетативного покоя со вспышками роста, когда внезапно набухшая на устьевом конце протоплазма дает начало новой камере раковины (рис. 57).

Линейные, однорядные раковины наблюдаются не только среди агглютинирующих фораминифер. Как было уже упомянуто, они присущи некоторым нодозариидам. Среди мезозойских и более молодых представителей этого семейства наблюдается обратный переход к однокамерности. В таких случаях отдельные вновь образующиеся камеры одноосной раковины утрачивают сразу вслед за своим образованием связь с предыдущей камерой, в результате чего каждая новая камера становится самостоятельной раковиной (рис. 58). Совершенно ясно, что возврат к однокамерности не может рассматриваться как пример обратимости эволюции. Возврат к однокамерности происходит у нодозариид на высоком этапе филогенетического развития, и по своей сущности однокамерность примитивных форм, в том числе, надо полагать, и однокамерность примитивных древнепалеозойских нодозариид, не имеет ничего общего со вторичной однокамерностью мезозойских и кайнозойских нодозариид. Следовательно, однокамерность представляет собой в одних случаях признак примитивный, а в других — очень высокой степени специализации. Только углубленный анализ каждого конкретного случая позволяет судить о том, что в строении фораминифер примитивно, а что свидетельствует о высокой степени их развития.

В общем же однокамерность первична, а многокамерность вторична; одноосное строение первично, спиральное — вторично, притом неправильное клубкообразное навивание примитивнее спирально-плоскостного, а спирально-плоскостное примитивнее спирально-конического; агглютинированная стенка примитивнее известковой, а непрободенные раковины первичны в отношении прободенных. При этом необходимо иметь в виду, что переход от примитивного к более сложному строению в отношении одного какого-либо признака (например, от однокамерности к многокамерности или однорядного расположения камер к спиральному и т. д.) совершался в процессе эволюции фораминифер неоднократно, в разное время и в разных, подчас вовсе не близкородственных филогенетических ветвях. Подобный параллелизм в развитии особенностей строения — одна из наиболее характерных черт эволюции рассматриваемого нами подкласса простейших.

Глава VI

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ФАУН ФОРАМИНИФЕР

В свое время автор (Фурсенко, 1950) обратил внимание на резко выраженные этапы в развитии фораминифер в геологическом прошлом.

Если рассматривать развитие фаун фораминифер в целом как совокупность известных родов, семейств и отрядов, то можно наметить несколько основных этапов этого развития (см. рис. 55). Фауны, отвечающие этим этапам, следующие: I — раннепалеозойская, наиболее древняя, происходящая из отложений ордовика и силура (частично захватывает средний палеозой); II — в основном среднепалеозойская фауна, характерная для девонских и нижнекаменноугольных отложений; III — позднепалеозойская; IV — триасовая — раннемеловая; V — позднемеловая; VI — фауна палеогена; VII — фауна неогена и современых морей. Каждая из перечисленных фаун отличается особенностями своего состава с преобладающим развитием определенных систематических групп (семейств, отрядов). Каждая последующая фауна генетически связана с предшествующей, в которой она имеет свои корни. В последующей фауне формы, зародившиеся в предшествующей, подчас становятся господствующими. Некоторые группы проходят через ряд последовательных фаун, прежде чем достигают своего расцвета. Отдельные группы в течение всего геологического прошлого и в настоящее время имеют подчиненное значение. На различных этапах своего исторического развития фораминиферы достигали того или иного разнообразия форм, играли неодинаковую роль в составе фауны моря, занимали различные ареалы и обстановки обитания, по-разному расселяясь в эпиконтинентальных и геосинклинальных бассейнах, иногда завоевывая новые их области. При этом вырабатывались новые экологические типы, такие, например, как пелагический, мелководный, прибрежный и т. п.

Первый этап — ордовикско-силурийский — связан с каледонским циклом развития земной коры. Развитие фораминифер протекает в заполняющихся каледонских геосинклиналях и в областях морских трансгрессий на Русской и Северо-Американской платформах.

Естественно предполагать, что фораминиферы появились задолго до ордовика, но либо были представлены формами с примитивной хитиноидной раковиной и не сохранились в ископаемом состоянии, либо просто еще нам не известны. В частности, не исключена возможность нахождения фораминифер со скелетом минерального состава в кембрии Сибири, откуда известны находки некоторых форм, условно отнесенных к этой группе организмов — *Obruchevella, Syniella* (Рейтлингер, 1948).

Фауна фораминифер ордовика — силура Прибалтики представлена в основном однокамерными — агглютинированными формами из семейств Astrorhizidae, Saccamminidae, Hyperamminidae (Eisenack, 1932, 1954). По своему характеру эта фауна фораминифер близка к одновозрастным фаунам Северной Америки (Ireland, 1939; Moreman, 1930, 1933).

Фораминиферы ордовика и силура СССР отличаются небольшими размерами и приурочены в основном к карбонатным мелководным фациям. Агглютинированные формы извлекались из нерастворимого в кислоте остатка известняков. Исследования советских палеонтологов показали наличие в известняках ордовика Прибалтики примитивных однокамерных форм с известковой раковиной, отнесенных к семейству

Nodosariidae (Е. Быкова, 1956). Находки сложноорганизованных многокамерных фораминифер из глауконитового горизонта нижнего ордовика Ленинградской области (Ehrenberg, 1856) представляются проблематичными — это стяжения глауконита, которые вряд ли могут быть приняты за внутренние ядра таких форм, как *Verneuilina*, *Bolivina*, *Nodosaria*, «*Pulvinulina*», *Rotalia*.

Второй этап развития фораминифер — девонский — раннекаменноугольный — связан с послекаледонскими эпейрогеническими движениями и с началом герцинского цикла. Фораминиферы на этом этапе широко расселяются в эпиконтинентальных морях, в мелководных бассейнах, в краевых герцинских прогибах, таких как Предуральский, и в областях мелеющих геосинклиналей, в частности Западно-Европейской. Значительного развития достигают, возможно, планктонные формы из Parathuramminidae. Уровень развития фораминифер на данном этапе значительно более высокий, хотя фауна и сохраняет ряд примитивных, унаследованных от предыдущего этапа, особенностей. Как и прежде, фораминиферы приурочены в основном к карбонатным — известняковым фациям. Следует отметить, что фауна эпиконтинентальных и геосинклинальных бассейнов, а также и краевых прогибов в общем сходна. Эта особенность характерна и для первого этапа развития.

Для девонской — раннекаменноугольной фауны фораминифер СССР, наряду с присутствием относительно низкоорганизованных Astrorhizida, характерно появление специализированных форм этого отряда, возможно, планктонных *Parathurammina* с известковистой раковиной, изоморфных Hyperamminidae и Reophácidae (*Earlandia*, *Tikhinella* и др.; Быкова, 1952, 1955; Липина, 1955; Рейтлингер, 1954). К верхнему девону — нижнему карбону в СССР приурочено семейство Tournayellidae, представленное спирально-плоскостными формами с постепенно развивающейся септацией (Даин, Гроздилова, 1953). Можно считать, что вообще для девонской — раннекаменноугольной фауны характерно протекавшее в различных филогенетических ветвях развитие септации раковины, связанное с выработкой ритмичного роста. Впрочем, из верхнего девона СССР известны довольно многочисленные и подчас довольно высокоорганизованные многокамерные фораминиферы. Наряду с известными с девона *Nodosaria* (*Eonodosaria*) и *Geinitzina* (*Eogeinitzina*) присутствуют и такие высокоорганизованные одноосные формы, как *Multiseptida*.

Для девона также характерны спирально-плоскостные многокамерные *Nanicella*. В верхнем девоне развиваются такие роды, как *Pseudopalmula* и *Semitextularia*, представители которых имеют раковину не только многокамерную, но и подразделенную септулами на вторичные камерки. Эти два рода распространены как во франском ярусе европейской части СССР, так и в близких по возрасту отложениях Северной Америки. В верхнем девоне появляются достигающие расцвета в нижнем карбоне Endothyridae — семейство, одна из ветвей которого дала в раннекаменноугольную эпоху начало отряду Fusulinida, представленному в нижнем карбоне (визейский ярус) чечевицеобразными, или дисковидными, сжатыми в направлении оси формами семейства Ozawainellidae. Лишь в намюрском ярусе появляются шаровидные представители этого же семейства (Раузер-Черноусова, 1936, 1948 и др.).

Отличительной особенностью нижнего карбона является присутствие играющих существенную роль в составе фауны Palaeotextulariidae, а также Bradyinidae и близких им форм. Lituolidae существуют, очевидно, с девона, но в нижнем карбоне они дают характерную ветвь *Haplophragmella* и родственные формы. В нижнем карбоне появляется семейство Archaediscidae, занимающее среди фораминифер особое положение из-за своей клубковидной, толстостенной раковины с лучистой стенкой. Необходимо отметить, что по родовому составу фауна форами-

нифер девона более близка к турнейской, чем к отличающейся рядом прогрессивных особенностей (в частности, развитием Fusulinida) визейской — намюрской.

Фауна фораминифер девона — нижнего карбона изучена из различных областей Русской платформы: Подмосковной котловины, Восточно-Русской впадины (девон и нижний карбон), из Центрального девонского поля и Тимана (девон), Подолии, Днепровско-Донецкой впадины (на территории УССР и БССР), а также из Донбасса (нижний карбон), из области западного склона Урала (девон и нижний карбон), из Кузбасса и Центрального Казахстана и др. (Богущ, Юферев, 1960; Богуш, 1970; Бражникова, 1951, 1959; Виссарионова, 1948, 1958; Гроздилова, Глебовская, 1948; Гроздилова, Лебедева, 1954, 1960; Лебедева, 1954; Липина, 1948, 1961; Малахова, 1960; А. Д. Миклухо-Маклай, $1952_{1,2}$; Михайлов, 1935, 1939; Раузер-Черноусова, 1948; Рейтлингер, 1960; Сулейманов, 1948; Чернышева, 1940, 1948; и др.). Для всех указанных областей СССР отмечается известная общность закономерностей стратиграфического распределения видов фораминифер из перечисленных групп. Отдельные горизонты верхнедевонских отложений, особенно нижнекаменноугольных, охарактеризованы определенными комплексами фораминифер.

Появление в верхнем девоне фораминифер, высокоорганизованных в сравнении с силурийскими, объясняется, по-видимому, неполнотой наших знаний о промежуточных формах из верхнесилурийских, нижне- и отчасти среднедевонских отложений.

Третий этап развития фораминифер — позднепалеозойский — начался в то время, когда на территории Западной Европы произошли важные тектонические события, именуемые судетской фазой складчатости, приведшие к значительной регрессии моря. Тектонические движения на границе ранне- и среднекаменноугольной эпох имели место и на территории Советского Союза. Следствием этих движений явились временная и местная регрессии и еще более усугубившийся процесс дифференциации физико-географических условий в ряде морских бассейнов. Дифференциация способствовала развитию одной из самых замечательных групп фораминифер — отряда Fusulinida, исключительно хорошо изученного в систематическом и филогенетическом отношениях. С начала среднего карбона появляются Schubertellidae, а вскоре и генетически связанные с ними Fusulinidae, в конце среднего карбона — Schwagerinidae, берущие начало от Fusulinidae.

Представителя отряда Fusulinida приурочены в основном к мелководным карбонатным органогенным фациям, где встречаются подчас в изобилии. В осадочных толщах Русской платформы и Предуральского прогиба они являются нередко породообразующими (в фузулиновых, швагериновых, а также в смешанных мшанково-фузулиновых и иных органогенных известняках). Для верхнего карбона — нижней перми некоторых районов Русской платформы характерны так называемые параштаффелловые фации, где представлены почти исключительно роды появившегося еще в нижнем карбоне семейства Staffellidae и отсутствуют или редки более высокоорганизованные Fusulinida. В перми некоторых районов Дальнего Востока, Средней Азии, а также отчасти Кавказа и Крыма, где в отличие от области Уральской геосинклинали и смежных с ней областей морские условия сохраняются дольше, развиваются наиболее высокоспециализированные Verbeekinidae и Neoschwagerinidae — особая филогенетическая ветвь отряда Fusulinida (Дуткевич, Хабаков, 1934; А. Д. Миклухо-Маклай, 1949_2; Туманская, 1953). В этом отношении названные районы напоминают Индо-Китай и другие области, находящиеся за пределами СССР.

Наряду с семействами Verbeekinidae и Neoschwagerinidae продолжают существовать и представители более примитивных семейств отря-

да, особенно из семейств Schubertellidae и Schwagerinidae. Вместе с отрядом Fusulinida в верхнем палеозое встречаются представители таких появившихся в среднем палеозое семейств, как Endothyridae, Bradyinidae, Palaeotextulariidae, Archaediscidae, Tetrataxidae и др., но здесь они играют подчиненную роль. В верхнем палеозое, особенно в верхней перми, значительного расцвета достигают Nodosariidae. В отложениях казанского яруса Русской платформы и в эквивалентных ему образованиях других областей СССР, а также в цехштейне Западной Европы одноосные представители этого семейства весьма разнообразны и являются господствующим элементом фаун фораминифер (Чердынцев, 1914).

Среди Nodosariidae в перми известны специализированные формы — *Pachyphloia, Colaniella*, спиральные *Robuloides* и др. (К. В. Миклухо-Маклай, 1954; Соснина, 1960), что отмечается в ряде геосинклинальных областей (Приморье, Северный Кавказ, Средняя Азия). В этом отношении верхняя пермь названных областей сходна с близкими по возрасту отложениями Греции (Reichel, 1946), Индонезии (Lange, 1925). Время существования Fusulinida ограничено нижним карбоном и верхним палеозоем (к концу перми они полностью вымирают), семейство же Nodosariidae, достигающее значительного расцвета в верхнем палеозое, продолжает усиленно развиваться и в последующие геологические периоды. Для верхнего палеозоя, особенно для верхней перми, характерны своеобразные представители рода *Lasiodiscus* и близкие ему формы, выделяемые в самостоятельное семейство Lasiodiscidae. В верхней перми появляются, по-видимому, первые Miliolidae (А. Д. Миклухо-Маклай, $1942_{1,2}$). К концу пермского периода, вероятно, полностью вымирают Bradyinidae, Archaediscidae, не оставляя после себя потомков. Endothyridae также вымирают, но, возможно, близкие к ним мезозойские формы взяли начало от них.

Необходимо отметить, что для верхнего палеозоя установлена значительно более резкая географическая зональность в распространении фораминифер. Эта зональность, явившаяся следствием дифференцировки физико-географических условий, особенно резко проявилась с начала пермского периода — псевдофузулиновые фации Предуральского прогиба, наряду с параштаффелловыми в области Русской платформы; нодозариидовые фации казанского бассейна на Русской платформе и подобные же фации на севере Сибири и в других местах, наряду с отложениями верхней перми областей Средиземноморской и Восточно-Азиатской геосинклиналей с Verbeekinidae и Neoschwagerinidae, с *Colaniella, Pachyphloia* и другими сложноорганизованными формами.

Четвертый этап развития фораминифер — мезозойский (триасовый — юрский — раннемеловой) — определяется в первую очередь тем, что в конце позднепермской эпохи вымирают многие специализированные палеозойские фораминиферы, в том числе полностью отряд Fusulinida. Это, несомненно, связано с резким нарушением физико-географических условий в результате позднегерцинской складчатости и регрессии моря не только на платформах, но и в геосинклинальных областях. «Перешагнуть» границу перми и триаса смогли только некоторые неспециализированные формы и притом в основном обитатели эпиконтинентальных морей, такие как агглютинированные Saccamminidae, Hyperamminidae, Ammodiscidae и известковые Nodosariidae, а из связанных в основном с пермскими геосинклиналями — редкие Tetrataxidae, вскоре, впрочем, вымирающие (А. Д. Миклухо-Маклай, 1952_1). В триасе, по сравнению с пермью, наблюдается большое количество спирально-свернутых нодозариид, таких как *Lenticulina, Marginulina*, продолжает развиваться род *Falsopalmula*, впервые появляющийся в перми (Герке, 1961_3). Для триаса характерно развитие такого рода отряда Miliolida, как *Ophthalmidium* (для Крыма и Кавказа, по данным А. Д. Миклухо-

Маклая, 1952_2). Находки триасовых фораминифер ограничены областью Средиземноморской геосинклинали, некоторыми районами Дальнего Востока, где на какое-то время сохранялся морской режим, и мезозойскими краевыми прогибами Северной Сибири.

Дальнейшее развитие фораминифер в мезозое связано как с углублением геосинклиналей, в первую очередь Средиземноморской, так и с трансгрессиями моря на платформах. По своему общему характеру фауна, в особенности в лейасе, продолжает оставаться сходной с триасовой и унаследованные черты сходства проявляются вплоть до раннемеловой эпохи, хотя постепенно происходит очень значительное изменение систематического состава. К числу фаунистических особенностей, унаследованных с триаса, относятся господство нодозариид и присутствие ряда примитивных агглютинированных форм, а также офтальмидиид, достигающих местами в юрском периоде значительного развития. Среди нодозариид все большее значение приобретают спирально-свернутые формы. Вместе с тем, не говоря уже об изменении видов, длительность существования многих из которых определяется временем в пределах яруса, подъяруса, даже горизонта или зоны, изменяется состав фауны в родовом отношении. Мало того, появляются новые, не известные ранее роды и даже семейства, которые приобретают большое значение, как Epistominidae, Ceratobuliminidae, Anomalinidae, Globigerinidae. Появляются Polymorphinidae, Discorbidae и некоторые другие.

По мере распространения морской трансгрессии фораминиферы расселяются в эпиконтинентальных бассейнах европейской части СССР и Западной Сибири, продолжая существовать и в области Тетиса (Балахматова и др., 1955; Даин, 1948; Мятлюк, 1939). Широкое распространение в пределах Русской платформы получила довольно однотипная в систематическом отношении фауна фораминифер келловея, особенно верхнего, и отчасти оксфорда. Келловейские и оксфордские фауны фораминифер европейской части СССР, особенно Белоруссии (Митянина, 1955, 1957), во многом сходны с западноевропейскими (Bartenstein, Brand, 1937; Paalzow, 1932; Seibold, 1953). Очень много общего они имеют с одновозрастными фаунами Польши (Bielecka, Pozaryski, 1954; Wiśniowski, 1890). Разнообразная и в известной мере самобытная фауна фораминифер развивается к концу юрского периода в кимериджском и волжском веках на территории Русской платформы (Фурсенко, 1949, 1954). Будучи генетически связана с оксфордской, эта фауна вместе с тем включает ряд групп, давших начало неокомским фаунам, распространенным на территории Западной Европы (например, северо-запад ФРГ; Hecht, 1938), а отчасти в Казахстане и Западной Сибири, и имеющих ряд черт, указывающих на генетическую близость к юрским.

Фауны апта и альба, известные в европейской части СССР, в Западной Сибири, в западных областях Казахстана, на Северном Кавказе и в Азербайджане, содержат ряд элементов, получивших развитие в последующую позднемеловую эпоху (Агаларова и др., 1940; Мятлюк, 1939; Никитина, 1946; Субботина, 1949; Булатова, 1960; и др.). Здесь нередки Anomalinidae, планктонные Globigerinidae (появляются в юрском периоде), Buliminidae и др. В этом отношении отмечается известное сходство с одновозрастными фаунами Западной Европы (Berthelin, 1880; Chapman, 1891—1898; Eichenberg, 1933; Hecht, 1938). Однако господствующими в большинстве областей до конца раннемеловой эпохи остаются Nodosariidae, Epistominidae и отчасти агглютинированные формы; последние в некоторых фациях преобладают, особенно в нижнем мелу, в апте Русской платформы и иногда в нижнем мелу Северного Кавказа.

Для раннемеловых мелководных бассейнов области Тетиса (Закавказье) характерно развитие семейства Orbitolinidae. Представители этого

семейства известны из верхнего мела и особенно разнообразны в эоцене некоторых областей Ближнего Востока. Заслуживает особого внимания продолжающееся и, по-видимому, завершающееся в мезозое развитие своеобразной боковой ветви отряда Endothyrida, в основном, как известно, палеозойского. В состав этой ветви входят семейства Mesoendothyridae и Spirocyclinidae. Эти два семейства, как и Orbitolinidae, приурочены почти исключительно к геосинклинальным областям и к некоторым мезозойским краевым прогибам. Лишь один род *Mesoendothyra*, имеющий, вероятно, отдаленных предков среди настоящих эндотирид герцинской геосинклинали Донбасса, был описан из кимериджа Днепровско-Донецкой впадины.

Таким образом, в юрском периоде и в раннемеловой эпохе вновь наблюдаются провинциальные особенности фауны фораминифер, что бесспорно связано с новой дифференциацией физико-географических условий, вызванной мезозойскими (для Европы и западных областей Азии ранне- и позднекембрийскими) тектоническими движениями. Регрессия моря, имевшая здесь место в начале раннемеловой эпохи, привела к известному сокращению числа типично мезозойских форм, в какой-то мере ограничила процветание нодозариид и открыла возможности для дальнейшего развития новых групп. Можно заметить, что развитие фораминифер в эпиконтинентальных морях триаса, юры и раннего мела было связано почти исключительно с терригенными или с терригенно-карбонатными (мергельными) фациями, в чем можно видеть известное отличие от условий, имевших место в палеозое, где развитие фораминифер протекало в условиях карбонатного осадконакопления. Для четвертого этапа развития фораминифер характерно слабое развитие планктона. Лишь в некоторых горизонтах нижнего мела Кавказа, по данным Н. Н. Субботиной (1949) и других исследователей, в больших количествах встречаются пелагические глобигериниды (например, *Globigerina infracretacea* Glaessner в аптских слоях с *Nehibolites eichwaldi* Азербайджана, по наблюдениям автора). Но эти примеры, скорее, являются исключениями, так как речь идет лишь о ранних (раннемеловых) стадиях грандиозного процесса завоевания фораминиферами пелагиали, который развернулся вполне определенно лишь в начале следующего — позднемелового этапа.

Пятый этап развития фораминифер — позднемеловой — связан в Европе с завершением позднекиммерийских движений и с австрийской фазой складчатости, за которой последовала сеноманская и дальнейшие позднемезозойские трансгрессии, явившиеся важнейшим фактором развития фораминифер в позднемеловую эпоху. В то же время заполнение геосинклиналей, происходившее в условиях тропического или, во всяком случае, теплого климата и сопровождавшееся карбонатным осадконакоплением, благоприятствовало развитию форм с крупной известковой раковиной. Наконец, хорошо обозначившееся еще в юрском периоде формирование впадины Атлантического океана и дальнейшее развитие других океанических впадин оказалось благоприятным для развития планктонных фораминифер.

Позднемеловой этап развития фораминифер отмечается расцветом тех групп, развитие которых лишь намечалось на предыдущем этапе: Valvulinidae, Verneuilinidae, Anomalinidae, Globigerinidae и др. Большое значение приобретают Textulariidae, утратившие было свое значение к концу палеозоя и получившие новое развитие в совсем ином направлении. Особо важным и характерным является развитие исключительно планктонного семейства Globotruncanidae, одной из ветвей глобигеринид, развивающейся почти в тех же темпах, что и позднепалеозойские фузулиниды, но менее разнообразного и богатого, чем эти последние (Фурсенко, 1950; Субботина, 1953_2; Морозова, 1958; Маслакова, 1974; и др.). Наконец, в верхнем мелу появляется и достигает своего

расцвета семейство Orbitoididae с крупной, сложно построенной известковой раковиной (Ренгартен, 1931; и др.).

Фауна фораминифер верхнего мела претерпевает значительное развитие и в конечном счете приближается к последующей палеогеновой, но все же сохраняет значительное своеобразие. Примером может служить развитие фораминифер в позднемеловых эпиконтинентальных бассейнах Северного Мангышлака (Василенко, 1961), Белоруссии (Акимец, 1962_2) и многих других областей. Типичная позднемеловая фауна фораминифер, связанная с фациями белого мела, была исключительно широко распространена в эпиконтинентальных бассейнах; это в основном тепловодная фауна, соответствующая господствующему климату позднемеловой эпохи. Однако для разных частей земного шара отмечаются известные провинциальные отличия. Достаточно своеобразный бореальный тип позднемеловой фауны фораминифер развивается в области Западно-Сибирской низменности, где наблюдается не только известное обеднение фауны, но и особый ее систематический состав, сказывающийся, в частности, в относительном обилии агглютинированных форм. Лишь в позднесеноманское время фауна фораминифер Западной Сибири приобретает ряд общих черт с тепловодной эпиконтинентальной фауной белого мела Европы и некоторых сопредельных с ней областей (Даин, 1961; «Фораминиферы верхнеюрских отложений Западной Сибири», 1972; Субботина, Кисельман, 1961; «Фораминиферы меловых и палеогеновых отложений», 1964; Заспелова, 1948; Нецкая, 1948; Балахматова, 1955; Еремеева, 1957; Еремеева, Белоусова, 1961; Булатова, 1957, 1960; Подобина, 1966; Кисельман, 1969, 1971; Киприянова, 1961; и др.).

Шестой этап развития фауны фораминифер — палеогеновый — протекал в условиях завершившихся позднемезозойских тектонических движений, имевших место как в Европе и западных частях Азии, так и в Северной Америке (ларамийская фаза). С этими движениями повсеместно было связано, хотя и временное, сокращение площади морских бассейнов в датском — палеоценовом веках, сопровождавшееся, возможно, некоторым похолоданием климата. Дальнейшее развитие фораминифер было связано с альпийскими движениями земной коры. Оно протекало в эоцене при общем потеплении климата в условиях морских трансгрессий на европейских платформах — герцинской Западно-Европейской и Русской — и в условиях мелеющего, заполняющегося в основном карбонатными осадками Тетиса. Благодаря изменениям внешних условий характер фауны фораминифер стал существенно иным. Правда, для палеогенового этапа характерно в основном дальнейшее развитие позднемеловых групп, таких как Verneuilinidae, Valvulinidae, Textulariidae, Anomalinidae, Rotaliidae, Globigerinidae, но в ряде случаев развитие идет своими особыми, новыми путями. Так, в геосинклинальных областях вместо вымирающих к концу мелового периода Orbitoididae развиваются близкие к ним Discocyclinidae, которых несколько позже в олигоцене сменяют Lepidocyclinidae. Эти два семейства достигают значительного разнообразия в систематическом отношении. Представители семейства Discocyclinidae, подобно орбитоидидам, являются подчас породообразующими (Мефферт, 1931; и др.).

Совершенно исключительное развитие претерпевают Nummulitidae, которые по своему геологическому значению могут быть приравнены позднепалеозойским Fusulinida. Значение названного семейства для характеристики определенного этапа развития Земли хорошо подчеркивается названием «periode Nummulitique», принятым в свое время для палеогена французскими геологами (Ог, 1938). Наконец, резко изменяется характер планктона: значительно большего разнообразия, чем в верхнем мелу, достигают Globigerinidae; среди Globorotaliidae взамен вымерших к концу сенонской эпохи глоботрунканид развиваются

многочисленные и разнообразные представители *Globorotalia* и близких родов. Кроме того, к Globigerinidae добавляются известные до сих пор лишь из эоцена планктонные *Hantkenina*.

Таким образом, в систематическом отношении планктон становится совершенно иным. В палеогене сходят почти на нет Heterohelicidae, игравшие столь важную роль в верхнем мелу. Nodosariidae в палеогене, как и в верхнем мелу, не имеют большого значения, в чем и состоит отличие от предшествовавших геологических эпох. Существенную роль в эпиконтинентальных бассейнах, в особенности в частях, примыкающих к Тетису, помимо планктона, играют бентические Ataxophragmiidae, Discorbidae, Anomalinidae, Buliminidae, Bolivinitidae и др. (Морозова, 1939; Субботина, 1936, 1947, $1953_{1,2}$; Фурсенко, 1954). Отмечается значительная однотипность и широкая распространенность фораминиферовой фауны палеоцена и эоцена в ряде примыкающих к Тетису областей не только для СССР (Малый Балхан, Копетдаг, Северный Кавказ, отчасти западные области Казахстана), но и для находящихся за пределами Советского Союза территорий вплоть до побережья Мексиканского залива (Субботина, 1936, 1947). Местные особенности палеогеновых фораминиферовых фаун касаются преимущественно видового состава, притом в основном бентоса. Местами в отложениях более северных частей палеогеновых эпиконтинентальных бассейнов, например в киевском ярусе Украины, наряду с агглютинированными и некоторыми другими формами, развиваются разнообразные Nodosariidae, в основном спирально-свернутые формы. Планктонные формы существенной роли здесь не играют (Каптаренко-Черноусова, 1951, 1956_2; Тутковский, 1925).

Очевидно, в более глубоководных холодноводных фациях, например в палеоцене Северного Кавказа, в палеоцене — эоцене Предкарпатья и других областей преобладают агглютинированные формы (Glaessner, 1937; Маслакова, 1955; Мятлюк, 1950). Некоторые области развития мелководных фаций эпиконтинентального типа Украины, Средней Азии, отчасти Предкарпатья отличаются преимущественным развитием Anomalinidae и Rotaliidae, а местами в Средней Азии и на Украине — господством Miliolidae (Н. К. Быкова, 1939, $1953_{1,2}$; Василенко, 1950, 1954; Каптаренко-Черноусова, 1951, $1956_{1,2}$; Ярцева, 1951). Подобные фации несколько напоминают развитые в Парижском бассейне.

Исключительно своеобразная фауна фораминифер, характеризующаяся преобладанием крупных форм, в первую очередь из семейства Nummulitidae, развивается в геосинклинальной области Тетиса; в известной мере эта фауна распространяется и в мелководные части примыкающих к Тетису эпиконтинентальных бассейнов (Качарава, 1948; Мефферт, 1931; Ренгартен, 1931). Помимо часто породообразующих нуммулитов здесь встречаются, а местами (в Закавказье) достигают значительного развития Discocyclinidae, Alveolinidae и др. Закономерности стратиграфического распределения крупных фораминифер в этой части СССР близки к установленным для Альпийской области Западной Европы (Boussac, 1911; Douville, 1922).

Расцвет шестой — палеогеновой фауны фораминифер заканчивается в ряде областей, в особенности на территории Русской платформы, а также в Крымско-Кавказской области, в Предкарпатье и частично в области Альп и Пиренеев несколько раньше конца палеогена в связи с тектоническими движениями, имевшими место на границе позднеэоценового и раннеолигоценового веков. Эти движения, проявившиеся в ряде мест и известные на территории Европы под названием пиренейской фазы складчатости, привели к образованию замкнутых или полузамкнутых бассейнов, как майкопский, в которых развитие органического мира протекало по пути, близкому к тому, который отчетливо выявился в дальнейшем, уже в неогене. Весьма существенно, что названные движения сопровождались некоторым похолоданием, в то время как изоляция во-

доемов северного рукава Тетиса от южного, собственно Средиземноморского бассейна, повлекла за собой известное их опреснение. Изменения физико-географических условий на границе эоцена и олигоцена, вызванные упомянутыми движениями, повлекли за собой резкое обеднение фауны фораминифер в области северных бассейнов Тетиса и вымирание в этой области крупных форм из семейства Nummulitidae и других.

Седьмой этап развития фораминифер — неогеновый — в связи с тектоническими событиями второй половины палеогена, даже для территории Советского Союза приходится рассматривать по меньшей мере в двух аспектах. В области северных водоемов Тетиса — в Понто-Арало-Каспийском бассейне, включая сюда Кавказ, Крым и прилегающие районы юга Русской платформы, а также в Предкарпатье это развитие протекало в условиях, наметившихся еще в олигоцене. Впоследствии, уже в миоцене, в полузамкнутых или замкнутых бассейнах Тетиса развивались исключительно разнообразные и в значительной мере эндемичные формы из семейства Miliolidae, отчасти Elphidiidae, Nonionidae и некоторых других, выдержавших в силу своей эвригалинности изменения внешних условий. При возникновении, благодаря соответствующим тектоническим движениям, временных связей с западноевропейскими бассейнами, а через их посредство — с южным рукавом Тетиса фауна упомянутого выше региона обогащалась относительно стеногалинными средиземноморскими элементами — видами из семейств Polymorphinidae, Rotaliidae, Cassidulinidae, Anomalinidae, Globigerinidae, Buliminidae и др.

Подобное обновление фауны имело место и в начале тарханского, конкского, мэотического времени и, возможно, в некоторые другие моменты неогена, как показал А. К. Богданович (1947, 1950_1). Необходимо отметить, что этот исследователь неизменно проводит мысль об этапности развития неогеновых фаун фораминифер. В некоторых сохранивших связь с Мировым океаном мелководных частях Тетиса, в примыкающих к нему эпиконтинентальных бассейнах развиваются, наряду с фораминиферами средиземноморского типа, крупные формы, причем на смену семействам Discocyclinidae и Lepidocyclinidae приходят Miogypsinidae и некоторые другие. Сильно обедненные фауны фораминифер современного Аральского, Каспийского и Черного морей представляют реликты некогда существовавших здесь неогеновых фаун. Фауна Средиземного моря является новейшей стадией развития неогеновой фауны Тетиса.

Совершенно иного характера фауна фораминифер развилась в неогене в области Тихоокеанских геосинклиналей (западной — Восточно-Азиатской и восточной — Кордильерской). Отличие обусловлено в данном случае не только совершенно иными местными особенностями развития земной коры и соответственно иными физико-географическими условиями, но и иной донеогеновой предысторией развития фораминифер в Тихоокеанском бассейне в сравнении со Средиземноморским. В миоцене и плиоцене в областях обрамления Тихого океана получают особое развитие в основном типично морские семейства Lituolidae, отчасти Nodosariidae, Polymorphinidae, Miliolidae и Globigerinidae, а в основном Cassidulinidae, Discorbidae, Nonionidae, Rotaliidae, Elphidiidae, Buliminidae и многие другие. Постепенно фауна приобретает облик современной — в широком смысле слова Тихоокеанской.

Для фаун фораминифер неогена, а также и современных морей характерно развитие, протекавшее в условиях исключительного разнообразия местных физико-географических условий. Здесь можно установить такие морские экологические типы, как пелагический, придонные глубоководные и мелководные, причем среди последних встречаются тепловодные и холодноводные. Наконец, по-видимому, впервые в истории Земли приходится иметь дело с разнообразием форм, развивающихся в условиях пониженной солености и притом в полузамкнутых и даже замкнутых бассейнах.

Из изложенного должно быть очевидно, что фауна каждого из последовательных этапов развития фораминифер претерпела весьма значительные изменения в течение самого этапа. Развитие фаун шло по сути дела не столько от этапа к этапу, сколько в пределах каждого данного этапа. Переход же к следующему — позднейшему этапу определялся, по существу, известной суммой накопившихся за данный этап изменений. Развитие фаун фораминифер представляется, таким образом, непрерывным процессом. Однако если обратиться к развитию в пределах любого из основных этапов, то и здесь наряду с непрерывностью обращает внимание подчиненного значения этапность или стадийность, хорошо подмеченная в свое время Д. М. Раузер-Черноусовой (1953) и многими другими исследователями. Подобная второстепенная этапность сказывается в том, что не только крупные стратиграфические или геохронологические подразделения оказываются охарактеризованными своеобразной фауной фораминифер, но и мелкие подразделения геологических систем: ярусы, горизонты, зоны и т. п. получают свою микропалеонтологическую характеристику. В основе последней лежит некоторая стадия или этап развития фауны, отличающейся определенным комплексом видов. Особенности данного комплекса, его систематический состав зависят в первую очередь от стратиграфического положения комплекса (его геологического возраста), от фациальных и географических условий, т. е. в конечном счете от физико-географической обстановки, и вместе с тем обусловлены в значительной мере чертами, унаследованными фауной от предшествующих стадий. Опять-таки и для более дробных этапов или стадий, как и в случае основных этапов, особенности комплексов фораминифер обусловлены тектоническими движениями, воздействующими на процесс эволюции через посредство физико-географических условий. Любопытно, что даже отдельные ритмы осадконакопления, как это особенно хорошо видно на примере изучения флишевых образований (Вассоевич, 1951), отмечены характерными для них комплексами фораминифер.

Таким образом, понятие этапности может быть распространено в отдельных случаях даже на самые незначительные по длительности стадии развития фаун фораминифер подобно тому, как ритмичность осадконакопления может отражать самые незначительные колебания земной коры. С целью доказательства стадийности процессов развития в пределах крупных этапов можно привести весьма большое число примеров из работ как советских, так и зарубежных микропалеонтологов. Ниже приводятся результаты некоторых наблюдений, способствующих выявлению стадийности развития фораминифер.

При осуществлявшемся автором в течение ряда лет изучении мезозойских отложений Эмбенской нефтеносной области особое внимание уделялось микрофауне нижне- и средневолжских подъярусов. Выяснилось, что комплексы фораминифер этих подъярусов в Прикаспийской впадине отличаются рядом специфических особенностей от более древнего кимериджского комплекса, не говоря уже об оксфордских и келловейских комплексах. Ранне- и средневолжские комплексы отличаются и от более молодых комплексов — поздневолжского и неокомских. Как упоминалось выше, палеонтологическое изучение фораминифер, выполненное совместно с Е. Н. Поленовой (Фурсенко, Поленова, 1950; Фурсенко, 1969), позволило выявить довольно большое количество новых видов, приуроченных почти исключительно к отложениям средневолжского подъяруса (некоторые из таких видов были описаны еще в 1939 г. Е. В. Мятлюк).

Среди фораминифер нижне- и средневолжского подъярусов выделяются формы различного происхождения (Фурсенко, 1949). Это, во-первых, фаунистические элементы, унаследованные от более древних келловейских, оксфордских и кимериджских фаун, в большинстве случаев

несколько изменившиеся; достаточно упомянуть такие генетически близкие формы, как *Citharinella moelleri* (Uhlig) и *Citharinella lanceolata* (Kuznetsova) из келловея, близкие ребристые кимериджские цитаринеллы и, наконец, *Citharinella uhligi* (Furssenko et Polenova) из нижнего волжского подъяруса. Затем виды из древней группы *Geinitzinita spatulata* (Terquem), хорошо представленной в келловее на Русской платформе, которым, очевидно, родственна *Geinitzinita nodulosa* (Furssenko et Polenova) из нижнего волжского подъяруса. Подобным же образом формы, близкие к ранневолжским видам, могут быть найдены в келловейских, оксфордских и, как промежуточные звенья, в кимериджских отложениях среди групп *Citharina harpa* (Roemer), *Saracenaria cornucopiae* (Schwager), *Lenticulina hoplites* (Wisniowski), *L. muensteri* (Roemer) и многих других (Фурсенко, 1949, 1950).

Учитывая, что келловейско-оксфордский морской бассейн на Русской платформе образовался в результате ее погружения и связан с соответствующей трансгрессией, пришедшей в основном с запада, не приходится удивляться тому, что среди перечисленных предков ранневолжских форм есть описанные из юрских отложений Польши, Германии, Франции. Однако генетическая связь фауны фораминифер нижневолжского подъяруса с предшествовавшей ей фауной келловейско-оксфордского типа не столь проста. В данном случае лишь очень условно можно говорить об «автохтонном» (местном) происхождении ранневолжских форм от келловейско-оксфордских, поскольку келловейско-оксфордская и ранневолжская трансгрессии были разделены, как известно, регрессией моря в начале кимериджа. Благодаря этому, кажущиеся группы — аборигены являются, скорее, реиммигрантами, хотя, вообще говоря, в фауне нижневолжского подъяруса они остаются все же элементами, или, точнее, дериватами келловейско-оксфордской фауны.

В состав фауны фораминифер нижневолжского подъяруса входят некоторые элементы, генетические корни которых трудно проследить ниже верхнего кимериджа. В отношении этих форм высказано (Фурсенко, 1949) мнение о возможной их иммиграции из восточных районов Тетиса, как это предполагается для некоторых кимериджских аммоноидей (Павлов, 1886). Обилие и своеобразие ранневолжской фауны фораминифер не находит достаточного объяснения в генетической преемственности от келловейско-оксфордских, а также и от кимериджских форм, известных с территории Западной Европы и Русской платформы. Очевидно, какая-то значительная часть видов — элементов фауны поступила вместе с водами бореальной ранневолжской (портландской, бононской) трансгрессии из Арктического бассейна, где развитие позднеюрских фораминифер протекало в особых условиях, несколько отличных от известных нам в пределах названной выше, более доступной для изучения территории Русской платформы и Западной Европы.

Таким образом, ставится вопрос о возможной роли арктических эндемиков, иммигрировавших в качестве «аллохтонных» элементов на Русскую платформу, в формировании ранневолжской фауны. При наличии в данном случае отчетливо выраженного этапа в развитии фораминифер мы имеем дело со сложным переплетением причин, обусловливающих особенности гетерогенного, как видно из вышеизложенного, комплекса видов. Нетрудно понять, что появление новых элементов в комплексах видов можно объяснить то миграцией, то эволюционным развитием, а чаще тем и другим и, возможно, еще рядом причин. Сложность вопроса усугубляется и тем, что в течение самого ранневолжского века фауна фораминифер, обитавшая в пределах Русской платформы, эволюционировала, причем возникали и новые виды, и новые комплексы уже преимущественно на месте — «автохтонным» путем, а не исключительно за счет привноса фаунистических элементов извне, как это неизбежно имеет место в ходе морских трансгрессий. В основном, благодаря

подобному процессу развития, в течение ранневолжского века возникло по меньшей мере четыре сменяющих один другой во времени комплекса фораминифер, изучение которых открывает возможность дробного — зонального расчленения отложений волжского яруса юго-востока Русской платформы (Фурсенко, 1949, 1950)[16].

Попутно с разрешением вопроса о происхождении и развитии фораминифер нижнего и среднего волжского подъярусов возникла более широкая проблема о генезисе раннемеловых фаун фораминифер Евразии (Фурсенко, 1949). Эта проблема решается, вероятно, в том смысле, что фауна фораминифер ранневолжского века является родоначальницей западноевропейских неокомских фаун, в первую очередь фаун бассейнов, находящихся на территории Англии и северо-запада ФРГ. С обмелением бассейна ранневолжского века на Русской платформе фауна, населявшая этот бассейн, мигрировала в Арктический бассейн, где «растворилась» в себе подобной, хотя быть может и не вполне тождественной в систематическом отношении. Эта обильная и разнообразная арктическая фауна продолжала развиваться в названном бассейне и широко распространилась в область Западной Европы вместе с водами послевельдской трансгрессии. Анализ систематического состава фауны фораминифер верхневолжского подъяруса, с одной стороны, и подобной же фауны неокома Западной Европы и смежных областей — с другой, подтверждает это предположение (Фурсенко, 1949).

В результате изучения палеогеновых фораминифер, выполненного автором совместно с К. Б. Фурсенко (А. В. Фурсенко, К. Б. Фурсенко, 1960, 1961), удалось подтвердить трансгрессивный характер залегания отложений верхнего эоцена на значительной южной части территории Белоруссии. Обнаруженная здесь фауна фораминифер киевского типа была обработана монографически и проанализирована с целью выявления входящих в ее состав фаунистических элементов. Подавляющее большинство этих последних указывает на общность с комплексами киевского «яруса» Украины и верхнего эоцена Крыма и Предкавказья. В составе изученной фауны фораминифер много видов, общих с позднеэоценовыми западноевропейскими фаунами. Таким образом, была подтверждена точка зрения В. Крутцша и Д. Лотша (Krutzsch, Lotzsch, 1957), разделяемая рядом советских ученых — А. Л. Яншиным (1953), С. С. Маныкиным (1959, 1973) и др. о максимальном распространении морских палеогеновых трансгрессий в верхнем эоцене (а не в нижнем олигоцене), об эквивалентности латдорфского и киевского ярусов, и об отношении их к верхнему эоцену[17]. В данном случае в основу выводов общего палеогеографического и отчасти стратиграфического характера положено изучение одного из отчетливо выраженных этапов (стадий) развития палеогеновой фауны фораминифер.

Развитие фаун фораминифер не может рассматриваться в отрыве от изменений внешней среды. Поскольку нас интересовали в первую очередь основные крупные этапы в смене фаун фораминифер, позволительно будет связать эти этапы с основными изменениями в жизни земной коры (см. рис. 55). Такими изменениями являются, во-первых, складкообразовательные процессы, связанные с проявлениями магматической деятельности в геосинклиналях, и, во-вторых, медлённые колебания земной коры, приводящие то к наступлениям моря в платформенных областях, то, наоборот, к его отступаниям из этих областей, т. е. к транс-

---

[16] Подобная работа выполнена Л. Г. Даин и К. И. Кузнецовой (1971, 1976). (*Прим. ред.*)

[17] Киевский ярус как стратиграфическое подразделение не был принят. Киевская же свита на территории Днепровско-Донецкой впадины относится к верхнему эоцену, который на юге СССР охватывает бодрокский и альминский ярусы (Стратиграфия СССР..., 1975). Латдорфский ярус приблизительно сопоставляется лишь с альминским и, следовательно, с верхней частью киевской свиты. (*Прим. ред.*)

грессиям и регрессиям моря. С трансгрессиями связано широкое распространение однообразных условий, а также широкое расселение фаун, обмен видами между различными биогеографическими провинциями, а регресиями — возникновение разнообразных условий, подчас вообще неблагоприятных для существования ряда групп морских животных, а также изоляция фаун и резкие между этими последними провинциальные отличия. Наиболее интенсивному складкообразованию отвечают, как правило, регрессии, периодам относительного покоя в геосинклинальных областях — трансгрессии на платформах.

Если мы обратимся к рассмотренным выше основным фаунам фораминифер, то окажется, что расцвет фораминифер в позднем девоне сопровождает одну из значительных трансгрессий палеозойской эры, начавшуюся в среднедевонскую эпоху. Наибольшему развитию фузулинидовой фауны отвечает трансгрессия позднего палеозоя. Первый значительный расцвет лагенидовой фауны падает на трансгрессию позднепермского моря. Расцвет лагенидовой фауны фораминифер в мезозое совпадает с келловейско-оксфордской и ранневолжской трансгрессиями позднеюрской эпохи. Развитие богатейшей и исключительно разнообразной фауны фораминифер позднего мела начинается во время сеноманской трансгрессии и продолжается в широко расстилавшихся по континентам морях сенонского века. Палеогеновые не менее разнообразные фауны фораминифер опять-таки связаны с трансгрессиями начала палеогенового периода.

В то же время регрессиям моря на континентах отвечают периоды смены — обновления фаун фораминифер. Регрессии приносят гибель специализированным элементам фаун-предшественниц и открывают путь к развитию прогрессивных элементов новых фаун. Эти явления произошли на грани девона и карбона, на рубеже палеозойской и мезозойской эр, в конце раннемеловой эпохи.

Крайне интересен тот факт, что упомянутые новые прогрессивные элементы фаун возникают во время трансгрессии, предшествующей той, которая обеспечила расцвет их непосредственных потомков. Поскольку зарождение новых органических форм мы связываем с изменениями внешней среды, можно предположить, что во время предшествующей трансгрессии в ряде случаев уже намечаются такие условия существования, которые в последующий период оказываются господствующими. Это обстоятельство заслуживает внимания со стороны геологов и палеонтологов.

Самостоятельный вопрос, который должен нас, естественно, заинтересовать — это вопрос о географических особенностях фаун. Среди современных бентосных, особенно мелководных фаун фораминифер наблюдаются достаточно резкие провинциальные отличия. Это в известной мере связано с тем, что современные континенты переживают период регрессии моря, а стало быть в области эпиконтинентальных бассейнов наблюдается значительное количество различных обособленных обстановок существования организмов и достаточно резкая разобщенность фаун. Естественно ожидать провинциальные особенности фаун и в геологическом прошлом. Фактические данные подтверждают эту точку зрения. Для определенного момента развития фаун мы всегда можем наметить ряд местных различных одновременных фаун фораминифер. Очень отчетливы эти отличия в верхнем палеозое. Если взять промежуток времени, охватывающий конец карбона и начало перми, то для Русской платформы можно наметить один тип фауны с параштаффеллами — средневолжский (Среднее Поволжье) и другой — с крупными швагеринами, псевдофузулинами и парафузулинами — западноприуральский (Западное Приуралье). При этом необходимо отметить, что параштаффелловая фауна временами распространялась и в Западное Приуралье, о чем свидетельствуют отдельные прослои, переполненные параштаффел-

лами, начиная с нижних слоев верхнего карбона. Строго говоря, на границе верхнего карбона и нижней перми в Западном Приуралье развивается несколько отличных типов фаун, что связано с разнообразием физико-географических условий.

В познепермское время развивается два резко различных типа фаун: 1) тип, свойственный эпиконтинентальным морям; примером его является фауна фораминифер казанского яруса; 2) тип, связанный с морями геосинклинальных областей с преобладанием высших фузулинид; примером его могут служить памирская, кавказская и другие позднепермские фауны фораминифер.

Для верхней юры известны фауны фораминифер средиземноморского и бореального типов; при этом западноевропейская, по существу, бореальная фауна достаточно резко отличается от бореальной же фауны морей Русской платформы. Фауна фораминифер волжского яруса в западноевропейских стратиграфических аналогах не имеет себе подобных. Однако в раннемеловую эпоху не только на территории европейской части СССР, но и в Западной Европе широко расселяются фауны фораминифер, несомненно связанные узами родства с ранневолжской.

Вопреки существующему мнению о широком географическом распространении видов фораминифер, мы всегда имеем дело с большей или меньшей специфичностью местных фаун; чем более разобщены эти фауны, тем более они своеобразны.

Если общность исторического процесса развития обусловливает известное сходство всех или большинства фаун, существовавших в определенный отрезок геологического времени, то географические особенности и неразрывно с ними связанные особенности внешней среды являются причиной известного своеобразия местных фаун на фоне общего единообразия фауны данного момента прошлого Земли. Это обстоятельство заставляет нас подходить с индивидуальной меркой к каждой из изучаемых фаун и относиться с необходимой осторожностью к поискам на территории СССР фаун фораминифер, вполне сходных с обитавшими в области других континентов.

В отдельных случаях для тех моментов геологического прошлого, когда морские сообщения оказывались особо широкими и на значительных пространствах устанавливались сходные условия существования организмов, стратиграфические сопоставления могут отличаться большей общностью в деталях и при сравнении разрезов отдельных областей.

Несколько выше был затронут вопрос о том, что периоды морских трансгрессий являются вместе с тем и периодами наиболее широкого обмена фаун путем миграций отдельных видов. Миграции эти, вопреки представлениям некоторых ученых, никогда не носят одностороннего характера, наоборот, они протекают в противоположных, встречных направлениях, хотя одно какое-либо из направлений в данный отрезок геологического прошлого может преобладать. Мы имеем примеры миграций фораминифер из области Кавказа в Среднюю Азию и одновременно в обратном направлении. Совершенно несомненно, что неогеновые бассейны юга СССР, находившиеся в условиях то полной, то частичной изоляции от Средиземного моря, были не только своего рода ловушками для внедрявшихся в них время от времени средиземноморских элементов, но и рассадниками видов, несомненно расселявшихся из области юга СССР в бассейны собственно Средиземного моря. Другой вопрос состоит в том, какой процент видов в тот или иной отрезок времени падал на переселенцев из области Средиземного моря на территорию СССР и какой процент перекочевывал тогда же в обратном направлении.

В своих суждениях о путях миграций мы часто исходим не из действительных, существовавших в природе отношений, а из того, что лучше изучено, и ошибочно принимаем за центры расселения этих организмов области, откуда по тем или иным причинам описаны фауны фораминифер

определенного возраста. Только изучение фаун фораминифер, происходящих из ряда местонахождений, позволит составить правильные в этом отношении представления. В первую очередь необходимо подвергнуть исследованию материалы, происходящие с обширнейших пространств Советского Союза. Эти материалы, бесспорно, окажутся вполне достаточными для установления общих закономерностей как истории развития фораминифер, так и закономерностей их географического распространения и миграций. Само собой разумеется, что при этом должны учитываться результаты подобных же работ над другими группами ископаемых организмов.

За особенностями географического распространения скрываются не только закономерности протекавшего в известный отрезок времени расселения организмов в пространстве, но и закономерности взаимоотношений организма и среды. Можно наметить и более тесные связи между фораминиферами, современными и ископаемыми, и условиями их существования. Для ископаемых форм эти связи находят свое отражение в фациальной приуроченности отдельных видов, иногда родов, а также и фаун фораминифер в целом.

Глава VII

ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ФОРАМИНИФЕР

Данные изучения фораминифер используются для решения задач стратиграфии, палеогеографии, палеозоогеографии, а также при фациальном анализе.

Первые серьезные попытки использования фораминифер для целей стратиграфии принадлежат русским ученым. Работы профессора Горного института В. И. Меллера (1878, 1880), посвященные фораминиферам карбона и артинского яруса нижней перми европейской части России, остаются до настоящего времени классическими в полном смысле этого слова. В них не только приведены превосходные описания и изображения многочисленных видов позднепалеозойских фораминифер, но и разобрано распределение этих последних по геологическим отделам. Как отмечено даже в названии заключительной главы работы В. И. Меллера, он видел в фораминиферах «...средство к различению в каменноугольном известняке России геологических горизонтов». Действительно, В. И. Меллеру удалось, исходя из результатов изучения фораминифер, не только сопоставить фузулиновые известняки с каменноугольными породами Западной Европы и Северной Америки, но и обосновать трехчленное деление каменноугольных отложений Европейской России. Его заслуга в том, что он правильно оценил и доказал стратиграфическое значение не только фузулинид, но и так называемых мелких фораминифер — эндотир, брэдиин, текстуляриид. Чрезвычайно существенно, что В. И. Меллер ставил перед собой задачу определения геологического возраста осадочных пород путем изучения фораминифер в прозрачных шлифах. Наконец, от В. И. Меллера, охватившего своими исследованиями целый ряд районов в Европейской России, не ускользнули особенности географического распространения фораминифер. Благодаря этому общие для всей изученной территории закономерности стратиграфического распределения были уточнены для отдельных районов поправками частного характера. Результаты своих микропалеонтологических исследований В. И. Меллер связывал с имевшимися в то время данными по изучению крупных ископаемых организмов. А. П. Карпинский (1939), отдававший должное ис-

следованиям В. И. Меллера, отлично понимал «...всю важность фузулин и других каменноугольных корненожек для целей геологической классификации».

В восьмидесятых и девяностых годах прошлого столетия киевский ученый (впоследствии действительный член Академии наук УССР) П. А. Тутковский (1898) доказал практическое значение фораминифер при бурении на подземные воды. Работы этого исследователя, посвященные фораминиферам верхней юры, верхнего мела и третичных отложений, носят характер предварительных сообщений. П. А. Тутковскому не удалось завершить задуманный им большой труд по микрофауне Украины, и в 1925 г. он опубликовал лишь палеонтологические таблицы с объяснениями и кратким сопроводительным текстом.

Один из старейших геологов-нефтяников Д. В. Голубятников еще в дореволюционные годы применял микрофауну, в частности фораминифер и остракод, для разрешения вопросов стратиграфии неогеновых отложений Апшеронского полуострова.

В прошлом столетии более или менее общепризнанным было лишь стратиграфическое значение нуммулитов. Господствовавшее до начала текущего столетия представление о медленном развитии фораминифер во времени опровергнуто в результате детального изучения строения их раковин и разработки систематики на протяжении последних десятилетий. Практика геологоразведочных работ, в особенности в нефтяной промышленности, подтвердила важное стратиграфическое значение фораминифер.

В 1929 г. были начаты работы по изучению микрофауны в Нефтяном геологоразведочном институте. Инициатором их явился С. И. Миронов, направивший для сбора кернов на промыслы Эмбенской нефтеносной области В. П. Казанцева. Результатом поездки В. П. Казанцева явилась работа, посвященная юрским (частично и неокомским) фораминиферам месторождения Макат. Статья В. П. Казанцева (1934), равно как и последующая его работа (1936) по юрским и неокомским фораминиферам той же области (месторождения Бекбеке, Бисбулюк, Дессор и Сагиз), внесла мало нового вследствие чисто описательно-палеонтологического характера и отрыва от геологических данных. Кроме того, В. П. Казанцев чрезвычайно широко понимал объем отдельных видов и полагал, что большинство юрских форм отличается широким стратиграфическим распространением. Многие юрские виды он отождествлял с современными. В этом отношении В. П. Казанцев находился еще под влиянием распространенных в то время воззрений, в силу которых стратиграфическое значение микрофауны и фораминифер, в частности, отрицалось рядом исследователей.

С момента организации в 1930 г. в Нефтяном институте, по почину С. И. Миронова, лаборатории микропалеонтологии начался новый этап работ по изучению микрофауны, которые были сразу же поставлены на научную основу. От исследования отдельных случайных образцов перешли к изучению целых разрезов послойно собранного материала. Помимо выявления отдельных руководящих видов микрофауны стали большое внимание обращать на руководящие комплексы (ассоциации) этих видов. Работы стали строиться в теснейшей увязке с запросами нефтяной геологии. Начали широко использоваться материалы, доставленные бурением. Все эти предпосылки определили дальнейшие пути развития работ и привели к важным научным и практическим результатам (Фурсенко, 1948).

Позднепалеозойские фораминиферы, особенно Fusulinida, имеют исключительно важное практическое значение. Данные изучения их развития легли в основу детального стратиграфического расчленения карбона и перми таких областей, как Подмосковный бассейн, Среднее Поволжье, Западное Приуралье и других, где комплексами видов фузу-

линид были охарактеризованы отдельные горизонты среднего карбона, а также тритицитовые и псевдофузулиновые слои верхнего карбона. В области Западного Приуралья с особой детальностью были расчленены нижнепермские — сакмарские и артинские отложения (Раузер-Черноусова, 1938, 1940, 1949$_{1,2}$, 1953, 1954; Розовская, 1950; и др.). Существенную роль сыграло изучение фораминифер при расчленении каменноугольных отложений Донецкого бассейна (Бражникова, 1951; Путря, 1948$_{1,2}$, 1956; и др.), Белоруссии (Голубцов, 1957), Западной Сибири, Казахстана и Северо-Востока СССР (Богуш, Юферев, 1966, 1969; Юферев, 1969, 1970; и др.).

Практическое значение фораминифер юры и нижнего мела определяется наличием комплексов видов, характерных для отдельных ярусов и подъярусов этих отложений. Данные изучения стратиграфического распределения юрских и раннемеловых фораминифер используются при геологических исследованиях на территории Русской платформы (Кузнецова, 1965; Хабарова, 1959; Григялис, 1958, 1960; Митянина, 1955, 1957; и др.), в Казахстане и Западной Сибири (Фурсенко, Поленова, 1950; Никитина, 1955; Василенко, Мятлюк, 1947; Булатова, 1960; Фораминиферы верхнеюрских..., 1972; Иванова, 1970, 1973; Булынникова, 1973; Стратиграфия мезозоя и кайнозоя..., 1957), на Кавказе (Антонова, 1969, 1974; Макарьева, 1971; и др.).

Изучение стратиграфического распределения позднемеловых фораминифер оказалось весьма важным при геологических работах на территории европейской части СССР (Акимец, 1953; Маслакова, 1974; и др.), Казахстане (Василенко, 1961), в Западной Сибири (Кисельман, 1969, 1971; Киприянова, 1961; Подобина, 1966, 1975; и др.). Четкие палеонтологические особенности комплексов отдельных ярусов, подъярусов и горизонтов верхнего мела обеспечили возможность использования данных изучения фораминифер при геологосъемочных работах, при структурном бурении и т. п.

Практическое значение фораминифер палеогена исключительно велико. Благодаря их изучению удалось в значительной мере уточнить стратиграфию палеогеновых отложений Северного Кавказа, крайне бедных остатками моллюсков (Glaessner, 1937; Субботина, 1936, 1947; Морозова, 1946$_{1,2}$; Халилов, 1948; Шуцкая, 1956; и др.). Многолетние исследования Н. Н. Субботиной по палеогеновым фораминиферам позволили не только установить достаточно дробное стратиграфическое расчленение палеогеновых отложений Кавказа, что имеет большое практическое значение, но и сопоставить отдельные кавказские разрезы между собой, а также установить корреляцию отдельных горизонтов эоцена Кавказа с одновозрастными горизонтами Европы и Америки. Данные изучения палеогеновых фораминифер широко используются при различного рода геологических работах в Средней Азии, на Украине и в других районах (Быкова, 1947; Мятлюк, 1970; Краева, 1960, 1961; Ярцева, 1951; и др.).

Изучение фораминифер неогена привело к важным в практическом отношении результатам для геологических работ в Крымско-Кавказской области (Богданович, 1947, 1950$_{1,2}$, 1952, 1969; Дидковский, 1955; и др.), в Предкарпатье, Закарпатье (Венглинский, 1953, 1975; Крашенинников, 1960, 1961; Пишванова, 1950; Серова, 1955; и др.), на Северном Сахалине (Волошинова и др., 1970).

За последнее десятилетие большое практическое значение приобрели работы по изучению фораминифер морских четвертичных отложений севера Западной Сибири (Гудина, 1966, 1969), Кольского полуострова (Гудина, Евзеров, 1973), западного берега Берингова моря (Хорева, 1974).

Стратиграфическое значение фораминифер определяется, во-первых, быстрой эволюцией отдельных их групп (Endothyrida, Fusulinida, Milio-

lida, Anomalinidae, Globorotaliidae. Nummulitida и др.), благодаря чему удается установить виды, характерные для тех или иных горизонтов. Во-вторых, тем, что комплексы (ассоциации) видов достаточно характерны для определенных горизонтов. В-третьих, благодаря малым размерам фораминифер, встречающихся в ископаемом состоянии, они содержатся обычно в достаточном количестве в тех относительно небольших образцах горных пород, которые извлекаются из недр при буровых работах. В силу своих небольших размеров фораминиферы при бурении выносятся с забоя глинистым раствором. В отдельных случаях по появлению в этом последнем невстреченных в вышележащих слоях форм удается уточнять положение стратиграфических границ без отбора образцов керна.

Наблюдаемое иногда переотложение раковин фораминифер как терригенного материала не является, как правило, препятствием для использования фораминифер для стратиграфических целей, так как формы, находящиеся во вторичном залегании, обычно удается отличить и по систематическому составу, и по ряду внешних признаков (цвету, характеру фоссилизации, окатанности и т. п.).

Область использования фораминифер для стратиграфических целей не ограничивается одними лишь геологоразведочными буровыми работами. Фораминиферы, и особенно комплексы их видов, являются ценными показателями возраста горных пород и при геологических съемках. Примером такого использования могут служить геологические карты территории БССР (Атлас БССР, 1958). Стратиграфическое расчленение меловых отложений дано исключительно на основании изучения фораминифер. Данные микропалеонтологических исследований легли также в основу многих литолого-фациальных карт территории республики.

Использование фораминифер для целей фациального анализа определяется тем, что отдельные их виды обычно весьма чутко реагируют на изменение условий внешней среды. Опыт изучения ископаемых, а в особенности современных фораминифер показывает, что тем или иным фациальным типам отложений отвечают определенные экологические типы фораминифер и комплексов их видов. Установление экологических типов фораминифер, а также знание закономерностей их расселения в геологическом прошлом и в настоящее время позволяет использовать данные изучения фораминифер для палеогеографических построений. Следует отметить, что для изучения фаций геологического прошлого, а также для палеогеографии и палеозоогеографии, исключительно важное значение имеют сравнительные данные исследования современных фораминифер. При этом недопустимо механическое использование данных изучения современных форм для воссоздания специфических условий геологического прошлого.

При практическом использовании результатов изучения фораминифер, в первую очередь, при решении задач стратиграфии, необходимо учитывать специфические особенности данного этапа развития фаун этих организмов. Для каждого этапа выбирают группы наиболее характерные и интенсивно развивающиеся, которые могут оказаться и наиболее полезными в стратиграфическом отношении. Знание фациальной приуроченности фаун, закономерностей их развития и расселения необходимо, чтобы избежать возможных ошибок при стратиграфических сопоставлениях, поскольку смена видов и их комплексов по разрезу отражает не только ход филогенетического развития интересующей нас группы организмов, но и их экологические особенности, а также возможные миграции. Опыт показывает, что формальное сопоставление разрезов осадочных толщ на основании одних лишь микропалеонтологических данных без должного учета геологических условий может приводить подчас к существенным неточностям.

Глава VIII

ПРИЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ФОРАМИНИФЕР

В изучении фораминифер приходится различать следующие этапы: 1) сбор материала — образцов горных пород из естественных обнажений или буровых скважин; 2) препарировку фораминифер (разрыхление породы и выделение из нее раковин; из плотных, не поддающихся разрыхлению пород — изготовление плоскопараллельных шлифов); 3) визуальное изучение фораминифер в выделенном виде или в шлифах под микроскопом (бинокулярным или минералогическим); 4) измерение, зарисовывание и фотографирование раковин или их сечений; 5) определение научного видового названия по специальным монографиям и картотекам (осуществляется отчасти на этапах 3 и 4 и является конечным этапом по отношению к ним); 6) описание видов фораминифер (при монографических или вообще описательно-палеонтологических работах), составление таблиц стратиграфического распределения видов, их распространения в различных типах отложений.

При сборе образцов горных пород для исследования фораминифер следует руководствоваться следующими правилами. Материал не должен носить случайного характера. Единичные образцы неопределенного стратиграфического положения, доставленные геологом или палеонтологом из разобщенных обнажений, имеют малый интерес для первичного исследования микрофауны, даже в случае самого исключительного богатства образцов ископаемыми микроорганизмами. Изучение подобных образцов может представлять обратный интерес для геолога, при условии изученности геологического распределения микрофауны в пределах отложений данного района; результатом изучения фораминифер из таких образцов может явиться определение возраста последних.

Прежде чем приступить к работам, пользуясь имеющимися данными по геологии района, приходится установить, где, в каких обнажениях геологический разрез данного района или месторождения представлен наиболее полно — без перерывов и без значительных, запутывающих стратиграфическую картину, тектонических нарушений. Такой разрез может быть выбран на основании предварительного ознакомления с имеющимися данными по геологии района. Приняв один разрез за основной, следует наметить сразу же ряд параллельных, хотя бы неполных разрезов, могущих служить дополнением к основному разрезу. Определенное стратиграфическое распределение фораминифер в пределах данного района, которое надлежит установить, является, по сути дела, определенной закономерностью, для выявления которой нельзя ограничиться всего лишь одним рядом наблюдений. Необходимы наблюдения контрольные, могущие убедить в том, что установленная закономерность не является лишь частным случаем, а, наоборот, имеет более широкое значение и притом значение, ограниченное определенными, известными нам пределами.

При работе на естественных обнажениях следует, в зависимости от условий выветривания и разрушения пород, определить степень необходимых расчисток, так как для получения микрофауны хорошей сохранности необходимо обеспечить свежие, не подвергшиеся выветриванию образцы. В большинстве случаев на крутых склонах без растительности бывает достаточна расчистка на глубину около полуметра. В некоторых случаях, где обнажения освежаются, благодаря усиленному размыву и обвалам, специальной расчистки не требуется вовсе. На более или менее горизонтальных и притом относительно слабо задернованных обнажениях, даже при отсутствии наносов, требуются расчистки на глубину свыше метра. Иногда есть смысл брать образцы сильно выветрив-

шихся пород, в таких случаях микрофауна нередко оказывается подвергшейся естественной препарировке. Таким образом, достигаются такие результаты, которых не удается получить путем искусственной препарировки. Образцы выветрившихся пород заслуживают коллектирования вместе с образцами соответствующих невыветрившихся пород. В тех случаях, когда порода содержит относительно крупных представителей фораминифер, например камерин, орбитоидов или фузулин, следует на месте в поле уделить достаточное количество времени на их извлечение из породы, пользуясь тем обилием материала, которое предоставляется природой. Даже если собрать большое количество породы, препарировка в лаборатории не даст почти никогда таких результатов, какие могут быть получены в поле. Для целей сборов крупных представителей фораминифер следует иметь с собой маленький препаровальный молоток, несколько препаровальных игл и лупу.

Крайне желательно уже на месте в полевых условиях установить, какие пласты содержат микрофауну, откуда, с какой глубины можно извлечь наилучшей сохранности раковины и т. п. Для этой цели микропалеонтологу необходимо располагать походной полевой лабораторией, которая позволила бы ему производить отмывку образцов и их просмотр под бинокуляром. В таком случае к сбору материала можно подойти более сознательно, отобрать те пласты, в которых содержится обильная и характерная микрофауна, и, наоборот, обеспечить достаточного объема образцы из пластов с наличием скудной микрофауны и выявить пласты, не содержащие микрофауну. Само собой разумеется, что подвергнуть полному исследованию все образцы в полевых условиях невозможно, поэтому следует сначала обратить внимание на породы различных литологических типов и получить представление о том, что можно ожидать от того или иного типа пород, и каковы их особенности. Для первоначальной ориентировки в разрезе, уже в полевых условиях совершенно необходимо бегло с 10—15-кратной лупой просмотреть возможно большее количество образцов и таким путем выявить наиболее интересные пласты.

При отборе образцов необходимо обеспечить достаточно полное освещение каждого отдельного стратиграфического подразделения разреза вплоть до наиболее дробных (зон, подзон), а также возможно более точное определение стратиграфических границ. Отбирать образцы следует из всех слоев, охарактеризованных ископаемыми остатками макрофауны, с целью уточнения стратиграфического значения находок фораминифер, а также из всех литологических разностей (типов) пород. При мощности слоев от 0,5 до 3 м рекомендуется брать образцы из подошвы и кровли слоя и из средней его части; на отбор образцов у контактов обращать особое внимание. При частой, ритмичной перемежаемости слоев отбирать образцы из каждого литологически различного прослоя (элемента) данного слоя. При повторении в разрезе литологически сходных слоев или многослоев отбирать образцы не из каждого из них, а с пропусками, с таким расчетом, чтобы образцы по разрезу разделялись в платформенных областях интервалами 2—5 м, в крайности, при значительной общей мощности разреза, 10 м, а в предгорных прогибах и геосинклинальных областях — 10—15 м, в крайности 25 м. Через такие же примерно интервалы следует отбирать образцы из мощных литологически однородных слоев.

Следует учитывать, что фораминиферы наиболее обильны в карбонатных глинах, мергелях и органогенных известняках, несколько реже встречаются в глинах и глинистых и известковистых алевролитах. В обломочных терригенных породах — песках, песчаниках, гравелитах — фораминиферы представляют исключение. Вес образцов, предназначаемых для целей микропалеонтологического исследования, должен быть, по возможности, до 100—200 г (объем 50—100 см^3). Предназначенные

для последующего разрыхления и отмучивания образцы керна из буровых скважин необходимо тщательно очищать от примазок глинистого раствора; для исследования лучше использовать сердцевидную часть керна. Этикетировка и упаковка образцов пород производится в соответствии с правилами, принятыми в практике полевых геологических исследований.

Образцы пород, доставленные в лабораторию с промысла, разведки или из полевой партии, должны быть соответствующим образом зарегистрированы и тщательно очищены со всех сторон от могущих быть примазок глинистого раствора, грязи и т. п. При диаметре коронки 8 см следует очищать породу на 1,0—1,5 см толщины со всех сторон образца и при этом внимательно следить за тем, не проник ли в образцы, доставленные бурением, глинистый раствор по трещинкам внутрь.

Далее необходимо с поверхности просмотреть образец под бинокуляром, определив таким образом, нет ли в нем микрофауны. Несмотря на то, что в некоторых случаях, при наличии большого количества микрофауны, последнюю обнаружить таким путем не удается, в других случаях, наоборот, удается только так обнаружить микрофауну; будучи иногда чрезвычайно хрупкими, раковины фораминифер, а равно и других микроорганизмов не выдерживают дальнейших операций, связанных с разрушением породы, и разрушаются сами. Кроме того, при подобном поверхностном просмотре удается определить характер залегания раковин в породе, например, скоплениями (гнездами), по плоскостям напластования, диффузно и т. п. Подобного рода наблюдения могут иметь серьезное значение.

Препарировка фораминифер из породы осуществляется в лабораторных условиях. Для дробления образцов породы, предназначенных для дальнейшего отмучивания, используется обычная фарфоровая ступка. Породу следует разбивать на кусочки размером с горошину, но ни в коем случае не растирать, во избежение разрушения раковин фораминифер. Для той же цели используются специальные металлические прессы (Wicher, 1942; Bartenstein, 1954).

Раздробленные образцы для их полного разрыхления подвергают размачиванию или кипячению в воде. Содержащие битум породы следует подвергать предварительной обработке спиртобензолом. Образцы плотных пород, не разрыхляющиеся при кипячении, обрабатывают путем неоднократного пропитывания нагретым пересыщенным раствором сернокислого натрия (глауберовой соли) или серноватистокислого натрия) (тиосульфита, гипосульфита), с последующей кристаллизацией раствора при его охлаждении. Для этой цели раздробленная порода перемешивается с таким же по объему количеством кристаллической разности одной из названных солей в металлическом тигле, бюксе или чашке. Кристаллические $Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$ или $Na_2S_2O_3 \cdot 5H_2O$ при незначительном нагревании расплавляются, а при охлаждении вновь кристаллизуются; добавлять воду (по каплям) приходится лишь при испарении части кристаллизационной воды, что бывает видно по появлению белых пленок на поверхности закристаллизовавшейся соли. Разрыхляют в данном случае породу кристаллы, растущие в ее порах.

Отмучивание породы проводится струей воды через набор сит или мельничный газ с различной величиной ячеек. Избегать сильной струи следует лишь в том случае, если можно ожидать, что раковины фораминифер тонкие и хрупкие. Следует иметь в виду, что иногда заполненные воздухом раковины всплывают на поверхность воды. Отмучивание следует производить пока вода не станет прозрачной. Смывают осадок струйкой воды из резиновой трубки, надетой на водопроводный кран, или из промывалки в фарфоровую чашку, которую ставят затем в сушильный шкаф. Правильно отмытый осадок, не содержащий глинистых частиц, после высыхания становится рассыпчатым. Наличие комочков

глины указывает на неудовлетворительное разрыхление, а растрескивающаяся корочка на поверхности высохшего осадка — на то, что в нем остались неотмученные глинистые частицы.

Поскольку в осадке обычно находятся частицы весьма различных размеров (от 0,01 и до нескольких миллиметров) полезно производить разделение осадка на фракции с помощью сита с ячеями просветом 0,1 мм. Для фракционирования осадка используют специальные приборы, где отмывка производится в ряде последовательно соединенных сосудов, причем скорость движения воды в них неодинакова. Там, где она больше, осаждаются более крупные частицы и наоборот. На этом принципе основаны приборы Небеля (Авдусин, Батурин, 1930), Н. Н. Субботиной и др. (1960), Е. П. Бочкова (1960).

С целью обогащения осадка раковинами фораминифер, а в некоторых случаях для отделения этих последних от обломков породы, иногда применяют разделение тяжелыми жидкостями — четыреххлористым углеродом (Саидова, 1961; Желубовская, Брайнина, 1964).

Высушенные осадки помещают в бумажные пакеты, по типу употребляемых для хранения семян и шлихов, или в стеклянные плоскодонные пробирки. Осадки должны быть этикетированы (местонахождение, геологический возраст, номер обнажения или скважины с указанием глубины).

Некоторые породы, в частности, органогенные известняки, не поддающиеся разрыхлению указанными способами, подвергают неоднократной операции кратковременного прокаливания в муфельной печи при температуре вишнево-красного каления с последующим охлаждением, для чего нагретую породу высыпают прямо из тигля в чашку с водой. Иногда с целью разрыхления породы ее неоднократно замораживают при помощи жидкой углекислоты с последующим нагреванием. В силу неодинаковой теплопроводности и несколько различного коэффициента расширения отдельных участков породы она начинает при этом крошиться. В отмучивании разрыхленной таким образом породы обычно нет надобности. Обломки можно просто высушить и просматривать под микроскопом.

Из плотных, не поддающихся разрыхлению, пород изготовляют обычно палеонтологические шлифы, причем если характер раковин позволяет, стараются в процессе изготовления пришлифовок добиться ориентированных надлежащим образом сечений.

Извлечение раковин фораминифер, находящихся в высушенном осадке, производится под бинокулярным микроскопом. Для удобства просмотра образца употребляются специальные черные пластинки, разграфленные на квадраты со сторонами, примерно равными диаметру поля зрения микроскопа при наиболее употребительном увеличении. Назначение пластинки — предостеречь, с одной стороны, от повторных просмотров уже просмотренного участка рассыпанной ровным слоем породы и обеспечить, с другой стороны, полный просмотр всей породы. Рассыпать породу по пластинке следует равномерно с таким расчетом, чтобы песчинки везде лежали в один слой и чтобы между ними еще оставалось небольшое свободное пространство. Раковины выбирают вручную при помощи слегка смоченной в воде акварельной кисточки, желательно колонковой № 1, или препаровальной иглой. Иногда используются пластинки со сквозными отверстиями по углам квадратов. Через эти отверстия раковины при помощи препаровальной иглы сбрасываются в находящуюся под пластинкой камеру.

Отбирая микрофауну, не следует ограничиваться несколькими экземплярами, а следует выбирать все, что встречается подряд; тогда уже прямо из просмотра препаратов можно составить себе представление об относительном обилии отдельных форм и располагать достаточным материалом для целей определения их научных названий.

Рекомендуется вести количественный подсчет экземпляров фораминифер. Производство подсчета микрофауны, рассыпанной на пластинке, не сопровождается особыми трудностями. При известном навыке можно добиться совершенно равномерного и одинакового распределения частиц породы на пластинке. Регистрировать следует количество раковин на всей пластинке или, в случае значительного их количества, на нескольких квадратах, или даже на одном квадрате. Просчитать можно микрофауну из всего осадка либо из точно определенной его части, либо, наконец, можно, при известном навыке, рассыпать породу равномерными порциями и ровным слоем и сосчитать количество раковин не на всей пластинке, а в нескольких квадратах «на выдержку» с каждой пластинки. Зная, какую долю составляет количество подвергнувшихся просчету квадратов в отношении общего количества квадратов на всех пластинках, нетрудно путем простого перемножения получить количество раковин на весь образец породы.

Изучение выделенных из породы фораминифер также проводится под бинокулярным микроскопом при падающем свете. Рекомендуется предварительно рассортировать раковины по родам и видам. При этом, однако, нарушается общая картина комплекса фораминифер, которую иногда бывает важно иметь перед глазами.

В том случае, если поверхностных признаков для определения принадлежности раковины к тому или иному виду или роду недостаточно, прибегают к изготовлению ориентированных шлифов отдельных раковин. В процессе работы по шлифованию мелких фораминифер необходим следующий набор инструментов: бинокулярная лупа, стеклянный шлифовальный диск (или толстая стеклянная пластинка с матовой поверхностью), спиртовка, препаровальные иглы, пинцет, скальпель, кисточка, предметные стекла, предназначенные для шлифования, размером 48×28 мм, покровные стекла 18×18 мм, стаканы или стеклянные банки для воды. Так как препаровальные иглы довольно быстро портятся от частого накаливания, можно рекомендовать для этой цели специальный металлический иглодержатель, применяемый обычно биологами; удобство пользования им заключается в возможности замены непригодной иглы новой. Удобно пользоваться в процессе шлифования и микроскопом; применение последнего особенно необходимо при контрольных просмотрах шлифуемого объекта в последней стадии его обработки, когда уже более или менее тонкий шлиф удобно рассматривать в проходящем свете при сильном увеличении. Бинокуляр же служит преимущественно при заделке объекта в расплавленный бальзам; все производимые с помощью бинокуляра операции рассчитаны на освещение падающим светом. Для целей более медленного остывания залитого в бальзаме объекта, а также для высушивания шлифов от воды хорошо пользоваться небольшим термостатом (с регулировкой температуры).

Из реактивов необходимы: канадский бальзам, ксилол (или толуол), денатурат для спиртовки и мытья стекол, шлифовальный порошок (например, «60-минутный» или еще более мелкий карборунд) и вода в стаканах (лучше всего подогретая). Обычный кристаллический канадский бальзам не пригоден для целей шлифовки, так как сильно трескается. Во избежание этого куски бальзама растворяются в небольшом количестве ксилола или толуола и осторожно варят (не доводя до сильного кипения) на слабом огне до получения густой массы, которую следует держать в стеклянной банке с хорошо притертой пробкой. Вынимают бальзам небольшими порциями посредством стеклянной палочки. Можно пользоваться и более сгущенным, до твердого или полутвердого состояния, бальзамом.

Методика шлифования сводится к трем задачам: 1) заделка объекта в бальзам, 2) шлифование и 3) изготовление микроско-

пического препарата, причем процессы заделки и шлифования нередко чередуются между собой (по А. К. Богдановичу; цит. Фурсенко, 1937).

Одним из условий, гарантирующих качество заделки, вообще говоря, наиболее трудной части всей работы, является не только умелое овладение чисто техническими приемами, но и правильная расстановка инструмента на рабочем столе. Положенная не на место препаровальная игла или спиртовка могут, например, в быстро протекающем процессе ориентировки объекта стать причиной полной неудачи заделки. Рекомендуется бинокуляр ставить перед собой, справа от него следует поместить зажженную спиртовку, расположенные в порядке иглы, пинцет, стекла и необходимые реактивы. Слева от бинокуляра удобно расположить микроскоп, препараты с раковинами и т. п. Источники света для оптических инструментов (падающий свет для бинокуляра) должны быть установлены до начала работы.

Характер заделки раковин в бальзам зависит от степени фоссилизации последней. В том случае, если раковина хорошо минерализована, т. е. не содержит внутри себя воздух, заделка протекает чрезвычайно просто. На матовой поверхности предметного стекла, перед тем вымытого денатурированным спиртом (для удаления следов жира) и досуха вытертого, наносят палочкой небольшой мазок бальзама. Последнее достигается особенно легко прикосновением палочки с бальзамом к стеклу, медленно и равномерно нагреваемому над пламенем спиртовки. Бальзам наносится на стекло в таком количестве, чтобы предназначенный для заделки объект мог бы целиком погрузиться в полученный мазок. Не следует допускать вскипания бальзама; в таком случае настоятельно рекомендуется проделать эту часть работы заново, так как вскипевший бальзам непригоден для шлифовки. При полном расплавлении бальзама или появлении первых пузырьков по краям капли стекло отодвигают от пламени и объект погружают в расплавленный бальзам. Для этой цели раковина захватывается кисточкой, слабо смоченной ксилолом, и переносится на поверхность капли, к которой она тотчас же пристает (кисточка не должна коснуться бальзама). Не давая остыть бальзаму, продолжают равномерно нагревать стекло (в течение 1—3 минут) для удаления избытка ксилола и полного погружения объекта в каплю. Более крупные объекты переносят пинцетом.

Степень продолжительности нагревания стоит в связи с консистенцией употребляемого бальзама. Более жидкий (тягучий) бальзам требует более продолжительного нагревания, иначе при остывании бальзам будет недостаточно упругим для шлифовки. С другой стороны, следует предостеречь от перегревания бальзама, в результате чего последний при остывании обращается в слишком хрупкую, легко трескающуюся стекловидную массу. Как указывают О. Зейц и В. Готан (Seitz, Gothan, 1928), удовлетворительным следует считать тот результат заделки, при котором поверхность остывшего бальзама еще поддается царапанию ногтем. После этого стекло быстро помещают под бинокуляр для ориентировки объекта, причем нагретое стекло лучше всего поместить не прямо на стеклянный или металлический столик инструмента, а на деревянную дощечку, иначе стекло может лопнуть. Быстро нагрев до красна иглу, вводят ее в медленно остывающий бальзам, и, смотря в бинокуляр, переворачивают или переталкивают объект в нужное при шлифовке положение. Ориентировка объекта при известном навыке достигается в течение нескольких секунд; в случае быстрого остывания бальзама или иглы, последнюю накаливают вновь и заканчивают манипуляцию. Заделанную таким образом в бальзам раковину лучше всего оставить на некоторое время в тепле (вблизи электрической лампы или в теплом термостате), лишь постепенно понижая температуру, что также устраняет возможность растрескивания бальзама.

Несколько сложнее протекает заливка мелких раковин с пустыми камерами, т. е. незаполненными минерализующим веществом. В этом случае необходимо предварительное пропитывание раковины бальзамом. Лучшим способом является погружение раковины на более или менее продолжительное время (от нескольких часов до 2—6 суток) в ксилол или толуол, после чего объекты переводят в жидкий и затем густой бальзам. При этом, однако, не всегда удаляется воздух из внутренней части раковины (в случае спирального типа строения). Последнее достигается лишь последующим кипячением объекта в бальзаме, которое производится в небольшом часовом стекле, причем следят за равномерностью нагревания и за тем, чтобы не воспламенялся бальзам. После этого объект вылавливается иглой (под бинокуляром) и заливается обычным способом. Нередко в процессе шлифовки обнаруживается все же ряд камер, незаполненных бальзамом. В этом случае следует заделать объект в свежий бальзам, стараясь при этом удалить пузырьки воздуха. Последнее достигается нередко одним лишь прикосновением к объекту хорошо раскаленной иглой.

Шлифовку заделанных в бальзам раковин следует производить исключительно при полном остывании бальзама. Для шлифования необходимы, кроме оптики, шлифовальный диск, карборунд и вода в стаканах. Удобнее всего расположить все эти предметы на небольшом металлическом или деревянном подносе, так как при шлифовании обычно разбрызгивается вода, смешанная с карборундом. Карборунд насыпают небольшой порцией на шлифовальный диск и, сильно разбавив водой, натирают его посредством предметного стекла или, что удобнее, с помощью стеклянной пробки. При получении более или менее однородной жидкой массы, покрывающей часть диска тонким слоем, приступают к шлифовке. Предметное стекло с заделанным в капле бальзама объектом осторожно опускают на диск (объектом вниз), слабо придерживая стекло за края большим и указательным пальцем (или для большего удобства — тремя пальцами). Шлифование производится медленным вращением предметного стекла по кругу небольшого диаметра (2—5 см), причем следят за тем, чтобы вращение достигалось при этом преимущественно движением кисти. Это обеспечивает равномерное и более слабое давление пальцев на стекло и значительно менее утомляет. Первое обстоятельство является чрезвычайно важным, ибо шлифовка «с силой» легко портит объект, ломает бальзам. При шлифовании необходимо также следить за тем, чтобы стекло с шлифуемым объектом находилось все время в плоскости, параллельной поверхности диска. Последнее может быть в значительной степени упрощено следующим способом; в процессе заделки объекта бальзамом снабжают и углы предметного стекла; причем следят за тем, чтобы высота таких «ножек» из бальзама равнялась высоте объекта. Во время шлифовки тем самым совершенно устраняется необходимость удерживания стекла в «равновесии» и легко достигается строго параллельное положение предметного стекла по отношению к диску.

Постоянное контролирование плоскости шлифа необходимо производить возможно чаще. Для этой цели споласкивают в воде (лучше всего комнатной температуры) предметное стекло с шлифом и помещают под бинокуляр (освещение падающим светом). Проверяют правильность расположения плоскости шлифа, определяется глубина шлифа (т. е. расположение поверхности шлифа в отношении заданной плоскости сечения) и т. д. Наличие бороздок на поверхности шлифа указывает на присутствие грубых зернышек карборунда; для устранения последних вновь натирают карборунд, прибавляя при надобности несколько капель воды. В случае малых размеров раковины (0,2—0,5 мм) или большой хрупкости объекта шлифовку производить

лучше всего в воде без карборунда. Полученный шлиф может быть рассматриваем как непрозрачный (аншлиф). В некоторых случаях такой шлиф вполне удовлетворяет исследователя, тем более что он дает представление не только о внутреннем строении объекта, но также о наружной, не тронутой шлифовкой, части раковины. Такой аншлиф заключают в жидкий бальзам и накрывают покровным стеклом, как это указывается ниже. Аншлиф может быть изучен с двух сторон. В этом случае, если необходимо получить собственно шлиф, приостанавливают шлифование по достижении нужного сечения и, промыв стекло с шлифом в воде, подсушивают. После этого осторожно расплавляют бальзам и переворачивают объект плоскостью шлифа к поверхности стекла (нагретой иглой). Лучше всего при этом объект перенести на новое стекло и заделать в свежерасплавленный бальзам. Дальнейшая обработка проводится тем же путем; следует лишь помнить, что последующая шлифовка должна быть начата не ранее, чем остынет бальзам.

Последний этап шлифования является наиболее ответственным. Шлифовка производится чрезвычайно осторожно (без карборунда), дабы не повредить все утончающуюся пластинку шлифа. Контрольные просмотры производятся уже с помощью микроскопа при проходящем свете. Шлиф следует признать вполне законченным, когда заданное сечение раковины ясно выражено не только очертаниями отдельных камер, но и достаточно прозрачными стенками для изучения их структуры. Обычно «толщина» готового шлифа раковины измеряется микронами, из чего явствует, с какой, осторожностью проводят последующую промывку шлифа в воде (для тщательного удаления зерен шлифовального порошка и его подсушивание. Из описания процесса шлифовки становится также вполне очевидным и то, что возможность применения механического шлифования для очень мелких раковин совершенно исключается.

Высушенное от воды стекло с шлифом осторожно очищается по краям от излишнего бальзама. Последнее достигается лучше всего посредством нагретого скальпеля, после чего края стекла следует протереть осторожно кусочком полотна или ватой, слабо смоченными ксилолом. На шлиф опускают 2—3 капли жидкого канадского бальзама и осторожно прикрывают хорошо промытым в спирту и протертым покровным стеклышком. Стеклышко прикладывают к краю капли под небольшим углом и затем медленно опускают; тем самым избегают попадания в препарат пузырьков воздуха. Если жидкого бальзама взято недостаточно, т. е. часть пространства под покрывным стеклом остается незаполненной им, следует прибавлять бальзам по каплям посредством стеклянной палочки, для этой цели достаточно коснуться палочкой, смоченной бальзамом, края покровного стекла. Покровное стекло рекомендуется снабжать по уголкам мельчайшими комочками воска или парафина («ножками»), для удерживания покровного стекла на известном расстоянии от хрупкого, легко разламывающегося шлифа. Последнее должно быть произведено с таким расчетом, чтобы шлиф мог бы изучаться и с помощью иммерсионного объекта, т. е. необходимо, чтобы ножка из воска лишь немногим превосходила толщину шлифа. Не следует забывать и того, что свежеизготовленный препарат нельзя изучать с помощью иммерсионного объекта или на откинутом столике микроскопа, так как недостаточно еще вязкий бальзам не удержит покровное стекло.

Очень хорошие результаты для изучения внутреннего строения раковин дает иногда пропитывание раковин иммерсионными жидкостями (Подобина, 1963; Гудина, 1964).

Для изучения фораминифер и их шлифов в проходящем свете пользуются обычным минералогическим микроскопом. Если нет необхо-

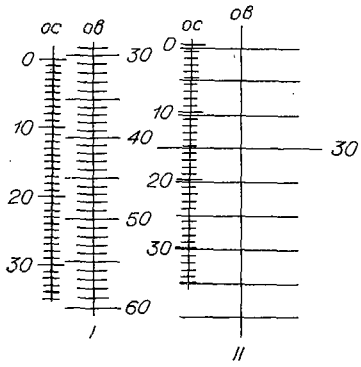


Рис. 59. Соотношение шкал окулярного микрометра — *ос* и объект микрометра — *ов*; *I* — малое увеличение; *II* — большое увеличение (Фурсенко, 1937).

димости минералогического изучения стенки раковины, можно пользоваться биологическим микроскопом (для изучения шлифов крупных фораминифер объектив 8× слишком велик, необходимо иметь более слабый объектив 3,7×, не входящий в обычный комплект).

Измерения микроскопических объектов под микроскопом или бинокуляром, необходимые для их определения, могут производиться двумя способами: при помощи окулярного микрометра или при помощи рисовального аппарата. Окулярный микрометр представляет собой круглую стеклянную пластинку, диаметр которой равен внутреннему диаметру окуляра. Пластинка эта несет линеечку — обычно один сантиметр, поделенный на 100 частей или 0,5 см, поделенные на 50 частей. Впрочем, следует, отметить, что абсолютная величина делений окулярного микрометра не имеет особого значения, так как практически приходится считаться с переменной величиной деления, меняющейся в зависимости от увеличения микроскопа (окуляра или объектива). В рабочем положении окулярный микрометр должен лежать на диафрагме и быть отчетливо виден через верхнюю линзу окуляра. Для того чтобы положить окулярный микрометр на диафрагму, если окуляр не специальный микрометрический со съемной верхней частью, приходится вывинчивать верхнюю линзу. Для определения значение одного деления окулярного микрометра при данной комбинации увеличений микроскопа, необходимо иметь так называемый объект-микрометр. Объект-микрометр — линеечка, нанесенная на предметном стекле и закрытая по большей части, покровным стеклом. Обычно линеечка — 1 мм, поделенный на 100 частей или 2 мм на 200 частей, таким образом одно деление объект-микрометра равняется 0,01 мм, или 10 микронам (мкм).

Само собой понятно, что при меньших увеличениях микроскопа линейка окулярного микрометра, видимая при установке объект-микрометра в фокусе микроскопа, одновременно с этим последним обнимает большее число делений объект-микрометра. Наоборот, при более сильных увеличениях в пределах линейки окулярного микрометра укладывается лишь незначительное количество делений объект-микрометра (рис. 59).

Для производства измерений объектов при помощи окулярного микрометра необходимо определить, чему равняется при данной комбинации увеличений одно деление окулярного микрометра, т. е. установить цену делений. Для этого следует, передвигая объект-микрометр и вращая окуляр, добиться наиболее параллельного положения линеек и захождения их одна за другую примерно на половину их ширины; при этом следует расположить линейки таким образом, чтобы хорошо были видны цифры, имеющиеся обычно на каждом десятом делении как окулярного микрометра, так и объект-микрометра. Затем следует избрать две пары черточек окулярного микрометра и объект микрометра, по возможности наиболее друг от друга удаленные и наилучшим образом при этом совмещающиеся. На нашем числовом примере 69 делениям окулярного микрометра в точности отвечает 51 деление объект-микрометра (510 мкм).

Вычисляем значения одного деления окулярного микрометра: 69 делениям окулярного микрометра отвечает 51 деление объект-микрометра.

Одному делению окулярного микрометра соответствует «х» делений объект-микрометра: 69/1 = 51/х; х = = 51/69 = 0,739 делений объект-микрометра = 7,39 мкм.

Для того чтобы получить значение одного деления окулярного микрометра, необходимо число делений объект-микрометра разделить на соответствующее число делений окулярного микрометра. Для облегчения последующих вычислений составляют табличку по примеру приведенной табл. 6. При составлении таблички следует иметь в виду два обстоятельства: во-первых, не следует гнаться за большой точностью значения (например, до сотых или тысячных долей микрона), при пользовании данной таблицей можно отбрасывать и десятые доли микрона, коль скоро и первый знак близок к пределам погрешности; во-вторых, при вычислениях следует проявлять особую тщательность, так как от ошибки в таблице могут произойти ошибки в ряде последующих работ, поэтому рекомендуется время от времени производить проверку, вычислив ту или другую величину не путем сложения со значением соответствующего десятка, а путем умножения числа делений окулярного микрометра на число микрон, отвечающих одному делению окулярного микрометра.

Таблица 6

Значение окуляр-микрометра
Микроскоп № —— Тип —— Объектив ——
Окуляр —— Длина тубуса —— мм

Деления окуляр-микрометра	Микроны	Деления окуляр-микрометра	Микроны
1	7,4	11	81,4
2	14,8	12	88,8
3	22,2	13	96,2
4	29,6	14	103,6
5	37,0	15	111,0
6	44,4	16	118,4
7	51,8	17	125,8
8	59,2	18	133,2
9	66,6	19	140,6
10	74,0	20	148,0

Все дальнейшие промеры объектов производятся непосредственно окулярным микрометром. При производстве промеров следует как передвигать объект, так и вращать окуляр, добиваясь полного совмещения измеряемого признака с соответствующими делениями линейки.

В том случае, если по характеру работы, а это почти всегда так и бывает, приходится пользоваться при измерениях разными увеличениями, следует иметь несколько табличек, для каждого увеличения отдельно.

При производстве массовых измерений, для целей вариационно-статистического исследования, ни в коем случае не следует результаты измерений сразу выражать в абсолютных их значениях. Следует все расчеты, вплоть до получения числовых значений элементов вариационных рядов или корреляционных таблиц, вести в делениях окулярного микрометра, и лишь окончательные значения перечислить в микроны (или доли миллиметра). Таким образом, не только экономится время, но и достигается более отвечающая действительности степень точности.

Измерения объектов при помощи рисовального аппарата значительно проще в своей подготовительной части, но производство каждого отдельного измерения требует несравненно большего количества времени. Для измерений при помощи рисовального аппарата зарисовываются объекты и объект-микрометр при том же увеличении. Рисунки измеряются при помощи зарисованной линейки объект-микрометра (обычно измерительным циркулем), причем получаются абсолютные величины. Следует обращать особое внимание на то, чтобы все зарисовки производились при одних и тех же условиях: один и тот же номер микроскопа, одни и те же окуляры и объектив, одна и та же длина тубуса, один и тот же уровень рисунка в отношении микроскопа и одинаковое во всех случаях его положение на столе.

Для целей определения видов и их описаний следует производить измерения на многих экземплярах; при этом измерению могут подле-

жать различные признаки, имеющие значение в классификации данной группы. При описании обязательно следует давать измерения не только одного экземпляра, как это иногда делается (например, «размеры изображенного экземпляра такие-то»), а на основании промера ряда экземпляров приводить среднюю величину (арифметическую среднюю) и указать пределы изменчивости признака (от — до). При изучении фораминифер прибегают к их зарисовыванию при помощи рисовального аппарата и к фотографированию.

Общие приемы определения фораминифер и последующего их изучения в монографических целях те же, что и для других групп ископаемых организмов.

Когда исследователю удалось составить себе ясное представление об основных признаках данного, по его взглядам, вида сперва на относительно небольшом количестве экземпляров, следует перейти к тщательному просмотру и сравнению друг с другом значительного количества экземпляров вида. При этом нередко может оказаться, что среди этих экземпляров отчетливо выделяется несколько групп, настолько друг от друга отличных и не связанных к тому же промежуточными формами, что ту совокупность особей, которая принималась на первых порах за один вид, придется разделить на несколько видов. Наоборот, может оказаться и так — то, что казалось первоначально принадлежащим к разным видам, на самом деле следует отнести к одному виду.

Особенно внимательно следует относиться к материалу, состоящему из особей различного возраста, так как взрослые раковины часто сильно отличаются от молодых (особенно в случае гетероморфного развития). Следует дать себе ясный отсчет о пределах изменчивости как количественных, так и качественных признаков, указав пределы изменчивости и определив среднюю величину (признак). Можно составить табличку, в которой по горизонтальным строкам разнести количественные значения или качественные характеристики отдельных признаков, тогда как каждая отдельная строка будет отвечать отдельной особи.

Количество экземпляров, потребное для того, чтобы составить себе представление об изменчивости отдельных признаков, может быть различным в зависимости от целей исследования. Для целей определения можно ограничиться десятком экземпляров, для монографической работы их иногда следует просмотреть сотни. Скудность материала сама собой устанавливает известный предел. Вопросы изменчивости в рамках вида естественным образом упираются в определение объема данного вида и наталкивают на необходимость отождествления обнаруженных в данном материале видов с известными ранее и описанными в литературе. Таким образом, мы подходим к основному и самому трудному вопросу — к определению научного названия.

Научная литература сейчас настолько обширна, что даже вошло в обиход выражение «монбланы литературы». Действительно, по каждому научному вопросу опубликованы сотни, тысячи, подчас десятки тысяч книг, статей, заметок. В мире издается несколько тысяч научных журналов, которые печатают краткие заметки и монографические труды.

Особое место в печатной продукции занимают библиографические издания, являющиеся как бы ключом к «монбланам литературы». В библиографических изданиях приводятся краткие сведения об опубликованных книгах, статьях, заметках и о прочей печатной продукции. Ключом к библиографическим изданиям и к библиографии вообще (в том числе к различным спискам литературы, помещаемым в специальных научных работах, к рукописным картотекам, тематическим каталогам, составляемым библиотеками и т. п.) служит библиография библиографий. Государственной библиотекой СССР имени В. И. Ленина издается даже особый журнал «Информационный указатель библиографических списков и картотек, составленных библиотеками Со-

ветского Союза». Журнал выходит 2 раза в месяц. Сведения, публикуемые в библиографических изданиях, могут, быть очень краткими: фамилия автора, его инициалы, название печатного произведения, место и год издания (для статей, опубликованных в журналах или серийных изданиях — разного рода «трудах», сборниках — название журнала или серии). Как правило, указывается число страниц (для статей страницы от и до), число иллюстраций. Нередко указывается число литературных источников, включенных в список литературы, прилагаемый к данному изданию (библиографии столько-то названий). Таким образом, почти всякая библиография становится «библиографией библиографий».

В подробных библиографиях раскрывается в той или иной мере содержание печатного произведения; приводится его краткая аннотация или более обстоятельный реферат.

Библиографические издания бывают периодические — типа журналов, выходящие определенное число раз в год и притом постоянно, иногда в течение многих десятилетий. Другие библиографические издания выходят также систематически, но не в точно определенные сроки — за определенный отрезок времени, погодно, подекадно (за десятилетие и т. п.) или от случая к случаю — эпизодически, спорадически. Так и говорят: периодика и спорадика, причем эти понятия применяются не только к библиографическим, но и к другим серийным изданиям.

Кроме серийных библиографических изданий, существуют многочисленные обзоры литературы по различным вопросам — это просто книги-библиографии, конечно, и они всегда охватывают какой-то отрезок времени. Уже хотя бы потому, что мы не можем знать точно, какие книги будут опубликованы в будущем. Как бы ни широко охватывала библиография литературу по тому или иному вопросу, она всегда будет «по состоянию на какое-то число».

Очень важным подспорьем при розысках литературы являются списки печатных работ — книг и статей, которые помещаются почти во всех научных статьях и книгах. Именно эти списки служат отправным пунктом при подборе литературы по тому или иному научному вопросу. С них обычно и приходится начинать знакомство с литературой по теме.

Подавляющее большинство специальных научных исследований публикуется в серийных — периодических или спорадических изданиях. Поэтому каждый ученый должен быть знаком с теми сериями, журналами, «трудами», сборниками и «учеными записками», в которых печатаются работы по интересующим его вопросам. За основными из этих изданий ученый должен следить по мере появления новых томов или выпусков, за новыми работами по своей теме или по кругу интересующих научных вопросов. Удобно, между прочим, отмечать в своих записях каждый вновь просмотренный выпуск журнала (серии вообще), чтобы ничего не пропустить.

Позволительно спросить в первую очередь, что же это за библиографические и периодические издания, которыми приходится пользоваться геологу и палеонтологу. Начать, естественно, удобнее всего с общих библиографических изданий, периодических в собственном смысле слова, т. е. журналов, далее некоторых общих и отраслевых библиографий, охватывающих более длительные периоды времени, и затем отраслевых и тематических. Только после этого целесообразно перейти к обзору геологических и палеонтологических периодических и некоторых других серийных изданий. Обзор книг по геологии и палеонтологии не входит в наши задачи. Уместно будет лишь упомянуть о некоторых главнейших сводках и справочниках по палеонтологии и стратиграфии.

В еженедельном издании «Книжная летопись», выпускаемом Всесоюзной книжной палатой, публикуются сведения о всех вышедших в Советском Союзе книгах, в том числе по геологии и палеонтологии, соответственно под рубриками **XV 4** и **XV 5.** Чтобы найти интересующие

книги, следует просмотреть все приведенные под этими рубриками названия, так как более дробная систематизация библиографического материала в «Книжной летописи» не дается.

Сведения о книгах, выпущенных в Советском Союзе за неделю можно найти и в очень полезном журнале «Новые книги», издаваемом также Всесоюзной книжной палатой. В этом же еженедельнике публикуются сведения о книгах, которые должны увидеть свет в ближайшем будущем; каждое библиографическое описание сопровождается краткой аннотацией, по которой можно составить представление о содержании книги. Кроме того, указывается намеченное время выпуска книги (квартал).

Чаще, чем книги, геолога и палеонтолога интересуют статьи, опубликованные в периодических изданиях. Сведения такого рода публикуются Книжной палатой в еженедельнике «Летопись журнальных статей» под рубрикой **XV 4б, в** — геология, петрография, минералогия, кристаллография, геофизика, геохимия и **XV 5б** — палеонтология. Опять-таки для того, чтобы найти интересующие статьи, необходимо просмотреть все библиографические описания, помещенные под названными рубриками.

Геологу и палеонтологу обычно бывает необходимо знать не только как называется книга или журнальная статья, кем и когда она опубликована, но иметь представление о ее содержании. В таком случае на помощь приходит «Реферативный журнал» Института научной информации Академии наук СССР. Этот журнал издается в 16 сериях. В серии «Геология» публикуются рефераты по всем геологическим дисциплинам и по палеонтологии. Рефераты по палеонтологии публикуются также в серии «Биология» (в основном дублируются рефераты серии «Геология»). Реферативный журнал «Геология» издается как в виде сводного тома, так и отдельными тематическими выпусками: общая геология; стратиграфия и палеонтология; геохимия, минералогия, петрология; полезные ископаемые, поиски и разведка и гидрология, инженерная геология, мерзлотоведение. В крупных библиотеках бывают обычно сводные тома «Реферативного журнала», тогда как тематические выпуски издаются для индивидуальных подписчиков и для специализированных лабораторий. Из серии «Биология» палеонтолога в основном могут интересовать рефераты, помещаемые в выпуске «Зоология общая, зоология беспозвоночных».

Просматривая специальную литературу, следует в первую очередь фиксировать внимание на тех работах, в которых разбираются формы из тех же или близких по геологическому возрасту отложений и по возможности близкого района. В работах следует найти путем просмотра текста и изображений виды близкие или тождественные с разбираемым (родовое название должно наметиться уже на первых этапах работы). На эти виды полезно составить видовые карточки. В конечном счете, помимо личных наблюдений, составленных в процессе просмотра собственного материала, у исследователя подбирается достаточно обширный материал, характеризующий не только целую группу родственных форм (род или группу видов), но и точки зрения различных авторов на эти формы.

В пределах известной совокупности видов, изученных на основании литературы, находит, наконец, свое место и вид, определяемый нами. В лучшем случае он безоговорочно отождествится с одним из уже известных видов. В несколько худшем — он не будет в точности отвечать ни одному из известных видов, но будет в той или иной степени к нему близок, в таком случае иногда приходится придерживаться так называемых правил открытой номенклатуры (Лихарев, 1959, с. 106).

Наконец, самым трудным случаем будет такой, когда вид не определяется вовсе и, остественно, в таком случае заслуживает описания

как новый вид. Соответственно приходится просматривать уже не только литературу, касающуюся отложений данного возраста, но и все те работы, где вообще можно ожидать описания чего-либо, напоминающего «кандидата в новый вид».

Выбор нового названия, в свою очередь, требует просмотра ряда специальных справочников — «номенклаторов» и «индексов» (Sherborn, 1888; Thalmann, 1933—1958, Богданович, 1974). В противном случае всегда будет большой риск либо описать как новую уже описанную форму (синоним), либо дать новой форме название, употребленное для другого какого-либо животного (гомоним).

В наши задачи не входит разбор методов монографической обработки в собственном смысле этого слова. Основные моменты описания вида с формальной стороны разобраны в «Инструкции по описанию ископаемых и животных организмов в палеонтологических работах» (1971).

Вопросы научного определения видов естественным образом требуют определенных и четких биологических представлений от исследователя.

Глава IX

НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ НАЗВАНИЙ ФОРАМИНИФЕР

«Применение и использование определенных названий для различных групп организмов, их научная номенклатура — одна из обязательных сторон систематического исследования» (Ратновская, 1967, с. 5).

Наилучшими названиями являются слова, заимствованные из древних языков — главным образом латинского, или греческого, при обязательной латинской транскрипции слов не греческого или не латинского происхождения. Например, географические названия (*Hastigerinella caucasica* Subb.) или названия в честь исследователя (*Globigerina kelleri* Subb.) латинизируются, т. е. подчиняются правилам грамматики латинского языка.

Каждый вид следует обозначать своим собственным латинским или латинизированным названием с присоединением к нему таким же образом составленного родового названия, предшествующего видовому; сюда же должна присоединяться фамилия автора, впервые описавшего данный вид, притом в латинской транскрипции.

Если видовым названием является прилагательное (и это наиболее распространенная форма видового названия), оно должно согласовываться в грамматическом роде с названием рода. Следовательно, чтобы правильно образовать видовое название, необходимо знать, к какому граматическому роду относится то или другое родовое название.

Отнесение родового названия к какому-либо грамматическому роду определяется его окончанием.

1. К мужскому роду относятся названия со следующими окончаниями:

-ides	*Cibicides*
-ites	*Orbitolites*
-oides	*Haplophragmoides*
-orbis	*Discorbis*
-siphon	*Bathysiphon*
-us	*Ammodiscus, Cycloclypeus*
-etes	*Microlometes*

Кроме того, *Archaias, Borelis, Nonion, Psammonix, Reophax* (родовые названия, выпадающие из вышеприведенной схемы благодаря тому, что имеют окончания, уклоняющиеся от типичных).

2. К женскому роду относятся названия с окончаниями:

-a	*Astrorhiza, Bulimina, Earlandia*
-opsis	*Bolivinopsis, Marginulinopsis*
-taxis	*Tetrataxis*

Кроме того, *Amphicoryne, Cancris, Haplostiche, Heterohelix, Peneroplis, Plagiophris, Psammophax, Pyrgo, Raphidoscene* — с окончаниями, уклоняющимися от типичных.

3. К среднему роду относятся названия с окончаниями:

-trema	*Amphitrema*
-um	*Ataxophragmium, Elphidium. Loxostomum*

Кроме того, *Haliphysema, Colyphragma, Psammatodendron* — с окончаниями, уклоняющимися от типичных.

I. Если видовое название стоит в форме прилагательного, то окончание этого прилагательного должно согласовываться грамматически с родом родового названия (например, *Globigerinoides ruber; Globigerina rubra*).

Окончания латинских прилагательных изменяются в зависимости от склонения.

Прилагательные II (мужской и средний роды) и I (женский род) склонений

Окончания прилагательных в именительном падеже ед. ч.	Пример	Тип склонения	
1. -us, -a, -um	planus, plana, planum	planun	II
		plana	I
		planum	II
2. -er, -era, -erum	tener, tenera, tenerum	tener	II
		tenera	I
		tenerum	II
3. -er, -ra, -rum	ruber, rubra, rubrum	ruber	II
		rubra	I
		rubrum	II

Прилагательные третьего склонения разделяются по числу окончаний на три категории:

а) прилагательные трех окончаний в именительном падеже единственного числа имеют три формы: особую форму для каждого из трех грамматических родов;

б) прилагательные двух окончаний в именительном падеже единственного числа имеют общую форму для мужского и женского рода и особую форму для среднего рода;

в) прилагательные одного окончания в именительном падеже единственного числа имеют общую форму для всех трех родов.

Прилагательные III склонения

Окончания	Пример
m f n	
1. -er, -(e)ris, -e(re)	ares, acris, acre
2. -is, -is, -e	fortis, fortis, forte
3. Общая форма для трех родов	triplex, triplex, triplex

II. Видовые названия, представляющие собой существительное в именительном падеже, стоящее у родового названия в качестве грамматического приложения: *Glomospira pipeolus* (шапочка) Subb.

acus	— игла	**globulus**	— шарик
bacilum	— палочка	**granum**	— зерно
digitale	— наперсток (не смешивать с **digitalis** — пальцевидный)	**monile**	— ожерелье
		ovum	— яйцо
		raphanus	— редька
doliolum	— бочонок	**sacculus**	— мешочек
faba	— боб	**tuba**	— труба
filum	— нить	**turris**	— башня
gladius	— меч		

Окончания этих слов не подлежат изменению как бы не меняло связанное с ним родовое название свой грамматический род.

III. Видовое название — существительное в родительном падеже: *Melonis bradyi* Volosh.

Родительный падеж образуется при помощи приставки буквы-«i», если речь идет о мужчине, и букв **-«ae»**, если речь идет о женщине, к фамилии лица, в честь которого назван вид.

Если фамилия латинизирована и в именительном падеже оканчивается на **-ius** (например, Beccarius), то в родительном падеже пишется-**ii**: *Steblus beccarii* Linné.

Если латинизированная фамилия оканчивается на **-y** (например, Dolinsky), то в родительном падеже пишется **-ii** (*dolinskii*); в женском роде (Dolinskaja), **-ae** (*dolinskajae*).

IV. Видовое название — латинизированное географическое название (географическое название должно быть преобразовано в прилагательное):

а) названия, даваемые по наименованию крупных регионов, таких как Кавказ, Туркмения, Урал и т. п. могут быть образованы присоединением к соответствующим названиям окончания: для мужского рода **icus**, для женского **-a**, для среднего **-um** (*caucasicus*, *caucasica*, *caucasicum*);

б) названия, даваемые по наименованию населенных пунктов, рек, гор, должны быть образованы присоединением к соответствующим названиям окончания **-ensis** для мужского и женского родов и **-ense** — для среднего.

V. Видовые названия — причастия:

а) причастие настоящего времени действительного залога: *Haplophragmoides agglutinans*, что значит «агглютинирующий»;

б) причастие прошедшего времени страдательного залога: *Lenticulina inornata*, т. е. «неукрашенная»;

в) причастие настоящего времени образуется от основы инфинитива путем отбрасывания окончания **-re** (в I, II спряжениях) или **-ere** (в III спряжении) и прибавления окончания **-ns**. Например: **ornare** — инфинитив; **orna** — основа; **orna+ns=ornans**, что значит «украшающий».

В I и IV спряжениях перед суффиксом **-ns** вставляется гласная **-e**. Например: **vincere** — инфинитив; **vinc** — основа; **vinc+e+ns=vincens**, т. е. «побеждающий».

Для всех трех родов окончание этого причастия имеет одну и ту же форму — **ornans**;

г) причастие прошедшего времени страдательного залога образуется из основы супина путем прибавления к этой основе родовых окончаний II и I склонений прилагательного, т. е. окончаний — **us**, **-a**, **um**. Например: **ornatum** — супин; **ornat** — основа супина; **ornat+us=ornatus** (м. р.); **ornat+a=ornata** (ж. р.); **ornat+um=ornatum** (ср. р.).

VI. Так как слова «**varietas**», «**subspecies**», «**forma**», «**mutation**»— женского рода, то и название вариетета, подвида, формы и мутации должно употребляться в именительном падеже единственного числа независимо от рода родового и видового названий.

Например: *Nonion umbilicatulus* var. *depressula.*

Словообразование

Большинство видовых названий, представленных прилагательными, являются сложными, т. е. состоят из: а) приставки+прилагательное (*Elphidium subumbilicatulum* (Asano) или б) прилагательного+суффикс (*Elphidium angulatum* (Egger), или в) из двух слов (*Nonion graniformis* (Terquem).

Употребительные приставки. Приставка «**sub**» означает «под», «почти» и употребляется только с латинскими словами, имея целью показать или близость к другому виду (*subarcuatus*), или незавершенность признака (*subquadratus* — почти четырехугольный; *subobscurus* — темноватый. Приставка «**sub**» несовместима с собственными именами *Gyroidina subsoldanii;* Soldani — фамилия ученого).

Приставка «**pseudo**» (от греческого «pseudos»— ложь) употребляется только с греческими словами; ее также не следует употреблять с собственными именами.

Приставка «**prae**» означает «перед», «раньше»; употребляется с латинскими словами, например, *Stesnsioinsa praeexsculpta.* Не следует употреблять с собственными именами.

Приставка «**post**» означает «после»; употребляется преимущественно в возрастном значении: *postcretacea, posteocenica* и т. п.

Приставка «**semi**» означает «полу»: *semistriata* — полуструйчатая, *semiornata* — полуукрашенная.

Важнейшие суффиксы прилагательных I и II склонений: **-aus**, **-ana**, **-anum**; означают происхождение от предмета, лица или принадлежность к месту: *linneiana, texicana*;

-osus, -lintus; означают богатство чем-нибудь: *Globigerina corpulenta* (массивная); *spinosus* (с большим количеством шипов); *porosus* (с большим количеством пор);

-icus, -arius: принадлежность, отношение к месту: *sibiricus*, *senonicus, tertiarius;*

-tus, -atus; имеют значение «снабженный чем-нибудь» или указывает на сходство: *alatus, dentatus*;

-idus; означает качество: *limpidus* — ясный, прозрачный.

Суффиксы прилагательных III склонения: **-ilis, -bilis;** означают возможность или способность (в страдательном смысле); *deformabilis* — способный деформироваться; *utilis* — годный к употреблению;

-is; означает качество: *brevis* — короткий; *laevis* — гладкий;

-ax, -ox; склонность к чему-либо: *rapax* — хищный,

-ensis; отношение к месту: *sakhalinensis, fijiensis, mississippiensis.*

Окончания **-oides** и **-ides** употребляются и с латинскими, и с греческими словами, но их нельзя применять в сочетании с собственными именами. Можно: *haroides, glandulinoides*; нельзя: *smithoides, cushmanoides.*

Сложные слова: а) **unus+costatus; un+i+costatus=unicostatus,** что означает «однообразный»; **multus+cuspidatus; mult+i+cuspidatus=multicuspidatus,** что означает «многобугорковый».

б) **multus+angulus**; **mult+angulus=multangulus**, что означает «многоугольный».

Если первым слагаемым является имя существительное, прилагательное, числительное, то оно соединяется с помощью гласного **i**, присоединяемого к основе данного слова (а, б): **un** — основа; **mult** — основа. Если второе слово начинается с гласной, то соединительная гласная **(i)** исчезает.

Для образования новых прилагательных существуют еще некоторые слова, придающие новообразованному прилагательному определенный характер:

1) **-fer(-fera, -ferum), (-gera, -gerum)** —«несущий»; **dens, dentus** (родительный падеж); берется основа **dent+i** (соединительная гласная)+**fer=dentifer** —«несущий зуб», «снабженный зубом».

2) **-formis** — в «форме подобный»; **ren, renis**; берется основа **ren+ +i+formis=reniformis** —«почковидный».

ЛИТЕРАТУРА

Авдусин П. П., Батурин В. П. Опыт методики изучения механических осадков.— «Труды АзНИИ», 1930.

Агаларова Д. А., Джафарова Д. И., Халилов Д. М. Справочник по микрофауне третичных отложений Апшеронского полуострова. Баку, Азгостоптехиздат, 1940. 183 с.

Акимец В. С. Некоторые данные по стратиграфии верхнего мела Лоевского района БССР на основании изучения фораминифер.—«Изв. АН БССР», 1953, № 5, с. 136—148.

Акимец В. С. Стратиграфическое расчленение верхнемеловых отложений Белоруссии по фауне фораминифер.— В кн.: Труды Всесоюзного совещания по уточнению унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Т. 3, Меловая система. Л., «Гостоптехиздат, 1961, с. 98—103. (Труды ВНИГРИ, вып. 29).

Акимец. В. С. Стратиграфия и фораминиферы верхнемеловых отложений Белоруссии.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. III. Минск, Изд-во АН БССР, 1961, с. 3—245.

Антонова З. А. К вопросу об эволюции некоторых представителей эпистоминид на примере развития их в юрское и нижнемеловое время на Северном Кавказе.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 11. М., «Наука», 1969, с. 61—69.

Антонова З. А., Байдова Л. А., Калугина О. М., Шмыгина Т. А. Расчленение нижнемеловых отложений Северо-Западного Кавказа по данным изучения фораминифер.— «Сов. геология», 1974, № 7, с. 97—111.

Атлас БССР. Минск — Москва, ГУК, 1958.

Балахматова В. Т., Липман Р. Х., Романова В. И. Характерные фораминиферы верхнего мела и палеогена Западно-Сибирской низменности. М., Госгеолтехиздат, 1955. 124 с. (Матер. ВСЕГЕИ, нов. серия, вып. 2).

Бараш М. С. Планктонные фораминиферы в осадках Северной Атлантики. М., «Наука», 1970. 96 с.

Беляева Н. В. Закономерности количественного распределения планктонных фораминифер в водах и осадках Мирового океана.— В кн.: Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М. «Наука», 1975, с. 9—15.

Богданович А. К. О результатах изучения фораминифер миоцена Крымско-Кавказской области.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии.— Л., Гостоптехиздат, 1947, с. 3—38.

Богданович А. К. Тарханские отложения Кубани в свете изучения микрофауны.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. IV. Л.— М., Гостоптехиздат, 1950_1, с. 113—128. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 51).

Богданович А. К. Чокракские фораминиферы Западного Предкавказья.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. IV. Л.— М., Гостоптехиздат, 1950_2, с. 129—176 (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 51).

Богданович А. К. Милиолиды и пенероплиды. Ископаемые фораминиферы СССР. Л.— М., Гостоптехиздат, 1952. 338 с. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 64).

Богданович А. К. Индекс новых таксонов отряда Miliolida из мезозоя, кайнозоя и антропогена СССР за период 1850—1970 гг.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 17. М., «Наука», 1974, с. 155—192.

Богуш О. И. Комплексы фораминифер из каменноугольных отложений Горловского бассейна.—«Геол. и геофиз.», 1970, № 10, с. 63—68.

Богуш О. И., Юферев О. В. Некоторые новые виды турнейских фораминифер Каратау и западных отрогов Таласского Алатау.—«Палеонтол. журнал», 1960, № 4, с. 16—27.

Богуш О. И., Юферев О. В. Фораминиферы карбона и перми Верхоянья. М., «Наука», 1966. 208 с.

Богуш О. И., Юферев О. В. О границе турнейского и визейского ярусов в Верхоянье.—«Геол. и геофиз.», 1969, № 5, с. 112—116.

Бочков Е. П. Новые приборы для технической обработки микрофауны.— В кн.: Труды 1-го семинара по микрофауне. Л., Гостоптехиздат, 1960, с. 132—137.

Бражникова Н. Е. Об изменении фауны фораминифер на границе нижнего и среднего карбона Донбасса.—«Геол. журнал АН УССР», 1951, т. 11, вып. 3, с. 29—45.

Бражнікова Н. Э. До питания про вік відкладів з *Eosigmoilina* —«Геол. журнал АН УРСР», 1959, т. XIX, вип. 2, с. 68—69.

Булатова З. И. Стратиграфия апт-сантонских отложений по фауне фораминифер, радиолярий и остракод.— В кн.: Труды Межвед. сов. по стратиграфии Сибири. Л., Гостоптехиздат, 1957, с. 184—189.

Булатова З. И. Материалы к изучению фораминифер альба, сеномана и турона Западно-Сибирской низменности.— В кн.: Вопросы стратиграфии и палеонтологии Западной Сибири. Новосибирск, 1960, с. 65—107.

Булынникова С. П. Фораминиферы нефтегазоносных отложений неокома Западно-Сибирской равнины. М., «Недра», 1973. 129 с.

Быкова Е. В. Фораминиферы девона Русской платформы и Приуралья.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. V. Л.—М., Гостоптехиздат, 1952, с. 5—64. (Труды ВНИГРИ, вып. 60).

Быкова Е. В. Фораминиферы и радиолярии Волго-Уральской области и Центрального девонского поля и их значение для стратиграфии.— В кн.: Фораминиферы, радиолярии и остракоды девона Волго-Уральской области. Л. Гостоптехиздат, 1955, с. 5—141. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 87).

Быкова Е. В. Фораминиферы ордовика и силура Советской Прибалтики.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. VIII. Л., Гостоптехиздат, 1956, с. 6—38. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 98).

Быкова Н. К. Фораминиферы верхнемеловых и палеогеновых отложений Ферганской долины. Л.—М., ГОНТИ НКТП СССР, 1939. 48 с. (Труды НГРИ, сер. А, вып. 121).

Быкова Н. К. Материалы к изучению фауны форамииифер сеномана Бухарской области.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Л.—М., Гостоптехиздат, 1947, с. 222—238.

Быкова Н. К. Материалы к палеоэкологии фораминифер сузакского яруса палеогена Ферганской долины.— В кн.: Стратиграфия и фауна меловых и третичных отложений Средней Азии. Л.—М., Гостоптехиздат, 1953_1, с. 207—296. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 73).

Быкова Н. К. Фораминиферы сузакского яруса Таджикской депрессии.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. VI. Л.—М., Гостоптехиздат, 1953_2, с. 5—114. (Труды ВНИГРИ, вып. 69).

Василенко В. П. Фораминиферы палеоцена центральной части Днепровско-Донецкой впадины.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. IV, М.—Л., Гостоптехиздат, 1950, с. 117—224. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 51).

Василенко В. П. Аномалиниды. Ископаемые фораминиферы СССР. Л., Гостоптехиздат, 1954. 282 с. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 80).

Василенко В. П. Фораминиферы верхнего мела полуострова Мангышлака. Л., Гостоптехиздат, 1961. 487 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 171).

Василенко В. П., Мятлюк Е. В. Фораминиферы и стратиграфия верхнего мела Южноэмбенского района.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Л.— М., Гостоптехиздат, 1947, с. 161—221.

Вассоевич Н. Б. Условия образования флиша. Л.—М., Гостоптехиздат, 1951. 240 с.

Венглинский И. В. О микропалеонтологических исследованиях среднемиоценовых отложений Верхне-Тиссенской впадины Закарпатской области.— «Труды Львовского геол. о-ва. Серия палеонтол.», 1953, вып. 2, с. 116—147.

Венглинский И. В. Фораминиферы и биостратиграфия миоценовых отложений Закарпатского прогиба. Киев, «Наукова думка», 1975. 227 с.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. М., 1935.

Виссарионова А. Я. Стратиграфическое значение фораминифер для визейского яруса Туймазинского района.— «Труды Ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 19)», 1948, вып. 62, с. 70—83.

Виссарионова А. Я. О границе фаменского и турнейского ярусов на территории Башкирии.— В кн.: Вопросы геологии и нефтеносности девонских отложений Западной Башкирии и смежных областей. Уфа, 1958, с. 35—39.

Волошинова Н. А. О новой систематике ионионид.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. IX. Л., Гостоптехиздат, 1958, с. 117—224.

Волошинова Н. А., Кузнецова В. Н., Леоненко Л. С. Фораминиферы неогеновых отложений Сахалина. Л., «Недра», 1970. 303 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 284).

Герке А. А. Изменчивость *Miliolina aknerina* (d'Orb.) и *Sigmoilina tsckrakensis* sp. n. в чокракско-спириалисовых слоях Восточного Предкавказья.— В кн.: Проблемы палеонтологии. Т. IV. М., изд. Моск. ун-та, 1938, с. 293—324.

Герке А. А. О новом роде пермских нодозариевидных фораминифер и уточнение характеристики рода *Nodosaria*.— «Сб. статей по полентол. и биострат.», 1961_1, вып. 17, с. 41—59.

Герке А. А. Ректогландулины из пермских и нижнемезозойских отложений севера Центральной Сибири.— «Сб. статей по палеонтол. и биострат.», 1961_2, вып. 23, с. 5—34.

Герке А. А. Фораминиферы пермских, триасовых и лейасовых отложений нефтеносных районов севера Центральной Сибири. Л., Гостоптехиздат, 1961_3. 518 с. (Труды НИИГА, т. 120).

Герке А. А. К методике изучения изогнутых и спиральных раковин нодозариид.— В кн.: Проблемы систематики спиральных нодозариид. Вильнюс, «Минтис», 1975, с. 15—54.

Голубцов В. К. Стратиграфия и фораминиферы визейского яруса Припятского прогиба.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. 2. Минск, Изд-во АН БССР, 1957, с. 44—209.

Григялис А. А. Стратиграфия юрских отложений южной Прибалтики по данным изучения фораминифер.— «Уч. записки БГУ, серия геол.», 1958, вып. 43, с. 189—239.

Григялис А. А. Стратиграфия юрских отложений Южной Прибалтики по данным микропалеонтологии.— В кн.: Научные сообщения. Т. XII. Вильнюс, Изд-во АН ЛитССР, 1960, с. 87—97.

Гроздилова Л. П., Глебовская Е. М. Материалы к изучению рода *Glomospira* и других представителей сем. Ammodiscidae в визейских отложениях Макаровского и Подмосковного районов.— «Труды ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 19)», 1948, вып. 62, с. 145—149.

Гроздилова Л. П., Лебедева Н. С. Фораминиферы нижнего карбона и башкирского яруса среднего карбона Кальво-Вишерского края.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. VII. Л., Гостоптехиздат, 1954, с. 4—236. (Труды ВНИГРИ, вып. 81).

Гроздилова Л. П., Лебедева Н. С. Фораминиферы каменноугольных отложений западного склона Урала и Тимана. Л., Гостоптехиздат, 1960. 262 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 150).

Гудина В. И. Некоторые эльфидииды из четвертичных отложений севера Западно-Сибирской низменности.— «Геол. и геофиз.», 1964, № 9, с. 66—80.

Гудина В. И. Фораминиферы и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Сибири. М., «Наука», 1966. 146 с.

Гудина В. И. Морской плейстоцен Сибирских равнин. Фораминиферы Енисейского севера. М., «Наука», 1969, 96 с. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 63).

Гудина В. И., Евзеров В. Я. Стратиграфия и фораминиферы верхнего плейстоцена Кольского полуострова. Новосибирск, «Наука», 1973. 146 с. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 175).

Гудина В. И., Троицкая Т. С., Фурсенко А .В., Фурсенко К. Б. Экология и распространение четвертичных и современных эльфидиумов Арктической и Бореальной областей.— В кн.: Образ жизни и закономерности расселения современной и ископаемой микрофауны. М., «Наука», 1975, с. 94—102. (Труды ИГиГ, вып. 333).

Давиташвилли Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., Изд-во АН СССР, 1948. 576 с.

Даин Л. Г. Материалы к стратиграфии юрских отложений Саратовской области.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений СССР, Второе Баку и Западная Сибирь. Сб. I. Л.—М., Гостоптехиздат, 1948, с. 49—81. (Труды ВНИГРИ, вып. 31).

Даин Л. Г. Значение фораминифер для стратиграфии восточной полосы Русской платформы.— В кн.: Труды всесоюзного совещания по уточнению унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Т. 3. Меловая система. Л., Гостоптехиздат, 1961, с. 168—176. (Труды ВНИГРИ, вып. 29).

Даин Л. Г., Гроздилова Л. П. Турнейеллиды и архедисциды. Ископаемые фораминиферы СССР. Л.—М., Гостоптехиздат, 1953. 126 с. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 74).

Даин Л. Г., Кузнецов К. И. Зональное расчленение стратотипического разреза волжского яруса по фораминиферам.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 14. М., «Наука», 1971, с. 103—124.

Даин Л. Г., Кузнецова К. И. Фораминиферы стратотипа волжского яруса. М., «Наука», 1976. 182 с. (Труды Геол. ин-та АН СССР. вып. 290).

Дідковськнй В. Я. Повідані про поширения форамініфер із родини Peneroplidae.— «Геол. журнал АН УРСР», 1955, т. 15, вып. 2, с. 62—69.

Догель В. А. Общая протистология. М., «Советская наука», 1951. 603 с.

Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протозоология. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962. 592 с.

Дуткевич Г. А., Хабаков А. В. Пермские отложения Восточного Памира и палеогеография верхнего палеозоя Центральной Азии.— «Труды Тадж. компл. экспед. АН СССР», 1934, вып. 8. 112 с.

Еремеева А. И. Некоторые новые виды фораминифер из меловых и третичных отложений восточного склона Урала.— «Труды Горн.-геол. ин-та УФ АН СССР», 1957, вып. 28, с. 9—15.

Еремеева А. И., Белоусова Н. А. Стратиграфия и фауна фораминифер меловых и палеогеновых отложений восточного склона Урала, Зауралья и Северного Казахстана.— В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Урала. Вып. 9. М., Госгеолтехиздат, 1961, с. 3—189.

Желубовская К. В., Брайнина Б. И. Сепарационный метод выделения четвертичной микрофауны при помощи тяжелой жидкости ПД-3.— «Палеонтол. журнал», 1964, № 4, с. 101—103.

Заспелова В. С. Фораминиферы верхнеюрских и меловых отложений Западно-Сибирской низменности. Л.— М., Гостоптехиздат, 1948, с. 180—210. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 31).

Иванова Е. А. Развитие фауны в связи с условиями существования. М., Изд-во АН СССР, 1958. 300 с. (Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 69).

Иванова Е. Ф. Особенности фауны фораминифер волжского яруса севера Сибири.— В кн.: Общие вопросы изучения микрофауны Сибири, Дальнего Востока и других районов. М., «Наука», 1970, с. 77—88.

Иванова Е. Ф. Фораминиферы волжского века бореальных бассейнов СССР. Новосибирск, «Наука», 1973. 140 с. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 171).

Инструкция по описанию ископаемых растительных и животных организмов в палеонтологических работах. М., изд. Науч. совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растит. организмов», 1971. 68 с.

Казанцев В. П. Материалы к познанию фауны юрских фораминифер промысла Макат, Эмбанефти.— «Труды НГРИ, серия А», 1934, вып. 49. 32 с.

Казанцев В. П. Материалы к познанию фораминифер неокома и юры Эмбенского раойна.— «Труды НГРИ, серия А», 1936, вып. 56. 25 с.

Каптаренко-Черноусова О. К. Киевский ярус и элементы его палеогеографии. Киев, Изд-во АН УССР, 1951. 178 с. (Труды ИГН, серия страт. и палеонтол., вып. 3).

Каптаренко-Черноусова О. К. К стратиграфической схеме мезозойских отложений Русской платформы.— В кн.: Труды Всес. совещания по разработке униф. страт. схемы мезозойских отложений Русской платформы. Л., Гостоптехиздат, 1956_1, с. 83—86.

Каптаренко-Черноусова О. К. Форамініфери київського ярусу Дніпровсько-Донецької западини та північно-західних окраїн Донецького басейну. Київ, Вид-во АН УРСР, 1956_2. 164 с. (Труды ІГН, серия стратігр. и палеонтол, вып. 8).

Карпинский А. П. Замечания об осадочных образованиях Европейской России. Собр. соч. Т. 2, 1939, с. 11—28.

Качарава З. Д. Нуммулиты некоторых районов восточной части Грузии.— «Труды Геол. ин-та АН ГрузССР. Серия геол.», 1948, т. 4/9, вып. 1, 2, с. 115—146.

Киприянова Ф. В. Стратиграфия морских меловых отложений восточного склона Среднего Урала в свете изучения фораминифер.— «Труды горно-геол. ин-та УФ АН СССР», 1961, вып. 61, с. 11—48.

Кисельман Э. Н. Расчленение верхнесенонских отложений Западно-Сибирской низменности по фораминиферам (верхняя часть верхнего кампана, маастрихт).— В кн.: Материалы по региональной геологии Сибири. Новосибирск, 1969, с. 116—124. (Труды СНИИГГиМС, вып. 84).

Кисельман Э. Н. Маастрихтские отложения восточной части Парабельского района Западно-Сибирской равнины.— «Реф. сб. Серия регион. геол. и методика геол. карт.», 1971, № 4, с. 30—34.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.

Кордэ Н. В. История альгофлоры некоторых озер Среднего Урала.— «Труды лаборатории сапропелевых отложений», 1949, вып. III, с. 68—100.

Кордэ Н. В. История озер заповедника Боровое в северном Казахстане.— «Труды лаборатории сапропелевых отложений», 1951, вып. V, с. 5—52.

Краева Е. Я. Фораминиферовые комплексы верхнеэоценовых и олигоценовых отложений Причерноморской впадины (западная часть).— В кн.: Палеогеновые отложения юга европейской части СССР. М., Изд-во АН СССР, 1960, с. 230—243.

Краева Е. Я. Форамініфери верхньоеценових та олігоценових відкладів північного крила Причорноморскої западини. Київ, Вид-во АН УРСР, 1961. 95 с.

Крашенинников В. А. О морфологии и систематике фораминифер семейства Nonionidae.— «Бюлл. МОИП, Отд. геол.», 1953, т. 28/3, с. 88—93.

Крашенинников В. А. Фораминиферы.— В кн.: Атлас среднемиоценовой фауны Северного Кавказа и Крыма. М., Гостоптехиздат, 1959, с. 15—103.

Крашенинников В. А. Эльфидииды миоценовых отложений Подолии. М., Изд-во АН СССР, 1960. 133 с. (Труды ИГН АН СССР, вып. 21).

Крашенинников В. А. Изменения комплексов фораминифер в ритмах осадконакопления миоценовых отложений юго-запада Русской платформы.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 4. М., «Наука», 1961, с. 33—70.

Кузнецова К. И. Позднеюрские бореальные фораминиферы и их развитие на Русской платформе. М., «Наука», 1965. 110 с. (Труды ГИН, вып. 142).

Кэйн А. Вид и его эволюция. 1. Вид (биол.) 2. Видообразование (Перевод с англ. М. П. Бельговского, под редакцией и с предисловием проф. В. Г. Гейтнера). М., ИЛ, 1958. 244 с.

Лебедева Н. С. Фораминиферы нижнего карбона Кузнецкого бассейна.— В кн.: Микрофауна СССР. Сб. VII. Фораминиферы каменноугольных отложений Кольво-Вишерского края и Кузнецкого бассейна. Л., Гостоптехиздат, 1954, с. 237—296.

Левчук Л. К. К методике исследования фораминифер на примере *Ammonia beccarii caspica* Mayer из современных осадков Каспийского моря.— В кн.: Методология и методика геологических и геофизических исследований в Сибири. Новосибирск, 1975, с. 42—48.

Липина О. А. Текстуляриды верхней части нижнего карбона южного крыла Подмосковского бассейна.— «Труды Ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 19)», 1948, вып. 62, с. 196—215.

Липина О. А. Фораминиферы турнейского яруса и верхней части девона Волго-Уральской области и западного склона Среднего Урала. М., Изд-во АН СССР, 1955, 96 с. (Труды ИГН, вып. 163, геол. серия (№ 70)).

Липина О. А. Зависимость фораминифер от фаций в отложениях фаменского яруса верхнего девона и турнейского яруса карбона западного склона Урала.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 5. М., «Наука», 1961, с. 147—161.

Липник О. С. Форамініфери, стратиграфія верхньокрейдових відкладів Дніпровьско-Донецької западини. Київ, Вид-во АН УРСР, 1961, 65 с. (Труды ІГН АН УРСР, сер. стратігр. і палеонтол., вип. 35).

Лихарев Б. К. Принципы и основные правила зоологической номенклатуры.— В кн.: Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие. М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 97—107.

Макарьсва С. Ф. Фораминиферы юрских отложений Северо-Восточного Кавказа и их стратиграфическое значение. М., «Недра», 1971. 88 с. (Труды СевКавНИИ, вып. 16).

Малахова Н. П. Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений Северного и Среднего Урала по фауне фораминифер. Визейский ярус. Свердловск, 1960. 111 с. (Труды Горно-геол. ин-та УФ АН СССР, вып. 52).

Маныкин С. С. Стратиграфия третичных отложений Белоруссии. Минск, Изд-во АН БССР, 1959. 152 с.

Маныкин С. С. Палеоген Белоруссии. Изд-во «Наука и техника», 1973. 554 с.

Маслакова Н. И. Стратиграфия и фауна мелких фораминифер палеогеновых отложений Восточных Карпат.— В кн.: Материалы по биостратиграфии западных областей УССР. М., Госгеолтехиздат, 1955, с. 5—132.

Маслакова Н. И. Схема зонального расчленения верхнемеловых отложений юга СССР по глоботрупканидам и ее значение для межконтинентальной корреляции.— В кн.: Материалы VIII и IX Съездов Карпато-Балканской геол. ассоциации. Киев, «Наукова думка», 1974, с. 75—80.

Майер Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., ИЛ, 1956. 352 с.

Меллер В. И. Спирально-свернутые фораминиферы каменноугольного известняка России. Т. 8. Спб., изд. Имп. С.-Петер. манерал. о-ва, 1878. 219 с.

Меллер В. И. Фораминиферы каменноугольного известняка России.— В кн.: Материалы для геологии России. Т. 9. Спб., изд. С.-Петер. минерал. о-ва, 1880. 183 с.

Мефферт Б. Ф. Заметка о фауне харьковского яруса некоторых областей южнорусского палеогена.—«Изв. Всес. геол.-развед. объед.», 1931, вып. 74, с. 1—8.

Миклухо-Маклай А. Д. О генетических взаимоотношениях между фораминиферами палеозоя и мезозоя.— «Вестник Лен. гос. ун-та», 1949_1, № 4, с. 97—103.

Миклухо-Маклай А. Д. Верхнепалеозойские фузулиниды Средней Азии: Фергана, Дарваз и Памир. Изд-во Лен. гос. ун-та, 1949_2. 111 с.

Миклухо-Маклай А. Д. Некоторые данные о каменноугольных отложениях. Приморья.— «Докл. АН СССР», 1952_1, т. 83, № 2, с. 273—275.

Миклухо-Маклай А. Д. Новые данные по стратиграфии нижнекаменноугольных отложений в бассейне р. Кубани.— «Научн. бюлл. Лен. ун-та», 1952_2, № 30, с. 39—40.

Миклухо-Маклай А. Д. К систематике палеозойских фогаминифер.— «Вестн. ЛГУ», 1956, № 6, с. 57—66.

Миклухо-Маклай А. Д. О стратиграфическом значении, систематике и филогении штаффеллообразных фораминифер.— «Докл. АН СССР», 1959, т. 125, № 3, с. 628—631.

Миклухо-Маклай А. Д. Стратиграфия пермских отложений Средней Азии.— «Вестн. ЛГУ», 1961, вып. 1, № 2, с. 18—41.

Миклухо-Маклай А. Д., Раузер-Черноусова Д. М., Розовская С. Е. Систематика и филогения фузулинидей.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1958, с. 5—21.

Миклухо-Маклай К. В. Фораминиферы верхнепермских отложений Северного Кавказа. М., Госгеолтехиздат, 1954. 164 с.

Митянина И. В. О фораминиферах юрских отложений юго-востока Белоруссии и их стратиграфическом значении.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. I. Минск, Изд-во АН БССР, 1955, с. 108—171.

Митянина И. В. О фораминиферах юрских отложений юго-запада Белоруссии.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. II. Минск, Изд-во АН БССР, 1957, с. 210—293.

Михайлов А. В. К вопросу о филогении каменноугольных фораминифер.— «Изв. Лен. геол.-гидро-геод. тр.», 1935, № 2, 3 (7, 8), с. 38—42.

Михайлов А. В. О палеозойских Ammodiscidae.— «Сб. Лен. геол. упр.», 1939, № 3, с. 63—69.

Морозова В. Г. К стратиграфии верхнего мела и палеогена Эмбенской области по фауне фораминифер.— «Бюлл. МОИП. Отд. геол.», 1939, т. 17, вып. 4/5, с. 59—86.

Морозова В. Г. О возрасте нижнефораминиферовых слоев Северного Кавказа.— «Докл. АН СССР», 1946_1, т. 54, № 1, с. 53—55.

Морозова В. Г. Граница меловых и третичных отложений в свете изучения фораминифер.— «Докл. АН СССР», 1946_2, т. 54, № 2, с. 153—155.

Морозова В. Г. К систематике и морфологии палеогеновых представителей надсемейства Globigerinidae.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1958, с. 22—52.

Мятлюк Е. В. Фораминиферы верхнеюрских и нижнемеловых отложений Среднего Поволжья и Общего Сырта. Л.—М., ГОНТИ, 1939. 80 с. (Труды НГРИ, серия А, вып. 120).

Мятлюк Е. В. Стратиграфия флишевых осадков Северных Карпат в свете данных фауны фораминифер.— В кн.: Микрофауна СССР. Кавказ и Украина. Сб. IV. Л.—М., Гостоптехиздат, 1950, с. 225—288. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 51).

Мятлюк Е. В. Спириллиниды, роталииды, эпистоминиды и астерогериниды. Ископаемые фораминиферы СССР. Л.—М., Гостоптехиздат, 1953. 237 с. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 71).

Мятлюк Е. В. Фораминиферы флишевых отложений Восточных Карпат (мел — палеоген). Л., «Недра», 1970. 360 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 282).

Нецкая А. И. О некоторых фораминиферах из верхнесенонских отложений Западной Сибири.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений СССР. Второе Баку и Западная Сибирь. Сб. I. Л.—М., Гостоптехиздат, 1948, с. 211—226. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 31).

Никитина Ю. П. Сводный разрез нижнемеловых отложений Южно-Эмбенского нефтеносного района.— В кн.: Научно-исследовательские работы ЦНИЛов нефтяной промышленности. М.—Л., Гостоптехиздат, 1946, с. 18—32.

Никитина Ю. П. Нижний мел Южной Эмбы. Автореф. канд. дис. М., 1955, 15 с.

Ог Э. Геология. Перевод с французского. Изд. 7-е, под общей редакцией Е. В. Милановского. М.—Л., ОНТИ, 1938. 560 с.

Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие. М., Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.

Павлов А. П. Аммониты зоны Aspidoceras acanthicum Восточной России.— «Труды Геолкома», 1886, т. 2, № 3. 91 с.

Пишванова Л. С. Новые данные о микрофауне тиссенской серии среднемиоценовых отложений Закарпатской области Западной Украины.— В кн.: Микрофауна СССР. Кавказ и Украина. Сб. IV. Л.—М., Гостоптехиздат, 1950, с. 289—298. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 51).

Подобина В. М. О применении иммерсионных жидкостей для изучения внутреннего строения фораминифер.— «Геол. и геофиз.», 1963, № 12, с. 156—158.

Подобина В. М. Фораминиферы верхнего мела Западно-Сибирской низменности. М., «Наука», 1966. 148 с.

Подобина В. М. Фораминиферы верхнего мела и палеогена Западно-Сибирской низменности, их значение для стратиграфии. Изд-во Томск. ун-та, 1975. 220 с.

Путря Ф. С. *Protriticites* — новый род фузулинид.— «Труды Львов. геол. о-ва. Серия палеонтол.», 1948_1, вып. 1, с. 89—96.

Путря Ф. С. Pseudotriticites — новое подсемейство фузулинид.— «Труды Львов. геол. о-ва. Серия палеонтол.», 1948_2, вып. 1, с. 97—101.

Путря Ф. С. Стратиграфия и фораминиферы среднекаменноугольных отложений Восточного Донбасса.— В кн.: Микрофауна СССР. Фораминиферы, мшанки и остракоды Русской платформы, Донбасса, Тенгизской впадины и Кузбасса. Сб. VIII. Л. Гостоптехиздат, 1956, с. 333—485. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 98).

Ратиовская К. И. Некоторые правила образования видовых названий для фораминифер и других микроорганизмов. Л., «Недра», 1967. 35 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 252).

Раузер-Черноусова Д. М. К вопросу стратиграфического значения верхнепалеозойских фораминифер.— «Изв. АН СССР. Отд. мат. и ест. наук», 1936, с. 61—86.

Раузер-Черноусова Д. М. Верхнепалеозойские фораминиферы.— В кн.: Определитель фораминифер нефтеносных районов СССР. Ч I. Л.— М., Глав. ред. горно-топл. лит., 1937, с. 129—300.

Раузер-Черноусова Д. М. Верхнепалеозойские фораминиферы Самарской луки и Заволжья.— «Труды геол. ин-та АН СССР», 1938, т. VII, с. 69—167.

Раузер-Черноусова Д. М. Стратиграфия верхнего карбона и артинского яруса западного склона Урала и материалы к фауне фузулинид.— «Труды ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 2)», 1940, вып. 7, с. 37—101.

Раузер-Черноусова Д. М. Материалы к фауне фораминифер каменноугольных отложений Центрального Казахстана.— «Труды ИГН АН СССР. Геол. серия (№ 21)», 1948, вып. 66, с. 1—27.

Раузер-Черноусова Д. М. Некоторые псевдофузулины и парафузулины Башкирского Приуралья.— «Труды ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 35)», 1949_1, вып. 105, с. 61—118.

Раузер-Черноусова Д. М. Об онтогенезе некоторых палеозойских фораминифер.— «Труды палеонтол. ин-та», 1949_2, т. XX, с. 339—353.

Раузер-Черноусова Д. М. Периодичность в развитии фораминифер верхнего палеозоя и ее значение для расчленения и сопоставления разрезов.— В кн.: Материалы палеонтологического совещания по палеозою 14—17 мая 1951 г. М., Изд-во АН СССР, 1953, с. 139—160.

Раузер-Черноусова Д. М. О критериях низших систематических единиц у ископаемых фораминифер. (Тезисы доклада).— Бюлл. МОИП. Отд. геол.», 1954, т. 29, № 5, с. 96—97.

Раузер-Черноусова Д. М. Зоны фузулинид и их соотношение с другими стратиграфическими подразделениями.— «Бюлл. МОИП. Отд. геол.», 1955, т. 30, № 4, с. 67—70.

Раузер-Черноусова Д. М. О низших таксономических единицах в систематике фораминифер.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 1. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Раузер-Чериоусова Д. М. Опыт сверхдробного расчленения разреза верхнекаменноугольных отложений в районе Куйбышевской ГЭС.— «Труды геол. ин-та АН СССР», 1958, вып. 13, с. 121—138.

Раузер-Черноусова Д. М. Биостратиграфическое расчленение по фораминиферам среднекаменноугольных отложений Самарской Луки и Среднего Заволжья.— В кн.: Региональная стратиграфия СССР. Т. 5. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 149—212.

Раузер-Черноусова Д. М. Основные моменты в историческом развитии строения стенки раковин фораминифер.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 15. М., «Наука», 1972, с. 3—18.

Раузер-Черноусова Д. М., Герке А. А. Терминологический справочник по стенкам раковин фораминифер. М., «Наука», 1971. 192 с.

Раузер-Черноусова Д. М., Розовская С. Е., Миклухо-Маклай А. Д. Отряд Fusulinida.— В кн.: Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие. М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 201—219.

Рейтлингер Е. А. Кембрийские фораминиферы Якутии.— «Бюлл. МОИП. Отд. геол.», 1948, т. 23, вып. 2, с. 77—81.

Рейтлингер Е. А. Мелкие фораминиферы нижней части среднего карбона Среднего Урала и Прикамья.— «Изв. АН СССР. Серия геол.», 1949, № 6, с. 149—164.

Рейтлингер Е. А. Фораминиферы среднекаменноугольных отложений центральной части Русской платформы (исключая сем. Fusulinidae). М., Изд-во АН СССР, 1950. 127 с. (Труды ИГН АН СССР, геол. серия (№ 47), вып. 126).

Рейтлингер Е. А. Что дало изучение разреза Донбасса для стратиграфии намюрских и башкирских отложений Русской платформы.— «Изв. АН СССР. Серия геол.», 1954, № 3, с. 72—82.

Рейтлингер Е. А. К вопросу систематики и филогении надсемейства Endothyridea.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 2. М., Изд-во АН СССР, 1958, с. 53—73.

Рейтлингер Е. А. Значение фораминифер для стратиграфии нижнего карбона.— В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. М., Госгеолтехиздат, 1960, с. 56—64.

Рейтлингер Е. А. Некоторые вопросы систематики квазиэндотир.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 5. М., Изд-во АН СССР, 1961, с. 31—67.

Ренгартен В. П. Орбитоиды и нуммулиты южного склона Кавказа.— «Труды Главн. геол.-развед. упр.», 1931, вып. 24. 42 с.

Розовская С. Е. К систематике семейства Fusulinidae.— «Докл. АН СССР», 1950, т. 73, № 2, с. 375—378.

Саидова Х. М. Новые данные по экологии фораминифер.— «Природа», 1958, № 10, с. 107—110.

Саидова Х. М. Экология фораминифер и палеогеография Дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. М., Изд-во АН СССР, 1961. 232 с.

Саидова Х. М. Основные закономерности распределения бентосных фораминифер в Тихом океане. Автореф. докт. дис., М., 1970. 48 с.

Саидова Х. М. Бентосные фораминиферы Тихого океана. Ч. I—III. М., изд. Ин-та океанологии АН СССР, 1975. 875 с.

Северцев Н. А. Морфологические закономерности эволюции. Собрание сочинений. Т. 5. М., Изд-во АН СССР. 1949. 533 с.

Серова М. Я. Стратиграфия и фауна фораминифер миоценовых отложений Предкарпатья.— В кн.: Материалы по биостратиграфии западных областей Украинской ССР. М., Гостоптехиздат, 1955, с. 201—391.

Сигаль Ж. Отряд фораминиферы. Л., Гостоптехиздат, 1956. 222с.

Соснина М. И. Микрофаунистические зоны карбона и перми Сихотэ-Алиня.— В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология, М., Госгеолтехиздат, 1960, с. 65—68.

Стратиграфия мезозоя и кайнозоя Западно-Сибирской низменности. Л., Гостоптехиздат, 1957. 148 с.

Стратиграфия СССР. Палеогеновая система. М., «Недра», 1975, 833 с.

Страхов Н. М. О периодичности и необратимой эволюции осадкообразования в истории Земли.— «Изв. АН СССР. Серия геол.», 1949, № 6, с. 70—111.

Субботина Н. Н. Стратиграфия нижнего палеогена и верхнего мела Северного Кавказа по фауне фораминифер. Л.— М., ОНТИ НКТП, 1936. 32 с. (Труды НГРИ, серия А, вып. 96).

Субботина Н. Н. Фораминиферы датских и палеогеновых отложений Северного Кавказа.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений Кавказа, Эмбы и Средней Азии. Л.—М., Гостоптехиздат, 1947, с. 39—160.

Субботина Н. Н. Микрофауна меловых отложений южного склона Кавказа.— В кн.: Микрофауна нефтяных месторождений СССР. Кавказ, Южная Эмба и Башкирская АССР. Сб. II. Л.—М., Гостоптехиздат, 1949, с. 5—36. (Труды ВНИГРИ. нов. серия, вып. 34).

Субботина Н. Н. Верхнеэоценовые лягениды и булиминиды юга СССР.— В кн.: Микрофауна СССР. Фораминиферы нижнепалеогеновых отложений юга СССР. Сб. VI. Л.—М., Гостоптехиздат, 1953_1. с. 115—255. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 69).

Субботина Н. Н. Глобигериниды, ханткениниды и глобороталииды. Ископаемые фораминиферы СССР. Л.— М., Гостоптехиздат, 1953_2. 294 с. (Труды ВНИГРИ, нов. серия, вып. 76).

Субботина Н. Н. Краткий обзор технических приемов обработки микрофауны.—

В кн.: Труды первого семинара по микрофауне. Л., Гостоптехиздат, 1960, с. 129—131.

Субботина Н. Н., Кисельман Э. Н. Микрофаунистическая зона *Anomalina praeacuta* Западно-Сибирской низменности.— В кн.: Решения и труды Межвед. сов. по доработке и уточнению стратигр. схем Зап.-Сиб. низменности. Л., Гостоптехиздат, 1961, с. 243—252.

Сулейманов И. С. Стратиграфия нижнекаменноугольных отложений Ишимбаевского района (визейский и намюрский ярусы) по фауне фораминифер.— «Труды Ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 19)», 1948, вып. 62, с. 84—89.

Троицкая Т. С. Условия обитания и распределение фораминифер в Японском море (семейства Elphidiidae, Cassidulinidae и Islandiellidae).— В кн.: Общие вопросы изучения микрофауны Сибири, Дальнего Востока и других районов. М., «Наука», 1970, с. 36—172. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 71).

Троицкая Т. С. Распределение фораминифер в современном седиментационном бассейне Японского моря.— В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М., «Наука», 1972, с. 516—523.

Троицкая Т. С. Фораминиферы из голоценовых отложений побережья залива Петра Великого.— В кн.: Вопросы биогеографии и экологии фораминифер. Новосибирск, «Наука», 1973_1, с. 45—48. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 62).

Троицкая Т. С. Фораминиферы западного шельфа Японского моря и условия их обитания.— В кн.: Вопросы биогеографии и экологии фораминифер. Новосибирск, «Наука», 1973_2, с. 119—168. (Труды ИГиГ, СО АН СССР, вып. 62).

Туманская О. Г. О верхнепермских фузулинидах Южно-Уссурийского края.— «Труды ВСЕГЕИ», 1953. 53 с.

Тутковский П. А. Последовательность ископаемых фаун южной России.— «Ежегодник по геол. и минер. России», 1898, т. III, вып. 4, с. 1—3.

Тутковський П. А. Копальні мікрофауни України, їх геологічна вага і методи їх дослідження. Ч. I. Київ, Вид-во Всеукр. АН, 1925. 24 с. (Труды фіз.-мат. від. Всеукр. АН, т. I, вип. 8).

Фораминиферы верхнеюрских отложений Западной Сибири. Л., «Недра», 1972. 271 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 317).

Фораминиферы меловых и палеогеновых отложений Западно-Сибирской низменности. Л., «Недра». 1964. 456 с. (Труды ВНИГРИ, вып. 234).

Фурсенко А. В. Общие сведения о фораминиферах и их значение для нефтяной геологии.— В кн.: Д. Кешмэн. «Фораминиферы». Л.—М., Новосибирск, Гос. н.-т. горно-геол.-нефт. изд-во, 1933_1, с. 5—77.

Фурсенко А. В. Международные правила зоологической номенклатуры.— В кн.: Д. Кешмэн. «Фораминиферы». Л.—М. Новосибирск, Гос. н.-т. горно-геол.-нефт. изд-во, 1933_2, с. 78—88.

Фурсенко А. В. Описания родов, опубликованные после 1928 г. и не вошедшие в сводку Кешмэна.— В кн.: Д. Кешмэн. «Фораминиферы». Л.—М. Новосибирск, Гос. н.-т. горно-геол.-нефт. изд-во, 1933_3, с. 351—372.

Фурсенко А. В. Итоги и перспективы микропалеонтологических работ на нефтеносных площадях СССР.— «Нефтяное хозяйство», 1934, № 6, с. 33—39; № 7, с. 13—18.

Фурсенко А. В. Методика исследования фораминифер.— В кн.: Определитель фораминифер нефтяных районов СССР. Ч. 1. Л.—М., Гл. ред. горно-топливной лит., 1937, с. 7—128.

Фурсенко А. В. Основные итоги работ Нефтяного института по изучению микрофауны нефтяных районов СССР.— В кн.: Итоги научной деятельности Всесоюзного нефтяного института. XXX лет (1917—1947). Л.—М., Гостоптехиздат, 1948, с. 166—224.

Фурсенко А. В. О происхождении фаун фораминифер нижнего мела.— «Вест. ЛГУ», 1949, № 2, с. 3—25.

Фурсенко А. В. Об эволюции фораминифер в связи с проблемами стратиграфии нефтяных месторождений.— «Вест. ЛГУ», 1950, № 2, с. 30—51.

Фурсенко А. В. О критериях систематики фораминифер.— «Бюлл. МОИП. Отд. геол.», 1954, т. 29, № 5, с. 93—95.

Фурсенко А. В. Основные этапы развития фаун фораминифер в геологическом прошлом.— «Труды Ин-та геол. наук», 1958, вып. 1, с. 10—29.

Фурсенко А. В. Подкласс фораминифера. Общая часть.— В кн.: Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Т. I. Простейшие. М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 115—168.

Фурсенко А. В. О критериях систематики фораминифер.— В кн.: Дочетвертичная микропалеонтология. М., Госгеолтехиздат, 1960, с. 11—22.

Фурсенко А. В. О переименовании некоторых фораминифер волжского яруса.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. 12. М., «Наука», 1969, с. 234—238.

Фурсенко А. В., Гилевич Р. В. О трансгрессивной изменчивости фораминифер из группы *Lenticulina kasancevi*.— «Изв. высших учебных заведений. Геол. и развед.», 1965, № 1, с. 45—54.

Фурсенко А. В., Поленова Е. Н. Фораминиферы нижнего волжского яруса Эмбенской области (район Индерского озера).— В кн.: Геология Эмбенской области. Л., Госгеолтехиздат, 1950, с. 5—91. (Труды ВНИГРИ, вып. 49).

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. О палеогеографическом и стратиграфическом значении находок фораминифер в верхнеэоценовых отложениях Белоруссии и Литвы.— В кн.: Мезозой и кайнозой южной Прибалтики и Белоруссии. Научные сообщения. Т. XII. Вильнюс, 1960, с. 17—32.

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. Фораминиферы верхнего эоцена Белоруссии и их стратиграфическое значение.— В кн.: Палеонтология и стратиграфия БССР. Сб. III, Минск, Изд-во АН БССР, 1961, с. 246—347.

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. Экологические наблюдения над фораминиферами лагуны Буссе (о. Сахалин).— «Докл. АН СССР», 1968, т. 180, № 5, с. 1231—1234.

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. О фораминиферах лагуны Буссе и условиях их существования.— В кн.: Общие вопросы изучения микрофауны Сибири, Дальнего Востока и других районов. М., «Наука», 1970, с. 114—135. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 71).

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. Некоторые особенности распространения фораминифер в фациях шельфа, лагун и эстуариев.— В кн.: Проблемы общей и региональной геологии. Новосибирск, «Наука», 1971, с. 212—230.

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. Об экологии и тафономии фораминифер лагун о-ва Сахалина и омывающих его морей в связи с задачами четвертичной геологии.— В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М., «Наука», 1972, с. 509—516.

Фурсенко А. В., Фурсенко К. Б. Фораминиферы лагуны Буссе и их комплексы.— В кн.: Вопросы биогеографии и экологии фораминифер. Новосибирск, «Наука», 1973, с. 49—118. (Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 62).

Хабарова Т. Н. Фораминиферы юрских отложений Саратовской области.— В кн.: Стратиграфия и фауна юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Л., Гостоптехиздат, 1959, с. 463—501. (Труды ВНИГРИ, вып. 137).

Халилов Д. М. Стратиграфия верхнемеловых и палеогеновых отложений Малого Балхана по фауне фораминифер. Баку — Ленинград, Гостоптехиздат, 1948. 93 с.

Хорева И. М. Стратиграфия и фораминиферы морских четвертичных отложений западного берега Берингова моря. М., «Наука», 1974. 130 с. (Труды ГИН, вып. 225).

Чердынцев В. А. К фауне Foraminifera пермских отложений Восточной полосы Европейской России.— «Труды о-ва естествоисп. Казанск. ун-та», 1914, т. 46, вып. 5. 88 с.

Чернышева Н. Е. К стратиграфии нижнего карбона Макаровского района Южного Урала по фауне фораминифер.— «Бюлл. МОИП. Отд. геол.», 1940, т. 18, вып. 5, 6, с. 113—135.

Чернышева Н. Е. Стратиграфическое расчленение визейского яруса Макаровского района (Южный Урал) по фораминиферам.— «Труды ин-та геол. наук АН СССР. Геол. серия (№ 19)», 1948, вып. 62, с. 90—101.

Шуцкая Е. К. Стратиграфия нижних горизонтов палеогена центрального Предкавказья по фораминиферам. М., Изд-во АН СССР, 1956. 142 с. (Труды ИГН АН СССР, геол. серия (№ 71), вып. 164).

Щедрина З. Г. К распределению морских корненожек в связи с условиями их обитания.— «Докл. АН СССР», 1950, т. 20, № 4, с. 51—65.

Щедрина З. Г. Итоги изучения фауны фораминифер морей СССР.— В кн.: Вопросы микропалеонтологии. Вып. I. М., Изд-во АН СССР, 1956, с. 23—36.

Щедрина З. Г. Фауна фораминифер (Foraminifera) морских вод Южного Сахалина и Южных Курильских островов.— В кн.: Исследования дальневосточных морей СССР. М.—Л., 1958, с. 5—41. (Труды Курило-Сахалинской экспедиции, вып. 5).

Щедрина З. Г., Майер Е. М. О различных формах *Ammonia beccarii* (Linne).— В кн.: Комплексные исследования природы океана. М., Изд-во МГУ, 1975, с. 249—260.

Юферев О. В. Карбон Северо-Востока СССР. Автореф. докт. дис. Новосибирск, 1969. 52 с.

Юферев О. В. Каменноугольные отложения Северо-Востока СССР и Аляски.— «Геол. и геофиз.», 1970, № 11, с. 61—71.

Яншин А. Л. Геология Северного Приаралья. Стратиграфия и история геологического развития. М., изд. МОИП, нов. серия, вып. 15 (19), 1953. 736 с.

Ярцева М. В. О верхнеэоценовых милиолидах Никопольского района и среде их обитания.— «Труды ИГН АН УССР. Серия стратигр. и палеонтол.», 1951, вып. 6, с. 42—58.

Akagi S. Morphological development of Fusulinida and its paleontological significance.— "Earth Sci.", 1958, N 38, p. 13—27.

Awerinzew S. Über die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden.— "Zeitsch. Wiss. Zool.", 1903, v. 74, p. 478—490.

Barker R. W., Grimsdale T. F. A contribution to the phylogeny of the orbitoidal Foraminifera, with descriptions of new forms from the Eocene of Mexico.— "J. Paleontol.", 1936, v. 10, p. 231—247.

Bartenstein H. Der zeitiger Stand der mikropaläontologischen Arbeitstechnik in Deutschland.— "Paläontol. Zeitschr.", 1954, Bd 28, N 3/4, S. 208—212.

Bartenstein H., Brand E. Mikropaläontologische Untersuchungen zur Stratigraphie des nordwest-deutschen Lias und Doggers.— "Abh. Senckenberg. Naturf. Ges.", 1937, N 439. 224 S.

Batsch A. I. G. C. Sechs Kupfertafeln mit Conchylien des Seesandes, gezeichnet und gestochen von A. J. G. K. Batsch; Jena, 1791.

Be A. W. H. Amethod for rapid sorting of Foraminifera from marine planctonic samples.— "J. Paleontol.", 1959_1, v. 33, N 5, p. 846—848.

Be A. W. H. Ecology of Recent planctonic Foraminifera. Pt. I. Areal distribution in the western North Atlantic.— "Micropaleontology", 1959_2, v. 5, N 1, p. 77—98.

Beccarius. De Bononiensi arena quadam.— "Comm. Bonon", 1731, t. I, p. 68.

Berthelin G. Mémoire sur les Foraminifères fossiles de l'etage Albien de Moncley (Doubs).— "Mém. Soc. Géol. France", 1880, sér. 3, t. 1, N 5, p. 1—84.

Bielecka W., Pożaryski W. Stratygrafia micropaleontologiczna górnego malmu w Polsce środkowej. Warszawa, 1954. 206 str. (Prace Inst. Geol, t. 12).

Bolli H. The genus *Globotruncana* in Trinidad, B. W. I. Notes on occurence nomenclature and relationships between species.— "J. Paleontol.", 1951, v. 25, N 2, p. 187—199.

Boussac J. Etudes paléontologiques sur le Nummulitique Alpin.— "Mém. Serv. Carte Géol. Dét. France", 1911. 439 p.

Bowen R. N. C. Aperture in Foraminifera.— "Contr. Cushman Found. Foram. Res.", 1957, v. 8, pt. 2, p. 66—69.

Bradshaw J. S. Ecology of living planctonic Foraminifera of the North and Equatoral Pacific ocean.— "Contr. Cushman Found. Foram. Res.", 1959, v. 10, pt. 2, p. 25—64.

Brady H. B. Notes on some of the reticularian Rhizopoda of the Challenger Expedition Pt. I. On new or little-known arenaceous types.— "Quart. J. Micr. Sci. N. S.", 1879$_1$, p. 20—63.

Brady H. B. Notes on some of the Reticularian Rhizopoda of the Challenger Expedition. Pt. II. Additions to the knowledge of Porcellanous and Hyaline types.— "Quart. J. Micr. Sci. N. S.", 1879$_2$, v. 19, N 75, p. 261—299.

Brady H. B. Über einige arktische Tiefsee-Foraminiferen gesammelt während der oesterreichich-ungarischen Nordpol-Expedition in den Jahren 1872—74.— "K. Akad. Wiss. Wien, Denkschr.", 1881, Bd 43, S. 9—110.

Brady H. B. Report on the Foraminifera dredged by HMS "Challenger" during the years 1873—1876. Rept. Sci. Results Explor. Voyage HMS "Challenger.". V. 9 (Zoology). London, 1884. 814 p.

Bronnimann P., Brown N. K. Jr. Taxonomy of the Globotruncanidae.— "Eclogae Geol. Helvetiae", 1955, v. 48, N 2, p. 503—561.

Brotzen F. Die Foraminiferengattung *Gavelinella* nov. gen. and die Systematik der Rotaliformis.— "Sveriges Geologiska Undersökning. Ser. C", 1942, S. 1—60.

Carpenter W. B. Researches in the Foraminifera. 4-th series.— "Roy. Soc. London, Phil. Trans.", 1860, v. 150, 535 p.

Carpenter W. B. On the systematic arrangement of the Rhizopoda.— "Nat. History Review", 1861, v. N 4, p. 456—472.

Carpenter W. B., Parker W. K., Jones T. R. Introduction to the study of the Foraminifera. London, Publ. Roy Soc., 1862. 319 p.

Carter H. J. Description of *Bdelloidina aggregata* a new genus and sepecies of arenaceous Foraminifera, in which their socalled "Imperforation" is questioned.— "Ann. et Mag. Nat. History", 1877, ser. 4, v. 19, p. 201—209.

Césana D. Ultrastructura des gametes chez Foraminifera: *Iridia lucida* Le Calvez.— "C. R. Acad. Sc.", 1972, v. 274, p. 1044—1047.

Chapman F. The Foraminifera of the Gault of Folkestone.— "J. Roy. Micr. Soc.", 1891, pt. I, p. 565—575; 1892, pt. II, p. 319—330; pt. III, p. 749—758; 1893, pt. IV, p. 579—595; 1894, pt. VI, p. 421—427; 1894, pt. VII, p. 645—654; 1896, pt. VIII, p. 1—44; pt. IX, p. 581—591; 1898, pt. X, p. 1—49.

Chapman F., Howchin W., Parr W. A revision of nomenclature of the Permian Foraminifera of New South Wales.— "Proc. Roy. Soc. Victoria. N. S.", 1934, v. 47, pt. 1, p. 175—189.

Chapman F., Parr W. J. A classification of the Foraminifera.— "Proc. Roy. Soc. Victoria. N. S.", 1936, v. 49, p. 139—151.

Clarke F. W., Wheeler W. C. The inorganic constituens of marine invertebrates.— "U. S. Geol. Survey. Prof. Paper 124", 1922. 62 p.

Cushman J. A. An outline of a reclassification of the Foraminifera.— "Contr. Cushm. Lab. Foram. Res.", 1927$_1$, pt. 1, v. 3, p. 1—105.

Cushman J. A. Phylogenetic studies of the Foraminifera.— "Am. J. Sci.", 1927$_2$, pt. I, v. 13, p. 315—326; pt. II, v. 14, p. 317—324.

Cushman J. A. Foraminifera, their classification and economic use. Sharonn — Massachusetts, U. S. A., 1928. 401 p. (Cushman Lab. Foram. Research. Contrib. Spec. Publ. 1)

Cushman J. A. Foraminifera, their classification and economic use. Massachusetts, U. S. A., 1933. 349 p. (Cushman Lab. Foram. Research. Contrib. Spec. Publ. 4).

Cushman J. A. Paleozoic Foraminifera, their relationships to modern faunas and to their environment.— "J. Paleontol.", 1935, v. 9, N 3, p. 284—287.

Cushman J. A. Foraminifera, their classification and economic use. Ed. 3. Harvard Univ. Press (Cambridge, Mass.), 1940. 535 p.

Cushman J. A. Parallel evolution in the Foraminifera,— "Am. J. Sci.", 1945, v. 243-A, p. 117—121.

Cushman J. A. Foraminifera, their classification and economic use. Cambridge, Mass. Harv. U. P., 1948. 605 p.

Cushman J. A. Recent Belgian Foraminifera. Bruxelles, 1949. 59 p. (Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique, N 111).

Cushman J. A., Ozawa Y. A monograph of the foraminiferal family Polymorphinidae, Recent and fossil.— "Proc. U. S. Natl. Museum", 1930, v. 77. 195 p.

Dahtgren L. On the Ultrastructure of the gamontic nucleus and the adjacent cytoplasm on the monothalamous Foraminifer *Ovammina opaca* Dahlgren.— "Zoologiska Bidrag from Uppsala", 1967_1, Bd. 37 (2), S. 77—112.

Dahlgren L. On the nuclear distribution of RNA and DNA on the ultrastructure of nuclei and adjacent cytoplasm of the Foraminifer *Hippocrepinella alba* Heron-Allen and Earland and *Globobulimina turgida* (Bailey).— "Zoologiska Bidrag from Uppsala", 1967_2, Bd. 37 (2), S. 113—138.

Davies L. M. An early *Dictyoconus,* and the genus *Orbitolina:* their contemporaneity, structural distinction and respective natural allies.— "Trans. Roy. Soc. Edinburgh", 1939, v. 59, p. 773—790.

Deflandre G. Technique micropaleontologique appliques a l'etude du silex.— "Bull. Soc. Frans. Microscopic.", 1935_1, t. 4, p. 104—111.

Deflandre G. Revue.— "Bull. Soc. Franc. Microscopic.", 1935_2, t. 4, p. 116—120.

Deflandre G. Considerations biologiques zur les micro-organismes d'origine planctonique concerves dans les silex de la craie.— "Bull. Biol.", 1935_3, t. 69, p. 213—244.

Deflandre G. Présence de microdioclases dans les éclats de silex. Leur importance dans les colorations artificielles des microfossiles et en particulier de Foraminiferes.— "C. R. Acad. Sci. Paris", 1935_4, t. 200, N 11, p. 953—955.

Deflandre G. Rewarques sur le comportement des pseudopodes cher quelques Thécamoebiens.— "Ann. Protistologie", 1936_1, t. 5, p. 65—71.

Deflandre G. Étude monographique sur le genre *Nebela* Leidy (Rhizopoda — Testacea).— "Ann. Protistologie", 1936_2, t. 5, p. 201—286.

Deflandre G. Microphossiles des Silex cretaceus. Pt. II. Flagellis incertae sedis Hystrichosphaeridae Sarcodines Organisme daniess.— "Ann. Paleont. Paris", 1937_1, t. 26, fasc. 1/2, 3/4.

Deflandre G. Les microfossiles de la craie et des Silex.— "La Nature", 1937_2, N 310.

Douvillè H. Revision des Orbitoides. Pt. II. Orbitoides du Danien et de l'Eocene.— "Bull. Soc. Géol. France. 4. ser.", 1922, t. 22, fasc. 2—5, p. 55—100.

Douvillè H. Les Orbitoides et leur èvolution en Amérique.— "Bull. Soc. Géol. France", 1924, ser. 4, v. 23 (1923), pt. 7-8, p. 369—376.

Dunbar C. O. Fusulinidae.— In: Cushman J. A. "Foraminifera, classification and economic use". Ed. 3. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 1940, p. 132—156.

Ehrenberg C. G. Über neue Erkenntniss immergrösser Organisation der Polythalamien durch deren urweltliche Steinkerne.— "K. Preuss Akad. Wiss., Berlin", 1855, p. 272—290.

Ehrenberg C. G. Über den Grünsand und seine Erläuterung des organischen Lebens.— "K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin", 1856 (1855), S. 85—176.

Eichenberg W. Die Foraminiferen der Unterkreide. 2. Folge. Foraminiferen aus dem Barreme von Wenden am Mittellandkanal.— "Jarensber. Niedersächs. Geol. Ver.", 1933, Bd. 25.

Eichwald E. Lethaea Rossica ou Palèontologie de la Russie. Prémier section de l'ancienne période. T. I. Stuttgart, E. Schweizerbart, 1960, 681 p.

Eisenack A. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs.— "Paläontol. Zschr.", I, Bd 13, 1931, S. 74—118; II, Bd 14, 1932, S. 257—277; III, Bd 16, 1934, S. 52—76; IV, Bd 19, N 3/4, 1937, S. 217—243.

Eisenack A. Chitinosoen und Hystrichosphaerideen im Ordovicium des Rheinischen Schiefergebierges.— "Senckenbergiana", 1939, Bd 21, S. 135—152.

Eisenack A. Foraminiferen aus dem baltischen Silur.— "Senckenbergiana Lethaea", 1954, Bd 35, N 1/2, S. 51—72.

Fauré-Fremiet E. Note sur la structure du *Carchesium aselli.*— "Compt. Rent. Soc. Biol.", 1904, t. 57.

Fauré-Fremiet E. Le rôle des mitochondries dans l'élemination du fer chez les Rhizopodes arénacés.— "Compt. Rent. Soc. Biol.", 1911, t. 70, p. 119, 120.

Febvre-Chevalier C. Constitution Ultrastructurale de *Globigerina bulloides* d'Orbigny 1826 (Rhizopoda — Foraminifera).— "Protistologica", 1971, t. 7 (3), p. 311—324.

Fichtel L., Moll J. Testacea microscopoca aliaque minuta ex generibus Argonauta et Nautilus ad naturam delineata et descripta, 4°. Vindobona, 1798.

Fischer W. G. Les Céphalopodes fossiles de Moscou et de ses environs, en montrànt ces objets en nature.— "Bull. Soc. nat. Moscou", 1829, t. 1, p. 300—362.

Føyn B. Foraminiferenstudien. I. Der Lebenszyklus von *Discorbina vilardeboana* d'Orbigny.— "Arbok Bergens Mus. Naturvit. rekke", 1936, N 2, S. 1—22.

Føyn B. Foraminiferenstudien. II. Zur Kenntnis der sexuellen Fortpflangzung und der Entwiclung der Gamonten von *Discorbina vilardeboana.*— "Arbok. Bergens Mus. Naturvit. rekke", 1937, N 5, S. 1—14.

Furssenko A. Lebenscyclus und Morphologie von *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg (Infusoria Peritricha).— "Archiv Protistenkunde", 1929, Bd 67, H. 2/3, S. 376—500.

Galloway J. J. A manual of foraminifera. Bloomington, Indiana, 1933. 483 p.

Gervais P. Sur un point de la physiologie des Foraminiféres.— "C. R. Acad. Sci. Paris", 1847, t. 25, p. 467, 468.

Glaessner M. F. Studien über Foraminiferen aus der Kreide und dem Tertiär des Kaukasus. I. Die Foraminiferen der ältesten Tertiärschichten des Nordwest Kaukasus.— В кн.: Проблемы палеонтологии. Т. II—III. М., изд. МГУ, 1937, с. 349—422.

Glaessner M. F. Principles of Micropaleontology. Melburne Carlton, Victoria, Austral., Univ. Press., 1945. XVI+296 p.

Glaessner M. F. Principles of Micropaleontology. New York., John Wiley a. Sons, Inc, 1948. 296 p.

Grell K. G. Der Generationswechsel der polythalamen Foraminifere *Rotaliella heterocaryotica.*— "Archiv Protistenkunde", 1945, Bd 100, S. 268—286.

Grell K. G. Protosoologie. Berlin — Göttingen — Heidelberg, Springer — Verlag, 1956_1. 284 S.

Grell K. G. Der Kerndualismus der Foraminifere *Glabrotella sulcata.*— "Z. Naturforsch. B.", 1956_2, Bd II, H. 6, S. 366—368.

Grell K. G. Sexuelle Differenzierung bei der Gamonten der Foraminifere *Patellina corrugata.*— "Z. Naturforsch. B.", 1957_1, Bd II, S. 415.

Grell K. G. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. I. *Rotaliella roscoffensis.*— "Archiv. Protistenkunde", 1957_2, Bd 102. H. 2, S. 147—164.

Grell K. G. Untersuchungen über Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. II. *Rubratella intermedia.*— "Archiv Protistenkunde", 1958_1, Bd 102, H. 3/4, S. 291—308.

Grell K. G. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. III. *Glabratella sulcata.*— "Archiv Protistenkunde", 1958_2, Bd 102, H. 3/4, S. 449—472.

Grell K. G. Studien zum Differenzierungsproblem an Foraminiferen.— "Natur. Wissenschaften", 1958_3, Bd 45, S. 25—32.

Grell K. G. Untersuchungen über die Fortpflanzung und Sexualität der Foraminiferen. IV. *Patellina corrugata.*— "Archiv Protistenkunde", 1959, Bd 104, H. 2, S. 211—235.

Haeckel E. Systematische Phylogenie. Entwurf eines natürlischen Systems der Organismen auf Grund ihrer Stammesgeschichte. T. 1. Systematische, Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Berlin, G. Reimer, 1894. 400 S.

Harpe Ph. Note sur les Nummulites des environs de Nice et de Menton.— "Bull. Soc. Géol. France", 1879_1, sér. 3, t. 5, p. 817—837.

Harpe Ph. Coup d'oeil général sur le Nummulites de Biarritz (Basses — Pyrénéis),— "Bull. Soc. Borda", 1879_2, t. 4, p. 59—63.

Harpe Ph. Description des Nummulites appartenant á la zone supérieure des falaises de Biarritz.— "Bull. Soc. Borda", 1879_3, t. 4, p. 137—156.

Harpe Ph. Les Nummulites du comté de Nice, leus espèces et leur distribution stratigraphique, et échelle des Nummulites.— "Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.", 1879_4, t. 16, p. 201—242.

Harpe Ph. Nummulites des Alpes frangaises,— "Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.", 1879_5, t. 16, p. 409—434.

Hecht F. E. Standart-Gliederung der Nordwest-deutschen Unterkreide nach Foraminiferen.— "Abh. Senckenberg. Naturf. Ges", 1938, N 443, S. 1—42.

Hofker J. The Foraminifera of the Siboga Expedition. Pt. I. Monograph IV Siboga Exped. 1927, S. 1—78.

Hofker J. Die Fortpflanzung der Foraminiferen.— "Ann. Protistologie", 1930, Bd 3, S. 25.

Hofker J. Wonderful animals of the sea: Foraminifera. 1. Introduction; 2. The test of the Foraminifera; 3. The toothplate of the Foraminifera.— "The Amsterdam Naturalist", 1950, v. 1, N 3, p. 1—20.

Hofker J. Recent Peneroplidae.— "J. Roy. Micr. Soc.", 1950, v. 70, p. 388—396; 1951_1, v. 71, p. 223—239; 342—356, 450—463; 1952, v. 72, p. 102—122; 1953, v. 73, p. 40—46.

Hofker J. The Toothplate-Foraminifera.— "Arch. néerland. Zool.", 1951_2, v. 8, pt. 4, p. 353—372.

Hofker J. Über die Familie Epistomariidae (Foram.).— "Paleontographica", 1954, Bd 105, Abt. A, S. 166—206.

Höglund H. Foraminifera in the Gullmar Fjord and the Skagerak.— "Zool. Bidrag Uppsala", 1947, Bd 26, 328 p.

Hooke R. Micrographia or some physiological descriptions of minute bodies made by magnifying glasses with observations and inquiries thereupon. London, 1665. 80 p.

Ireland H. A. Devonian and Silurian Foraminifera from Oklahoma.— "J. Paleontol.", 1939, v. 13, p. 190—202.

Jepps M. W. Contribution of the study of *Gromia oviformis* Daj.— "Quart. J. Micr. Sci. N. S.", 1926, v. 70, p. 701—719.

Jepps M. W. Studies on *Polystomella* Lamarck.— "J. Marine Biol. Assoc.", 1942, v. 25, p. 607—666.

Karrer F. Eine Studie in den Tertiär-Bildungen am Westrande des alpinen Theiles der Niederung von Wien.— In: Geologie der Kaiser Franz Josefs Hochquellen-Wasserleitung. Wien, 1887. S. 370—388.

Krutzsch W., Lotsch D. Zur stratigraphischen Stellung der Latdorfstufe im Paläogen.— "Geologie", 1957, Bd 6, H. 5, S. 476—501.

Krutzsch W., Lotsch D. Übersicht über palaäogeographische Entwicklung des zentraleuropäischen Alttertiärs (ohne Tethys-Raum).— "Ber. Geol. Ges. DDR", 1958, Bd. 3, H. 2/3, S. 99—110.

Lacroix E. Microtexture du test des Textulariidae.— "Bull. Inst. Ocean. Monac.", 1931, N 582, p. 1—18.

Lamarck J. B. Systema des animaux sans vertébres. Paris, The Author, 1801. 432 p.

Lamarck J. B. Histoire naturelle des animaux saus vertébres. T. 7. Paris, The Author, 1822. 711 p.

Lange E. Eine Mittelpermische Fauna von Guguk Bulat (Padanger oberland, Sumatra).— "Verh. Geol.-Mijn. Gen. Ned. Kol. Geol. Ser.", 1925, Bd 7, S. 213—295.

Le Calvez J. Observations sur le genre *Iridia*.— "Archives Zool. exp. gén.", 1936, t. 78, p. 115—135.

Le Calvez J. Processus schizogonique cher le Foraminifère *Planorbulina mediterranensis* d'Orbigny.— "C. R. Acad. Sci. Paris", 1937, t. 204, p. 147—149.

Le Calvez J. Recherches sur les Foraminifères. I. Développement et reproduction.— "Archives Zool. exp. gén.", 1938_1, t. 80, fasc. 3, p. 163—333.

Le Calvez J. Un Foraminifère Géant *Bathysiphon filiformis* G. O. Sars.— "Archives Zool. exp. gén'.', 1938_2, t. 79, p. 82—88.

Le Calvez J. Place de la réduction chromatique et alternance de phases nucléaire dans le cycle des Foraminifères.— "C. R. Acad. Sci. Paris", 1946, t. 22, p. 612—614.

Le Calvez J. Recherches sur les Foraminifères. II. Place de la méiose et sexualitè.— "Archives Zool. exp. gén", 1950, t. 87, pt. 4, p. 211—243.

Le Calvez J. Le couple *Discorbis patelliformis* (Brady) — erecta (Sidebottom) et les *Discorbis plastogamiques*.— "Archives Zool. exp. gén.", 1952, t. 89, N 2, p. 56—62.

Le Calvez J. Ordre des Foraminifères (Foraminifèra d'Orbigny, 1826).— In: Traité de zoologie. Paris, publié sous la derection de Pierre P. Grassé, 1953, t. 1, fasc. 2, p. 149—265.

Linnaeus N. F. Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita por classes, orbines, genera et species. Ed. X. Stockholm, 1758.

Lister J. Contributions to the life history of the Foraminifera.— "Pros. Roy. Soc. London. Ser. B.", 1894, v. 56, p. 155—160.

Lister J. Contriburions to the life history of the Foraminifera.— "Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.", 1895, v. 186, p. 401—453. ,

Lister J. The Foraminifera.— In: Ray Lankaster E. "A treatise of zoology". Pt. I. Fosc. 2. London, 1903, p. 47—149.

Loeblich A. R., Tappan H. Suprageneris classification of the Rhizopodea.— "J. Paleontol.", 1961, v. 35, N 2, p. 245—330.

Loeblich A. R., Tappan H. Sarcodina, chiefly "Thecamoebians" and Foraminifera.— In: Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt. C. Protista 2. V. I — II. New York, Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press, 1964. 900 p.

Montfort D. Conchiliologie sistématique et classification méthodique des coquilles. V. I, II. Paris, 1808. LXXXVII+409 p.

Moreman W. L. Arenaceous Foraminifera from Ordovician and Silurian Limestones of Oklahoma.— "J. Paleontol.", 1930, v. 4, p. 42—59.

Moreman W. L. Arenaceous Foraminifera from the Lower Paleozoic rocks of Oklahoma.— "J. Paleontol.", 1933, v. 7, N 4, p. 393—397.

Munier-Chalmas E. Dimorphisme dans *Nummulites* et *Assilina*.— "Bull. Soc. Géol. France", 1880, sér. 3, t. 8, p. 300—301.

Munier-Chalmas E., Schlumberger Ch. Nouvelles observations sur dimorphisme des Foraminifères.— "C. R. Acad. Sci. Paris", 1883, t. 96, p. 862—866.

Myers E. H. Multiple tests in the Foraminifera.— "Proc. Nat. Acad. Sci.", 1933, v. 19, p. 893—899.

Myers E. H. Morphogenesis of the test and the biological significance of demorphism in the foraminifer *Patellina corrugata* Williamson — a foraminifer.— "Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. Tech. ser.", 1935, v. 3, p. 393—404.

Myers E. H. The life-cycle of *Spirillina vivipara* Ehrenberg, with notes on morphogenesis, systematics and destribution of the Foraminifera.— "J. Roy. Micr. Soc.", 1936, v. 56, p. 120—146.

Myers E. H. Observations on the origin and fate of flagellated gametes in multiple tests of *Discorbis* (Foraminifera).— "J. Mar. Biol. Ass.", 1940, v. 24, N 1, p. 201—226.

Myers E. H. Biology, ecology and morphogenesis of a pelagic foraminifer.— "Biol. Sci.", 1943, v. 9, N 1, p. 5—30.

Neumayr M. Die natürliche Verwandtschaftsverhnisse der schalentragenden Foraminiferen,— "Sitz. Akad. Wiss. Wien. Mathem.-naturw. Kl.", 1887, Bd 95, S. 156—186.

Neumayr M. Die Stämme des Thierreichs; wirbellose Thiere. Bd I. Foraminifera. Wien, F. Tempsky, 1889, S. 153—206.

Orbigny A. d'. Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes.— "Ann. Sci. nat. Paris", 1826, sér. 1, t. 7, p. 245—314.

Orbigny A. d'. Foraminifères.— In: Ramon de la Sagra, "Histoire physique, politique, naturelle de l'île de Cuba". Paris, 1839_1. XLVIII+224 p.

Orbigny A. d'. Foraminifères des Iles Canaries.— In: Barker, Webb et Berthelot. Histoire naturelle des îles Canaries. T. 2, pt. 2. Paris, 1839_2, p. 119—146.

Orbigny A. d'. Voyage dans l'Amérique Méridionalle. T. 5. Foraminifères. Paris — Strasburg, 1839_3. 86 p.

Orbigny A. d'. Foraminifères fossiles du bassin Tertiaire de Vienne. Paris, Gide et Comp^e, 1846. 312 p.

Orbigny A. d'. Prodrôme de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques et rayonnés. T. I. Paris, V. Masson, 1849. 392 p.

Orbigny A. d'. Cours élèmentaire de paléontologie et de géologie stratigraphiques. T. I. Paris, V. Masson, 1851, p. 189—207.

Parker W. K., Jones T. R. On the nomenclature of the Foraminifera. Pt. I. On the species enumerated by Linnaeus and Gmelin.— "Ann. Mag. Nat. Hist.", 1859_1, ser. 3, v. 3, p. 474—482. Pt. II. On the species enumerated by Walker and Montagu. 1859_2, ser. 3, v. 4, p. 333—350. Pt. III. On the species enumerated by von Fichtel and von Moll. 1860, ser. 3, v. 5, p. 174—183.

Paalzow R. Die Foraminiferen aus dem Transversarius-Schichten und Impressa-Tonen der nordöstlichen Schwäbischen Alb.— "Jahresh. Ver. Vaterl. Naturk. Wüttemberg", 1932, Bd 88, S. 81—142.

Pfender J. A propos du Siderolites vidali Douvillé et quelques autres.— "Soc. géol. France. Comptes Rendus", 1934, N 6, p. 79—80.

Pictet F.-J. Traité de paléontologie ou histoire naturelle des animaux fossiles considérés dans leurs rapports, zoologique et géologiques. 2-éme éd., T. 4. Paris, J. B. Baillière et fils, 1857. 768 p.

Plancus J. De conchis minus notis. Venise, 1739, 1760.

Pokorný V. Základy zoologické Mikropaleontologie. Praha, Naklad. Česk. Acad. Věd., 1954. 651 S.

Pokorný V. Grundzüge der zoologischen Mikropäleontologie. Bd I. Berlin, Veb. Dent. verlag Wissensch., 1958. 580 S.

Reichel M. Etude sur les Alvéolines. T. I et II.— "Abhandl. Schweiz. Paleontol. Gesell. (Soc. Paleontol. Suisse, Mèm.)", 1936—1937: I, v. 57, N 4, 93 S; II, v. 59, N 3, S. 95—147.

Reichel M. Sur quelques foraminiféres nouveaux du Permien méditerranéen.— "Eclog. géol. Helv.", 1946, v. 38, N 2 (1945), p. 524—560.

Reiss Z. Notes on Foraminifera from Israel.— "Bull. Res. Councill Israel", 1957, B-6, N 3, 4, p. 239—244.

Resig J. M. Ecology of Foraminifera of the Santa Cruz Basin, California.— "Micropaleontology", 1958, v. 4, N 3, p. 287—308.

Reuss A. E. Die Versteinerungen der böhmischen Kreideformation. Bd II. Stuttgart, 1846. 148 S.

Reuss A. E. Classification of the Foraminifera.— "Ann. Mag. Nat. Hist.", 1861, ser. 3, v. 8, N 44 (Miscellaneous), 190 p.

Reuss A. E. Entwurf einer systematischen Zusammenstellung der Foraminiferen.— "Sitz. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl.", 1862, Bd 44, (1861), Abt. 1, S. 355—396.

Roth L., Obetz S., Daniels E. Electron microscopic studies of mitosis in amebae. I. *Amoeba proteus*,— "J. Biophys. and Biochem. Cytol.", 1960, v. 8, p. 207—220.

Rhumbler L. Neuere Untersuchungen über den Dimorphismus der Foraminiferen.— "Zool. Centrbl.", 1895, v. 5, p. 449.

Rhumbler L. Entwurf eines natürlichen Systems der Thalomophoren.— "Nachr. Ges. Wiss. Gottingen. Math.-phys. Kl.", 1895_2, S. 51—98.

Rhumbler L. Systematische Zusammenstellung der rezenten *Reticulosa* (Nuda und Foraminifera).— "Archiv Protistenkunde", 1903 (1904), Bd 3, H. 1, S. 181—294.

Rhumbler L. Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plancton-Expedition. Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selektionistischer und mechanisch-physiologischer Faktoren.— In: Ergebnisse Plankton-Exped. Bd III. Lief. C. Tl. 1. Humboldt-Stiftung, 1911, S. 1—332.

Rhumber L. Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plancton-Expedition. Systematik: Arrhabdammidia, Arammodiscidia und Arnodosammidia.— In: Ergebnisse Plankton-Exped. Bd III. Lief. C. Tl. 2. Humbold-Stiftung, 1913, S. 333—476.

Rhumbler L. Rhizopoda.— In: Krumbach, Kükenthal "Handbuch der Zoologie". Bd I, Tl. 1, N 25. Berlin, 1923. S. 76—89.

Schaudinn F. Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kervermethyrang.— "Biol. Zentrbl.", 1894, Bd 14, S. 161—166.

Schaudinn F. Über den Dimorphismus der Foraminiferen.— "Sitzb. Ges. Naturf.", 1895_1, S. 89—97.

Schaudinn F. Über plastogamie der Foraminifera.— "Sitzb. Ges. Naturf.", 1895_2, Bd 10. S. 170.

Schaudinn F. Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhisopoden. I. *Polystomella crispa.*— "Arb. Kais. Gesundheitsamte", 1903, Bd 19, H. 3, S. 547—576.

Schubert R. J. Beiträge zu einer natürlichen Systematik der Foraminiferen.— "Neues Jarb. Mineral. Geol. und Paläontol.", 1908, Beil.-Bd 25, S. 232—260.

Schultze M. S. Über den Ogranismus der Polythalamien (Foraminiferen), nebst Bemerkungen über die Rhizopoden im Allgemeinen. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1854, 68 S.

Schultze M. S. On *Polytrema miniaceum.*— "Ann. Nat. Hist.", 1863, ser. 3, v. 12, p. 409—423.

Schwab D. Elektromikroskopische untersuchungen an der Foraminifere *Myxotheca arenilega* Schaudinn.— "Z. Zellforsch.", 1969, Bd 96, S. 295—324.

Schwab D. Elektromikroskopische untersuchungen an der Foraminifera *Allogromia laticollaris* Arnold. Der heraugewachsene agamont.— "Z. Zellforsch.", 1970, Bd 108, S. 35—45.

Schwab D. Centrosomal bodies during meiosis in the foraminifer *Myxotheca arenilega* Schaudinn.— "Protoplasma", 1973, Bd 78 (3), S. 339—341.

Schwab D. Elektronmikroskopische Untersuchungen an der Foraminifere *Allogromia laticollaris* Arnold. Der junge Agamont (2 generation der Agamogonie).— "Protoplasma", 1974, Bd 80, S. 305—322.

Seibold E. Foraminiferen und Kalkgehalt eines Profils im gebankten Malm Schwabens.— "Abh. Neues Jahrb. Geol., Paleontol.", 1953, Bd 98, H. 1, S. 28—86.

Seitz O., Gothan W. Paläontologisches Practikum. Biologische Studienbücher. Berlin 1928. 173 S.

Sherborn C. D. A Bibliography of the Foraminifera Recent and Fossil. London, Dulau and Co., 1888. 152 p.

Sigal J. Ordre des Foraminifera.— In: Traité Paléontologie. T. I. Paris, Masson et C^le^, 1952, p. 133—301.

Slama D. C. Arenaceus test in Foraminifera on Experiment.— "Micropaleontologist", 1954, v. 8, N 1, p. 33—39.

Soldani A. *Testaceographia et zoophytographia parva et microscopica. T. II. Siena*, 1789—1798. 228 tav.

Steinmann G. Die Foraminiferen gattung *Nummoloculina* n. g.— "Neues. Jahrb. Mineral. Geol. und Paläontol.", 1881, Bd 1, S. 31—43.

Thalmann H. E. Index to genera and species of Foraminifera erected during the year 1931.— "J. Paleontol.", 1933, v. 7, N 3, p. 350—355.

Thalmann H. E. Supplement to bibliography and index to genera and species of Foraminifera for the year 1931.— "J. Paleontol.", 1934, v. 8, N 2, p. 238—244.

Thalmann H. E. Bibliography and index to new genera, species and varieties of Foraminifera.— "J. Paleontol.", 1935—1958: a) for 1932, v. 8, p. 356—387 (1934); b) for 1933, v. 9, p. 715—743 (1935); c) for 1934, v. 10, p. 294—322 (1936); d) for 1935, v. 12, p. 177—208 (1938); e) for 1936, v. 13, p. 425—465 (1939); f) for 1937—38, v. 15, p. 629—690 (1941); g) for 1942, v. 19, p. 396—410 (1945); h) for 1945 with supplements for 1939—44, and addenda (1942—45), v. 21, p. 355—395 (1947); i) for 1948, v. 23, p. 641—668 (1949); j) for 1949, v. 24, p. 699—745 (1950); k) for 1951, v. 26, p. 953—992 (1952); l) for 1952, v. 27, p. 847—876 (1953); m) for 1955, v. 32, p. 737—762 (1958).

Tan Sin Hok. Zur Kenntnis der Miogypsiniden.— "Ingenieur Nederland.— Indië, Mijnbouw Geol. 4", 1936, Bd 3, S. 45—61.

Vaughan T. W. Some shoal water bottom samples from Murray Island Australia and comparison of them with samples from Florida and the Bahamas.— "Publ. Carnegie Inst.", 1918, N 213, p. 235—288.

Vaughan T. W., Cole W. S. Preliminary report on the Cretaceous and Tertiary larger Foraminifera of Trinidad, British West Indies.— "Geol. Soc. America. Spec. Paper 30", 1941, 137 p.

Wetzel O. Die Typen der baltischen Geschiebefeuersteine beurteilt nach ihrem Gehalt an Microfossilien.— "Z. Geschiebef.", 1932, Bd 8, H. 3, p. 129—146.

Wetzel O. Die Mikropaläontologie des Heiligenhofener Kieseltones (Obereocän).— "Jahrb. Niedersächs. Geol. Ver.", 1935, Bd 27, S. 41—45.

Wicher C. A. Praktikum der angewandten Mikropaläontologie. Berlin, Borntraeger, 1942. 143 S.

Winter F. W. Foraminifera (Testacea nebiculosa) für 1896—1906.— "Archiv Naburgeschitte": 1905, Bd 11, H. 3 (für 1896—1900), S. 78; 1908, Bd II, H. 3 (für 1901—1905), S. 61, (für 1906), S. 8.

Winter F. W. Zur Kenntnis der Thalamorphoren. Untersuchung über *Peneroplis pertusus* (Forskål).— "Archiv Protistenkunde", 1907, Bd 10, H. 1, S. 1—113.

Wiśniowski T. Mikrofauna ilov ornatowych okolicy Krakowa; Cz. I. Otwornice gornego Kellowayu w Grojcu.— In: Parmiet. wydz. matem.-przyr. Akad. Uniejeth. T. 17. Kraków, 1890, S. 182—242.

Wood A. The structure of the wall of the test in the Foraminifera; its value in classification.— "Quart. J. Geol. Soc. London", 1949, v. 44, p. 229—255.

Wright T. Monograph on the Lias Ammonites of the British islands. Pt. 1—6. London, Print. for the Palaentogr. Soc., 1878—1886.

Williamson W. C. On the recent Foraminifera of Great Britain. London. Ray Soc. Publs. 1858. 107 p.

Александр Васильевич Фурсенко

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ ФОРАМИНИФЕР

Ответственные редакторы
Валентина Ивановна Гудина, Альгимантас Антанович Григялис

Редактор *Е. Ф. Иванова*
Художественный редактор *М. Ф. Глазырина*
Художник *Е. Ф. Новиков*
Технический редактор *Н. М. Бурлаченко*
Корректоры *С. Ф. Липинская, В. Е. Торгашёва*

ИБ № 9832

Сдано в набор 4 мая 1977 г. Подписано в печать 22 ноября 1977 г. МН 01573. Формат 70×108 1/16. Бумага машиномелованная. 13,5 печ. л., 19 усл. печ. л., 20,3 уч.-изд. л. Тираж 1450 экз. Заказ № 536. Цена 3 р. 20 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение, 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
40	1 сверху	доплоидного анамонта	диплоидного агамонта
41	1 снизу	d'Orbigtinp	d'Orbigny
79	Рис. 39	*g* — дистальный конец	д — дистальный конец

А. В. Фурсенко. Введение в изучение фораминифер