

являющимся существенным компонентом фауны, мы не придаем высокого таксономического ранга — выше семейственной категории или даже рода. Сходная картина повторяется и в поздней перми. Эти интервалы геологического времени относятся к сравнительно кратким промежуткам времени великого вымирания органического мира, что хорошо выражено и у фораминифер.

Итак, из приведенных примеров оценки рангов высших таксонов на основе фаунистического принципа явствует, что принцип включает также элементы анализа стадийности эволюционных этапов и фаз развития экологических систем и палеобиосфер.

Abstract

It is shown that parallel with the main morphological and history-geological evolutionary principles, faunistical principle is also important for the classification of Paleozoic foraminifers. On the basis of faunistical principle taxonomic position of the superorder Ammodiscoida and the family Semitextulariidae is considered.

ЛИТЕРАТУРА

Основы палеонтологии. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.
Поляков Б.В. Развитие и распространение девонских фораминифер. М.: Наука, 1979. 172 с.

Рейтлингер Е.А. Об одном палеонтологическом критерии установления границ нижнекаменноугольного отдела по фауне фораминифер // *Вопр. микропалеонтологии*. 1963. Вып. 7. С. 22—56.

Фурсенко А.В. Основные этапы развития фауны фораминифер в геологическом прошлом // *Тр. Ин-та геол. наук АН БССР*: 1958. Вып. 1. С. 10—29.

УДК 563.12

Н.И. Маслакова

КРИТЕРИИ ВЫДЕЛЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ ФОРАМИНИФЕР

В настоящее время отсутствует единое представление о таксономическом ранге и системе фораминифер. Имеется несколько точек зрения относительно объема этой группы: от отряда или подкласса до подтипа и даже типа. Соответственно по-разному выглядят и классификации фораминифер, предлагаемые различными авторами.

До недавнего времени в практике микропалеонтологии использовались в основном две системы фораминифер: советская и американская. Первая из них, разработанная коллективом авторов, была опубликована в "Основах палеонтологии" (1959). В подклассе фораминифер были выделены 13 отрядов: Allogromiida, Astrorhizida, Ammodiscida, Endothyrida, Fusulinida, Textulariida, Ataxophragmiida, Miliolida, Lagenida, Rotaliida, Nummulitida, Buliminida, Heteroheliciida. Все эти отряды в том или ином объеме принимаются до сих пор советскими микропалеонтологами. Основным недостатком этой

классификации, с нашей точки зрения, является недоучет данных по микроструктуре стенки раковины у секреторных известковых форм. Поэтому отряды *Astrorhizida*, *Ammodiscida*, *Textulariida* являются сборными группами за счет включения в них фораминифер как с агглютинированной раковинной, так и с секреторной известковой (микрогранулярной по микроструктуре) у палеозойских форм. Кроме того, не придавалось большого таксономического значения экологическому критерию. Поэтому роталииды и гетерогелициды включали как бентосные, так и планктонные фораминиферы.

Американская система фораминифер была предложена А.Р. Лебликом и Х. Тэппен и опубликована в "Treatise on Invertebrate Paleontology" (1964). Отряд фораминифер включал пять подотрядов: *Allogromiina*, *Textulariina*, *Fusulinina*, *Miliolinina*, *Rotaliina*. Кроме химического состава и способа образования раковины, авторы использовали при выделении этих таксонов структуру стенки раковины. Эти морфологические признаки зависят от свойств цитоплазмы и отражают секреторную способность организма. Они, несомненно, должны использоваться в качестве основных при выделении самых крупных таксономических групп. Поэтому в 1974 г. мы предложили перечисленные выше пять подотрядов американской классификации рассматривать в качестве надотрядов подкласса фораминифер, объединяющих выделенные в основах палеонтологии 13 отрядов.

В последние десятилетия благодаря появлению новых методов более-глубокого изучения одноклеточных животных (электронная микроскопия, биохимия, молекулярная биология) были получены новые данные об их клеточных структурах, вызвавшие необходимость пересмотра всей системы простейших животных. Специальным Комитетом по систематике и эволюции простейших животных под председательством Н.Д. Левайнаа (США), созданным по решению Международного конгресса протозоологов (Нью-Йорк, 1977) в 1979 г. была опубликована новая ревизионная классификация этой обширной группы. В этой системе, несмотря на повышение ранга таксонов многих групп, фораминиферы рассматриваются в соответствии с представлениями американских исследователей Леблика и Тэппен в объеме отряда, включающего те же, что и в "Treatise...", пять подотрядов.

В 1980 г. вышел из печати сборник статей группы ленинградских зоологов, которые внесли в систему простейших некоторые изменения, продолжив тенденцию повышения таксономического ранга различных групп. Они предложили рассматривать в качестве самостоятельных типов саркодовые и жгутиковые. В ленинградском сборнике фораминиферы ревизовала В.И. Михалевич (1980). Она подняла их до подтипа, выделив в нем 3 надкласса, 4 класса, 6 подклассов, 6 надотрядов и 38 отрядов, увеличив их число несколько позднее (в 1981 и 1983 гг.) до 49. В основу выделения надклассов (*Tectinifera*, *Silicinigera*, *Calcifera*) автором был положен химический состав стенки: органический, кремневый, известковый. Выделение в пределах каждого подкласса более низких таксонов

(классов, подклассов, надотрядов) основано на способе образования стенки раковины (из посторонних частиц или разного способа кристаллизации и укладки кристаллов кальцита); отряды выделяются по типу строения раковины. Не останавливаясь на разборе всей классификации, которая во многом является спорной, отметим лишь, что выделение надкласса *Silicinifera* (формы с кремневой раковинной) не обосновано; эти формы характеризуются агглютированной раковинной на органической основе (агглютинат представлен тонкозернистыми частицами кварца). Вызывает также возражение объединение агглютинирующих форм вместе с секреторными известковыми в один высший таксон — надкласс *Calcifera*, который объединяет 4 класса; *Textulariata*, *Miliolata*, *Rotaliata*, *Globigerinata*. Выделение планктонных форм в качестве самостоятельного крупного таксона является несомненной заслугой автора.

В 1984 г. Лебликом и Тэппен был опубликован новый вариант надродовой классификации фораминифер. Работа содержит новейшие сведения по различным группам, полученные в результате ревизии материала, появившегося в течение прошедших после опубликования "Treatise..." двух десятилетий. Фораминиферы по-прежнему принимаются в ранге отряда и подразделяются не на 5, как ранее, а на 12 подотрядов: *Allogromiina*, *Textularina*, *Fusulinina*, *Involutinina*, *Miliolinina*, *Silicoloculina*, *Spirillinina*, *Lagenina*, *Robertinina*, *Globigerinina*, *Rotaliina*, *Carterinina*.

Для характеристики подотрядов, помимо химического состава, способа образования и структуры стенки, использованы также минеральный состав стенки у секреторных известковых форм (кальцитовый или арагонитовый) и образ жизни (бентосный или планктонный), по возможности принимаются во внимание данные по цитологии и жизненным циклам фораминифер. Большинство из перечисленных таксонов, как будет показано ниже, нами принимается также в качестве высших таксономических единиц. Исключение составляют *Involutinina* и *Robertinina*, *Silicoloculina* и *Carterinina*. Первые два подотряда характеризуются арагонитовым составом раковины, который, по нашему мнению, должен использоваться при выделении таксонов не самого высокого ранга. Стенка раковины силиколокулин состоит из опаловых спикул, робертинин — из известковых спикул. Авторы полагают, что она секреторная. Нам представляется, что стенка раковины у этих фораминифер является агглютированной, состоящей в первом случае, по видимому, из щетинок диатомовых водорослей, во втором — из мелких склеритов восьмилучевых кораллов; поэтому их следует помещать в текстуляриины.

Предпринятый нами анализ давно известных и новых материалов по фораминиферам позволил предложить несколько отличающийся от опубликованных ранее вариант классификации этой группы на уровне высших таксонов. Согласно предложенной системе, фораминиферы рассматриваются в ранге класса типа саркодовых. В составе класса выделяются восемь подклассов и 29 отрядов. При построении системы использовалась совокупность всех возможных

критериев, т.е. морфологического, онтофилогенетического, геохронологического и экологического, которые определяют сочетание признаков, свойственных тому или иному таксону. Ниже приводится предлагаемая классификация фораминифер и положение их в общей системе простейших.

Царство Protista

Подцарство Protozoa Goldfuss, 1818

Тип Sarcodina Dujardin, 1838

Класс Foraminifera d'Orbigni, 1826

Подкласс Allogromiata Fursenko, 1958

Отряд Allogromiida Fursenko, 1858

Подкласс Textulariata Mikhalevich, 1980

Отряды Astrorhizida Lankester, 1885

Ammodiscida Fursenko, 1958

Lituolida Lankester, 1885

Rzehakinida Saidova, 1981

Trochamminida Saidova, 1981

Textulariida Lankester, 1885

Ataxophragmiida Fursenko, 1958

Orbitolinida ord. nov.

Подкласс Fusulinata subcl. nov.

Отряды Parathuramminida Mikhalevich, 1980

Moravamminida ord. nov.

Nodosinellida ord. nov.

Endothyrida Fursenko, 1958

Palaeotextulariida Hohenegger et Piller, 1975

Fusulinida Wedekind, 1937

Involutinida Hohenegger et Piller 1977

Подкласс Miliolata Saidova, 1981

Отряды Cornuspirida Jirovec, 1953

Soritida Saidova, 1981

Miliolida Delage et Herouard, 1896

Alveolinida Mikhalevich, 1980

Подкласс Spirillinata subcl. nov.

Отряд Spirillinida Hohenegger et Piller, 1975

Подкласс Lagenata subcl. nov.

Отряды Lagenida Lankester, 1885

Polymorphinida Mikhalevich, 1980

Подкласс Rotaliata Mikhalevich, 1980

Отряды Rotaliida Lankester, 1885

Buliminida Fursenko, 1958

Orbitoidida Baschkirov et Antonischin, 1974

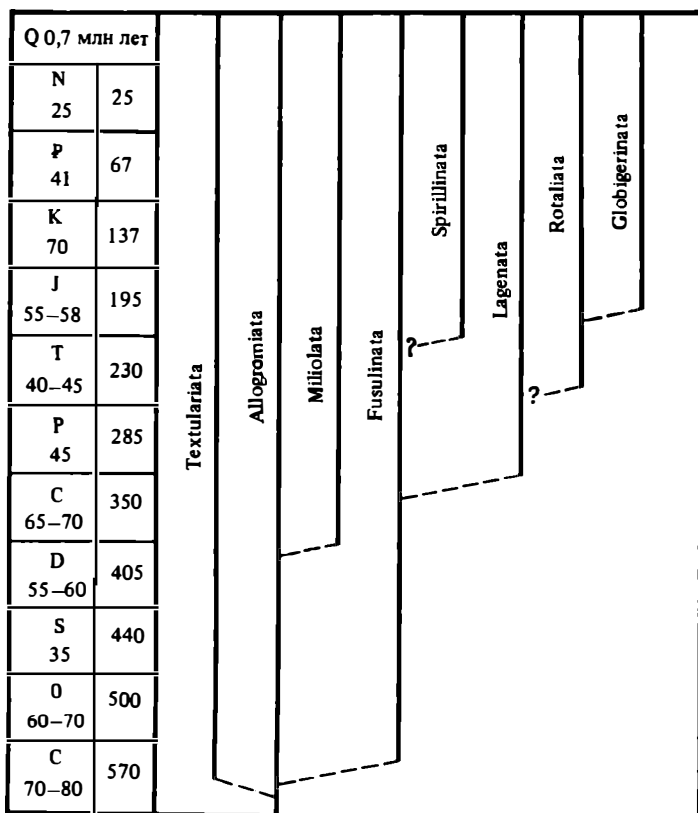
Nummulitida Lankester, 1885

Подкласс Globigerinata Mikhalevich, 1980

Отряды Globigerinida Lankester, 1885

Heterohelicida Fursenko, 1958

Основой классификации фораминифер по-прежнему остается морфология раковины, поскольку, судя по имеющимся, хотя и весьма



Филогенетическая схема фораминифер

немногочисленным данным по цитологии и жизненным циклам, прогрессивное усложнение мягкого тела сопровождалось в эволюции этой группы многообразием и усложнением строения раковины. Наиболее важными признаками, положенными в основу выделения подклассов, являются определяемые природой цитоплазмы химический состав, способ образования и микроструктура стенки раковины. По химическому составу и способу образования стенка раковины может быть органическая, агглютинированная (из посторонних частиц, удерживаемых органической основой, которая у многих форм частично или полностью биоминерализована) или секреторная известковая, образованная путем биоминерализации органической матрицы. У секреторных известковых раковин достаточно четко выделяются четыре типа микроструктуры: микрогранулярная, игольчатая, монокристаллическая и призматическая. Первые две микроструктуры относятся к индуцирующему типу, другие две — к матрицирующему. В качестве дополнительных признаков при выделении подклассов использованы такие особенности строения секреторных известковых раковин, как отсутствие или наличие и характер пористости

в стенке раковины, наличие канальной системы у специализированных форм, особая форма камер, специфический характер устья, образ жизни (экологический тип: бентосный или планктонный). Приняты во внимание данные по цитологии (особенности ядерного аппарата, присутствие в цитоплазме планктонных форм везикулярного ретикулума и криптосом), а также особенности жизненных циклов и характер гамет.

Для характеристики отрядов использовано сочетание таких признаков, как отсутствие или наличие септации (однокамерные, двухкамерные и многокамерные раковины с учетом вторичного появления однокамерных форм у многих секреторных известковых фораминифер), тип строения раковины или определенное сочетание их, преобладающий характер устья, форма камер, наличие канальной системы, характер ранних стадий онтогенеза. При этом учитывалось, что таксономическое значение некоторых морфологических признаков не оставалось постоянным, а менялось в ходе исторического развития фораминифер (обычно повышалось).

В заключение приводится схема филогенетического развития фораминифер на уровне подклассов (см. рисунок).

Abstract

The class Foraminifera includes 8 subclasses and 29 orders. The criteria used for their establishing are morphological, onto-phylogenetic, geochronological, ecological; chemical composition, mode of forming of the shell-wall and its microstructure are also important for the subdivision into subclasses.

ЛИТЕРАТУРА

Михалевич В.И. Систематика и эволюция фораминифер в свете новых данных по их цитологии и ультраструктуре // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1980. Т. 94. С. 42—61.

Основы палеонтологии: Справ. для палеонтологов и геологов СССР. Общая часть. Простейшие. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 482 с.

Loeblich A.R. Jr. Tappan H. Suprageneric classification of the Foraminiferida (Protozoa) // *Micropaleontology*. 1984. Vol. 30. P. 1—70.

Treatise on invertebrate paleontology. Wash. (D.C.); Lawrence: Geol. Soc. Amer. and Univ. Kans. press, 1964. Pt C: Protista 2, Vol. 1, 2. 900 p.