

2р. 80 к.

СПРАВОЧНИК

ПО
СИСТЕМАТИКЕ
ИСКОПАЕМЫХ
ОРГАНИЗМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО • НАУКА •

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ
"ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ
ЖИВОТНЫХ И РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ"

**СПРАВОЧНИК
ПО СИСТЕМАТИКЕ
ИСКОПАЕМЫХ
ОРГАНИЗМОВ
(таксоны отрядной
и высших групп)**

Ответственные редакторы
академик *Л. П. Татаринов*,
доктор биологических наук *В. Н. Шиманский*



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1984

щечного пищеварения. Штермер (Størmer, 1976), однако, показал, что эти признаки являются необходимыми адаптациями к наземному образу жизни и проявляются во всех наземных классах членистоногих. Внекишечное пищеварение связано с развитием у наземных хелицерозных предротовой полости, которое, судя по всему, происходило независимо в разных отрядах (Kästner, 1925, 1940, 1940; цит. по: Størmer, 1976). Отметим, что ряд арахнид (Opiliones и некоторые Acariformes) питаются твердой пищей (Ланге, 1969; Grasshoff, 1979), причем нет никаких доказательств вторичности этого явления.

Кладистические методы анализа зачастую приводят исследователей от опоры на апоморфии, что совершенно правильно, к полному игнорированию плезиоморфий. При этом многократно возрастает опасность спутать истинную синапоморфию с результатом конвергенции. Так, Вейгольд и Паулюс вновь подтверждают монофилию клещей на основании наличия у них гнатосомы и общность клещей с рацинулеями на основании наличия у обеих групп шестиногой личинки; при этом не приведено никаких конкретных возражений против имеющейся аргументации в пользу конвергентного развития этих признаков.

Число проанализированных Вейгольдом и Паулюсом признаков достаточно велико, но все-таки конечно, а потому выбор их все равно произволен. Давайте начнем построение кладограммы монофилетического (в рамках предлагаемой системы) таксона Arachnida с рассмотрения такого неиспользованного авторами признака, как тип онтогенеза (анаморфоз или эпиморфоз). Тогда наличие у ряда клещей Acariformes анаморфного развития, являющегося симплезиоморфией этой группы с Trilobita, Xiphosura и Eurypterida (по Беклемишеву, 1964), сразу превратит Acari в плезиоморфную сестринскую группу всех остальных арахнид (включая Scorpiones); она будет при этом охарактеризована целым рядом аутопоморфий, от редукции мезосоматических конечностей до образования гнатосомы. Все остальные отряды арахнид сформируют при этом монофилетическую группу, характеризующую четкой синапоморфией — исчезновением анаморфоза и переходом к чисто эпиморфному развитию. Итоговая кладограмма будет совершенно иной, чем нарисованная Вейгольдом и Паулюсом. Указанная ситуация вполне обычна для кладистических систем; их жесткость и зарегулированность приводят к тому, что вовлечение в сферу таксономического анализа не использовавшихся ранее признаков или открытие неизвестных ранее членов таксона вызывает, как правило, не корректировку системы, а ее полное разрушение.

Резюмируя, отметим, что система Вейгольда и Паулюса, как и любое кладистическое построение, претендуя на объективность, фактически является формальным обоснованием априорно принятой гипотезы. Применяемые логические построения циркулярны, т.е. в основу системы кладутся ее же собственные следствия. Все это, однако, не отрицает того, что эта априорная гипотеза сама по себе может оказаться верной.

НАСЕКОМЫЕ (INSECTA)

В энтомологии традиционно не возникает противоречий между системами, используемыми палеонтологами и неонтологами, поскольку палеоэнтомологи, как правило, не создают особых систем, предназначенных для ископаемых насекомых. Основной тому причиной служит огромное разнообразие насекомых и несколько запоздавшее развитие палеоэнтомологии. В течение долгого времени ископаемые насекомые были редкостью, почти курьезом, и изучали их преимущественно энтомологи. Немногие из них специализировались как палеоэнтомологи, и, поскольку число последних всегда было невелико, а значение насекомых для геологии до последних десятилетий было весьма скромным, то свои работы они писали в основном не для геологов или для других палеоэнтомологов, а для энтомологов-неонтологов. Это, естественно, не оставляло возможности для возникновения специально палеонтологических систем (исключая специфические ситуации с сугубо паратаксономическими объектами, заведомо не определяемыми до таксонов естественной системы, каковы, например, ископаемые домики ручейников, Ялов, Сукачева, 1976). С другой стороны, малочисленность палеоэнтомологов вынуждала многих из них охватывать своими исследованиями все разнообразие ископаемых насекомых. В результате именно палеоэнтомологами оказывались многие из специалистов, наиболее широко охватившие систему класса в целом и предложившие ее преобразования, так что перестройки системы насекомых в текущем столетии связаны с именами палеонтологов. Однако их системы были ориентированы на всех насекомых, как вымерших, так и современных.

Первая из таких систем, имеющая уже лишь историческое значение, была разработана А. Гандлиршем (Handlirsch, 1906—1908). Вторая была предложена А.В. Мартыновым (Martynov, 1925; Мартынов, 1938) и быстро приобрела всеобщее признание. Она неоднократно подвергалась сравнительно небольшим изменениям и в последнем наиболее полном варианте (Основы палеонтологии, 1962) выглядит следующим образом (в скобках указаны важнейшие варианты, встречающиеся в других работах последнего времени).

Класс Insecta разделен на подклассы Apterygota с отрядами Collembola¹, Diplura, Protura, Thysanura (=Zygentoma+ Archaeognatha Microcoryphia) и Monura и Pterygota с инфраклассами Palaeoptera и Neoptera. Первый включает надотряды Palaeodictyopteroidea с отрядами Palaeodictyoptera, Eubleptodea, Archodonata и Ephemeroptera; Megasecopteroidea с отрядами Megasecoptera, Diaphanopteroidea=Campylopteroidea и Odonatoidea с отрядом Odonata (включая Protodonata). Neoptera разделены на когорты Archaeoptera с единственным одноименным отрядом, Polyneoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera. Polyneoptera включают три надотряда: Blattopteroidea с отрядами Blattodea, Mantodea, Isoptera, Dermaptera, Protelytroptera (включая Protocoleopte-

¹Сведения об авторе и годе установления таксона для большинства групп имеются в работе Гандлирша (Handlirsch, 1925).

ra), Protoblattodea; Plecopteroidea с отрядами Paraplecoptera (включая Propterlaria; =Protorthoptera s.l. excl. Sthenaropodidae), Plecoptera, Embioptera, Miomoptera, Caloneuroidea; Orthopteroidea с отрядами Protorthoptera s. str., Orthoptera, Glosselytroidea, Phasmatodea.

В когорте Paraneoptera три надотряда: Rhynchota с отрядами Homoptera и Heteroptera; Psocopteroidea с отрядами Psocoptera, Perilytroidea, Anoplura, Mallophaga и Zoraptera и Thysanopteroidea с единственным отрядом Thysanoptera.

Последняя когорта Oligoneoptera (=Holometabola) включает надотряды Coleopteroidea с отрядами Coleoptera и Strepsiptera; Neuropteroidea с отрядами Megaloptera, Raphidioptera и Neuroptera; Mecopteroidea с отрядами Mecoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera и Aphaniptera и Hymenopteroidea с отрядом Hymenoptera.

Позднее Б.Б. Родендорф (1968, Rohdendorf, 1969) внес в систему некоторые существенные изменения, исключив вслед за Ремингтоном (Remington, 1955) из состава насекомых (у Ремингтона секция Amyocerata) первые три из перечисленных выше отрядов Apteriygota и отказавшись от выделения инфраклассов в подклассе Pterygota. При этом в составе бывших Palaeoptera были выделены когорты Hydropteroidea с надотрядами Odonatoidea и Ephemeropteroidea и Protorthynchota с надотрядами Palaeodictyopteroidea и Megasecopteroidea. Кроме того, в систему был введен отряд Protoptera, выделенный в 1966 г. А.Г. Шаровым из Paraplecoptera. Систематическое положение протоптер (принадлежность к когорте Archaeoptera или к особой когорте) в этих работах не было уточнено.

Существенные изменения системы Мартынова, в основном сводящиеся к введению ряда промежуточных таксонов и повышению ранга некоторых примитивных групп насекомых, были внесены также В. Геннигом (Hennig, 1969) и Н.П. Кристенсеном (Kristensen, 1975). Однако эти новшества пока не получили широкого признания.

В последние годы палеознтомологи разработали новую систему насекомых, значительно отличающуюся от системы Мартынова (Расницын, 1980; Историческое развитие класса насекомых, 1980). Одновременно была проведена рационализация названий старших таксонов с их типификацией, предложенная Родендорфом (1977). Фактически это выразилось в объединении групп отряда и класса с группой семейства с использованием единого принципа типового рода и введении единого набора концовок для названий всех категорий (класс -oda, подкласс -ona, инфракласс -ones, когорта -iformes, надотряд -idea, отряд -ida, подотряд -ina, инфраотряд -omorpha, например, класс Scarabaeoda = Insecta, подкласс Scarabaeona = Pterygota, инфракласс Scarabaeones, когорта Scarabaeiformes = Oligoneoptera, надотряд Scarabaeidea = Coleopteroidea, отряд Scarabaeida = Coleoptera, подотряд Scarabaeina = Polyphaga, инфраотряд Scarabaeomorpha = Scarabaeiformia).

Новая система насекомых выглядит следующим образом (в скобках указаны названия тех же таксонов в прежней системе, если такое соответствие имеет место): класс Scarabaeoda (=Insecta) разделен на два подкласса: Lepismatona =Apteriygota s. str.) с отря-

дами Lepismatida (=Thysanura s. str. =Zygentoma) и Machilida (=Archaeognatha +Monura) и Scarabaeona (=Pterygota) с тремя инфраклассами. Инфракласс Scarabaeones разделен на четыре когорты: Paoliiformes с отрядом Paoliida (=Protoptera), Ephemeroformes с отрядом Ephemera (=Ephemeroptera) и две большие когорты Cimiciformes и Scarabaeiformes. Cimiciformes включает надотряды Caloneuridea с отрядами Caloneurida (=Caloneuroidea) и Blattinopseida (ordo nov.); Huperlidea с отрядом Huperlida (ordo nov., включая Perilytroidea); Dictyoneuridea с отрядами Dictyoneurida (=Palaeodictyoptera +Eubleptodea), Mischoptera (=Megasecoptera) и Permothemistida (=Archodonata); Diaphanoptera с отрядом Diaphanoptera (=Diaphanopteroidea); Psocidea с отрядами Psocida (=Psocoptera), Pediculida (=Anoplura), Nyrmida (=Mallophaga), Haematomyzida (=Rhynchophyrtaptera); Cimicidea с отрядом Cimicida (=Hemiptera =Rhynchota =Homoptera +Heteroptera) и Thripidea с отрядом Thripida (=Thysanoptera), а также отряд Zorotypida (=Zoraptera), систематическое положение которого остается неясным. В когорте Scarabaeiformes (=Oligoneoptera) четыре надотряда: Palaeomanteidea с отрядом Palaeomanteida (=Miomoptera); Vespidia с отрядом Vespida (=Hymenoptera); Scarabaeidea с отрядом Scarabaeida (=Coleoptera); ранг группы веерокрылых — самостоятельный отряд Stylopida =Strepsiptera или таксон различного ранга в отряде жуков — точно не установлен); Myrmeleontidea с отрядами Jurinida (=Glosselytroidea), Corydalida (=Megaloptera), Raphidiida (=Raphidioptera) и Myrmeleontida (=Neuroptera); и надотряд Papilionidea с отрядами Panorpida (=Mecoptera), Pulicida (=Aphaniptera), Phryganeida (=Trichoptera), Papilionida (=Lepidoptera) и Muscida (=Diptera). Инфракласс Libellulones включает единственный отряд Libellulida (=Odonata +Campylopteroidea). Инфракласс Gryllones на когорты не делится, включает четыре надотряда: Blattidea с отрядами Eoblattida (=Protoblattodea s. str.); Blattida (=Blattodea), Mantida (=Mantodea) и Termitida (=Isoptera); Geraridea с отрядом Gerarida (ordo nov.); Perlidea с отрядами Grylloblattida=Grylloblattodea +Paraplecoptera (=Protoblattodea p. p. =Protorthoptera p. p.), Perlida (=Plecoptera), Protelytrida (=Protelytroptera) и Forficulida (=Dermaptera); Gryllidea с отрядами Gryllida (=Orthoptera +Protorthoptera s. str. +Titanoptera) и Phasmatida (=Phasmatodea).

Основные отличия новой системы насекомых от прежней состоят (помимо изменения названий) в следующем. В подклассе Lepismatona отряд Monura объединен с отрядом Machilida. Подкласс Scarabaeona разделен таким образом, что в особые инфраклассы выделены не Palaeoptera, а Polyneoptera и стрекозы (под названиями соответственно Gryllones и Libellulones). Когорта Archaeoptera упразднена, так как относимые к ним ископаемые оказались не принадлежащими к насекомым. Palaeoptera потеряли свое единство и самостоятельность, распавшись на три отдельные группы: упомянутый выше инфракласс стрекоз, когорта Ephemeroformes с отрядом поденок в инфраклассе Scarabaeones, и бывшие Protorthynchota, объединенные в виде двух надотрядов Dictyoneuridea и Diaphanopteroidea с бывшими Paraneoptera (надотряды Psocidea, Thripidea и Cimicidea)

и двумя новыми надотрядами (Hypoperlidae и Caloneuridae) в когорте Cimiiformes. Эта когорта, не имеющая прямого аналога в системе Мартынова, также включена в инфракласс Scarabeones. Сюда же вошли новая когорта Paoliiformes и когорта Scarabaeiformes, отличающаяся от Oligoneoptera включением в нее нового надотряда Palaeomanteidea, единственный отряд которого ранее числился среди Polyneoptera и отряда Jurinida (=Glosselytroidea), перенесенного из Orthopteroidea Myrmeleptidae (=Neuropteroidea). Изменения в системе Gryllonea по сравнению с Polyneoptera состоят в выделении надотряда Geraridea, единственный отряд которого соответствует части прежнего отряда Paraplecoptera, в восстановлении самостоятельности Protoblattodea s. str. (здесь Eoblattida), объединявшихся с Paraplecoptera А.Г. Шаровым (1968), и объединении Paraplecoptera с современными реликтовыми Grylloblattidae в отряд Grylloblattida, а Titanoptera и Protothoptera s. str. (семейство Sthenaropodidae) с отрядом Orthoptera (теперь Gryllida).

Среди других менее существенных изменений системы на уровне отряда можно отметить ликвидацию нескольких отрядов, установленных по плохо описанным ископаемым остаткам (Eubleptodea включены в Dictyonera, Perilytroidea в Hypoperlida, Campilopteroidea в Libellulida).

С момента опубликования новой системы насекомых (1980 г.) до написания настоящего очерка (январь 1981 г.) прошло слишком мало времени. Поэтому о дальнейшей судьбе этой системы говорить преждевременно. Однако мы рассчитываем на признание и предполагаем, что параллельное использование энтомологами (включая палеонтологов) двух различных систем насекомых — явление временное и недолговечное.

ИГЛОКОЖИЕ (Echinodermata)

Традиционное деление типа иглокожих на подтип Pelmatozoa, объединяющий стебельчатые, прикрепленные формы, и подтип Eleutherozoa, включающий свободноживущих животных, давно подвергалось справедливой критике. Действительно, чисто экологический принцип, положенный в основу такого деления, был явно неудовлетворительным. Большинство классов каждого из этих подтипов значительно отличаются по плану строения и, скорее всего, не связаны близким филогенетическим родством. Несмотря на это, в крупных сводных работах середины XX в. (Cuenot, Dawydoff, 1948; Федотов, 1951; Vergounioux et al., 1953; Hyman, 1955) это положение сохранялось. Деление на названные подтипы принято Д.М. Федотовым и в "Основах палеонтологии" (1964). К подтипу Pelmatozoa отнесены классы Carpoidea, Thecoidea, Cystoidea, Blastoidea, Paracrinoidea, Eocrinoidea, Crinoidea, а подтип Eleutherozoa объединяет надкласс Asterozoa (с классами Somasteroidea, Asteroidea, Ophiuroidea), а также классы Ophiocistia, Echinoidea и Holothuroidea.

Причина этого, по-видимому, в том, что в других, предлагаемых разными авторами схемах классификации типа либо не было кардинального решения проблемы в целом, либо они были не менее уязвимы для критики, чем старая схема.

При подготовке издания "Treatise on invertebrate paleontology" была выработана принципиально иная, впервые предложенная Х.Б. Феллом (Fell, 1962a) классификация, учитывающая данные эмбриологии, сравнительной анатомии и палеонтологии. В основу деления иглокожих на четыре подтипа (Homalozoa, Crinozoa, Asterozoa и Echinozoa) были положены тип симметрии, характерные градиенты роста и характер придатков тела.

Классификация Фелла была принята в частях S (1967) и U (1966) "Treatise on invertebrate paleontology", где рассматриваются все группы иглокожих, за исключением морских лилий. В последующие годы вышло много работ, в которых эта классификация была подвергнута критике, предложены значительные изменения и дополнения, вплоть до выделения новых подтипов и классов, перенесения классов из одного подтипа в другой и т.д. После большого перерыва вышла последняя по иглокожим часть сводки (Treatise... 1978, Pt. T.), посвященная морским лилиям. В первом томе этой части Ж. Убагсом написан раздел, в котором в сжатой форме подводятся итоги дискуссии по поводу классификации иглокожих. Признавая важность и логичность некоторых предложений относительно изменения системы иглокожих, включая и собственные (Breijmer, Ubags, 1974), он считает, однако, что в настоящее время в целях сохранения стабильности не следует снова подвергать классификацию коренному пересмотру, тем более что классификация, принятая в данной сводке, является плодом труда большого коллектива крупных специалистов. Поэтому Ж. Убагс рекомендует схему классификации иглокожих, принятую в частях S и U с небольшими изменениями и дополнениями.

В этом очерке принимается схема Убагса с рядом дополнений, которые внесены нами на основании данных, опубликованных главным образом после 1978 г.

Тип иглокожих подразделяется на подтипы Homalozoa, Crinozoa, Asterozoa, Echinozoa. Подтип Homalozoa включает классы Stenocystoidea, Stylophora, Homostelea, Homoiostelea. Подтип Crinozoa — классы Eocrinoidea, Rhombifera, Diploporita, Blastoidea, Parablatoidea, Coronioidea, Paracrinoidea, Hemistreptocrinoidea, Crinoidea. Подтип Asterozoa состоит из одного класса Stelleroidea. Подтип Echinozoa включает классы Helicoplacoidae, Camptostromatoidea, Edrioasteroidea, Edrioblastoidea, Cyclocystoidea, Ophiocystoidea, Echinoidea, Holothuroidea¹. Нам представляется, что эта классификация, несмотря на ряд спорных положений, является наиболее продуманной и отвечающей современному состоянию изученности типа иглокожих в целом.

Какие же стороны этой классификации вызывают сомнения? Во-первых, это обилие классов; их количество теперь примерно

¹ В связи с тем, что для большинства читателей этой книги многие из названных классов неизвестны, далее дана их краткая характеристика.