

УДК 564.53

МАКРОСИСТЕМА ЦЕФАЛОПОД: ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР, СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ. 3. КЛАССИФИКАЦИЯ БАКТРИТОИДЕЙ И АММОНОИДЕЙ

© 2006 г. А. А. Шевырев

Палеонтологический институт РАН

e-mail: goryunova@paleo.ru

Поступила в редакцию 04.03.2005 г.

Принята к печати 23.03.2005 г.

Предлагается классификация, в которой бактриитоидеи и аммоноидеи рассматриваются как подклассы. Подкласс *Bactritoidea* включает единственный отряд *Bactritida*. Подкласс *Ammonoidea* разделен на 10 отрядов: *Anarcestida* (с подотрядами *Agoniatitina*, *Auguritina*, *Anarcestina*, *Gephurocerina*, *Ti-manocerina* и *Prolecanitina*), *Tornocerida*, *Goniatitida* (с подотрядами *Goniatitina* и *Cyclolobina*), *Praeglyphiocerida*, *Clymeniida* (с подотрядами *Goniclymeniina* и *Clymeniina*), *Medlicottiida*, *Ceratitida* (с подотрядами *Paracelitina*, *Otocerina*, *Meekocerina*, *Sagecerina*, *Ptychitina*, *Ceratitina*, *Pinacocerina*, *Mega-phyllitina*, *Arcestina* и *Lobitina*), *Phyllocerida*, *Lytocerida* (с подотрядами *Lytocerina* и *Turrilitina*), *Ammonitida* (с подотрядами *Psilocerina*, *Naolocerina*, *Stephanocerina*, *Cardiocerina* и *Ancylocerina*).

Считается, что первое упоминание об аммонитах принадлежит Гаю Плинию Старшему (*Plinius Secundus*, 23 или 24–79 гг. н. э.), который в 37-й книге своей “Естественной истории” кратко описал “рог Аммона” (*Hammonis cornu*), указав, что он относится к священным камням Эфиопии, золотисто окрашен, имеет форму бараньего рога и может наводить пророческие сны. Предполагается, что это название связано с именем финикийского бога Хаммона или древнеегипетского божества Амуна (*Vávra*, 2004), которых изображали с головой барана и спирально закрученными рогами.

Именно так поняли Плиния средневековые ученые. Одним из первых в середине XVI в. отождествил с рогами Аммона пиритизированные раковины аммонитов из нижнеюрских глин около Ганновера саксонский врач, минералог, геолог и горный инженер Г. Агрикола (*G. Agricola*, 1494–1555). К. Геснер (*K. Gesner*, 1516–1565), врач и профессор философии из Цюриха, в конце своей жизни опубликовал книгу “*De Rerum Fossilium*”, в которой приведены первые изображения аммонитов. Р. Гук (*R. Hooke*, 1635–1703), куратор экспериментов в Лондонском Королевском обществе, прекрасно иллюстрировал морфологию раковины аммонитов с перегородками и лопастыми линиями. Он пытался доказать, что рога Аммона не свернувшиеся окаменевшие змеи, или игра природы, как считало большинство его современников, а ископаемые моллюски, похожие на живущего наутилуса. Под названием *cornu Ammonis* описывали и изображали аммонитов в начале XVIII в. швейцарские натуралисты И. Шейхцер

(*J.J. Scheuchzer*, 1672–1733) и И. Байер (*J.J. Baier*, 1677–1735).

Таким образом, начиная с XVI в., у палеонтологов сложилось твердое убеждение, что рога Аммона, упомянутые Плинием, бесспорно связаны с аммонитами. Правильность этой точки зрения попытались поставить под сомнение на рубеже XIX и XX вв. Р. Фурто (*Fourtau*, 1899) и М. Бланкенхорн (*Blanckenhorn*, 1901). Оба они утверждали, что описанные Плинием рога Аммона вовсе не аммониты, а блестящие ядра крупных гастропод *Natica* sp. из эоценовых моккатамских известняков Египта. Не стану приводить здесь их доводы. Вероятно, мы уже никогда не узнаем, что же все-таки имел в виду Плиний, описывая рога Аммона. Пожалуй, теперь это не так уж и важно, потому что название “аммониты” прочно ассоциировалось в сознании многих поколений палеонтологов с определенной группой ископаемых головоногих моллюсков.

В конце XVIII в. французский натуралист Ж. Брюгье (*Bruguiere*, 1792) предложил в “Методической энциклопедии” латинизированное название *Ammonites* для тех ископаемых, которые ранее описывались как рога Аммона. Некоторые из них впервые получили от него и видовые названия: *Ammonites nodosus*, *A. bisulcatus*, *A. spinatus*, *A. coronatus* и т.д. Хотя титульный лист упомянутой энциклопедии помечен 1792 г., с. 43 с описанием аммонитов была опубликована раньше – в 1789 г. (*Dodge*, 1947). Эту дату принято считать началом использования в аммонитологии биномиальной номенклатуры Линнея.

Вскоре получили статус самостоятельных родов прежде всего аммониты с причудливой формой раковины – прямой, согнутой и башенковидной (*Baculites* Lamarck, 1799; *Turrilites* Lamarck, 1799; *Scaphites* Parkinson, 1811; *Crioceratites* Levellé, 1837; *Tropaeum* Sowerby, 1837; *Ancycloceras* d'Orbigny, 1842; *Heteroceras* d'Orbigny, 1850; *Cochloceras* Hauer, 1860; *Rhabdoceras* Hauer, 1860 и т.д.).

Внимание Ж. Ламарка (Lamarck, 1799) привлекла лопастная линия цефалопод. Он заметил, что у аммонитов она сложнее, чем у наутилуса. Опираясь на особенности этой линии, куратор Лейденского музея естественной истории Г. де Хан (Naan, 1825) выделил из состава аммонитов роды *Goniatites* (с гладкими лопастями и седлами) и *Ceratites* (с зубчатыми лопастями и гладкими седлами), противопоставив их роду *Ammonites* s. str. (с расчлененными лопастями и седлами).

Из натуралистов первой половины XIX в. особенно большой вклад в изучение аммонитов внес Л. фон Бух (L. von Buch, 1774–1853). В отличие от Линнея, Кювье и Ламарка, он считал раковину аммонитов наружной, а не внутренней; указав на различное положение сифона у наутилуса и аммонитов, первым предложил терминологию лопастной линии. На основе конфигурации этой линии он разделил аммонитов на три “секции”, а по форме раковины и характеру скульптуры выделил 14 “семейств” (Buch, 1832, 1849). В работах Буха проскальзывает мысль, что филогению аммонитов, основанную на прогрессирующем усложнении лопастной линии, можно было бы использовать в биохронологии.

В эти же годы Г. Мюнстер (Münster, 1834) выделил род *Clymenia*, отличающийся от остальных аммонитов дорсальным положением сифона. Учитывая размеры жилой камеры и характер устья, Э. Зюсс (Suess, 1865) установил три новых мезозойских рода: *Arcestes*, *Phylloceras* и *Lytoceras*. Эти исследователи заложили основы будущей классификации аммоноидей: указанные роды в дальнейшем стали прототипами отрядов или подотрядов.

До середины XIX в. всех аммоноидей относили к одному семейству *Ammonoidea*, а к концу того же столетия число семейств превышало уже сотню. В 80-е годы К. Циттель (Zittel, 1881–1885) поднимает эту группу на уровень подотряда, а А. Хайатт (Hyatt, 1883–1884) – на уровень отряда. Циттель делит аммоноидей на две части: *Retrosiphonata* (с климениидами и гониатитидами) и *Prosiphonata* (с группами *Latisellati* и *Angustisellati*). Хайатт предлагает разделить их на пять подотрядов: *Goniatitinae*, *Clymeninae*, *Ceratitinae*, *Arcestinae* и *Ammonitinae*, к которым несколько лет спустя добавляет подотряд *Lytoceratinae* (Hyatt, 1889). Затем появляются подотряды *Pinacoceratidae* (Waagen, 1895), *Tropidoidea* и *Ptychitoidea* (Hyatt, Smith,

1905), *Tornoceracea* (Wedekind, 1918), *Gonioclymeniacea* и *Platyclymeniacea* (Schindewolf, 1923a), *Phylloceratacea*, *Psiloceratacea* и *Harposceratacea* (Schindewolf, 1923b).

На протяжении многих десятилетий конца XIX и первой половины XX в. основным справочником для палеонтологов всех стран служило пятитомное “Руководство по палеонтологии” знаменитого мюнхенского проф. Циттеля (Zittel, 1876–1893), которое неоднократно дополнялось и переиздавалось на разных языках. После окончания Второй мировой войны возникла острая потребность в палеонтологических справочниках, отражающих новейшие достижения в области изучения ископаемых организмов. Работа по их составлению началась одновременно в нескольких странах. В 50–60-е годы были изданы многотомные “*Traité de paléontologie*” во Франции, “*Treatise on invertebrate paleontology*” в США и “*Основы палеонтологии*” в СССР.

Во французском справочнике цефалопод описала Э. Басс (Basse, 1952). Подняв аммоноидей на уровень подкласса, она разделила их на два отряда: *Ammonitida* (= *Extrasiphonata*) (с подотрядами *Goniatitina*, *Ceratitina*, *Phylloceratina*, *Lytoceratina*, *Ammonitina*) и *Clymenida* (= *Intrasiphonata*). Для американского справочника классификацию аммоноидей разработали У. Аркелл (Arkell, 1950), Б. Каммел (Kummel, 1952), Ч. Райт (Wright, 1952), А. Миллер и У. Фёрниш (Miller, Furnish, 1954). Они рассматривали эту группу как отряд *Ammonoidea*, который включает восемь подотрядов: *Anarcestina*, *Clymeniina*, *Goniatitina*, *Prolecanitina*, *Ceratitina*, *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina* (Treatise..., 1957). Считая аммоноидей надотрядом, В.Е. Руженцев (1957) разделил их палеозойских представителей на три отряда: *Agoniatitida* (с подотрядами *Agoniatitina*, *Anarcestina*, *Gephuroceratina*, *Prolecanitina*), *Goniatitida* (с подотрядами *Tornoceratina*, *Praeglyphioceratina*, *Goniatitina*) и *Clymeniida* (с подотрядами *Gonioclymeniina*, *Clymeniina*), а цератитам придал отрядный ранг. Эта классификация вошла в соответствующий том “*Основ палеонтологии*” (1962) с единственным дополнением: в отряд *Agoniatitida* был включен новый подотряд *Timanoceratina*, предложенный Б.И. Богословским (1957). Юрских и меловых аммоноидей российские палеонтологи объединили в отряд *Ammonitida* s. str., разделив его на три подотряда: *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina* (Основы..., 1958).

Серией значительных новаций в классификации аммоноидей ознаменовались 60-е годы. Рассмотрев морфогенез лопастной линии у юрских аммоноидей, Н.В. Безносков (1960) выделил подотряд *Stephanoceratina* с прогрессирующим делением внутренней боковой лопасти и непарным окончанием дорсальной лопасти. Богословский

(1961) описал новый раннедевонский подотряд *Auguritina* со сложной вентральной лопастью в отряде *Agoniatitida*. Предполагая филлоцератидное происхождение ряда юрских и меловых аммоноидей (надсемейства *Stephanocerataceae*, *Perisphinctaceae*, *Nauplocerataceae*, *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae* и *Acanthocerataceae*), Й. Видман (Wiedmann, 1962) объединил их в подотряд *Hoplitina*, а Руженцев (Основы..., 1962) – в подотряд *Desmoceratina*. В.В. Друщиц (1962) поднял филлоцератин, литоцератин и аммонитин на отрядный уровень. Американские палеонтологи снова обращаются к классификации аммоноидей. Теперь они рассматривают их как подкласс, который включает восемь отрядов: *Anarcestida*, *Clymeniida*, *Goniatitida*, *Prolecanitida*, *Ceratitida*, *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida* (Treatise..., 1964). В. Гоуша (Houša, 1965) попытался построить систему послетриасовых аммоноидей на особенностях полового диморфизма. Принимая во внимание размеры раковины (макро- и микроконхи), характер ее устья и форму аптихов, он разделил их на пять отрядов: *Phylloceratida*, *Lytoceratida*, *Psiloceratida*, *Perisphinctida* и *Desmoceratida*. Видман (Wiedmann, 1966) отказывается от своего подотряда *Hoplitina* и предлагает новый подотряд *Ancyloceratina* для позднеружских и меловых аммоноидей с четырехлопастной примасутурой и нормально зазубренной дорсальной лопастью. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1968) публикует свой вариант классификации. Надотряд *Ammonoidea* он делит на пять отрядов: *Vacrititida*, *Goniatitida* (с подотрядами *Anarcestina*, *Goniatitina*, *Prolecanitina*), *Clymeniida*, *Phylloceratida* (с подотрядами *Phylloceratina*, *Ceratitina*, *Pinacoceratina*, *Arcestina*, *Lobitina*) и *Lytoceratida* (с подотрядами *Lytoceratina*, *Ammonitina*, *Tetragonitina*, *Ancyloceratina*). Новый подотряд *Tetragonitina* выделен на основе его шестилопастной примасуры. Мы объединили пермских цератитов, характеризующихся трехлопастной примасутурой и последующим усложнением линии за счет образования внутренних боковых лопастей, в подотряд *Paraceltitina* (Шевырев, 1968).

Активные преобразования классификации аммоноидей продолжались и в последующие десятилетия. Друщиц с соавторами (1976) выделили в составе цератитов подотряд *Meekoceratina* с многочисленными зазубренными лопастями, а Л. Кристин (Krystyn, 1978) обособил подотряд *Trachyceratina*, главным отличительным признаком которого является аммонитовая лопастная линия с зазубренной дорсальной лопастью. А.В. Попов (1979) вывел из состава гониатитид торноцератин, придав им ранг самостоятельного отряда, и как подотряд включил в отряд *Goniatitida* пролеканитин. Ученики Шиндевольфа – Й. Видман и Ю. Кульман (Wiedmann, Kullmann, 1981) уточняют классификацию своего учителя. Проанализировав особенности морфогенеза ло-

пастных элементов, они разделили аммоноидей на семь отрядов: *Vacrititida*, *Anarcestida* (с подотрядами *Anarcestina* и *Gephuroceratina*), *Goniatitida* (с подотрядами *Tornoceratina* и *Goniatitina*), *Prolecanitida*, *Clymeniida* (с подотрядами *Gonioclymeniina* и *Clymeniina*), *Phylloceratida* (с подотрядами *Phylloceratina* и *Ceratitina*), *Lytoceratida* (с подотрядами *Lytoceratina*, *Ammonitina* и *Ancyloceratina*). Таким образом, они вывели из состава гониатитид в качестве самостоятельных отрядов анарцестин и пролеканитин, оставив в отряде *Goniatitida* лишь подотряды *Tornoceratina* и *Goniatitina*, и отказались от подотрядов *Pinacoceratina*, *Arcestina*, *Lobitina* и *Tetragonitina*.

В это же время было выделено в подотряд *Otoceratina* позднепермское-раннетриасовое надсемейство *Otocerataceae* со своеобразной формой раковины и многочисленными умбональными элементами (Шевырев, Ермакова, 1979). Позже в составе триасовых аммоноидей появились подотряды *Sageceratina* и *Megaphyllitina* (Шевырев, 1985). Одновременно Ю.Д. Захаров (1983, 1984) предлагает разделить надотряд аммоноидей на 10 отрядов: *Agoniatitida* (с 6 подотрядами), *Medlicottiida*, *Sageceratida*, *Goniatitida* (с 3 подотрядами), *Clymeniida* (с 2 подотрядами), *Paraceltitida*, *Ceratitida* (с 6 подотрядами), *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida*. Он объединил в новый отряд *Medlicottiida* семейства *Daraelitidae*, *Pronoritidae* и *Medlicottiidae*, у представителей которых в процессе морфогенеза, по его мнению, образуется боковая лопасть, а семейство *Prolecanitidae* с иным типом лопастного развития в ранге подотряда включил в отряд *Agoniatitida*.

Я.И. Старобогатов (1983) принял эту систему аммоноидей, но внес в нее ряд номенклатурных изменений. Аммоноидей он заменил надотрядом *Ceratitiformii*, агониатитид – отрядом *Anarcestiformes*, аммонитид – отрядом *Hoplitiformes* и аммонитин – подотрядом *Arietitoidei*. Причиной его отказа от привычных названий *Ammonoidea*, *Ammonitida* и *Ammonitina*, по-видимому, послужил тот факт, что Международная комиссия по зоологической номенклатуре еще полвека назад включила *Ammonites* по предложению В. Аркелла в список отвергнутых родовых названий. Оказалось, что род *Ammonites* базировался на образце, который неопределим по его изображению, приведенному в 1685 г. М. Листером (M. Lister, 1638–1711), домашним врачом королевы Анны. Предполагают, что он может быть близок к синемюрскому роду *Arietites* Waagen, 1869.

Серьезной ревизии на основе онтогенетических и филогенетических исследований подвергли классификацию мезозойских аммоноидей Н.В. Безносов и И.А. Михайлова. Они предложили разделить отряд *Lytoceratida* на подотряды *Lytoceratina* и *Turrilitina*, а отряд *Ammonitida* – на подотряды

Ammonitina, *Naploceratina*, *Perisphinctina* и *Ancyloceratina* (Безносков, Михайлова, 1983; Михайлова, 1983). В последующих статьях они привели развернутое обоснование этой классификации (Безносков, Михайлова, 1984, 1985, 1991). К туррилитинам отнесены литоцератида с гетероморфной раковинной и четырехлопастной примасутурой. Подотряд *Naploceratina* включает аммонитид, у которых лопастная линия усложняется в основном за счет новообразования умбональных лопастей, а двураздельная дорсальная лопасть в филогенезе становится трехраздельной. У перисфинктин процесс усложнения линии происходит путем деления первичной внутренней боковой лопасти или образования дополнительной внутренней боковой лопасти. Анцилоцератины отличаются неустойчивой пятилопастной примасутурой и формированием взрослой линии на основе четырех лопастей. В подотряде *Ammonitina* s. str. остались таксоны с нестабильным образованием новых лопастей и преимущественно с двураздельной дорсальной лопастью.

Еще дальше по тому же пути пошли грузинские палеонтологи (Кванталиани и др., 1999). К подотрядам, выделенным Безносковым и Михайловой, они добавили еще два – *Cardioceratina* и *Olcostephanina*. Для кардиоцератин характерно образование дополнительной внутренней боковой лопасти (I^1), которая закладывается в морфогенезе на вершине седла между первичной внутренней боковой и дорсальной лопастями. У олкостефанин линия усложняется за счет двучленного деления внутренней боковой лопасти (I_2I_1) или (I_1I_1), причем ее внутренняя ветвь (I_1) опережает в росте наружную (I_2) и параллельна дорсальной лопасти, в отличие от перисфинктин, у которых обе ветви внутренней боковой лопасти (I_1I_2) занимают косое положение и участвуют в образовании сутуральной лопасти. В подотряде *Ammonitina* И. Кванталиани и его коллеги оставили таксоны только с двураздельной дорсальной лопастью. Поэтому они исключили из его состава семейство *Nammatooceratidae* с трехраздельным окончанием дорсальной лопасти и перевели его в состав перисфинктин.

Учитывая особенности морфогенеза лопастной линии у изученных им среднетриасовых борельных цератитов, М.Н. Вавилов (1989, 1992) объединил надсемейства *Nathorstitaceae* и *Trachycerataceae* в новый подотряд *Nathorstitina*. Кроме того, он поднял на уровень отряда подотряд *Arcestina*, у представителей которого обнаружена пятилопастная примасутура, и разделил его на два подотряда: *Proarcestina* и *Arcestina*, различающиеся типами развития лопастной линии.

Существенные изменения были внесены и в систему палеозойских аммоноидей. М.Ф. Богословская (Богословская и др., 1990) признала мед-

ликтитид в качестве подотряда в составе отряда *Prolescanitida*. Т.Б. Леонова (Leonova, 2002) вслед за Поповым (1979) вывела из состава гониатитид в ранге самостоятельного отряда торноцератин, обладающих простой вентральной лопастью и неустойчивым положением сифона. Она же разделила этот отряд на три подотряда: *Tornoceratina* (с нестабильным положением сифона и усложнением лопастной линии за счет образования дополнительных боковых лопастей и расчленения дорсальной лопасти), *Pseudohaloritina* (с субцентральной позицией сифона на всех стадиях онтогенеза и зазубренными элементами лопастной линии) и *Agathiceratina* (с центральной позицией сифона на ранних стадиях онтогенеза, двураздельной вентральной и трехраздельной наружной боковой лопастями), причем последний подотряд включен в состав торноцератид под вопросом. Ограничив отряд *Goniatitida* только таксонами с устойчивым вентральным положением сифона и двураздельной вентральной лопастью, Леонова предложила разделить его тоже на три подотряда: *Goniatitina* (с усложнением лопастной линии за счет углубления и расширения основных лопастей), *Adrianitina* (с усложнением лопастной линии за счет образования дополнительных умбональных лопастей) и *Cyclolobina* (с усложнением лопастной линии за счет деления наружной боковой, умбональной и внутренней боковой лопастей). Наконец, она отделила от гониатитид и подняла на уровень самостоятельного отряда преглифиоцератин с характерной для них трехраздельной вентральной лопастью.

Таким образом, за десятилетия, прошедшие после публикации “Основ палеонтологии”, российские ученые основательно обновили систему аммоноидей. На этом фоне последние достижения западных палеонтологов выглядят довольно скромно.

Вскоре после выхода в свет аммоноидного тома “*Treatise*” (1957) коллектив зарубежных ученых приступил к подготовке нового издания этого справочника. Десять лет спустя был опубликован разработанный ими вариант классификации аммоноидей (Donovan et al., 1967). На уровне высших таксонов он мало чем отличался от прежней схемы. Аммоноидеи рассматривались как отряд, охватывающий восемь подотрядов: *Bactritina*, *Arcestina*, *Clymeniina*, *Goniatitina*, *Ceratitina*, *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*. В отличие от классификации 1957 г. в состав аммоноидей, хотя и условно, были включены бактриты и упразднен подотряд *Prolescanitina*, растворившийся в недрах гониатитин.

В августе 1979 г. в Йорке (Англия) состоялся Международный симпозиум, уделивший большое внимание классификации аммоноидей. Его материалы опубликованы в отдельном сборнике. Ве-

лучшие зарубежные специалисты представили в нем схемы классификации девонских (House, 1981), каменноугольных (Kullmann, 1981), пермских (Glenister, Furnish, 1981), триасовых (Tozer, 1981), юрских (Donovan et al., 1981) и меловых аммоноидей (Wright, 1981). Аммоноидеи, теперь уже в ранге подкласса, были разделены на шесть отрядов: Anarcestida (с подотрядами Bacritina, Agoniatitina, Anarcestina, Gephuroceratina), Goniatitida (с подотрядами Tornoceratina и Goniatitina), Clymeniida (с подотрядами Gonioclymeniina и Clymeniina), Prolecanitida, Ceratitida и Ammonitida (с подотрядами Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina и Anscyloceratina).

В начале 90-х годов обновленный авторский коллектив публикует очередной, вероятно, уже окончательный вариант классификации, принятый для ревидированного издания "Treatise" (Hewitt et al., 1993; Page, 1993). Подкласс Ammonoidea по-прежнему рассматривается в составе тех же шести отрядов. Изменения затронули лишь отряд Ceratitida, который разделен на подотряды Otoceratina, Paracelatitina, Arcestina, Sagesceratina, Pinacoceratina и Ceratitina.

Три года спустя вышла в свет первая из четырех запланированных книг "Treatise", посвященных аммоноидеям. В ней описаны все меловые филлоцератины, литоцератины, аммонитины и анцилоцератины (Wright et al., 1996). На ее подготовку и издание потребовалось почти 30 лет.

Завершая этот исторический обзор, я хотел бы упомянуть небольшие заметки Д. Корна (Corn, 1999) и Р. Беккера (Becker, 1999), представляющие тезисы их докладов на Международном симпозиуме в Вене (сентябрь 1999 г.). Используя стратофенетический и кладистический методы анализа инволютности оборотов раковины, скульптуры, числа и формы лопастей, Корн предложил разделить ранне- и среднедевонских агониатитид на четыре подотряда: Agoniatitina, Gephuroceratina, Anarcestina и Pharciceratina. Он считает, что гефуоцератины и фарцицератины образуют две независимые филогенетические линии: первые отделились от агониатитин, а вторые – от анарцестин. Их трехраздельные вентральные лопасти – результат гомоплазии, т.е. конвергенции. Беккер вывел из подотряда Gonioclymeniina семейства Wocklumeriidae и Parawocklumeriidae, раковины которых обладают треугольным завиванием и пережимами, и объединил их в новый подотряд Wocklumeriina.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Если не все, то подавляющее большинство современных биологов, как неонтологов, так и палеонтологов, разделяет мнение Ч. Дарвина и Э. Геккеля, что классификация организмов долж-

на отражать их генеалогию. Вопрос заключается лишь в том, каким образом можно вскрыть родственные отношения между таксонами. Для достижения этой цели предлагаются различные методы: типологический, кладистический, эволюционный, фенетический, стратофенетический, онтогенетический и т.д.

Приверженцы типологического метода отсекают все естественные отклонения и не признают изменчивости. Они строят классификации на ограниченном числе ключевых признаков и используют олигометрическую типологию как стандартный прием.

Кладистический метод (кладизм) основан на поиске предполагаемых синапоморфий или последовательных событий ветвления (бифуркации), которые используются для построения кладограмм и "филогенетической систематики" (Hennig, 1950). Каждая синапоморфия датирует некоторое филогенетическое событие. Надежность датировок определяется числом синапоморфий. Как достоинство этого метода рассматривается возможность "игнорировать палеонтологические данные и временную составляющую эволюционного процесса" (Павлинов, 2004, с. 348).

Эволюционные биологи, обвиняя кладистов в узости подхода, считают, что при классификации следует использовать все возможные критерии (морфологические, экологические, биогеографические и т.д.), среди которых родство (сходство по синапоморфии) – лишь один из многих (Simpson, 1961; Майр, 1971).

При фенетическом подходе используется максимально возможное число морфологических признаков, по степени сходства которых организмы объединяются в таксоны (Sneath, Sokal, 1973). Существенный недостаток такого подхода – игнорирование филогении.

Стратофенетический подход, предложенный известным американским специалистом по ископаемым позвоночным Ф. Джинджеричем (Gingerich, 1979), сочетает фенетику, филогению и стратиграфию. Ископаемые организмы объединяются в таксоны со строгим учетом их морфологического сходства, родственных связей и стратиграфического положения. Этот метод на деле давно используется палеонтологами. Поэтому он нов не по существу, а только по своему названию.

Онтогенетический метод основан на предположении, что последовательность признаков в онтогенезе соответствует их последовательности в филогенезе. Эту взаимосвязь признаков Э. Геккель выразил в форме биогенетического закона: онтогенез – краткое и быстрое повторение (рекапитуляция) филогенеза. А. Хайатт (A. Hyatt, 1838–1902) был среди первых, кто использовал идеи рекапитуляции при изучении ископаемых цефалопод. Он утверждал, что в прогрессивных филоге-

нетических сериях все изменения имеют тенденцию появляться сначала на поздних стадиях предков и затем наследоваться потомками на все более ранних стадиях онтогенеза до тех пор, пока они либо не станут эмбриональными, либо не будут вытеснены и заменены в развитии признаками более позднего происхождения (Huatt, 1889, с. IX). Этот процесс морфогенеза Хайатт назвал ускорением развития, или законом акселерации. Взгляды Хайатта оказали огромное влияние на палеонтологов его времени, особенно тех, кто занимался аммоноидеями: Дж. Смита (J.P. Smith, 1864–1931), С. Бакмена (S.S. Buckman, 1860–1929), А. Трумена (A.E. Trueman, 1896–1956), А.П. Карпинского (1846–1936) и других. Некоторые из них впадали в крайность, когда строили филогенетические ряды только на основе рекапитуляции без всякого учета биохронологии или находили в онтогенезе меловых аммоноидей стадии, соответствующие родам девонских и каменноугольных гониатитов, чем в немалой степени способствовали дискредитации биогенетического закона.

Как показал А.Н. Северцов (1939), рекапитуляция – следствие анаболии, или надставки конечных стадий онтогенеза. Однако, это не единственный способ морфогенеза. Изменения могут происходить и на других стадиях онтогенеза: на средних (девиация) и эмбриональных (архаллакис). Чем раньше в онтогенезе случаются изменения, тем значительнее их филогенетические последствия.

Некоторые палеонтологи утверждают, что все изменения происходят только на ранней, наиболее пластичной, стадии онтогенеза и никакой рекапитуляции в природе не существует (Spath, 1933); это всего лишь “ходячие предрассудки” (Arkell, 1957, с. 103). Они ссылаются при этом на “профетические” фазы А.П. Павлова (Pavlow, 1901), который показал, что у некоторых юрских аммонитов признаки, появившиеся на ранних стадиях предков, становятся признаками взрослой стадии их потомков, т.е. онтогенез не повторяет филогенез, а предвосхищает его – явление, известное как протерогенез, ретардация, брадигенез, неотения. Современные исследователи особое внимание уделяют гетерохрониям и педоморфозам, нарушающим рекапитуляцию (Landman, 1988; Landman et al., 1991). Однако интернациональный опыт изучения аммоноидей показывает, что, вопреки мнению Спата, юные стадии онтогенеза наиболее консервативны и что анаболии – основной способ морфогенетических преобразований. Поэтому типы морфогенеза могут служить надежной основой для реконструкции филогенеза и построения классификации. При этом лопастная линия рассматривается как важный, но не единственный признак. Руженцев (1960, с. 86–106) отмечал, что при разработке системы аммоноидей следует учитывать и другие критерии (хроноло-

гия, гомология, принцип основного звена и хомология). Такого же мнения придерживался Шиндевольф (Schindewolf, 1961, с. 648). Он подчеркивал также, что лопастная линия может быть многозначной и при ее оценке не исключен субъективизм (там же, с. 646).

После внедрения в практику палеонтологических исследований электронного микроскопа большое внимание специалисты стали уделять изучению внутреннего строения раковины аммоноидей (Захаров, 1978; Друщиц, Догужаева, 1981; Михайлова, 1983; Ohtsuka, 1986; Tanabe et al., 1994, 2003; Landman et al., 1996; Kulicki et al., 2002; Shigeta, Weitschat, 2004). Результаты этих исследований показывают, что наибольшей устойчивостью обладают качественные признаки (форма и строение просифона, форма цекума и протоконха, начальное положение сифона, характер перегородочных трубок и орнамент аммонителлы). Они позволяют характеризовать подотряды цератитид (Shigeta, Weitschat, 2004) и надсемейства аммонитид (Landman et al., 1996; Tanabe et al., 2003). Однако те же признаки проявляют большую изменчивость даже на видовом уровне среди филлоцератид и литоцератид (Tanabe et al., 2003).

После этих общих замечаний перехожу к конкретному анализу макросистемы бактритоидей и аммоноидей.

Почти все зарубежные специалисты включают бактритид в состав аммоноидей, рассматривая их либо как отряд этого подкласса (Schindewolf, 1968; Wiedmann, Kullmann, 1981; Teichert, 1988; Becker, Kullmann, 1996), либо как подотряд анарцестид (House, 1981; Hewitt et al., 1993). Р. Флауэр (Flower, 1988) считал эту группу отрядом наутилоидных цефалопод, а Е. Дзик (Dzik, 1984) низвел ее до положения семейства в отряде Orthocerida. В данном случае я разделяю мнение В.Н. Шиманского (1983), который считал, что бактритиды, занимающие промежуточное положение между ортоцератоидеями и аммоноидеями, заслуживают такого же таксономического ранга, как и эти группы. Я рассматриваю их как подкласс цефалопод (Шевырев, 2005, 2006), который включает единственный отряд *Bactritida*, обладающий прямыми, реже слегка изогнутыми раковинами, с яйцевидным протоконхом, узким вентральным сифоном и простой лопастной линией. Условно к этому отряду относят *Eobactrites* Schindewolf, 1932 из аренига Чехии и Норвегии, *Bactrites* sp. из лудлова Марокко и *Bactrites bohemicus* Ristedt, 1981 из нижнего лудлова Богемии. Самые ранние бесспорные бактритиды известны из девона (ранний эмс) Германии, а последние – из триаса (поздний карний) Калифорнии (США).

Аммоноидеи отличаются от бактритоидей прежде всего спирально свернутой раковиной и более сложной лопастной линией. Исходную

группу их составляет девонский отряд Anarcestida. У его представителей двухлопастная или трехлопастная примасура. Рядом с вентральной располагается омнилатеральная или умбональная лопасть. Усложнение линии происходит за счет образования внутренней боковой, дополнительных умбональных и расчленения вентральной лопастей (Богословская и др., 1990). Отряд включает пять подотрядов: Agoniatitina (эмс-живет), Auguritina (эмс), Anarcestina (эмс-фамен), Gephuroceratina (живет-фран) и Timanoceratina (фран), различающихся строением лопастной линии. Корн (Korn, 1999) полагает, что гефуоцератины с их трехраздельной вентральной лопастью включают две филогенетические линии, имеющие разное происхождение: одна из них идет от агониатитин (*Gephuroceratina* s. str.), а другая – от анарцестин (*Pharacceratina*). Поскольку Корн не представил фактического обоснования своих взглядов, я воздерживаюсь от признания его новаций.

Отряд Goniatitida характеризуется трехлопастной примасурой и образованием в процессе морфогенеза наружной боковой лопасти (по терминологии Руженцева). Последний признак отличает этот отряд от анарцестид. Зарубежные палеонтологи выделяют в нем два подотряда: Tomoceratina и Goniatitina (Hewitt et al., 1993), которые различаются строением вентральной лопасти – простой у торноцератин и двураздельной у гониатитин. Т. Беккер и Д. Вайер (Becker, Weyer, 2004) взяли под сомнение такой принцип классификации этого отряда. Они считают, что разделение вентральной лопасти в эволюции каменноугольных гониатитид происходило независимо и неоднократно: дважды в начале турне, в конце раннего турне и в начале среднего турне. Однако немецкие палеонтологи не смогли предложить какой-либо новый вариант классификации, ограничившись лишь замечанием, что будущее расчленение гониатитид следовало бы основывать на различиях эмбрионального развития раковины, например, на орнаменте аммонителлы.

Отечественные аммонитологи до недавнего времени различали в этом отряде три подотряда: Tomoceratina, Praeglyphioceratina и Goniatitina (Богословская и др., 1990). Попов (1979) вывел из состава гониатитид торноцератин, придав им отрядный ранг. Леонова (Leonova, 2002) согласилась с ним и, следуя дальше, разделила торноцератид на три подотряда: Tomoceratina (эйфель-серпухов), Pseudohaloritina (касимов-дорашам) и Agathiceratina (москва-ворд), причем агатицератины оказались в этом ряду из-за центрального положения сифона на ранней стадии своего онтогенеза. Я признаю отрядный ранг торноцератин, на который им дает право, прежде всего, их простая вентральная лопасть, и в то же время не вижу серьезных оснований для признания подотряда Pseudohaloritina, выделенного лишь потому, что у его

представителей субцентрального положение сифона на всех стадиях онтогенеза. Агатицератины отличаются от настоящих торноцератид двураздельной вентральной и трехраздельной наружной боковой лопастями. По этим признакам они больше тяготеют к гониатитидам.

Отряд Goniatitida s. str. отличается от торноцератид двураздельной вентральной лопастью. Леонова (Leonova, 2002) предложила разделить его на три подотряда: Goniatitina (турне-чансин), Adriaitina (москва-джульфа) и Cyclolobina (гжель-дорашам). Из ее новых подотрядов, на мой взгляд, заслуживают выделения лишь циклолобины с их характерной лопастной линией, усложняющейся за счет деления наружной боковой, умбональной и внутренней боковой лопастей. Леонова (там же) отделила от гониатид преглифиоцератин с присущей им трехраздельной вентральной лопастью и подняла их на уровень отряда Praeglyphioceratida (фамен-турне). Я согласен с этим изменением.

Отряд Clymeniida выделяется среди аммоноидей устойчиво дорсальным положением сифона. Его издавна принято делить на два подотряда: Goniclymeniina (с вентральной лопастью) и Clymeniina (с вентральным седлом). Этот старый обычай попытался нарушить Беккер (Becker, 1999). Он выделил подотряд Wocklumeriina, объединив в нем два семейства – Wocklumeriidae и Parawocklumeriidae, прежде входившие в состав гониоклимений. Определяющая черта нового подотряда – треугольное завивание оборотов на ранних или на всех стадиях роста раковины. Таким образом, Беккер предложил новый принцип классификации климений, который я не решаюсь принять. Внезапно появившись в середине фамена, климениины неожиданно исчезли в конце того же века.

Отряд Prolecanitida, судя по морфометрическому анализу его признаков (Saunders, Work, 1997), представляет своеобразную группу аммоноидей с ярко выраженной тенденцией к увеличению инволютности раковины и сложности лопастной линии. Пролеканитиды составляют единый морфотип, занимающий определенное морфопространство, которое четко отличается от морфопространства гониатитид. Примасура у них обычно состоит из трех лопастей (Богословская и др., 1990), но в редких случаях может быть и четырехлопастной (Леонова, Воронов, 1989). Долгое время считалось, что ее усложнение происходит путем образования дополнительных умбональных лопастей. Этот вывод опирался на морфогенез лопастной линии визейского *Merocanites asiaticus* – одного из древнейших пролеканитид, у которого рядом с вентральной лопастью располагается умбональная (Карпинский, 1896). Предполагалось, что такой же тип развития (или U-тип по Руженцеву) должен быть и у остальных представителей отряда. На этом основании Руженцев (1960) рас-

смаатривал пролеканитид как подотряд агониатид (или по современной терминологии – анарцестид). Однако со временем появились данные, которые заставили усомниться в правильности подобных представлений. Так, было показано, что у *Epicanites loeblichii* (семейство *Daraelitidae*) из нижнего карбона Оклахомы в процессе онтогенеза образуется наружная боковая лопасть (Spinosa et al., 1975, рис. 6). Аналогичный тип морфогенеза (или L-тип по Руженцеву) обнаружен у *Neopronorites skworzowi* (семейство *Pronoritidae*) из артинского яруса Урала (Захаров, 1984, рис. 1, *a–e*) и *Artinskia artiensis* (семейство *Medlicottiidae*) из отложений того же возраста (там же, рис. 1, *n–p*). В свете этих открытий, видимо, по-новому следует интерпретировать морфогенез лопастной линии *Voesites primoris* (семейство *Daraelitidae*) из гжельского яруса Урала (Руженцев, 1960, рис. 56), *Neopronorites permicus* (семейство *Pronoritidae*) из артинского яруса (там же, рис. 57), *Artioceras rhipaeum* (семейство *Propinacosceratidae*) из отложений того же возраста (там же, рис. 58) и *Synartinskia principalis* (семейство *Medlicottiidae*) из сакмарского яруса (Леонова, Воронов, 1989, рис. 2).

Складывается впечатление, что самые ранние пролеканитиды (с простой вентральной лопастью) развивались по U-типу, а все последующие (с трехраздельной вентральной лопастью) – по L-типу. На этом основании Захаров (1983, 1984) отделил семейство *Prolecanitidae* и, подняв его на уровень подотряда *Prolecanitina* (турне-ранний серпухов), включил в отряд *Agoniatitida* (= *Anarcestida*), а все оставшиеся семейства объединил в отряд *Medlicottiida* (поздний визе-ранний оленек). Я принимаю эти изменения, считая их достаточно обоснованными.

Отряд *Ceratitida* принадлежит к числу общепризнанных таксонов. Он включает раковины разнообразной формы – от плоскоспиральных до развернутых и башенковидных. Для отряда в целом характерна четырехлопастная примасура. В виде исключения она может быть трехлопастной (у простых исходных форм) или пятилопастной (у продвинутых форм). Последующее усложнение линии обычно происходит за счет образования умбональных лопастей, реже – вентральных, наружных и внутренних боковых. Отряд включает десять подотрядов: *Paracelitina* (роуд-чансин), *Otoceratina* (вучапин-ранний инд), *Meekoceratina* (поздний инд-анизий), *Sagaceratina* (поздний инд-ранний карний), *Ptychitina* (поздний инд-рэт), *Ceratitina* (оленек-рэт), *Pinacosceratina* (оленек-рэт), *Megaphyllitina* (оленек-рэт), *Arcestina* (средний анизий-рэт) и *Lobitina* (поздний ладин-ранний карний). Их характеристику можно найти в моей монографии (Шевырев, 1986). Подотряды *Tropidoidea* Hyatt et Smith, 1905, *Trachyceratina* Krystyn, 1978 и *Nathorstina* Vavilov, 1989 по типу морфогене-

за лопастной линии не отличаются от подотряда *Ceratitina*. Поэтому я рассматриваю их как синоним последнего. Я не согласен с Вавиловым (1989), который присвоил отрядный ранг арцестинам на том основании, что у них пятилопастная примасура.

Всех юрских и меловых аммоноидей зарубежные ученые объединяют в отряд *Ammonitida*, который они делят на четыре подотряда: *Phylloceratina*, *Lytoceratina*, *Ammonitina* и *Ancyloceratina* (Wright et al., 1996). Российские палеонтологи различают среди них три отряда: *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida* (Богословская и др., 1990).

Для отряда *Phylloceratida* характерны монотропные (плоскоспиральные), гладкие или слабо-скульптурованные раковины. Триасовые представители отряда имеют четырехлопастную примасуру, остальные – пятилопастную. Усложнение линии происходит путем образования новой умбональной лопасти и ее последующего симметричного деления (сутуральная лопасть). Лопасты на боковой стороне трехраздельные. Дорсальная лопасть литуйдная. Отряд появился в раннем триасе (оленек), а вымер в конце мела (маастрихт).

Отряд *Lytoceratida* включает аммоноидей с монотропными и гетероморфными раковинами и с различными примасурами: пяти-, шести- и четырехлопастной или неустойчивой пятилопастной. Взрослая линия с небольшим числом сильно расчлененных двураздельных лопастей и седел. Дорсальная лопасть с изрезанными боковыми сторонами. В отряде два подотряда: *Lytoceratina* (геттанг-маастрихт) и *Turrilitina* (баррем-маастрихт), которые различаются формой раковины, характером примасуры и числом лопастей.

Отряд *Ammonitida* обладает преимущественно монотропными, в различной степени скульптурованными раковинами, с пятилопастной примасурой. Усложнение линии происходит за счет деления внутренней боковой лопасти или путем образования новых умбональных и внутренней боковой лопастей. Наружная боковая лопасть обычно трехраздельная. Различаются шесть подотрядов: *Ammonitina* (геттанг-байос), *Naploceratina* (байос-маастрихт), *Perisphinctina* (тоар-берриас), *Olcostephanina* (келловей-маастрихт), *Cardioceratina* (бат-келловей) и *Ancyloceratina* (берриас-коньяк). Аммонитины выделяются двураздельной дорсальной лопастью и усложнением линии преимущественно за счет образования умбональных лопастей. Подотряд *Naploceratina* отличается от них трехраздельной дорсальной лопастью. У перисфинктин и олкостефанин линия усложняется путем деления внутренней боковой лопасти, причем различия между ними, насколько я понимаю, сводятся к тому, что у первых ветви этой ло-

пасти располагаются косо и входят в состав провисающей сутуральной лопасти, а у вторых они занимают прямое положение. На мой взгляд, такое отличие не может служить основанием для выделения подотряда *Olcostephanina*. Определяющий признак кардиоцератин – образование дополнительной внутренней боковой лопасти (I¹). Анцилоцератины отличаются редукцией умбональной лопасти на ранней стадии онтогенеза.

В заключение хотелось бы затронуть ряд общих номенклатурных вопросов. Один из них касается названий высших таксонов и их окончаний. Решить его попытался Старобогатов (1984), разработав проект соответствующих рекомендаций. Будучи последовательным проводником и защитником идеи тотальной номенклатурной типификации, он предложил отказаться от всех названий, происходящих от слова “аммонит”, поскольку оно попало в список отвергнутых родовых названий (Старобогатов, 1983). Признавая необходимость типификации, я, тем не менее, допускаю возможность исключения из этого правила. Поскольку название “аммониты” существует уже более 200 лет и стало в наши дни не менее популярным, чем слово “динозавры”, я считаю необходимым из уважения к традициям и в целях стабилизации номенклатуры сохранить его в названиях подкласса и отряда, а для подотряда *Ammonitina* использовать название *Psiloceratina*, более 80 лет назад предложенное Шиндевольфом (Schindewolf, 1923b).

Что касается стандартных окончаний для названий таксонов высокого ранга, то Старобогатов предложил унифицировать их следующим образом: для подклассов – *iones*, надотрядов – *iformii*, отрядов – *iformes* и подотрядов – *oidei*. Однако в классификации цефалопод исторически сложилась иная система унификации окончаний, от которой я тоже не могу отказаться. Единственный шаг, на который я решаюсь, это отказ от традиционной формы образования отрядных и подотрядных названий, имеющих корень – *cerat*. Вслед за К. Тейхертом (Teichert, 1969) я использую для них более краткую корневую форму – *cer*, ранее уже принятую мною для наутилоидных цефалопод (Шевырев, 2005, 2006). Напомню, делается это для того, чтобы отличить отрядные и подотрядные названия от близких по звучанию названий семейств и подсемейств.

Наконец, я поддерживаю и другую инициативу американского палеонтолога – распространить действие закона приоритета на таксоны выше семейственного ранга, хотя такая процедура еще не признана официально Международной комиссией по зоологической номенклатуре.

В итоге я предлагаю следующую схему классификации бактритоидей и аммоноидей.

Класс Cephalopoda Cuvier, 1795

Подкласс Bactritoidea Shimansky, 1951

[nom. transl. Teichert, 1964 ex ordo Bactritida Shimansky, 1951]

Отряд Bactritida Shimansky, 1951

Подкласс Ammonoidea Zittel, 1884

[nom. transl. Diener, 1913 ex subordo Ammonoidea Zittel, 1884]

Отряд Anarcestida Miller et Furnish, 1954

[nom. transl. Teichert, 1964 ex subordo Anarcestina Miller et Furnish, 1954;

= ordo Agoniatitida Ruzhencev, 1957]

Подотряд Agoniatitina Ruzhencev, 1957

Подотряд Auguritina Bogoslovsky, 1961

Подотряд Anarcestina Miller et Furnish, 1954

Подотряд Gephurocerina Ruzhencev, 1957

(= subordo Farciceratina Korn, 1999)

Подотряд Timanocerina Bogoslovsky, 1957

Подотряд Prolecanitina Miller et Furnish, 1954

Отряд Tornocerida Wedekind, 1918

[nom. transl. Popov, 1979 ex subordo Tornoceracea Wedekind, 1918;

= subordo Pseudohaloritina Leonova, 2002]

Отряд Goniatitida Hyatt, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 ex subordo Goniatitinae Hyatt, 1884]

Подотряд Goniatitina Hyatt, 1884

[nom. correct. Basse, 1952 (pro subordo Goniatitinae Hyatt, 1884); = subordo

Adrianitina Leonova, 2002; = Agathiceratina Leonova, 2002]

Подотряд Cyclobolina Leonova, 2002

Отряд Praeglyphiocerida Ruzhencev, 1957

[nom. transl. Leonova, 2002 ex subordo Praeglyphioceratina Ruzhencev, 1957]

Отряд Clymeniida Hyatt, 1884

[nom. transl. Schindewolf, 1923 ex subordo Clymeniinae Hyatt, 1884; nom. correct.

Ruzhencev, 1957 pro ordo Clymeniacea Schindewolf, 1923]

Подотряд Gonioclymeniina Schindewolf, 1923

[nom. correct. Ruzhencev, 1957 pro subordo Gonioclymeniinae Schindewolf, 1923;

= subordo Wocklumeriina Becker, 1999]

Подотряд Clymeniina Hyatt, 1884

[nom. correct. Miller et Furnish, 1954 pro subordo Clymeniinae Hyatt, 1884;

= subordo Platyclymeniinae Schindewolf, 1923]

Отряд *Medlicottiida* Zakharov, 1983

Отряд *Ceratitida* Hyatt, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 ex subordo *Ceratitinae* Hyatt, 1884]

Подотряд *Paracelitina* Shevyrev, 1968

Подотряд *Otocerina* Shevyrev et Ermakova, 1979

Подотряд *Meekocerina* Druschits et Doguzhaeva, 1976

Подотряд *Sagecerina* Zakharov, 1983

[nom. transl. Shevyrev, 1985 ex ordo *Sageceratida* Zakharov, 1983]

Подотряд *Ptychitina* Hyatt et Smith, 1905

[nom. correct. Shevyrev, 1985 pro subordo *Ptychitoidea* Hyatt et Smith, 1905]

Подотряд *Ceratitina* Hyatt, 1884

[nom. correct. Kummel, 1952 pro subordo *Ceratitinae* Hyatt, 1884;

= subordo *Tropitoidea* Hyatt et Smith, 1905; = *Trachyceratina* Krystyn, 1978;

= *Nathorstina* Vavilov, 1989]

Подотряд *Pinacocerina* Waagen, 1895

[nom. correct. hic pro subordo *Pinacoceratidae* Waagen, 1895]

Подотряд *Megaphyllitina* Shevyrev, 1985

Подотряд *Arcestina* Hyatt, 1884

[nom. correct. Schindewolf, 1968 pro subordo *Arcestinae* Hyatt, 1884;

= ordo *Arcestida* Vavilov, 1989]

Подотряд *Lobitina* Schindewolf, 1968

Отряд *Phyllocerida* Schindewolf, 1923

[nom. transl. Druschits, 1962 ex subordo *Phylloceratacea* Schindewolf, 1923]

Отряд *Lytocerida* Hyatt, 1889

[nom. transl. Druschits, 1962 ex subordo *Lytoceratinae* Hyatt, 1889]

Подотряд *Lytocerina* Hyatt, 1889

(= subordo *Tetragonitina* Schindewolf, 1968)

Подотряд *Turrilitina* Besnosov et Michailova, 1983

Отряд *Ammonitida* Zittel, 1884

[nom. transl. Hyatt, 1884 ex subordo *Ammonitidae* Zittel, 1884]

Подотряд *Psilocerina* Schindewolf, 1923

[nom. correct. hic pro subordo *Psiloceratacea* Schindewolf, 1923;

= subordo *Harposceratacea* Schindewolf, 1923; = ordo *Psiloceratida* Houša, 1965;

= subordo *Ammonitina* Besnosov et Michailova, 1983]

Подотряд *Harpocerina* Besnosov et Michailova, 1983

Подотряд *Stephanocerina* Besnosov, 1960

(= subordo *Hoplitina* Wiedmann, 1962; = *Desmoceratina* Ruzhencev, 1962;

= *Perisphinctida* Houša, 1965; = *Desmoceratida* Houša, 1965; = *Perisphinctina*

Besosov et Michailova, 1983; = *Olcostephanina* Kvantaliani et al., 1999)

Подотряд *Cardiocerina* Kvantaliani, Lominadze, Topchishvili et Sharikadze, 1999

Подотряд *Ancylocerina* Wiedmann, 1966

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безносков Н.В. К систематике юрских *Ammonitida* // Палеонтол. журн. 1960. № 1. С. 29–44.

Безносков Н.В., Михайлова И.А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 3. С. 733–737.

Безносков Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых *Phylloceratida* // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1984. Т. 59. Вып. 3. С. 82–91.

Безносков Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых *Lytoceratida* // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 3. С. 100–113.

Безносков Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых *Ammonitida* // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 3–18.

Богословская М.Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А. Система аммоноидей // Систематика и филогения беспозвоночных: критерии выделения высших таксонов. М.: Наука, 1990. С. 69–98.

Богословский Б.И. К вопросу о классификации агониатитов // Докл. АН СССР. 1957. Т. 116. № 3. С. 489–492.

Богословский Б.И. Эйфельские аммоноидеи Урала и вопросы классификации агониатитов // Палеонтол. журн. 1961. № 4. С. 60–70.

Вавилов М.Н. Эволюция и систематика высших таксонов средне- и поздне триасовых аммоноидей Бореальной области // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. об-ва. 1989. Т. 32. С. 123–144.

Вавилов М.Н. Стратиграфия и аммоноидеи среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии. М.: Недра, 1992. 234 с.

Друщиц В.В. Объем отряда *Lytoceratida* // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1962. Т. 37. Вып. 1. С. 154–155.

Друщиц В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А. Эволюция септальных трубок у аммоноидей // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 41–56.

Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 240 с.

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.

Захаров Ю.Д. Рост и развитие аммоноидей и некоторые проблемы экологии и эволюции // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН, 1983. С. 26–31.

- Захаров Ю.Д.* Онтогенез пермских Pronoritidae и Medlicottiidae и проблема происхождения цератитов // Систематика и эволюция беспозвоночных Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 23–40.
- Карпинский А.П.* О нахождении в Азии Prolecanites и о развитии этого рода // Изв. Имп. АН. 1896. Т. 4. № 2. С. 179–194.
- Кванталиани И.В., Ломинадзе Т.А., Топчшвили М.В., Шарикадзе М.З.* Систематика и филогения мезозойских аммонитид. Тбилиси: Полиграфист, 1999. 160 с.
- Леонова Т.Б., Воронов А.В.* Онтогенетическое развитие лопастной линии раннепермского рода аммоноидей Synartinskia // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 113–116.
- Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Михайлова И.А.* Систематика и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 2. Аммоноидеи (цератиты и аммониты). Внутреннераквинные. М.: Госгеолтехиздат, 1958. 359 с.
- Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 1. Наутилоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактриоидеи, аммоноидеи (агониатиты, гониатиты, климении). М.: Изд-во АН СССР, 1962. 438 с.
- Павлинов И.Я.* Основания новой филогенетики // Журн. общей биол. 2004. Т. 65. № 4. С. 334–366.
- Попов А.В.* Основные особенности развития лопастной линии каменноугольных аммоноидей // Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л.: Наука, 1979. С. 121–127 (Тр. 19-й сесс. ВПО).
- Руженцев В.Е.* Филогенетическая система палеозойских аммоноидей // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1957. Т. 32. Вып. 2. С. 49–64.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1939. С. 69–610.
- Старобогатов Я.И.* Система головоногих моллюсков // Систематика и экология головоногих моллюсков Л.: ЗИН, 1983. С. 4–7.
- Старобогатов Я.И.* О проблемах номенклатуры высших таксономических категорий // Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп). М.: Наука, 1984. С. 174–187.
- Шевырев А.А.* Триасовые аммоноидеи юга СССР. М.: Наука, 1968. 272 с.
- Шевырев А.А.* Система и филогения цератитов // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 83–104.
- Шевырев А.А.* Триасовые аммоноидеи. М.: Наука, 1986. 184 с.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33–42.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 2. Классификация наутилоидных цефалопод // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 00–00.
- Шевырев А.А., Ермакова С.П.* К систематике цератитов // Палеонтол. журн. 1979. № 1. С. 52–58.
- Шиманский В.Н.* Древние и современные наутилиды // Систематика и экология головоногих моллюсков. Л.: ЗИН, 1983. С. 14–18.
- Arkell W.J.* A classification of the Jurassic ammonites // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 3. P. 354–364.
- Arkell W.J.* Introduction to Mesozoic Ammonoidea // Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Mollusca 4. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. P. 81–128.
- Basse É.* Sous-classe des Ammonoidea // Traité de paléontologie. T. 2. P.: Masson, 1952. P. 522–688.
- Becker R.T.* Phylogeny and systematics of the Woklumeriina (Ammonoidea, Clymeniida, Middle-Late Famennian) // Ber. Geol. Bundesanst. Wien. 1999. № 46. S. 19.
- Becker R.T., Kullmann J.* Paleozoic ammonoids in space and time // Ammonoid paleobiology. N.Y.: Plenum Press, 1996. P. 711–753.
- Becker R.T., Weyer D.* Bartzschiceras n. gen. (Ammonoidea) from the Lower Tournaisian of southern France // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 2004. H. 88. S. 11–35.
- Blanckenhorn M.* Das Urbild des Ammonshörner // Naturwiss. Wochensch. Berlin. 1901. Bd 16. H. 6. S. 57–59.
- Bruguière J.G.* Histoire naturelle des Vers. 1-re part // Encyclopedie methodique. P.: Panckoucke, 1792. 757 p.
- Buch L.* Über Ammoniten, über ihre Sonderung in Familien, über die Arten, welche in den älteren Gebirgsschichten verkommen, und über Goniatiten insbesondere // Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1832. S. 3–56.
- Buch L.* Über Ceratiten // Abh. Akad. Wiss. Berlin. 1849. S. 1–33.
- Dodge H.* The molluscan genera of Bruguière // J. Paleontol. 1947. V. 21. № 5. P. 484–492.
- Donovan D.T., Callomon J.H., Howarth M.K.* Classification of the Jurassic Ammonitina // The Ammonoidea. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 101–155.
- Donovan D.T., Hodson F., Howarth M.K. et al.* Mollusca: Cephalopoda (Ammonoidea) // Fossil Record. Symp. Doc. London. 1967. Pt 2. P. 445–460.
- Dzik J.* Phylogeny of the Nautiloidea // Palaeontol. pol. 1984. № 45. P. 3–203.
- Flower R.H.* Progress and changing concepts in cephalopod and particularly nautiloid phylogeny and distribution // Cephalopods: present and past. Stuttgart: Schweizerbart, 1988. P. 17–24.
- Fourtau R.* Les environs des Pyramides de Ghizeh // Bull. Soc. Khédiviale Géogr. Kairo. Sér. 5. 1899. № 4. P. 12.
- Gingerich P.D.* Stratophenetic approach to phylogeny reconstruction in vertebrate paleontology // Phylogenetic analysis and paleontology. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1979. P. 41–77.
- Glenister B.F., Furnish W.M.* Permian ammonoids // The Ammonoidea. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 49–64.

- Haan G. de.* Specimen philosophicum inaugurale, exhibens Monographiam ammoniteorum et goniatiteorum. Leiden: Hazenburg, 1825. 168 p.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsch. Zentralverl., 1950. 370 s.
- Hewitt R.A., Kullmann J., House M.R. et al.* Mollusca: Cephalopoda (pre-Jurassic Ammonoidea) // The fossil record 2. L.: Chapman and Hall, 1993. P. 189–211.
- Houša V.* Pohlavní dimorfismus a systém jurských a křídových amonitů // Časop. Narodn. muzea. Odd. přírodověd. 1965. Roc. 134. № 1. S. 33–35.
- House M.R.* On the origin, classification and evolution of the early Ammonoidea // The Ammonoidea. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 3–36.
- Hyatt A.* Genera of fossil cephalopods // Proc. Boston Soc. Natur. Hist. 1883–1884. V. 22. Pt 3. P. 253–338.
- Hyatt A.* Genesis of the Arietidae // Mem. Mus. Compar. Zool. Harvard College. 1889. V. 16. № 3. P. XI, 1–238.
- Hyatt A., Smith J.P.* The Triassic cephalopod genera of America // Prof. Pap. US Geol. Surv. Ser. C. 1905. № 40. P. 3–394.
- Korn D.* Phylogeny of Early and Middle Devonian ammonoids // Ber. Geol. Bundesanst. Wien. 1999. № 46. S. 62.
- Krystyn L.* Eine neue Zonengliederung im alpin-mediterranen Unterkarn // Beiträge zur Biostratigraphie der Tethys-Trias. Wien: Springer, 1978. S. 37–75.
- Kulicki C., Landman N.H., Heaney M.J. et al.* Morphology of the early whorls of goniatites from the Carboniferous Buckhorn Asphalt (Oklahoma) with aragonitic preservation // Abh. Geol. Bundesanst. Wien. 2002. № 57. S. 205–224.
- Kullmann J.* Carboniferous goniatites // The Ammonoidea. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 37–48.
- Kummel B.* A classification of the Triassic ammonoids // J. Paleontol. 1952. V. 26. № 5. P. 847–853.
- Lamarck J.B.* Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles // Mém. Soc. Hist. natur. Paris. 1799. № 1. P. 63–91.
- Landman N.H.* Heterochrony in ammonites // Heterochrony in evolution: multidisciplinary approach. L.: Plenum Press, 1988. P. 159–182.
- Landman N.H., Dommergues J.L., Marchand D.* The complex nature of progenetic species – examples from Mesozoic ammonites // Lethaia. 1991. V. 24. № 4. P. 409–421.
- Landman N.H., Tanabe K., Shigeta Ya.* Ammonoid embryonic development // Ammonoid paleobiology. N.Y.: Plenum Press, 1996. P. 343–405.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: classification and phylogeny // Paleontol. J. 2002. V. 36. Suppl. 1. P. 1–114.
- Miller A.K., Furnish W.M.* The classification of the Paleozoic ammonoids // J. Paleontol. 1954. V. 28. № 5. P. 685–692.
- Münster G. de.* Mémoire sur les Clymènes et les Goniatites du calcaire de transition du Fichtelgebirge // Ann. Sci. natur. Zool. 1834. T. 2. P. 65–99.
- Ohtsuka Y.* Early internal shell microstructure of some Mesozoic Ammonoidea: implication for higher taxonomy // Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan. N. S. 1986. № 141. P. 275–288.
- Page K.N.* Mollusca: Cephalopoda (Ammonoidea: Phylloceratina, Lytoceratina, Ammonitina and Ancyloceratina) // The fossil record 2. L.: Chapman and Hall, 1993. P. 213–227.
- Pavlov A.P.* Le Crétacé inférieur de la Russie et sa fauna // Mém. Soc. Natur. Moscou. Sér. nouv. 1901. T. 16. № 3. P. 1–87.
- Saunders W.B., Work D.M.* Evolution of shell morphology and suture complexity in Paleozoic prolecanitids, the root-stock of Mesozoic ammonoids // Paleobiology. 1997. V. 23. № 3. P. 301–325.
- Schindewolf O.H.* Entwurf einer natürlichen Systematik der Clymenoidea // Zbl. Miner. Geol. Paläontol. 1923a. S. 23–30, 59–64.
- Schindewolf O.H.* Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. // Ibid. 1923b. S. 337–350, 359–370.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 1 // Abhandl. Akad. Wiss. Liter. Mainz. Math.-naturwiss. Kl. 1961. № 10. S. 637–743.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 7 // Ibid. 1968. № 3. S. 43–209.
- Shigeta Y., Weitschat W.* Origin of the Ammonitina (Ammonoidea) inferred from the internal shell features // Mitt. Geol.-Paläontol. Inst. Univ. Hamburg. 2004. H. 88. S. 179–193.
- Simpson G.G.* Principles of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1961. 247 p.
- Sneath P.H.A., Sokal R.R.* Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman, 1973. 573 p.
- Spath L.F.* The evolution of the Cephalopoda // Biol. Rev. 1933. V. 8. № 4. P. 418–462.
- Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F.* The Xenodiscidae, Permian ceratitoid ammonoids // J. Paleontol. 1975. V. 49. № 2. P. 239–283.
- Suess E.* Über Ammoniten. Abt. 1 // Sitz. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl. 1865. Bd 52. Abt. 1. S. 71–89.
- Tanabe K., Landman N.H., Mapes R.H.* Early shell features of some Late Paleozoic ammonoids and their systematic implications // Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan. N.S. 1994. V. 173. P. 384–400.
- Tanabe K., Landman N.H., Yoshioka Y.* Intra- and interspecific variation in the early internal shell features of some Cretaceous ammonoids // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 5. P. 876–887.
- Teichert C.* Names and authorship of some cephalopod orders // J. Paleontol. 1969. V. 43. № 2. P. 561–562.
- Teichert C.* Main features of cephalopod evolution // The Mollusca. V. 12. Paleontology and neontology of cephalopods. N.Y.: Acad. Press, 1988. P. 11–79.
- Tozer E.T.* Triassic Ammonoidea: classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms // The Ammonoidea. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 65–100.
- Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Mollusca 4. Ammonoidea. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.
- Vávra N.* Die "Ammonshörner" des Plinius-Gastropodensteinkerne zu Ehren von Baal Hammon? // J. Geol. Bundesanst. Wien. 2004. Bd 144. H. 1. S. 137–140.
- Waagen W.* Salt Range fossils. 2. Fossils from the Ceratite Formation // Palaeontol. ind. Ser. 13. 1895. V. 2. P. 1–323.

- Wedekind R.* Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten) // *Palaeontogr.* 1918. Bd 62. L. 3–4. S. 85–184.
- Wiedmann J.* Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien) 1. Phylloceratina, Lytoceratina // *Palaeontographica*. Abt. A. 1962. Bd 118. S. 119–237.
- Wiedmann J.* Stammesgeschichte und System der posttriasischen Ammonoideen. Ein Überblick // *N. Jahrb. Geol. Paläontol.* Abh. 1966. Bd 127. H. 1. S. 13–81.
- Wiedmann J., Kullmann J.* Ammonoid sutures in ontogeny and phylogeny // *The Ammonoidea*. N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 215–255.
- Wright C.W.* A classification of the Cretaceous ammonites // *J. Paleontol.* 1952. V. 26. № 2. P. 213–222.
- Wright C.W.* Cretaceous Ammonoidea // *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 157–176.
- Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K.* Cretaceous Ammonoidea // *Treatise on invertebrate paleontology*. Pt L. Mollusca 4. V. 4. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1996. 362 p.
- Zittel K.A.* Handbuch der Palaeontologie. München–Leipzig: Oldenbourg, 1876–1893. Abt. 1. Bd 1–4.
- Zittel K.A.* Cephalopoda // *Handbuch der Palaeontologie*. München–Leipzig: Oldenbourg, 1881–1885. Abt. 1. Bd 2. S. 329–522.

The Cephalopod Macrosystem: A Historical Review, the Present State of Knowledge, and Unsolved Problems: 3. Classification of Bactritoidea and Ammonoidea

A. A. Shevyrev

A new classification is proposed in which Bactritoidea and Ammonoidea are considered as subclasses. The subclass Bactritoidea includes a single order, Bactritida. The subclass Ammonoidea includes ten orders: Anarcestida (suborders Agoniatitina, Auguritina, Anarcestina, Gephurocerina, Timanocerina, and Prolecanitina), Tornocerida, Goniatitida (with suborders Goniatitina and Cyclolobina), Praeglyphiocerida, Clymeniida (with suborders Gonioclymeniina and Clymeniina), Medlicottiida, Ceratitida (with suborders Paraceltitina, Otocerina, Meekocerina, Sagecerina, Ptychitina, Ceratitina, Pinacocerina, Megaphyllitina, Arcestina, and Lobitina), Phyllocerida, Lytocerida (with suborders Lytocerina and Turrilitina), and Ammonitida (with suborders Psilocerina, Haplocerina, Stephanocerina, Cardiocerina, and Ancylocerina).