

БИО-
СТРАТИ-
ГРАФИ-
ЧЕСКИЙ
СБОРНИК

ВЫПУСК 6

.

БИОСТРАТИГРАФИЧЕСКИЙ СБОРНИК

В ы п у с к 6

ЯРУСНОЕ ДЕЛЕНИЕ ПАЛЕОЗОЯ
НА ТЕРРИТОРИИ СССР

О ТЕРМИНОЛОГИИ ЭЛЕМЕНТОВ ПЕРЕГОРОДОЧНОЙ ЛИНИИ АММОНОИДЕЙ

ВВЕДЕНИЕ

Значение строения перегородочной (лопастной) линии и ее развития в онтогенезе для решения вопросов систематики и филогении аммоноидей в последние годы получает все большее признание. Проследивание изменений в строении этой линии от начальной камеры до зрелой стадии раковины у различных групп этого надотряда дает надежный материал для суждения о генетических связях между ними.

При изучении и сравнительном анализе развития перегородочной линии в онтогенезе аммоноидей очень важно применение единой для всех представителей надотряда терминологии и индексации элементов, отражающих их гомологию. К настоящему времени предложено несколько вариантов такой терминологии, различающихся как по оценке значимости элементов и их классификации, так и по их названиям. Наиболее разработанными являются терминологии, предложенные Р. Ведекиндом и О. Г. Шиндевольфом, с одной стороны, и В. Е. Руженцевым — с другой. Сравнительный анализ их и является содержанием этой статьи.

Несколько слов о термине «перегородочная линия». Характерные для всех аммоноидей и имеющие важное систематическое значение линии, образованные краями межкамерных перегородок, обычно называются лопастными или сутурными либо, короче, сутурами. Термин «перегородочная линия» нередко фигурирует в работах французских авторов (*ligne cloisonnaire*), а в последние 10—15 лет стал употребляться и многими советскими палеонтологами. Этот термин лучше передает сущность данного понятия и применим не только для аммоноидей, но и для всех других наружнораковинных головоногих. Термин же «лопастная линия» не пригоден для тех групп головоногих, у которых края перегородок образуют прямую линию и, следовательно, не имеют лопастей. Термин «сутурная линия», или «сутура» (от *suture* — шов), двусмыслен, поскольку швом у аммоноидей обычно называется иная линия, по которой приходят в соприкосновение два смежных оборота. Более точным был бы термин «септальная сутура», примененный, в частности, Дж. Вестерманном [46] и Ю. Н. Поповым [9]. Однако он мало употребителен и поэтому едва ли заслуживает предпочтения.

СУЩНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ

До сравнительно недавнего времени в палеонтологической литературе по аммоноидеям господствовала морфологическая терминология элементов перегородочной линии, впервые предложенная еще в 1829 г. Л. фон Бухом [20]. Сущность ее заключается в том, что элементы вы-

деляются и называются по их положению на зрелой раковине, независимо от того, как они образовались.

Морфологическая терминология дает возможность легко находить соответствующие элементы на раковине аммоноидей, не прибегая к вскрытию внутренних оборотов. Основной недостаток ее — применение одинаковых названий для элементов, внешне подобных, но различных по своему происхождению.

В последнее время вместо морфологической получила распространение терминология, базирующаяся на гомологии элементов перегородочной линии. Она нередко называется генетической, но поскольку отражает генезис и развитие не самого организма, а морфологических особенностей, наблюдаемых на его раковине, правильнее называть ее морфогенетической. Сущность этой терминологии в том, что каждый элемент прослеживается от момента его первого появления в онтогенезе до зрелой стадии и одинаковые названия даются гомологичным элементам, выявленным путем этого прослеживания, независимо от их облика и положения на зрелой раковине. При этом применяются специальные формулы, показывающие расположение элементов, последовательность и способ их образования.

При морфогенетической терминологии одинаковые названия применяются для элементов одинакового происхождения (гомологичных), а не для аналогичных по положению и внешнему виду, но генетически различных. Сложность ее применения обусловлена тем, что гомология элементов может быть выявлена лишь при вскрытии внутренних оборотов вплоть до начальной камеры. А это требует соответствующего по сохранности материала, кропотливой препарировки и тщательных наблюдений.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕРМИНОЛОГИЯ НЁТЛИНГА И ВЕДЕКИНДА

Первые попытки введения морфогенетической терминологии относятся к началу XX века. Основоположники ее Ф. Нётлинг [27, 28] и Р. Ведекинд [44, 45] правильно наметили пути терминологической рестройки и показали целесообразность применения лопастных формул. Они, однако, по-разному подошли к решению проблемы, и предложенные ими системы обозначений различны.

Система обозначений Нётлинга была разработана на материале по двум видам мезозойских аммоноидей и не могла отразить особенности развития линии более древних форм. В качестве исходной им была взята линия первой перегородки, ограничивающей начальную камеру, сильно отличающаяся от следующих за ней линий. В предложенные формулы им были включены обозначения как лопастей, так и седел, что делало их громоздкими и трудночитаемыми.

В отличие от Нётлинга, Ведекинд взял за основу своей терминологии перегородочную линию самых древних аммоноидей — девонских, а в качестве исходной — линию, образованную второй перегородкой, на которой впервые появляются характерные для аммоноидей, но отсутствующие у наутилоидей непарные лопасти на наружной и внутренней сторонах раковины (рис. 1). Из формул были исключены обозначения седел, что сделало их более простыми. Наконец, среди лопастей были выделены первичные, имеющиеся, начиная со второй линии, уже у девонских форм, и вторичные, добавляющиеся к первым в ходе онто- и филогенеза.

Исходные положения Нётлинга не были удачными, и его система обозначений, после некоторых попыток ее применения, не получила распространения. Принципы, предложенные Ведекиндром, оказались плодотворными и в той или иной мере нашли отражение во всех последующих построениях.

**ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ШИНДЕВОЛЬФА.
ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ И ОБОЗНАЧЕНИЯ**

Принципы и система обозначений, предложенные Р. Ведекиндом, были развиты в трудах О. Г. Шиндевольфа [31—36]. Уже в 1929 г. [31] он дал стройное изложение и обоснование терминологической системы, а в дальнейшем, по мере изучения нового материала, постепенно уточнял и детализировал свои построения.

Шиндевольф принял и обосновал положение Ведекинда о необходимости исходить в терминологии не из первой перегородочной линии, названной им просутурой, а из второй — первичной, или примасутуры. Развивая мысль Ведекинда, Шиндевольф противопоста-

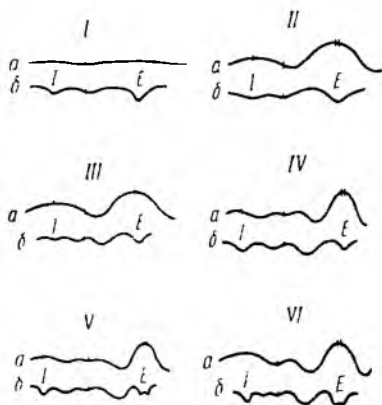


Рис. 1. Сопоставление просутуры и примасутуры у различных аммоноидей (по Шиндевольфу [31, с. 74, рис. 35—40]).

I — род *Manticoceras* (верхний девон); *II* — род *Muensteroceras* (нижний карбон); *III* — род *Protrachyceras* (средний триас); *IV* — род *Lecanites* (верхний триас); *V* — род *Oxynticeras* (нижняя юра); *VI* — род *Schlotheimia* (нижняя юра).
а — просутура, б — примасутура; I — внутренняя лопасть, E — наружная лопасть.

вил три первичные лопасти, названные протолопастями, всем позднее возникающим — металопастям. Он показал, что образование металопастей происходит преимущественно двумя способами — путем расщепления либо внутреннего, либо наружного из первичных седел (рис. 2), и отметил второстепенную роль образования новых элементов за счет распада лопастей.

Следуя Ведекинду, Шиндевольф принял для непарных протолопастей названия наружная (E) и внутренняя (I), для лежащей между ними парной протолопасти — латеральная (L), а для металопастей, образующихся за счет расщепления первичного наружного седла, — адвентивные (A), заимствованные из морфологической системы обозначений. Введенное же его предшественником для лопастей, возникающих путем расщепления первичного внутреннего седла, название «умшляг», явно неудачное (см. ниже), он заменил на умбиликальные, сохранив предложенный для них Ведекиндом символ U. Для адвентивных и умбиликальных лопастей, которых может быть несколько, он, следуя Ведекинду, принял цифровую индексацию, отражающую последовательность их возникновения.

Шиндевольфом были прослежены отчасти намеченные Ведекиндом закономерности возникновения новых элементов и выделены два основных типа развития перегородочных линий: умбиликальный (тип U) с формированием только умбиликальных металопастей и адвентивный (тип A) с развитием адвентивных металопастей (рис. 3). С первым из этих типов развития связано смещение в ходе онто- и филогенеза латеральной лопасти из первоначального припулкового положения на боковую сторону, со вторым — сохранение до зрелой стадии припулкового ее положения. Особое название — сутуральная лопасть, или сутуральное лопастеобразование (S) — получил специфический способ возникновения новых эле-

ментов в области пупка путем симметричного по отношению к шву деления одной из умбиликальных лопастей (обычно третьей или четвертой) и последовательного образования из нее на шве седел и лопастей (рис. 4).

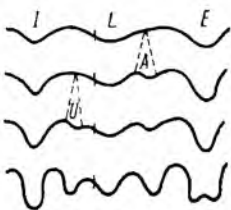


Рис. 2. Схема образования умбиликальной (U) и адвентивной (A) лопастей из первоначальной трехлопастной перегородочной линии (по Шиндевюльфу [31, с. 37, рис. 18]).

I — внутренняя лопасть; L — латеральная (боковая) лопасть; E — наружная лопасть.

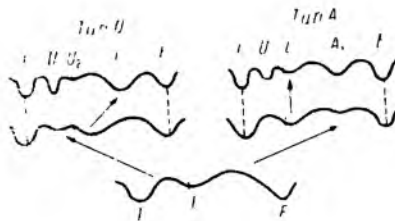
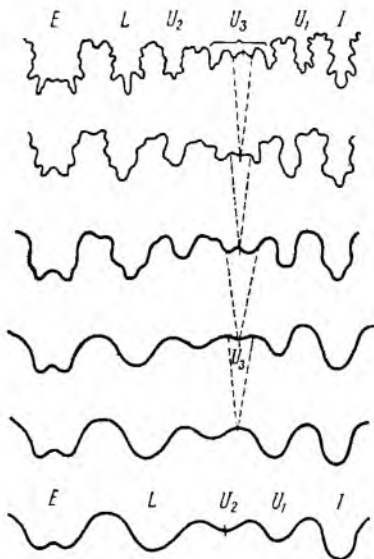


Рис. 3. Сопоставление развития перегородочной линии у палеозойских аммоноидей по умбиликальному (тип U) и адвентивному (тип A) типам (по Шиндевюльфу [34, с. 226, рис. 15]).

U_1 — первая умбиликальная лопасть, U_2 — вторая умбиликальная лопасть, A_1 — первая адвентивная лопасть; I, L, E — то же, что и на рис. 2.



Терминологическая система Веденкина — Шиндевюльфа разработана в значительной мере на материале по девонским и каменноугольным аммоноидеям, но была использована и для некоторых более молодых представителей надотряда. Дальнейшее развитие ее в применении к юрским и меловым аммонитам мы видим в последней монографии О. Г. Шиндевюльфа [37] и работах И. Видманна [47—49]. В отечественной литературе эта терминология была применена, кажется, только в работе А. Н. Иванова [5]. С критикой ее с раз-

Рис. 4. Схема образования сутуральной лопасти из третьей умбиликальной лопасти (U_3) у *Sibirskites decheni* (Roem.) из нижнего мела (по Шиндевюльфу [37, вып. 1, с. 655, рис. 2]).

Обозначения те же, что и на рис. 3.

ных позиций выступали К. Динер [21], Г. Шмидт [39—41], В. Е. Руженцев [12, 14, 16], А. А. Шевырев [18] и Ю. Н. Попов [9].

ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМА РУЖЕНЦЕВА. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ОБОЗНАЧЕНИЯ

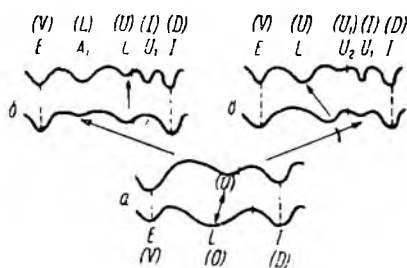
В. Е. Руженцев, внесший крупный вклад в познание систематики, онтогенеза и филогенетических связей пермских и каменноугольных аммоноидей, предложил иную систему терминов, отличную от только что охарактеризованной. Она была впервые опубликована им в 1949 г. [10, 11], а более полное обоснование ее изложено в последующих трудах [12—15]. В. Е. Руженцев принял ряд положений его предшествен-

ников, а именно: а) генетический метод выделения гомологичных элементов и их корреляции на основе изучения онтогенеза; б) употребление буквенных символов и цифровых индексов для лопастей и применение формул, из которых исключены обозначения седел; в) выбор в качестве исходной для построения формул не просутуры, а следующей за ней перегородочной линии; г) различный способ обозначения первичных и вторичных элементов. Однако подход его к построению терминологической системы отличается по принципам классификации элементов и особенно по их названиям.

Отказавшись от деления лопастей на прото- и металопасти, Руженцев выделяет в качестве основных элементов шесть лопастей, для которых он дает названия и буквенные символы. В их число им включены, наряду с протолопастями в понимании Шиндевольфа, два позднее возникающих элемента, а два образования, рассматривавшиеся Ведекиндом и Шиндевольфом как разные положения одной (лате-

Рис. 5. Сопоставление обозначений элементов перегородочной линии Шиндевольфа и Руженцева (по Шиндевольфу [38, с. 277, рис. 1]). Без скобок — обозначения Шиндевольфа, в скобках — обозначения Руженцева.

а — первоначальная трехлопастная линия; б — линия, развивающаяся по адвентивному типу; в — линия, развивающаяся по умбиликальному типу. Обозначения по Руженцеву: V — вентральная лопасть; O — омнилатеральная лопасть; D — дорсальная лопасть; L — наружная боковая лопасть; I — внутренняя боковая лопасть; U, U₁ — умбональные лопасти. Обозначения по Шиндевольфу те же, что и на рис. 3.



ральной) лопасти, трактуются как самостоятельные элементы. Для всех остальных лопастей применяется буквенный символ прилегающей лопасти с добавлением цифровых индексов, указывающих на последовательность их появления, причем последний ставится сверху или внизу, в зависимости от образования соответствующего элемента путем деления седла или лопасти.

Для терминологии, принятой Руженцевым, характерно применение ранее употреблявшихся обозначений в ином смысле и замена введенных ранее названий другими, до этого при генетическом подходе к терминологии не применявшимися или отвергнутыми. Для непарных лопастей вместо наружной и внутренней им введены названия *вентральная* и *дорсальная* (V и D), боковую лопасть в понимании Ведекинды — Шиндевольфа он называет *умбональной* (U), первую адвентивную — *наружной* или *просто боковой* (L), а первую умбиликальную — *внутренней боковой* или *просто внутренней* (I) (рис. 5).

Из принятой им системы обозначений следует парадоксальный вывод: мезозойские аммоноидеи, для которых впервые было введено понятие «латеральная лопасть» с символом L, получившее в этом значении широкое применение в мировой палеонтологической литературе, оказались лишенными этой лопасти.

Новым в терминологии Руженцева является понятие «омнилатеральная лопасть» (O), введенное для расположенной на боковой стороне некоторых девонских агониатитов лопасти, которая не могла уложиться в систему обозначений, разработанную на материале по позднепалеозойским аммоноидеям. Руженцев подтвердил наличие двух выявленных Шиндевольфом направлений эволюции аммоноидей, одно из которых названо им развитием «по типу VU», а другое — развитием «по типу VLU» (рис. 6).

Терминология В. Е. Руженцева была принята многими советскими палеонтологами. Она отражена в работах Б. И. Богословского,

Н. В. Безносова, И. А. Михайловой и Г. Г. Мирзоева и некоторых других авторов. С критикой ее выступали О. Г. Шиндевольф [37, Lief. 7; 38], Дж. Вестерманн [46], И. Видманн [47], И. Кульманн и И. Видманн [23], Ю. Н. Попов [9].

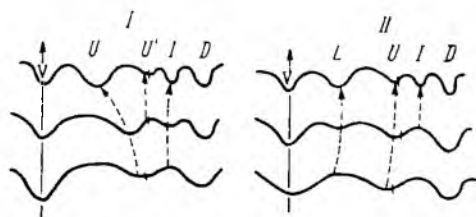


Рис. 6. Схема обозначений элементов перегородочной линии и начального развития ее по типу VU (I) и по типу VLU (II) (по Руженцеву [14, с. 157, рис. 37, 38]).

Обозначения те же, что и на рис. 5.

НЕКОТОРЫЕ СВЕДЕНИЯ О ДРУГИХ ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЯХ

Рассмотренными двумя терминологиями не исчерпываются предложенные в литературе системы терминов для элементов перегородочной линии. Г. Шмидт [39—41], приняв частично термины Р. Ведекинда, трактовал их иначе, скорее в морфологическом, чем в генетическом, смысле; он ввел также новое обозначение К (Kehllobus — выемочная лопасть) для элемента, соответствующего U_1 по Шиндевольфу или I по Руженцеву, и дополнительные индексы G и P для некоторых положений латеральной (по Шиндевольфу) лопасти, ошибочно рассматривавшихся им как особые элементы. Ю. Н. Попов [9] предложил свою систему обозначений, в которой сочетаются термины, взятые из терминологий Шиндевольфа (L), Руженцева (V и D) и Шмидта (K) и дополненные нововведением N (неолатеральная лопасть) для лопасти, обозначавшейся Шиндевольфом как A_1 , а Руженцевым как L. В. В. Друшиц [4], приняв в основном терминологию Руженцева, применил, однако, для наиболее крупной парной лопасти мезозойских аммонитов (умбональной, по Руженцеву) название «боковая» с символом L, что соответствует терминологии Шиндевольфа. Такие же обозначения по отношению к юрским и меловым аммонитам применила позднее А. А. Дагис [3].

Терминологические построения всех указанных авторов не представляют таких цельных, обстоятельно аргументированных систем, как две рассмотренные выше терминологии, и в данной статье они подробнее не рассматриваются и не анализируются.

О НЕКОТОРЫХ ОБЩИХ ПРИНЦИПАХ ПОСТРОЕНИЯ ТЕРМИНОЛОГИИ

Общеизвестно, что термины представляют собой условные обозначения, вводимые с целью внесения ясности и точности в вопрос, о каком предмете или каких его особенностях и в каком именно значении идет речь. По существу, любое слово или сочетание слов может служить термином, если ясно определено, какое именно значение ему придается и какое место среди других терминов той же системы оно занимает. Однако полный произвол в выборе терминов следует ограничивать в первую очередь двумя условиями. Во-первых, предлагаемый термин должен либо отражать сущность данного объекта или понятия, что предпочтительнее, либо быть нейтральным по своему значению. Во-вторых, необходимо учитывать прежнее употребление данного слова или сочетания слов в терминологическом смысле, так как применение одного термина в одной области знаний в разных значениях ничего, кроме путаницы, не внесет в науку, а неоправданное введение нового

названия взамен уже существующего лишь загроздит терминологию. Оба эти ограничения, однако, не могут считаться абсолютными.

С одной стороны, словом или словосочетанием невозможно отразить всю сущность того или иного понятия, и автору термина предоставляется право выбора, какое именно качество или свойство должно быть им отражено. В биологических науках, и в частности в палеонтологии, положение осложняется еще тем, что характерные черты, положение в организме и функция органов живых существ меняются как в онтогенезе, так и в филогенезе, в результате чего термин, предложенный на основе особенностей того или иного органа в одних стадиях онтогенеза или у одних групп организмов, может оказаться противоречащим фактическим данным в других случаях. Избежать этого не всегда возможно, да, пожалуй, и не всегда нужно, особенно когда подобные несогласованности проявляются лишь в единичных случаях или в относительно кратковременных стадиях развития.

С другой стороны, приоритет ранее предложенного обозначения не может иметь в терминологии того абсолютного значения, как в биологической таксономии. Простое употребление какого-либо слова или словосочетания в качестве термина без должного обоснования и ясного определения значения едва ли должно служить препятствием для введения этого же термина в другом значении в разработанную терминологическую систему. Но при наличии такой системы введение тех же терминов в ином, особенно в противоположном значении, конечно, не оправдано.

В связи с этим возникает вопрос, можно ли переносить термины, заимствованные из старой терминологии, построенной на ныне отвергаемых принципах, в новую, разработанную на иных началах. Так, К. Динер в 1916 г. [21] резко высказался против применения старых терминов в новой терминологии при частичном изменении их значения. Это встретило справедливое, с нашей точки зрения, возражение О. Г. Шипдевольфа [31]. Действительно, вполне допустим перенос терминов из старой терминологии в новую в двух случаях: а) когда при новом подходе практическая применимость терминов к определенным объектам не изменяется или б) когда в результате нового подхода суживается или расширяется объем понятия, но новое определение не отвергает полностью старой трактовки и, в частности, первоначальные объекты, на базе которых был определен термин, по крайней мере частично остаются в числе охваченных им и при новом подходе. Наоборот, недопустимо, с нашей точки зрения, такое изменение значения термина, при котором первоначальные объекты или понятия, для которых был введен термин, оказываются исключенными из нового его значения, а термин начинает применяться при новом подходе для иных объектов или понятий. Лишь в редких случаях первоначальные объекты могут быть исключены из числа охваченных термином, когда, при сохранении сущности понятия, обнаруживается ошибочность применения его к первичным объектам.

Основные требования для терминологической системы в целом — это логичность и последовательность ее построения, единство принципов, взаимоувязанность включаемых в нее терминов и, конечно, применимость для всего комплекса объектов, охватываемых данной терминологией. Несомненно, нужно учитывать приоритет, и при прочих равных условиях предпочтение должно быть отдано ранее разработанной терминологии. Только при порочных основах последней ее следует заменять новой, базирующейся на ином принципиальном подходе. При отдельных же недостатках и недоработках ранее предложенная терминология не должна отвергаться, а подлежит доработке и совершенствованию.

Обе сравниваемые терминологии являются морфогенетическими, поскольку они отражают происхождение и развитие морфологических особенностей аммоноидей. Обе они базируются на тщательном изучении и сравнительном анализе изменений в строении перегородочных линий у различных групп надотряда. В обеих терминологиях выявляются и прослеживаются от момента зарождения до зрелых стадий те же самые элементы и примерно по одному принципу устанавливается их гомология у разных групп. В результате для каждого обозначения одной терминологии можно почти безошибочно указать его эквивалент в другой. Однако методы классификации элементов и оценка их относительной значимости различны, а принятые в них обозначения не совпадают почти ни в одном пункте.

Важно отметить, что терминология В. Е. Руженцева впервые была опубликована на 33 года позднее, чем появилась в печати работа Р. Ведекинда с изложением основ построения морфогенетической терминологии и с предложением составляющих ее терминов, и на 20 лет позднее, чем была опубликована работа О. Г. Шиндевольфа с обстоятельным обоснованием этой терминологии. Более же полное описание и обоснование терминологии В. Е. Руженцева появилось в печати еще на 10—13 лет позднее. В связи с этим при сравнении двух терминологий наряду с анализом их внутренних особенностей следует обратить внимание также на то, достаточны ли основания для отказа от уже разработанной системы и замены ее новой и имеются ли какие-либо преимущества и какие именно нового подхода и новой системы обозначений перед ранее предложенными.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ПРИНЦИПОВ КЛАССИФИКАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ ПЕРЕГОРОДОЧНОЙ ЛИНИИ

Основные различия в принципах построения терминологии между системами, разработанными Р. Ведекиндом и О. Г. Шиндевольфом, с одной стороны, и В. Е. Руженцевым — с другой, заключаются в следующем (табл. 1).

Первые два положения в терминологической системе Ведекинда — Шиндевольфа ясны и определены. В качестве основы для построения терминологии взята трехлопастная линия древнейших аммоноидей — девоиских агониатитов. Такая линия имеется у них уже на примасуре и либо сохраняется до зрелой стадии, либо усложняется в результате появления в онтогенезе других лопастей. Из этой трехлопастной линии путем появления новых и усложнения строения всех элементов развивается все разнообразие перегородочных линий палеозойских и мезозойских аммоноидей. Как указывает О. Г. Шиндевольф [31, с. 84; 35, с. 125], эти три лопасти, и только они, присутствуют у всех аммоноидей, начиная с девонских и кончая позднемеловыми. Поэтому вполне оправдано особое выделение этих трех элементов как протолопастей и противопоставление их всем остальным — металопастьям, образующимся в процессе онто- и филогенеза.

Основное возражение против выделения прото- и металопастей, сделанное Г. Шмидтом [41, с. 206], В. Е. Руженцевым [12, с. 53; 14, с. 155] и А. А. Шевыревым [18, с. 25], заключается в том, что три протолопасти не равноценны, а появились в ходе филогенеза в разное время. Возражение это нельзя считать убедительным. Правда, одна из них — внутренняя (дорсальная, по Руженцеву) лопасть, как известно, отсутствует у некоторых ранних агониатитов. Но дело идет здесь о небольшой группе наиболее примитивных, еще не свернутых или не вполне свернутых агониатитов, которые могут рассматриваться как первич-

Терминология Ведыкина — Шиндевольфа	Терминология Руженцева
<p>а) Базой построения терминологии служит перегородочная линия примитивных (девонских) аммоноидей, являющаяся исходной для всех последующих преобразований</p> <p>б) Четко регламентировано различие первичных и вторичных элементов. К первым отнесены элементы, имеющиеся у всех аммоноидей, начиная с примасуры ранних агониатитов, ко вторым — возникающие позднее, в онто- и филогенезе</p> <p>в) Основным критерием для классификации лопастей наряду с их относительным положением служит способ возникновения новых элементов. Ясно противопоставляются и различаются обозначениями элементы, образующиеся путем деления седла или лопасти. Вторичные элементы четко отделяются от главных и получают иные обозначения</p>	<p>а) Базой построения терминологии служит перегородочная линия более прогрессивных форм (позднепалеозойских), представляющих одно из направлений филогенетического развития аммоноидей</p> <p>б) Принцип различения основных и неосновных элементов ясно не определен. В число первых включены наряду с постоянно имеющимися некоторые элементы, отсутствующие у многих аммоноидей</p> <p>в) Основным критерием для классификации лопастей служит место их возникновения на раковине. Лопастей, образующиеся различным способом, не противопоставляются и различаются второстепенными значками. Неосновные элементы получают те же символы, что и основные, и различаются лишь цифровыми индексами</p>

ная стадия формирования надотряда с некоторыми недоразвитыми признаками. Наличие такой не вполне сформировавшейся группы не должно служить помехой для выработки терминологии, охватывающей всю основную массу аммоноидей, в том числе и большинство девонских представителей. Указание же на неодновременность возникновения двух других протолопастей прямого отношения к рассматриваемой проблеме не имеет. Речь идет в данном случае о своеобразной группе головоногих моллюсков — бакритоидах, которые многими исследователями, в частности В. Е. Руженцевым [15] и В. Н. Шиманским [19], с нашей точки зрения, вполне справедливо выделяются в особый надотряд. Опирались на них при разработке терминологии для интересующего нас надотряда не следует.

В отличие от Ведыкина и Шиндевольфа, Руженцев не говорит ясно, какие именно группы аммоноидей взяты им в качестве основы для построения терминологии. Однако, если учесть, что новая терминология впервые была предложена им в результате изучения ископаемых из верхнего карбона и перми, а наличие сочетания двух лопастей, дополнительно включенных им в число «основных» элементов, — «наружной боковой» и «внутренней боковой» — характерно именно для позднепалеозойских гониатитов, то ясно, что на их основе и разработана предложенная им терминология.

Указанные лопасти либо отсутствуют у девонских представителей надотряда, либо появляются у них в относительно поздней стадии онтогенеза (см. рис. 5). Обе они отсутствуют на примасуре почти всех палеозойских аммоноидей. Первая из них характеризует лишь одно направление эволюции, представители которого были, правда, многочисленны и разнообразны в позднепалеозойское время, но, согласно как Руженцеву, так и Шиндевольфу, вымерли к началу мезозойской эры. Вторая из указанных лопастей развита у большинства палеозойских и у всех мезозойских форм, но только у последних и у некоторых пермских она присутствует с самого начала, с примасуры. Все это не говорит в пользу необходимости и целесообразности включения этих лопастей в число первичных или основных элементов. С меньшим пра-

вом можно было бы считать основным элементом также «вторую боковую лопасть» морфологической терминологии, т. е. вторую умбиликальную лопасть по Ведекинду и Шиндевольфу, которая у подавляющего большинства юрских и меловых аммонитов присутствует уже на примасуре.

В качестве шестого «основного» элемента в терминологии Руженцева фигурирует так называемая омнилатеральная лопасть (O), отсутствующая в терминологии Ведекинда — Шиндевольфа. По Руженцеву, эта лопасть, «унаследованная от бактритоидей» и расположенная с самого начала на середине боковой поверхности, характеризует сравнительно небольшую группу ранних агониатитов (подотряд *Agoniatitina*), а у всех остальных аммоноидей отсутствует, заменяясь «умбональной» лопастью, которая закладывается не на середине боков, а у пупкового шва (рис. 7). Ведекинд и Шиндевольф рассматривают это образова-



Рис. 7. Соотношение омнилатеральной (O) и умбиликальной (U) лопастей по Руженцеву [14, с. 156, рис. 36].

a — род *Gyroceratites*, б — род *Anarcestes*; оба из эйфельского яруса девона.

ние не как особый элемент, а как одно из положений латеральной (умбональной, по Руженцеву) лопасти. Последняя точка зрения представляется нам более обоснованной. Действительно, обе лопасти никогда не встречаются одновременно, а всегда присутствует либо та, либо другая. Первая, т. е. омнилатеральная, появившись у самых ранних агониатитов, затем бесследно исчезает, и немедленно на смену ей появляется вторая (умбональная, по Руженцеву). Между тем, общее правило развития лопастных элементов заключается в том, что любая уже возникшая лопасть хорошо прослеживается в онто-

и филогенезе, постепенно увеличиваясь в размерах и усложняясь в строении либо, реже, постепенно деградируя. Единичные случаи полного исчезновения ранее возникших элементов связаны со специфическими особенностями развития отдельных групп; они никогда не сопровождаются одновременным возникновением новых элементов вместо отмерших. В то же время смещение лопастей (кроме непарных наружной и внутренней) в ходе онто- и филогенеза со своего первоначального положения — достаточно распространенное у аммоноидей явление. Эти соображения позволяют присоединиться к трактовке Ведекинда и Шиндевольфа и рассматривать омнилатеральную лопасть как одно, именно самое раннее, из положений латеральной (умбональной, по Руженцеву) лопасти. Это в известной мере признает и сам Руженцев, когда говорит в своей последней статье [16, с. 8—9] о «преобразовании» лопасти O в умбональную, происходившем постепенно без перерыва. В еще более определенной форме это выражено в монографии принявшего его терминологию Б. И. Богословского [2, с. 73—74], который связывает такое «преобразование», а по существу изменение формы и смещение к пупку, омнилатеральной лопасти с изменением характера оборота на ранней стадии онтогенеза девонских агониатитов.

Третий пункт принципиальных расхождений между сравниваемыми терминологиями является наиболее существенным. Вопрос заключается в том, чему отдать предпочтение при классификации лопастей — месту первичного их положения на обороте раковины или способу их образования.

Р. Ведекиндом и О. Г. Шиндевольфом в основу классификации положены различия в способе возникновения новых элементов. Среди вторичных элементов (металопастей) ими четко различаются лопасти, образующиеся путем деления первичных седел, и лопасти, возникающие в результате распада первоначальной лопасти. Лопасти, образующиеся первым способом, рассматриваются как самостоятельные

элементы и получают свои обозначения, отличные от обозначений первичных лопастей. Лопасты, образующиеся вторым способом, считаются лишь обособившимися частями исходной лопасти, и за ними сохраняется буквенный символ и название, а для металопастей — и цифровой индекс последней. В качестве особого типа выделяется сутуральная лопасть (S), образующаяся путем чередующегося деления лопасти и седла. Месту первоначального положения лопасти на обороте раковины, за исключением двух зафиксированных на наружной и внутренней сторонах оборота непарных лопастей, не придается существенного значения. С этим связана одинаковая трактовка, как латеральной лопасти, первичного парного элемента, имеющегося на примасутуре всех аммоноидей, независимо от ее положения на обороте раковины. Классификация и система обозначений вторичных элементов, образующихся путем расщепления седел, определяется тем, в каком из двух первичных седел — наружном или внутреннем — они образовались.

В. Е. Руженцев главное значение при классификации лопастей придает месту их положения на обороте. Все выделяемые им «основные» элементы определяются и называются по месту их первоначального положения. Именно вследствие этого различные положения первичной парной лопасти (на середине боков или у пупка) рассматриваются как самостоятельные лопасты. При классификации вторичных (неосновных) элементов В. Е. Руженцев исходит в первую очередь из их относительного положения. Новые лопасты, независимо от способа их образования, получают одинаковые символы, совпадающие с символом соседней основной лопасти, и различаются лишь второстепенными значками. Специфическая сутуральная лопасть теряется в общей системе обозначений.

Каждый из двух способов классификации и связанные с ним обозначения имеют свою логику и представляют внутренне взаимосвязанную систему. Сложность выбора между ними заключается в том, что до сих пор точно не установлены функциональные соотношения между элементами перегородочной линии и органами мягкого тела животного, вследствие чего значение отдельных особенностей перегородок может трактоваться по-разному. Необходимо, однако, учесть, что способы образования элементов перегородочной линии являются очень выдержанными внутри различных групп и характеризуют определенные филогенетические ряды, тогда как места положения их на обороте раковины изменяются. В связи с этим предпочтение следует отдать первому критерию. Проводимое Ведекиндом и Шиндевольфом четкое противопоставление элементов, возникающих путем деления седла и лопасти, хорошо согласуется с общим принципом морфогенетической характеристики перегородочной линии, при котором определяющая роль признается за лопастями и только последние находят отражение в формулах. При таком методическом подходе естественно рассматривать лопасты, образующиеся путем расщепления седла, как новые элементы и придавать им особые обозначения, а для лопастей, возникающих другим способом — за счет распада существующих лопастей, сохранять символы элементов, из которых они образовались.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ТЕРМИНОВ

Выше уже отмечено несовпадение обозначений элементов перегородочной линии в двух сравниваемых терминологиях. Сопоставление их дано в табл. 2.

Как видно из этой таблицы, ни для одного из элементов нет совпадения ни в названиях, ни в символах (см. рис. 6). Одинаковые обозначения применены для разных лопастных элементов и разные обозначения — для одинаковых. Подобный разнобой очень вреден, так как вно-

Шиндсвольф, 1929		Руженцев, 1960	
Название элемента	Символ	Название элемента	Символ
Наружная лопасть	E	Вентральная лопасть	V
Внутренняя лопасть	I	Дорсальная лопасть	D
Латеральная лопасть	L	Умбональная лопасть	U
Первая адвентивная лопасть	A ₁	Омнилатеральная лопасть	O
Первая умбиликальная лопасть	U ₁	Наружная боковая лопасть	L
		Внутренняя боковая лопасть	I

сит путаницу в научные понятия и мешает взаимопониманию исследователей. Каждому, кто захочет сопоставить достижения разных авторов, необходимо тратить время и усилия на перевод одной системы в другую.

О названиях непарных лопастей. Первоначально эти лопасти были названы еще в 1829 г. Л. фон Бухом [20] вентральной и дорсальной. Однако эти названия тогда трактовались в противоположном ныне принимаемому значении: дорсальной называлась лопасть, лежащая на внешней стороне, а вентральной — лежащая на внутренней стороне раковины. После пересмотра положения брюшной и спинной сторон у наружнораковинных головоногих применение этих названий к указанным элементам, естественно, стало неприемлемым. В результате возник большой разнобой в обозначениях интересующих нас элементов. В то время как одни авторы стали называть их наружной и внутренней, а другие — сифональной (сифонной) и антисифональной (антисифонной), третьи продолжали применять прежние названия, но в противоположном первоначальному значении. Названия, связанные с положением сифона, впервые употребленные Ф. Ж. Пиктэ и Ж. Кампишем [30] и принятые В. Ваагеном [43], Э. Зюссом [42], А. П. Карпинским [6] и многими другими, были бы наиболее удачными, если бы не существовало своеобразной группы аммоноидей — климений — с противоположным положением сифона. В пользу названий «наружная» и «внутренняя» лопасти как «нейтральных» высказался К. фон Циттель [50, с. 340, 343], мотивируя это, в частности, тем, что положение брюшной и спинной сторон у аммоноидей спорно. С этого времени рекомендованные Циттелем названия стали постепенно все шире употребляться. Они с самого начала были введены в морфогенетическую терминологию Ф. Нётлингом и Р. Ведекиндом. Названия же «вентральная» и «дорсальная» стали выходить из употребления, хотя еще в 1938 г. их применил американский палеонтолог А. К. Миллер [24]. Только после того как В. Е. Руженцев [10, 11] ввел эти названия в свою терминологию, они стали применяться многими советскими палеонтологами.

Хотя предложенные В. Е. Руженцевым термины не вносят большой путаницы в терминологию, поскольку они не применяются теперь в ином значении, а прежние их противоположное понимание уже как бы забыто, все же такая замена терминов не оправдана. Понятия «наружная» и «внутренняя» лопасти ясно определены, хорошо согласуются с положением этих лопастей на раковине и до введения терминологии Руженцева не трактовались в иных значениях. То обстоятельство, что наружной и внутренней сторон в буквальном смысле слова нет у выпрямленных раковин, не мешает и для этих очень немногих форм применять данные названия по аналогии с другими аммоноидеями. Возражение В. Е. Руженцева [14, с. 150], повторенное А. А. Шевыревым [18,

с. 24] и мотивированное тем, что «наружных и внутренних лопастей бывает несколько», нельзя признать существенным. Во-первых, при описании аммоноидей в подавляющем большинстве работ под наружной стороной понимается именно периферическая (сифональная) сторона раковины, которая противопоставляется боковым сторонам. Во-вторых, четкое определение и единообразное понимание того, что такое наружная и внутренняя лопасти, не должны мешать употреблению этих названий, даже если рассматривать термин «наружная сторона» в более широком смысле, поскольку другие лопасти, лежащие на наружной стороне (а также другие лопасти, лежащие на внутренней стороне), носят иные названия. «Наружных боковых лопастей» тоже бывает несколько, но это не мешает самому Руженцеву употреблять это название для одной определенной лопасти. Применение рекомендуемых В. Е. Руженцевым названий нецелесообразно не только по историческим данным, поскольку оно противоречит первоначальному определению этих понятий и отклонено создателями морфогенетической терминологии, но и потому, что довод К. фон Циттеля и теперь остается в силе: исследования Г. Мутвея [26] привели его к выводу об ином положении брюшной и спинной сторон у современных и древних наружнораковинных головоногих, чем это обычно считается. А если так, то эти названия не соответствуют истинной ориентировке животных. Поэтому нельзя согласиться с Ю. Н. Поповым [9, с. 108], считающим термины «наружная» и «внутренняя» лопасти устаревшими. Ориентировка лопастей по отношению к раковине, против которой возражает Ю. Н. Попов, более надежна и общепонятна, чем ориентировка по отношению к мягкому телу аммоноидей, которого никто не видел.

Что следует называть латеральной или боковой лопастью? Название «латеральная» для лопастей аммоноидей было также введено в литературу в 1829 г. Л. фон Бухом [20], применившим его для двух более крупных лопастей, лежащих на боковых сторонах юрских и меловых аммонитов, первой из которых он придал символ L, а второй — I. В такой трактовке это понятие было поддержано А. д'Орбиньи [29] и с тех пор прочно вошло в морфологическую терминологию элементов переродочной линии. Оно стало применяться для всех палеозойских и мезозойских аммоноидей. Обычно выделялись две латеральные или боковые лопасти — первая и вторая (верхняя и нижняя, по фон Буху и д'Орбиньи), но некоторыми авторами иногда указывалось наличие трех боковых лопастей и даже больше.

Основоположники морфогенетической терминологии Ф. Нётлинг и Р. Ведскинд показали, что в генетическом отношении может быть только одна латеральная, или боковая лопасть. По Р. Ведскинду и О. Г. Шиндевольфу, под этим названием следует понимать единственную парную лопасть, имеющуюся уже на примасуре самых ранних девонских агониатитов, присутствие которой может быть прослежено у всех палеозойских и мезозойских аммоноидей. Не должно применяться это название, согласно данной трактовке, ни для «второй латеральной (боковой) лопасти» мезозойских аммонитов, ни для крупной парной лопасти, лежащей на боковой стороне многих палеозойских гониатитов, которая негомологична первичной латеральной лопасти девонских форм. Такое ограничение данного понятия при пересмотре принципов терминологической системы не должно вызывать возражений. Важно, что термин сохраняется для одной из лопастей, впервые получивших это название, причем символ L остается в его первоначальном значении.

Иначе подошел к трактовке этого понятия В. Е. Руженцев [10—14]. Он ввел в свою терминологию понятия «наружная латеральная» и «внутренняя латеральная» лопасти, заимствованные из числа морфологических названий, применявшихся некоторыми палеонтологами.

Обе эти лопасти не гомологичны латеральной лопасти в понимании его предшественников. При этом символ L был придан им первой из них, т. е. «наружной латеральной» (о второй сказано ниже), которая хорошо развита у палеозойских гониатитов, но отсутствует у девонских агониатитов и у всех мезозойских цератитов и аммонитов. Латеральной же лопасти в трактовке основоположников морфогенетической терминологии Руженцевым было придано название «умбональная» с символом U, ранее примененное Шиндевольфом в несколько иной форме (умбиликальная) с тем же символом для другой лопасти. В результате из понятия «латеральная лопасть» были исключены как первичная лопасть ранних агониатитов, так и обе лопасти аммонитов, для которых впервые было введено это название.

В. Е. Руженцев [12, с. 52; 14, с. 150] мотивирует принятые им обозначения тем, что первоначальное положение лопасти, названной Ведекиндом и Шиндевольфом латеральной, находится не на середине боков, а у пупка и у многих палеозойских аммоноидей такое положение сохраняется в течение всей жизни, тогда как его «наружная боковая» лопасть появляется именно на боковой стороне. Это обстоятельство было известно и ранее, и О. Г. Шиндевольф [31, с. 86] даже поставил вопрос, не следует ли дать латеральной лопасти иное, «нейтральное» название, на который он, с нашей точки зрения вполне правильно, ответил отрицательно. Действительно, новое, удовлетворяющее всем требованиям название трудно подобрать для элемента, положение которого изменяется от края пупка до внешней части боковой стороны. В то же время морфологически боковой эта лопасть является с самого начала не только у всех мезозойских аммоноидей, но и у наиболее примитивных девонских агониатитов, а следовательно, именно такое положение ее, вопреки Руженцеву, действительно первичное. Руженцев, правда, исключает первичную боковую лопасть последних форм из данного понятия, считая ее особой, «омнилатеральной» лопастью, но, как сказано выше, нет основания приписывать последней самостоятельное значение. Введенное Руженцевым для интересующей нас лопасти название «умбональная» с символом U неприемлемо не только потому, что для нее уже существует иное название, но и потому, что понятие «умбональная» (или в исправленном виде «умбиликальная») с тем же символом было введено ранее с достаточным основанием для других элементов. Получается очень странный в методическом отношении подход: термин, установленный для определенного объекта, вследствие неоправданного расширения понятия начинает применяться для иных объектов; затем, при новом ограничении понятия, эта явно ошибочная трактовка его закрепляется в терминологии, а для первоначального объекта вводится иной термин, к тому же применяющийся до этого в ином значении. Такой метод построения терминологии никак нельзя считать нормальным.

О названиях других лопастей. В терминологической системе Шиндевольфа, помимо трех названий для протолопастей, фигурируют два названия для металопастей: адвентивные (A) — для лопастей, образующихся в результате расщепления первичного наружного седла, и умбиликальные (U) — для лопастей, возникающих при расщеплении первичного внутреннего седла. Лопасти каждой группы различаются цифровыми индексами, указывающими на последовательность их образования. В частности, первой адвентивной называется первая из образующихся в наружном седле лопасть, занимающая при паличии нескольких таких лопастей наиболее удаленное от наружной лопасти положение, а первой умбиликальной, в соответствии с ее более ранним появлением, — лопасть, лежащая у подавляющего большинства аммоноидей на внутренней стороне оборота, рядом с внутренней лопастью.

Понятие «адвентивных» (т. е. дополнительные), введенное в 1873 г. В. фон Мойсисовичем [25], применялось при морфологической системе обозначений для элементов, возникающих у некоторых амmonoидей либо между наружной и «первой боковой» лопастями, независимо от способа их образования, либо в срединном седле наружной лопасти, а некоторые авторы распространяли его и на элементы, возникающие между «первой» и «второй» боковыми лопастями. Вводя этот термин в морфогенетическую терминологию, Ф. Нётлинг [27] и Р. Ведекинд [44, 45] ограничили его значение элементами, образующимися путем расщепления наружного седла. В таком значении с символом А этот термин вошел в терминологическую систему О. Г. Шиндевольфа.

Для металопастей, образующихся во внутреннем седле, Р. Ведекинд [44, с. 188] предложил новый термин «лопасти умшляг» (немецкое Umschlag — обертка, обшлаг, конверт; в переносном значении — перелом, поворот) с индексом U. Название это неудачно потому, что, в отличие от других, оно дано в форме имени существительного, а не прилагательного и к тому же на не принятом для международных научных терминов языке, причем из-за наличия нескольких значений этого слова оно не может быть однозначно переведено на другие языки*. Предложение Шиндевольфа заменить этот термин на «умбиликальные» (т. е. пупковые, от латинского umbilicus — пупок) с сохранением введенного Ведекиндом символа U вполне оправдано. Такое название, правда обычно в неправильной форме — «умбональные», постоянно применяется палеонтологами для различных элементов раковины амmonoидей.

Иные термины для этих же элементов введены В. Е. Руженцевым. Выделив первую по времени появления лопасть каждой группы в числе «основных» элементов, он назвал их соответственно «наружной боковой» и «внутренней боковой» лопастями, придав им символы L и I, причем первая из них нередко фигурирует в работах Руженцева и его последователей как «боковая», а вторая как «внутренняя» лопасти без дополнительного определяющего слова. Понятие «адвентивные» он, вслед за К. Динером [22], стал применять как обозначение для любых дсполнительных элементов, возникающих на внешней части поверхности оборота. Термин же «умбональная» был перенесен им, как сказано выше, на латеральную лопасть в трактовке основоположников морфогенетической терминологии. Принятые Руженцевым для интересующих нас элементов названия — не новые, а употреблялись до этого для позднепалеозойских гониатитов некоторыми палеонтологами, в частности Г. Шмидтом [39, 40] в его очень непоследовательной системе обозначений.

Эти термины вызывают серьезное возражение. Выше уже отмечена необходимость сохранения термина «латеральная, или боковая» для первичной парной лопасти девонских агониатитов и ее гомологов у позднейших амmonoидей. Использование этого же термина, как в чистом виде, так и с добавочным определяющим словом, для иных лопастей, генетически с ней не связанных, только запутывает терминологию, а применение к ним символов L и I, ранее введенных для первичной боковой и внутренней лопастей (умбональной и дорсальной, по Руженцеву), еще больше увеличивает эту путаницу. Несомненно, терминам Шиндевольфа, как более ранним, следует отдать предпочтение.

Необходимо подчеркнуть неправильность употребляемого Руженцевым и многими другими палеонтологами термина «умбональный». За углубленной приосевой частью поверхности раковины спирально свернутых головоногих, в которой видны не закрытые последним обо-

* Перевод этого термина В. Е. Руженцевым и А. А. Шевыревым как «оборотная лопасть» — не единственно возможный и не лучший.

ротом участки более ранних оборотов, издавна закрепилось название «пупок» (немецкое Nabel, французское ombilic, английское navel). Для него можно применять только латинское слово umbilicus, соответствующее понятию «пупок», а никак не umbro, означающее в переводе «выпуклость, возвышение, макушка». А прилагательным от этого слова является «умбиликальный», а не «умбопальный», что правильно отражено в терминологии Шиндевольфа.

Следует отметить, что против применения термина «адвентивные» в принятом Ведекиндом и Шиндевольфом значении можно выдвинуть возражение. Дело в том, что первоначально этот термин был предложен Е. фон Мойсисовичем [25, с. 41] для элементов перегородочной линии рода *Pinacoceras*. А этот род, как и другие триасовые цератиты, по современным представлениям [14, 15, 33, 34], не является потомком пермских гониатитов, обладавших адвентивными (в трактовке Шиндевольфа) лопастями. Следовательно, адвентивные лопасти гониатитов и названные так лопасти рода *Pinacoceras* — генетически не связанные между собой образования. При этих условиях нужно либо отказаться от первоначального применения этого понятия, либо ввести для адвентивных лопастей гониатитов новый термин* (но, конечно, не «наружная боковая лопасть»). В данном случае, пожалуй, предпочтительнее первое решение, чтобы не вносить новый разнобой в терминологию. Такое решение не противоречит обычной трактовке понятия «адвентивные лопасти», а лишь ограничивает сферу его применения.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ АРГУМЕНТАЦИИ И СРАВНЕНИЕ ФОРМУЛ

В. Е. Руженцев, говоря о преимуществах своей терминологии, утверждает, что она отвечает двум выдвинутым им для генетической терминологии требованиям [14, с. 150]: а) чтобы индексы точно отражали, «несмотря на все позднейшие онто-филогенетические преобразования, первичное положение любой лопасти, т. е. положение ее в момент становления», и б) чтобы формулы точно фиксировали «весь ход онтогенетического развития лопастной линии любой сложности».

Первое из этих требований весьма спорно. Генезис элемента, который должен быть отражен при морфогенетическом подходе, для большинства лопастей (кроме наружной и внутренней) определяется в большей степени не местом заложения его на обороте раковины, а соотношением с другими элементами и способом образования. И то и другое точнее отражает терминология Шиндевольфа. Но если даже согласиться с требованием Руженцева, то его же названия в ряде случаев этому требованию не соответствуют. Действительно, латеральная лопасть, названная им «умбопальной», если учесть, что она является лишь смещенной и изменившей форму «омнилатеральной лопастью», первоначально располагалась именно на боковой стороне, а не у пупка. Его «наружная боковая», или просто «боковая», лопасть, как он сам пишет [14, с. 151], зарождается «в виде боковых выступов вентральной лопасти», т. е., по существу, не на боковой стороне, и лишь позднее смещается «в вершину наружного седла». В отношении «внутренней боковой» лопасти в работах Руженцева имеется непонятное противоречие. В более ранней монографии [14, с. 151] утверждается, что эта лопасть «вначале пересекает умбопальный шов, т. е. расположена частично на наружной, частично на внутренней стороне», и лишь позднее «полностью переходит на внутреннюю поверхность». А в более поздней статье [16, с. 10] говорится, что «прежнее объяснение... было не вполне правильно» и что эта лопасть «генетически... связана с дорсаль-

* Такой новый термин — неолатеральная лопасть (N) — уже был предложен Ю. Н. Поповым [9, с. 113].

ной лопастью ... и в процессе развития смещалась в обратном направлении, т. е. от дорсальной лопасти к умбональному шву». Поскольку первое утверждение помещено в обобщающей монографии, оно, надо полагать, базировалось на большом изученном автором материале и, вероятно, его следует считать более правильным, чем второе, помещенное в статье полемического характера. По крайней мере, оно согласуется с данными других авторов, показывающих у ряда девонских форм появление интересующей нас лопасти именно на шве или даже снаружи, рядом со швом [31, рис. 17 на с. 36; 32, рис. 20 на с. 83; 1, рис. 3 на с. 492] (рис. 8). Во всяком случае, «внутреннее боковое» положение этой лопасти не всегда является исходным, а «генетическая связь» ее с внутренней (дорсальной, по Руженцеву) лопастью ничем не доказана.

Второе требование, выдвинутое Руженцевым, не совсем понятно. Если под этим понимать стремление отразить формулой последовательность появления и характер каждого зубца и насечки в лопастях и седлах, то оно для сложных перегородочных линий практически невыполнимо, да, по существу, и не нужно, так как мелкие особенности их не имеют систематиче-

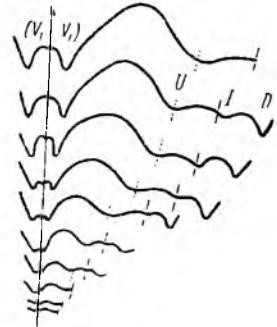


Рис. 8. Схема онтогенетического развития перегородочной линии рода *Timanoceras*, показывающая возникновение внутренней боковой лопасти на шве (по Богословскому [1, с. 412, рис. 3]). Индексация по Руженцеву (см. рис. 5, 6).

ского значения и нередко отражают лишь индивидуальные черты. Основной смысл формул заключается в возможности наглядно отразить различия в направлениях и в общем ходе развития перегородочных линий, на базе чего устанавливаются родственные связи и выявляются филогенетические ряды. Главное требование к ним — максимально возможная простота, ясность и удобочитаемость. В свое время формулы, предложенные Нётлингом, были отвергнуты именно из-за их громоздкости и трудной читаемости. Формулы, составленные по системе Ведыкина — Шиндевольфа, имеют в этом отношении несомненное преимущество перед формулами Нётлинга.

Правда, формулы, приводимые Шиндевольфом, дают возможность хорошо различать и классифицировать лишь относительно крупные систематические категории до семейства и подсемейства включительно. Стремление отразить теми же формулами различия между более низкими категориями — родами и тем более видами — далеко не всегда оправдано. По крайней мере, у юрских и меловых аммонитов принципиальные различия в строении перегородочной линии между родами нередко, а между видами почти всегда отсутствуют или выявляются лишь на поздних стадиях онтогенеза при очень сложном рисунке линии. Попытки отразить их общими формулами приводят к весьма громоздким построениям, которые трудно усваиваются. Примером может служить формула, приведенная А. А. Шевыревым для рода *Garniericeras* [17, с. 71]:

$$(V_{1.2}V_{1.1}V_1^1V_1^1V_{1.1}V_{1.2})UU^1U_1^2U_1^3U_1^4U_1^5 : U_1^5U_1^4U_1^3U_1^2ID.$$

Различия между такими сложными линиями значительно проще выразить словесной характеристикой.

Одним из своих достижений В. Е. Руженцев считает также [16, с. 11] то, что «генетические названия основных лопастей приведены в максимальное соответствие со старыми, проверенными, прочно во-

шедшими в палеонтологическую литературу названиями» и что «пять лопастей получили обычные традиционные названия и только для одной омнилатеральной пришлось ввести новое обозначение». Та же мысль высказана А. А. Шевыревым [18, с. 26], по словам которого, «предложенные В. Е. Руженцевым термины и символы... почти не отступают от давно сложившихся традиционных названий, которые употребляли виднейшие палеонтологи прошлого и текущего столетий». Все это выглядит по меньшей мере странно. Три из пяти «традиционных» названий в приданном им Руженцевым значении (наружная латеральная, умбональная и внутренняя латеральная) заимствованы из морфологической системы обозначений, действительно применявшейся некоторыми палеонтологами, изучавшими позднепалеозойских аммоноидей, но базирующейся на ошибочном отождествлении с первичной боковой лопастью элемента, возникшего позднее в наружном седле. А два других (вентральная и дорсальная лопасти), хотя и употреблялись рядом палеонтологов в таком значении, противоречат первоначальной трактовке этих терминов, и использование их отвергалось с достаточным основанием многими видными учеными — Э. Зюссом, К. фон Циттелем, А. П. Карпинским, М. Неймайром и др. Они, судя по работе Г. Мутвея [26], не соответствуют и действительному положению брюшной и спинной сторон у животных. Все эти названия никак не могут считаться «традиционными». Что касается предложенного В. Е. Руженцевым нового термина «омнилатеральная лопасть», то он излишен, поскольку этот элемент не является чем-то особенным, заслуживающим выделения под специфическим названием, и для него давно существует другой термин, а именно «латеральная лопасть».

В. Е. Руженцев [14, с. 155], а вслед за ним А. А. Шевырев [18, с. 25] утверждают, что введение О. Г. Шиндевольфом цифровых индексов для металопастей «сильно затрудняет» (по Шевыреву) или «невероятно осложнило бы» (по Руженцеву) составление формул у высокоорганизованных аммоноидей. Конечно, введение таких индексов в систему индексации Руженцева, построенную на иных началах, невозможно. Однако непосредственное сравнение двух способов обозначений показывает, что система Шиндевольфа с применением только одной группы цифровых обозначений проще, чем система Руженцева с двумя группами цифровых индексов — сверху и внизу.

Преимущество терминологии Шиндевольфа заключается прежде всего в том, что генезис вторичного элемента (происхождение его из седла или лопасти) виден уже из буквенного символа и для него не нужно вводить дополнительных индексов. Это, а также выделение особым знаком сутуральной лопасти делает формулы, построенные по

Таблица 3

Название рода	Формулы перегородочных линий, составленные	
	по системе Шиндевольфа	по системе Руженцева
<i>Phylloceras</i>	$ELU_2U_3(U_4=S)U_1I$	$(V_1V_1)UU^1U^3U^4U^6U^7U^9U^{11}U^{12}U^{13} : U^{10}U^8U^5U^2ID$
<i>Hammatoceras</i>	$ELU_2U_3U_4 : U_{1v}U_{1d}I$	$(V_1V_1)UU^1U^2U^3 : U^4I_1I_2D$
<i>Cadoceras</i>	$ELU_2U_3U_4 : U_5U_1U_nI$	$(V_1V_1)UU^1U^2U_3U^4 : U^3II^1D$
<i>Kosmoceras</i>	$ELU_2U_3U_4U_1U_nI$	$(V_1V_1)UU^1I_1I_2I_3 : I^4I_1I^1D$
<i>Perisphinctes</i>	$ELU_2U_3(U_4=S)U_{1v}U_{1d}I$	$(V_1V_1)UU^1U_1^2 : U_1^2ID$
<i>Craspedites</i>	$ELU_2U_3(U_4=S)U_{1v}U_{1d}I$	$(V_1V_1)UU^1U_1^2U_1^3U_1^4U_1^5 : U_1^5U_1^4U_1^3U_1^2ID$
<i>Chelonoceras</i>	$EL_vL_d : U_dI$	$(V_1V_1)UU_2U_1^2 : I_1D$
<i>Acanthohoplites</i>	$ELU_{v-v}U_{v-d} : U_dI$	$(V_1V_1)UU^1U^2U^3 : ID$

Примечание. В формулы, составленные по системе Шиндевольфа, введено двоеточие для линии шва, заимствованное из системы Руженцева.

принципам, предложенным Ведекиндом и Шиндевольфом для сложных перегородочных линий юрских и меловых аммонитов, более простыми и легче читаемыми, чем формулы, составленные по системе Руженцева. Сказанное можно иллюстрировать следующей таблицей (табл. 3), заимствованной (в сокращенном виде) из работы Кульмана и Видманна [23, с. 21].

Излишняя сложность формул, построенных по системе Руженцева, привела применяющую его термины И. А. Михайлову к отказу от употребления для некоторых меловых аммонитов двух групп цифровых индексов, замене их одной группой буквенных индексов [7, с. 93] и введению в систему обозначений Руженцева символа сутуральной лопасти, которая, однако, трактуется ею несколько иначе, чем предложил Ведекинд [8, с. 54, 55].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный сравнительный анализ не показывает преимуществ терминологической системы В. Е. Руженцева перед ранее разработанной системой Р. Ведекинда и О. Г. Шиндевольфа. Наоборот, она во многих отношениях уступает последней. Принципы классификации в ней менее последовательны и в теоретическом отношении более уязвимы, составленные в соответствии с ней формулы более сложны и труднее воспринимаются, а предложенная система терминов находится в полном разрыве со всем, что было достигнуто в этом отношении раньше, и строится как бы на пустом месте. Все это, наряду с учетом приоритета, является достаточным основанием для того, чтобы отклонить предложенную В. Е. Руженцевым терминологию и принять более последовательную, убедительно аргументированную и проверенную на практике терминологию Ведекинда — Шиндевольфа. Важно то, что один из создателей этой терминологии, О. Г. Шиндевольф, посвятивший проблеме ее разработки более 45 лет жизни, убедительно показал возможность ее применения для всех стадий развития филогенетического ствола аммоноидей — от примитивных раннедевонских агониатитов до наиболее эволюционировавших аммонитов юры и мела.

Следует отметить, что терминология Ведекинда — Шиндевольфа разрабатывалась постепенно и по мере получения новых данных по ранее детально не изученным группам в нее вносились те или иные уточнения и дополнения, а в применении к отдельным группам аммоноидей — и изменения. И в настоящем виде далеко не все вопросы, связанные с применением этой терминологии к разным группам, полностью разрешены. Рассмотрение этих вопросов и конкретные предложения по применению терминологии к некоторым группам аммонитов выходят за рамки настоящей статьи.

Автор благодарит А. А. Атабеяна, В. Н. Верещагина, А. Н. Иванова, Л. Д. Кипарисову, Г. Я. Крымгольца и И. А. Михайлову за замечания, сделанные ими при просмотре рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богословский Б. И. К вопросу о классификации агониатитов. — «Докл. АН СССР», 1957, т. 116, № 3.
2. Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. 1. Агониатиты. — «Труды ПИН АН СССР», 1969, т. 124.
3. Дагис А. А. К терминологии лопастной линии мезозойских аммоноидей. — «Геология и геофизика», 1966, № 7.
4. Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа (литочератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды). Изд-во МГУ, 1956.
5. Иванов А. Н. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras*. — В кн.: Сб. трудов по геологии и палеонтологии. Сыктывкар, 1960.

6. Карпинский А. П. Об аммонях артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. — «Зап. Русского минер. о-ва», 1889, сер. 2, т. 9.
7. Михайлова И. А. Об онтогенезе двух видов рода *Hoplites* Neumayr (*Ammonoidea*, *Hoplitaceae*). — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1973, т. 18, вып. 3.
8. Михайлова И. А. Об онтогенезе четырех видов рода *Cleoniceras* Ragona et Bonagelli (*Hoplitaceae*, *Ammonoidea*). — «Вестн. МГУ. Геология», 1973, № 3.
9. Попов Ю. Н. Терминология элементов септальной сутуры аммоноидей. — «Ежегодн. ВПО», 1965, т. 17.
10. Руженцев В. Е. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов. — «Труды ПИН АН СССР», 1949, т. 20.
11. Руженцев В. Е. Систематика и эволюция семейства *Pronoritidae* Frech. и *Meddicottitidae* Karpinsky. — «Труды ПИН АН СССР», 1949, т. 19.
12. Руженцев В. Е. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1957, т. 32, вып. 2.
13. Руженцев В. Е. Некоторые вопросы классификации аммоноидей — «Палеонтол. журн.», 1960, № 1.
14. Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. — «Труды ПИН АН СССР», 1960, т. 83.
15. Руженцев В. Е. Надотряд *Ammonoidea*. Аммоноидей. Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Т. 1. Моллюски — головоногие. М., Изд-во АН СССР, 1962.
16. Руженцев В. Е. К вопросу о терминологии лопастной линии аммоноидей. — «Палеонтол. журн.», 1964, № 3.
17. Шевырев А. А. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1960, т. 35, вып. 1.
18. Шевырев А. А. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей. — «Палеонтол. журн.», 1962, № 2.
19. Шиманский В. Н. Надотряд *Bacritroidea*. Бакритроидей. — В кн.: Основы палеонтологии. Т. 1. Моллюски — головоногие. М., Изд-во АН СССР, 1962.
20. Buch L. von. Note sur les Ammonites. — «Annales des Sciences naturelles», Paris, 1829, t. 17.
21. Diener C. Einiges über Terminologie und Entwicklung der Lobenelemente in der Ammonitensutur. — «Centralblatt für Miner., Geol. u. Paläontol.», 1916, № 23, 24.
22. Diener C. Über Ammoniten mit Adventivloben. Wien, 1917.
23. Kullmann J., Wiedmann J. Significance of suture in phylogeny of *Ammonoidea*. — «Univers. of Kansas Paleontol. Contrib.», 1970, paper 47.
24. Miller A. K. Devonian Ammonoids of America. — «Geol. Soc. Amer.», 1938, spec. paper 14.
25. Mojsisovics E. von. Das Gebirge von Hallstatt. 1. Die Mollusken-Faunen des Zlambach- und Hallstätter-Schichten. — «Abh. Geol. Reichsanstalt», Wien, 1878, Bd 6.
26. Mutvei H. On the relations of the principal muscles to the shell in *Nautilus* and some fossil Nautiloids, with taxonomic appendix. — «Arkiv för Miner. ogh Geol.», Stockholm, 1957, Bd 2, № 10.
27. Noetling Fr. Untersuchung über den Bau der Lobenlinie von *Pseudosagoceras multilobatum*. — «Palaeontographica», 1905, Bd 51, Lief. 5—6.
28. Noetling Fr. Die Entwicklung von *Indoceras baluchistanense* Noetling. Ein Beitrag zur Ontogenie der Ammoniten. — «Geol. u. Paläontol. Abh.», N. F., Jena, 1906, Bd 8 (12).
29. Orbigny A. de. Paléontologie Française, Terrains crétacés. T. 1. Paris, 1840—1842.
30. Pictet F. J., Campiche G., Tribolet G. de. Description des fossils du terrain crétacé des environs de Sainte-Croix. P. 1. Genève, 1858—1860.
31. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. — «Abh. Preuss. Geol. Landesanstalt», N. F., 1929, H. 115.
32. Schindewolf O. H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiated Cephalopoden. — «Abh. Preuss. Geol. Landesanstalt», N. F., 1933, H. 148.
33. Schindewolf O. H. Zur Morphogenie und Terminologie der Ammonitenlobenlinie. — «Paläontol. Z.», Jena, 1951, Bd 25, № 1/2.
34. Schindewolf O. H. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. — «Bull. Museum of Comparative Zoology at Harvard College», Cambridge, 1954, vol. 112, № 3.
35. Schindewolf O. H. Über Lobenlinie der *Ammonoidea*. — «Neues Jb. für Geol. u. Paläontol.», Stuttgart, 1954, H. 3.
36. Schindewolf O. H. Die Lobenlinie in System der *Ammonoidea*. — «Neues Jb. für Geol. u. Paläontol.», Stuttgart, 1957, H. 10.
37. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 1, 4—7. Wiesbaden, 1961—1968.
38. Schindewolf O. H. Zur sowjetrussischen Terminologie der Lobenlinie. — «Neues Jb. für Geol. u. Paläontol.», Stuttgart, 1963, H. 8.

39. Schmidt H. Über Goniatiten — eine Revision ihrer Systematik mit Beifügung neuer Beobachtungen. — «Centralblatt für Miner., Geol. u. Paläontol.», Stuttgart, 1921, № 17.
40. Schmidt H. Die Carbonischen Goniatiten Deutschlands. — «Jb. Preuss. Geol. Landesanstalt», Berlin, 1924, Bd 45.
41. Schmidt H. Prolobites und die Lobenentwicklung bei Goniatiten. — «Paläontol. Z.», Stuttgart, 1952, Bd 26, № 3—4.
42. Suess E. Über Ammoniten (Erste Abteilung). — «Sitzungsber. mathem.-naturwiss. Kl. Akad. Wissensch», Wien, 1865, Bd 52, Abt. 1.
43. Waagen W. Jurassic fauna of Cutch. The Cephalopoda. — «Palaeontol. Indica», 1873, ser. 9, vol. 1, p. 1; 1875, p. 2—3.
44. Wedekind R. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. — «Centralblatt für Miner., Geol. u. Paläontol.», Stuttgart, 1916, № 8.
45. Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). Mit Ausschluss der Mimoceratidae, Glyphioceratidae und Prolecanitidae. — «Paleontographica», Stuttgart, 1918, Bd 62, Lief. 3—4.
46. Westermann G. E. G. The terminology of the Ammonoid septal suture. — «J. Paleontol.», 1964, vol. 38, № 5.
47. Wiedmann J. Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten. — «Paläontol. Z.», 1963, Bd 37, № 1—2.
48. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoiten. Ein Überblick. T. 1, 2. — «Neues Jb. für Geol. u. Paläontol.», Stuttgart, 1966, Bd 125, H. 1—3, Bd 127, H. 1.
49. Wiedmann J. Probleme der Lobenterminologie. — «Eclogae Geol. Helvetiae», Basel, 1970, vol. 63, № 3.
50. Zittel K. von. Cephalopoda. — In: Handbuch der Paläontologie. Bd 2. München u. Leipzig, 1884.