

кинской свиты. Для того чтобы сделать более убедительные выводы о возрасте и условиях формирования этих отложений, требуется провести дополнительные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баранова Ю. П., Карташова Г. Г., Конищев В. Н. Континентальный палеоген и неоген севера Средней Якутии. — В кн.: Континент. третичн. толщи Северо-Востока Азии. Новосибирск, 1979, с. 7—21. 2. Иванов О. А., Баркова М. В. Этапы развития растительности в эоплейстоцене на территории Яно-Инди-гирской низменности. — В кн.: Пробл. изучения четвертичного периода. М., 1972, с. 290—292. 3. Шер А. В., Гитерман Р. Е., Зацепин В. С., Киселев С. В. Новые данные о кайнозойских отложениях Колымской низменности. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1977, № 5, с. 69.

Поступила в редакцию
19.05.80

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1982, Т. 57, ВЫП. 4

УДК 564.5+594.5:005

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ СОВРЕМЕННЫХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

К. Н. Несис

История системы современных головоногих моллюсков начинается с выделения этого класса Ж. Кювье [26]. У К. Линнея головоногих не было: в 12-м издании «Системы природы» [51] кальмар, каракатица и осьминог рассматривались как виды рода *Sepia* в классе *Vermes* и отряде *Mollusca*, а наутилус, спинула и аргонавт — как виды родов *Nautilus* и *Argonauta* отряда *Testacea* того же класса *Vermes*, хотя Линней и отметил, что в раковине аргонавта живет «животное *Sepia*». Основа системы головоногих была заложена в последние годы XVIII в. и в первую четверть XIX в. трудами Ж. Кювье, Ж.-Б. Ламарка [47], Л. Боска [24], У. Лича [48, 49], Ш. Лесюэра [50] и А. Бленвийя [22] и приведена в порядок А. д'Орбиньи [35, 57, 58]. Она продержалась почти неизменной более 40 лет, пока новые данные, и в особенности сборы глубоководных экспедиций, открывшие ранее неведомый мир головоногих — обитателей глубин Мирового океана, не заставили пересмотреть ее: это было сделано в 1880-х гг. А. Верилем [86], Я. Стенструпом [77] и У. Хойлем [43]. Система Хойля [43] оказывала воздействие на специалистов до конца 1920-х гг. Новая коренная ревизия системы головоногих предпринята во 2-й половине 1910-х и в 1920-х гг. Г. Гримпе, Й. Тиле, А. Нэфом и Г. Робсоном [41, 54, 55, 63, 83]. Эта ревизия была итогом последовательного применения классической геккелевой триады: сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Сложившаяся к началу 1930-х гг. система претерпела с тех пор лишь небольшие изменения. Г. Пикфорд [60, 61] доказала, что *Vampyroteuthidae* — это самостоятельный отряд *Vampyromorpha*, промежуточный между *Decapoda* и *Ostropoda*. В связи с этим и под прямым влиянием работ А. Нэфа [55, 56] отряд *Decapoda* был упразднен [44, 76]. Работа Елецкого [44] навела «последний лоск» на систему колеонидей, после нее единственным добавлением стало возрождение [13] старого [79], но не принятого [25, 44, 55, 83] представления об особом положении спинулы среди каракатиц.

	Robson, 1929—1932 [63]	Thiele, 1934 [83]	Кондаков, 1940 [9]	Основы палеонтологии, 1958 [16]	Беклемишев, 1964 [1]	Müller, 1965 [53]	Федотов, 1966 [19]	Jeletzky, 1966 [44]	Друщак, 1974 [5]	Götting, 1974 [39]	Несжс, 1974 [13]	Старобогатов, 1976 [18]	Voss, 1977 [87]	Floroni, 1981 [36]
Cephalopoda	...	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл	кл
Nautiloidea	...	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	отр	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл
Coleoidea	...	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	н/о	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл	п/кл
Decapoda	...	отр	отр	отр	отр	отр	н/о	—	—	—	—	—	—	н/о
Sepiida	...	тр	п/о	п/о	...	п/о	отр	отр	отр	отр	отр	отр	отр	2 отр
Spirulina	...	сем	сем	сем	...	сем	...	сем	...	сем	п/о	...	сем	сем
Sepiina	...	с-ва	с-ва	с-ва	...	сем	...	с-ва	...	с-ва	п/о	...	с-ва	2 отр
Teuthida	...	—	п/о	п/о	...	п/о	отр	отр	отр	отр	отр	—	отр	отр
Myopsida	...	тр	тр	п/о	...	п/о	п/о	отр	п/о	п/о
Oegopsida	...	тр	тр	п/о	...	п/о	п/о	отр	п/о	п/о
Vampyromorpha	п/о	тр	тр	сем	отр	—	отр	п/о	—	отр	отр	отр	отр	отр
Octopoda	отр	отр	отр	отр	отр	отр	отр	отр	отр	отр	отр	—	отр	н/о, отр
Cirrata	п/о	п/о	п/о	п/о	п/о	...	п/о	п/о	отр	п/о	п/о
Incirrata	п/о	п/о	п/о	п/о	п/о	...	п/о	п/о	отр	п/о	п/о
Bolitaenoidea	тр	тр	тр	п/с	п/с	...	—	—
Octopodoidea	тр	тр	тр	п/с	п/с	...	—	—
Argonautoidea	тр	тр	тр	п/с	п/с	...	—	—

Сокращения: кл — класс, н/о — надотряд, н/с — надсемейство, отр — отряд, п/кл — подкласс, п/о — подотряд, п/раз — подраздел, п/с — подсемейство, п/сер — подсерия, псц — подсекция, разд — раздел, с-ва — семейства, сем — семейство, сер — серия, т-бы — трибы, тр — триба.

Условные обозначения: — — таксон не выделяется, ... — таксон не рассматривается.

Синонимия макротаксонов современных головоногих моллюсков

Класс

Cephalopoda Cuvier, 1797

Siphonopoda Lankester, 1877

Подкласс

Tetrabranchiata Owen, 1836
Tentaculifera d'Orbigny, 1840
Nautiloidea Agassiz, 1847

Ectocochlia Schwarz, 1894
Tomochonia Haeckel, 1896
Protocephalopoda Grimpe, 1922
Lateradulata Lehmann, 1969
Nautiloidea Agassiz, 1847

Отряд

Decapoda Leach, 1817
Decacerata Blainville, 1818
Sepiacea Blainville, 1818
Sepiaephora Gray, 1821
Decacera Blainville, 1824
Enterostea Berthold, 1827
Sephinia Gray, 1849
Decembrachiata Winckworth, 1932
Decabrachia Boettger, 1952

Отряд

Sepioidea Naef, 1916
Sepsiida Sweet, 1964

Отряд

Loligoidea LeSueur, 1821
Chondrophora Gray, 1849
Teuthoidea Naef, 1916
Teuthidida Sweet, 1964
Teuthida Jeletzky, 1965

Подотряд

Myopsida d'Orbigny, 1845
Myopseina Jeletzky, 1965
(Loliginacea d'Orbigny, 1845)
Loliginida Starobogatov, 1976

Подотряд

Pteroti Reinh. et Prosch, 1846
Lioglossa Lütken, 1882
Cirrata Grimpe, 1916
Cirroteuthoidea Berry, 1920
Stenotreta Joubin, 1920
Acerati Joubin, 1929
Metapinnata Sasaki, 1929
Cirromorpha Robson, 1932
Cirromorphina Jeletzky, 1965
Cirroteuthida Star., 1976

Подкласс

Dibranchiata Owen, 1836
Acetabulifera d'Orbigny, 1840
Sipoidea Agassiz, 1847
Antepedia Gray, 1849
Coleoidea Bather, 1888
Endocochlia Schwarz, 1894
Hamochonia Haeckel, 1896
Metacephalopoda Grimpe, 1922
Angusterculata Lehmann, 1969
Teutha Starobogatov, 1974
Belemnitea Starobogatov, 1976

Отряд

Octopoda Leach, 1817
Octocerata Blainville, 1818
Polypacea Blainville, 1818
Anosteophora Gray, 1821
Octocera Blainville, 1824
Octopia Gray, 1849
Octobrachiata Winckworth, 1932
Octobrachia Boettger, 1952
Octopodida Sweet, 1964
Octopida Jeletzky, 1965

Отряд

Vampyromorphae Grimpe, 1917
Eurytreta Joubin, 1920
Odontoglossa Naef, 1922
Dicerati Joubin, 1929
Protopinnata Sasaki, 1929
Vampyromorpha Robson, 1932
Vampyromorphina Jeletzky, 1965

Подотряд

Oegopsida d'Orbigny, 1845
Oegopseina Jeletzky, 1965
(Architeuthacea Pfeffer, 1900)
Architeuthida Star., 1976

Подотряд

Apteri Reinh. et Prosch, 1846
Trachyglossa Lütken, 1882
Incirrata Grimpe, 1916
Polypodoidea Naef, 1921, nec Berry,
1920
Octopodoidea Grimpe, 1925
Apinna Sasaki, 1929
Incirratina Jeletzky, 1965

Изменения рангов в системах головоногих от Линнея до наших дней иллюстрирует табл. 1. Видно, что основные группы по крайней мере прибрежных и шельфовых головоногих выделялись во всех или почти всех системах, но ранг подразделений последовательно и почти непрерывно повышался. Наиболее стабильным был ранг самого класса головоногих, но и его предлагали возвести в подтип [2, 38, 52].

Существенные изменения системы принимались систематиками не сразу, а лишь по прошествии некоторого времени — «периода привыкания» к новшеству (см. [20]).

В общем и целом система современных головоногих довольно стабильна, во всяком случае значительно стабильнее системы ископаемых головоногих. Этого нельзя сказать о номенклатуре — названиях основных подразделений. Синонимия макротаксонов современных головоногих изложена в табл. 2. Синонимов названий таксонов отрядного ранга слишком много, и процесс увеличения их количества продолжается. С введением нового синонима обычно изменяется объем таксона.

Рассмотрение табл. 1 и 2 наглядно показывает, что современная система головоногих — итог длительного исторического процесса, а не результат последовательного применения какого-либо одного принципа. Принципы систематики головоногих видны из сравнения пар синонимов названий сестринских групп. Наутилоидей отделяли от колеоидей: по числу жабер — Tetra- и Dibranchiata, по вооружению рук — Tentaculifera и Acetabulifera, по строению раковины — Ecto- и Endocochlia, по строению воронки — Tomo- и Hamochonia, по общей примитивности или продвинутости — Proto- и Metacephalopoda. Каракатиц и кальмаров отделяли от осьминогов по числу рук: Decapoda и Octopoda, по наличию и отсутствию внутренней раковины (сепион, гладиус). Миопсид и эгопсид разделяли по строению глаза. При разделении Vampyromorpha, Cirrata и Incirrata использовали строение радулы (оно лежит также в основе разделения двух из трех надсемейств Incirrata), наличие или отсутствие плавников и филламентов. Как видно, признаки для разделения таксонов подбирались каждый раз разные. Система головоногих, таким образом, операциональна и конвенциональна. Операциональна в том смысле, что определение понятий (макротаксонов) дается не в терминах субстанциальных свойств, а в терминах операций опыта. Конвенциональна в том смысле, что выбор этих операций опыта определяется соглашением между учеными, основанным на соображениях целесообразности. Но сам факт высокой стабильности системы свидетельствует, что операции опыта и соображения целесообразности работают достаточно успешно и что признаки макротаксонов, как бы условно они ни подбирались, отражают некие свойства реально существующих единиц. А это означает, что система естественная. Обсуждаем два основных вопроса: гомогенность выделяемых в системе отрядов и подотрядов и обоснованность их ранга.

Наиболее разнообразным и, следовательно, потенциально гетерогенным представляется подотряд Oegopsida. Неоднократно высказывались предположения, что разные семейства Oegopsida произошли от разных групп ископаемых колеоидей. Г. К. Кабанов [6—8] предполагает (это мнение поддержано Я. И. Старобогатовым [18]), что Onychoteuthidae, в частности Moroteuthis, — потомки белемнитов. По мнению Старобогатова [18], Thysanoteuthidae произошли от олигосепиин. В противовес взгляду о происхождении миопсид и эгопсид от общих предков, не являющихся предками каракатиц [44, 55], Д. Донован [33] полагает, что каракатицы и миопсиды произошли от Mesoteuthina (соответственно от Trachyteuthis и Teudopsis), а эгопсиды — от Pro-

toteuthina (Plesioeteuthis). Естественно, что при этом сам отряд кальмаров оказывается гетерогенным и должен быть разделен на два [18].

Неоднократно высказывались мнения, что аргонавты — это потомки аммонитов [75, 78] и что, следовательно, место осьминогов — не среди внутреннераковинных, а среди наружнораковинных рядом с наутилоидеями и аммоноидеями [75]. В то же время у циррат явно нет ничего общего с аммонитами. Соответственно этому возникло предположение о гетерогенности отряда осьминогов; Я. И. Старобогатов [18] предлагает циррат и инциррат относить даже к разным надотрядам.

Зоологи рассматривают спинулу как типичную, хотя и примитивную, каракатицу рангом не выше семейства [25, 55, 56]. Того же взгляда придерживается Ю. А. Елецкий [44]. С другой стороны, многие палеонтологи [10, 32, 33] убеждены в том, что спинула не имеет близкого общего предка с сепиями. Спирулу выводят от белемнитов [10, 32] или от *Groenlandibelidae* [33]; в последней работе Д. Донован исключает *Groenlandibelidae* из отряда каракатиц, куда это семейство включил Елецкий [44], и считает предположительным предком его и спинулы позднепалеозойских ортоцерид или бактритид (см. также [81]). Таким образом, и отряд каракатиц гетерогенен. Гомогенным можно считать лишь *Muropsida* и монотипический отряд *Vampyromorpha*.

Общее у всех этих построений в том, что они основаны на анализе и интерпретации единственного признака: скелета (гладуса, сепиона, фрагмокона) — и не рассматривают других морфолого-анатомических признаков, не говоря уже об эмбриологических. Между тем у современных головоногих очень часты случаи конвергентного сходства строения. Независимо и конвергентно формируются в разных не родственных группах крючья на руках и щупальцах (причем на руках независимо от щупалец), присоски на ротовой мембране, происходит утрата щупалец, частичное или полное срастание мантии с головой и (или) воронкой, формируются сходные типы фотофоров, сходные особенности половой системы и т. д. Естественно, что сходство захватывает и скелет: независимо в разных линиях происходит полная или частичная редукция гладуса (*Sepiolidae*, *Cranchiidae*, *Promachoteuthidae*, *Incirrata*) и формирование сходных типов строения гладуса (*Sepiolidae*, *Loliginidae*, ряд семейств *Oegopsida*). К. Ропер [66] выделил среди современных головоногих 16 типов строения внутренней раковины и отметил, что в некоторые группы входят виды, относящиеся к разным подотрядам и даже отрядам. С другой стороны, в пределах не только одного подотряда, но иногда даже одного семейства (*Sepiidae*, *Sepiolidae*, *Loliginidae*, *Lycoteuthidae*, *Cycloteuthidae*, *Cranchiidae*) встречаются виды, сильно различающиеся по строению гладуса. Анализ комплексов других признаков строения часто не обнаруживает существенных различий между формами, резко отличающимися строением гладуса. В частности, *Moroteuthis robusta* с круглым в сечении ростром гладуса, похожим на ростр белемнитов, не имеет существенных отличий в строении мягкого тела от других видов *Moroteuthis* и близкого рода *Kondakovia* с треугольным в сечении ростром гладуса, а их отличия от лишенных хрящевого ростра *Onychia*, *Onychoteuthis* и *Chaunoteuthis* не превышают различий между разными родами одного семейства. В свою очередь, это семейство *Onychoteuthidae* связано выраженными чертами сходства с *Eoplototeuthidae*, *Octopoteuthidae* и *Gonatidae*, гладус которых вовсе не похож на раковину белемнитов.

При некотором сходстве гладусов *Loligosepiidae* (в частности,

Loliginites) и Thysanoteuthidae узкие весловидные апикальные плавники и короткие, с хлыстовидными концами и парными усиками руки первых резко отличаются от чрезвычайно длинных, протягивающихся вдоль всей длины мантии ромбических плавников и мощных конических, вооруженных только присосками рук вторых. Напротив, по строению замыкательного аппарата и конечностей сем. Thysanoteuthidae близко к Ommastrephidae, которые обладают совершенно иным гладиусом, внешне более похожим на гладиус Plesiotheuthis. Можно предполагать, что сходство формы гладиусов Loligosepiidae и Thysanoteuthidae обусловлено конвергентным сходством формы каракатицеподобного тела, тогда как сходство Thysanoteuthidae и Ommastrephidae — филогенетическим родством.

Что касается аргонавтов, то они явно произошли от обычных лишенных наружной раковины донных осьминогов, и стадии этого процесса хорошо видны при сравнении Argonautidae с Alloposidae [14]. Аргонавты — наиболее специализированное семейство осьминогов [14], сходство их раковины с раковиной аммонитов — такая же конвергенция, как, например, сходство строения глаза колеоидей и рыб [59].

Я полагаю, что в настоящее время нет веских доказательств гетерогенности Oegopsida и Incirrata, Teuthida и Octopoda и рассматриваю эти группы как монофилетические. Вопрос о систематическом положении Spirulidae будет рассмотрен ниже.

При обсуждении ранга макротаксонов резонно установить фиксированные конечные точки шкалы. Верхней точкой естественно выбрать таксон Cephalopoda, придав ему ранг класса. Действительно, почти во всех классификациях головоногих моллюсков этот ранг сохраняется. Предложения считать головоногих подтипом [2, 38, 52] не основаны на сравнительном анализе плана строения разных групп моллюсков, скорее они базируются на представлении о головоногих как некоем «высшем классе», «приматах моря». К. Мангольд и П. Фиорони [52] специально подчеркивают высшую степень цефализации и церебрализации головоногих как одно из важнейших оснований для возведения их в ранг подтипа. Анализ же планов строения моллюсков [11, 62, 68, 72, 73, 88] при всем различии точек зрения разных исследователей единодушно свидетельствует о тесном родстве головоногих с моноплакофорами, хотя Э. Йохельсон [88] считает странным, что «наиболее продвинутый класс» прямо выводится от «наиболее близкого к исходной форме моллюсков».

Считать ли головоногих относящимися к подтипу Cochleophora [11], Cyrtosoma [68], Adenopoda [73], или — по-старому — к подтипу Conchifera [1, 72, 88], ясно, что выделять их в особый подтип нет достаточных оснований.

Нижней точкой шкалы естественно принять ранг семейства. Хотя многие семейства современных головоногих остро нуждаются в ревизии на родовом уровне, между исследователями существует общее согласие в отношении числа семейств и их семейственного статуса, за редкими исключениями — Lepidoteuthidae, Cirroteuthidae [13, 67, 87].

Вопрос о числе подклассов головоногих — предмет острой дискуссии. В литературе имеются схемы с двумя [1, 19, 21, 91], тремя [37, 38], четырьмя [11, 17, 73], пятью [18], шестью [80] и семью [5, 81] подклассами. Однако во всех схемах Nautilus и прочие рецентные головоногие относятся к разным подклассам.

Деление современных внутреннераковинных головоногих на Sepiida, Teuthida, Vampyromorpha и Octopoda хорошо обосновано [44, 52]. Все группы современных внутреннераковинных ведут начало от фраг-

мотейтид, которые происходят от бактритоидей [5, 14, 44]. В этом смысле современные головоногие монофилетичны. Однако как по сравнительно-морфологическим [52, 55], так и по эмбриологическим данным [23, 71], «десятиногие» головоногие — кальмары и каракатицы близки друг к другу и существенно отличаются от осьминогов. Этого было бы вполне достаточно, чтобы восстановить отряд *Decapoda*, противопоставив его отряду *Octopoda* [36], если бы не *Vampyroteuthis infernalis*, единственный вид *Vampyromorpha*, который сочетает признаки и *Decapoda*, и *Octopoda*. Ю. А. Елецкий [44], основываясь на данных Г. Пикфорд [60, 61], приводит длинный список особенностей *Vampyroteuthis*, общих с *Decapoda*, и в частности с кальмарами, и более коротких списки признаков, общих с осьминогами, примитивных (унаследованных от общих предков) и специфически вампироморфных. На этом основании Елецкий считал возможным включать вампироморф подотрядом в отряд кальмаров.

Далеко не все признаки, которые Елецкий считал общими для вампироморф и десятиногих головоногих, действительно таковы, некоторые из них, напротив, общие с осьминогами или носят общепримитивный характер. К приводимому Елецким списку необходимо добавить несколько признаков первостепенной важности [89]: филламенты вампироморф по иннервации (но не по топографическому положению) — это руки, т. е. вампиротейтис «в буквальном смысле слова десятиногое головоногое»; вампиротейтис имеет магноцеллюлярную долю мозга, свойственную декаподам и отсутствующую у осьминогов, однако у него нет свойственной декаподам и отсутствующей у осьминогов системы гигантских аксонов; нет также супрабрахиальной комиссуры, которая имеется только у осьминогов, но общая форма мозга — осьминожья. Дж. Янг [89] делает вывод: вампиротейтис представляет собой стадию на пути эволюции осьминогов от «декаподных» условий, непосредственно следующую за началом дивергенции осьминогов и декапод. Важно отметить, что примитивные плавниковые осьминоги (*Cirrata*) также сочетают некоторые признаки октопод и декапод [89].

Следовательно, «десятиновость» — скорее града, чем фила. Вывод: вампироморфы не могут быть ни включены в *Decapoda*, не исключены из них. Поэтому сохранение таксона *Decapoda* невозможно. Кальмары, каракатицы, вампироморфы и осьминоги должны рассматриваться как таксоны равного ранга, т. е. отряды. При этом кальмары и каракатицы близки друг к другу, а вампироморфы занимают промежуточное положение между ними и осьминогами.

Отряд *Sepiida* до недавнего времени не делился на подотряды, и семейство *Spirulidae* не отделялось от других (*Sepiidae*, *Sepiolidae*, *Sepiadariidae* и *Idiosepiidae*). Однако исследования Э. Дентона с соавторами [28—31] показали, что механизм регуляции плавучести у спирулы принципиально отличен от такового у сепии. Спирула «работает» на сверхосмотических концентрациях одновалентных ионов в сифональном эпителии, тогда как сепия — на обычном осмотическом механизме. В линии сепий эволюция шла сначала по пути усовершенствования раковинного механизма регуляции плавучести и приспособления его к обитанию на шельфе, но это не дало полного решения эволюционной задачи, и каракатицам пришлось пойти по тому же пути, что и кальмарам и осьминогам: по пути отказа от раковинного механизма регуляции плавучести, редукции раковины.

Этот путь отчетливо виден не только на примере семейства *Sepiolidae*, примитивные виды которого имеют гладиус и ведут донный

образ жизни, а продвинутые — лишены гладиуса и освоили мезопелагиаль, но даже на примере семейства Sepiidae, в котором также идет процесс освоения глубин с сопутствующей ему редукцией раковины [14, 15]. Напротив, спирула лучше, чем какие-либо древние или современные раковинные головоногие, освоила глубины океана. С этим связан и переход от хищничества к планктофагии с утратой радулы. Неполный успех освоения спирулой глубин обусловлен не столько конструктивными недостатками ее гидростатического механизма, сколько унаследованным от предков типом развития — донные яйца, прямое развитие и, следовательно, неизбежная приуроченность к районам океана с замкнутыми циркуляциями промежуточных водных масс. Спирула и все прочие каракатицы — это два разных направления эволюции [12, 14]. Это различие отражено в выделении подотрядов Spirulina и Sepiina [13]. Последние палеонтологические [33] и анатомические [89] данные подтверждают необходимость такого разделения. Идея о том, что каракатицы — потомки белемнитов [10, 81], в настоящее время оставлены [33].

Две группы кальмаров — миопсиды и эгопсиды — были разделены еще д'Орбиньи [35], но он включал в миопсид и всех каракатиц. А. Нэф [55] ограничил группу Muopsida только неритическими кальмарами — лолигнидами. Миопсиды и эгопсиды (неритические и океанические кальмары) весьма близки. По сути дела, единственные признаки, отделяющие всех миопсид от всех эгопсид, — строение глаза (передняя камера замкнута у миопсид и открыта у эгопсид) и наличие у самок Muopsida придаточных нидаментальных желез (хотя у Stenopterygidae из эгопсид есть образование, напоминающее придаточные нидаментальные железы). Все остальные признаки — отсутствие крючьев, строение булавы, замыкательных хрящей, гектокотилизация, непарность яйцеводов и т. д. — отделяют всех миопсид от части эгопсид или (как строение фотофоров) — часть миопсид от всех эгопсид. Это обусловлено большим морфологическим разнообразием эгопсид (23 сем.) по сравнению с миопсидами (2 сем.). Весьма важное различие — строение яйцевых кладок, но оно описано только для одного семейства миопсид и для пяти родов из трех семейств эгопсид, так что общность этого различия не доказана.

Многие признаки, отличающие миопсид от эгопсид, сближают миопсид с каракатицами. Тем не менее различия миопсид и каракатиц настолько существенны, что даже в сомнительных случаях не возникает затруднений с отнесением вида к той или иной группе. Можно думать, что черты сходства каракатиц и неритических кальмаров в значительной мере обусловлены спецификой приспособлений к обитанию в одной и той же адаптивной зоне, хотя направления эволюции у каракатиц-сепид и кальмаров-лолигинид разные [15].

Миопсиды и эгопсиды освоили разные адаптивные зоны — неритическую и океаническую, соответственно различаются и пути их эволюции [14]. Но это — сестринские группы. Их ранг — подотряды.

Различия между плавниковыми и обыкновенными осьминогами (Cirrata и Incirrata) значительно сильнее, чем между миопсидами и эгопсидами. Плавниковые осьминоги сохранили больше древних, архайчных черт, которые считаются свойственными общим предкам современных головоногих моллюсков: плавники, хрящ — остаток раковины, усики на руках и др. Но у обыкновенных осьминогов в онтогенезе закладываются плавники, раковинная железа и некоторые другие органы, отсутствующие у взрослых осьминогов [23, 69—71]. Считается, что формирование плана строения обыкновенных осьминогов —

результат ценогенетических¹ преобразований эмбриогенеза путем фетализации [23, 52, 71]. Очевидно, изменение плана строения обыкновенных осьминогов по сравнению с предковыми организмами обусловлено изменением типа их жизненных форм — переходом от бентопелагического образа жизни, свойственного плавниковым осьминогам и, вероятно, общим предкам октопод и декапод, к бентосному образу жизни Octopodidae и пелагическому — представителей других семейств Incirrata [14, 23]. Сравнение онтогенезов показывает, что резкие различия морфологии плавниковых и обыкновенных осьминогов — филогенетически относительно недавнее явление [71]. Это дает нам основание, в противовес мнению Я. И. Старобогатова [18], рассматривать Cirrata и Incirrata как подотряды отряда Octopoda.

Отряд Octopoda включает три надсемейства: Volitaenoidea (Stenoglossa) с 3, Octopodoidea (Heteroglossa) с 2 и Argonautoidea с 4 семействами; 8 из 9 семейств обыкновенных осьминогов — пелагические и 7 из них — монотипические, но единственное донное семейство Octopodidae чрезвычайно богато родами и видами. Надсемейство Volitaenoidea отличается по строению радулы — она гребенчатая (ктеноглоссная), а у Octopodoidea и Argonautoidea обычная (гетероглоссная); последнее надсемейство отличается по строению гектокотилия и способу оплодотворения: гектокотилизированная рука модифицируется целиком, начиная с поздних стадий эмбриогенеза, развивается в особом мешке и при спаривании отделяется от тела. Другим осьминогам это не свойственно. Обоснованность надсемейств [63, 84] не вызывает сомнений.

Г. Гримпе [41, 42] разделил 5 семейств каракатиц на 4 надсемейства, а 17 выделявшихся им семейств эгопсид — на 6 надсемейств. Это деление не привилось. Разделение каракатиц на Spirulina и Serpina делает их деление на надсемейства ненужным. Иное положение с эгопсидами: среди них достаточно надежно выделяется несколько групп близких семейств, в частности группы семейств, близких к Epiroteuthidae или к Chiroteuthidae, а также несколько пар близких семейств, к примеру Stenopterygidae и Bathyteuthidae; Ommastrephidae и Thysanoteuthidae и др. Однако четкой группировки семейств в надсемейства не получается. Семейства, близкие по одному признаку, например формуле буккального крепления, развитию фотофоров, строению булав, оказываются существенно разными по другим признакам. Примитивные и продвинутые признаки распределены среди семейств эгопсид мозаично, группы семейств не разделены резкими границами. Попытки как-то сгруппировать семейства эгопсид предпринимались неоднократно [13, 55, 67, 90], но не увенчивались успехом. Подотряд Oegopsida очень разнообразен и выделить в нем подсемейства — задача будущего.

Недавно П. Фиорони [36] пересмотрел систему современных головоногих. Он возродил группы Decapoda (Decabrachia) и Octopoda (Octobrachia), придав им ранг надотрядов. Вампироморфы включаются в Decabrachia: по одной из двух представленных автором кладограмм как сестринская группа кальмаров, по другой, которую автор справедливо считает более правдоподобной, — противопоставляются кальмарам и каракатицам как группа, рано отделившаяся от общего ствола. Однако в обеих кладограммах принято, что «декаподные» черты вампироморф филогенетически исходны, а «октоподные» представляют собой «вторичное упрощение», с чем трудно согласиться.

¹ Ценогенез трактуется как отклонение от рекапитуляционного пути онтогенеза.

Фиорони делит каракатиц на два отряда: Sepioidea и Sepioloidea (названия неудачные, так как окончание -oidea по Кодексу рекомендуется применять для названий надсемейств). В Sepioidea включаются Sepiidae и Spirulidae, в Sepioloidea — Sepiolidae, а положение Sepiariidae и Idiosepiidae остается неясным: в тексте они причисляются к сепиолидам, в таблице — к сепидам. Придание Sepiidae и Sepiolidae отрядного ранга представляется мне ошибочным. Автор не анализирует эволюционных тенденций внутри этих семейств, а такой анализ [14, 15] показывает существование параллельных тенденций и большую общую продвинутость сепиолид, так что их отличия от сепиид в значительной степени градуальные, а не филетические. Из 10 признаков, которые Фиорони [36, с. 219] считает важными для разделения отрядов, 5 свойственны лишь части форм того или иного «отряда», 4 исследованы только у одной или немногих форм и лишь один признак — наличие у сепиолид мантийной септы — действительно надежный. Оно свойственно также осьминогам, и Фиорони обоснованно рассматривает этот признак как конвергенцию, обусловленную сходством образа жизни сепиолид и осьминогов. На особом положении спирулы Фиорони не останавливается.

Таким образом, система современных головоногих моллюсков представляется следующей:

Класс Cephalopoda

Подкласс Nautiloidea, отряд Nautilida (1 сем. Nautilidae)

Подкласс Coleoidea

Отряд Sepiida. Подотряды Spirulina (1 сем. Spirulidae) и Sepiina (4 сем.)

Отряд Teuthida. Подотряды Myopsida (2 сем.) и Oegopsida (23 сем.)

Отряд Vampyromorpha (1 сем. Vampyroteuthidae)

Отряд Octopoda. Подотряды Cirrata (2 сем.) и Incirrata (3 надсем., 9 сем.).

Попытаемся найти в этой системе место для ископаемых представителей внутреннераковинных головоногих. Phragmoteuthida без сомнения — отряд подкласса Coleoidea [44]. Однозначно определяется положение Loligosepiina, Prototeuthina и Mesoteuthina как подотрядов отряда Teuthida, более примитивных, нежели Myopsida и Oegopsida [44, 56], а Palaeooctopoda — как подотряда отряда Octopoda, промежуточного между Cirrata и Incirrata [64, 65]. Неясно положение Belemnitida² и связанных с ними Aulacoscerida. Оно зависит от оценки филогенетического значения Praebelemnitida и Eobelemnites. Если белемнойдеи выводятся от общего корня с фрагмотейтидами и современными головоногими, а аулакоцериды — независимое ответвление от исходного бакритоидного ствола [44] или если эти две группы близкородственны и белемнойдеи возникли в начале мезозоя от аулакоцерид [3, 4, 27], то Aulacoscerida и Belemnitida должны рассматриваться как отряды колеонидей —вгляд, после работы Ю. А. Елецкого [44] ставший почти общепринятым. Если же нижнедевонский отряд Praebelemnitida — промежуточная группа между бакритоидеями и белемнойдеями [82] и если нижнекарбоновые Eobelemnites действительно настоящие белемнойдеи, то Belemnitida и все прочие колеонидей — сестринские группы, независимо происшедшие от бакритоидей. В этом случае

² Юрские Belemnoteuthis, Acanthoteuthis и Chondroteuthis — формы с десятью одинаковыми крючьевосными руками [33] — недавно выделены в самостоятельный отряд Belemnoteuthida [33a].

Belemnitida необходимо присвоить ранг подкласса так же, как это сделано в последних схемах в отношении бактритоидей и аммоноидей, тоже происшедших от бактритоидей [34]. При этом положение аулакоцерид и форм типа *Jeletzkya* остается неясным.

Другой неясный вопрос — положение вымерших каракатиц: *Groenlandibelidae*, *Spirulirostridae*, *Belemnorpoidea* и др. Часть и, вероятно, большая из них относится к спидуридной линии эволюции, часть — к сепидной, но кто куда, пока не известно (дискуссия: [33, 44, 45]). Загадочно и положение *Kelaenidae*, которых А. Нэф [56] и Ю. А. Елецкий [44] относят к *Mesoteuthina*, а Я. И. Старобогатов [18] и Д. Donovan [33] выводят из *Loligosepiina*, причем Старобогатов [18] считает их осьминогоподобными.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. В 2-х т., 879 с. 2. Вагин В. Л. О положении мизостомид среди трохофорных животных. — В кн.: Вопр. эволюц. морф. животных. Казань, 1979, с. 124—135.
3. Густомесов В. А. Основные вопросы филогении и систематики белемноидей. — Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 64—75.
4. Густомесов В. А. О доюрских корнях белемнитид и эволюционных изменениях белемноидей на рубеже триаса и юры. — Там же, 1978, № 3, с. 3—13.
5. Друщиз В. В. Палеонтология беспозвоночных. М., 1974, 528 с.
6. Кабанов Г. К. Скелет белемнитид. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1967, т. 114, 118 с.
7. Кабанов Г. К. Основные проблемы систематики ростроморфных колоидей. — Тез. докл. совещ. по пробл. «Основные проблемы систематики животных». М., 1976, с. 23—27.
8. Кабанов Г. К., Филиппова Ю. А. К вопросу о реконструкции тела белемнитид. — Бюл. МОИП. Отд. геол., 1975, т. 50, вып. 4, с. 159—160.
9. Кондаков Н. Н. Класс головоногих моллюсков (*Cephalopoda*). — В кн.: Руководство по зоологии, т. 2. М.—Л., 1940, с. 548—609.
10. Крым-голец Г. Я. Подкласс *Epdosochlia*. Внутреннеракнинные. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. Т. 2. М., 1958, с. 145—178.
11. Миничев Ю. С., Старобогатов Я. И. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков. — В кн.: Состояние изученности групп органич. мира: двустворчатые моллюски. М., 1975, т. 1, с. 205—276.
12. Несис К. Н. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков. — Итоги науки и техники. Сер. Зоол. беспозв., т. 2. М., 1979, с. 8—59.
13. Несис К. Н. Система современных головоногих моллюсков. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, вып. 5, с. 81—93.
14. Несис К. Н. Эволюция жизненных форм современных головоногих моллюсков. — Тр. ИОАН СССР, 1975, т. 101, с. 124—142.
15. Несис К. Н. Сепиды и лоллигиниды: сравнительный обзор распространения и эволюции неритических головоногих моллюсков. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 5, с. 677—688.
16. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, т. 1. М., 1962, 439 с.; т. 2. М., 1958, 360 с.
17. Старобогатов Я. И. Ксеноконхия и их значение для филогении и системы некоторых классов моллюсков. — Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 3—19.
18. Старобогатов Я. И. Основные особенности филогении головоногих моллюсков и вопросы их системы. — Тез. докл. совещ. по пробл. «Основные проблемы систематики животных». М., 1976, с. 17—22.
19. Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., 1966, 404 с.
20. Шиманский В. Н. История классификации древних цефалопод. — Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 1961, т. 90, с. 5—31.
21. Шиманский В. Н. Класс *Cephalopoda*. Головоногие моллюски. — В кн.: Палеонтология беспозвоночных. М., 1962, с. 210—261.
22. Blainville H. M. D. de Manuel de Malacologie et de Conchyliologie. Paris—Strasbourg, 1825—1827, 672 p., Atlas 108 pl.
23. Boletzky S. von. Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes. — Vie Milieu, 1979, vol. 28—29, f. 1AB, p. 85—120.
24. Bosc L. A. C. Histoire naturelle des coquilles... 2 ed. Paris, 1824, 5 t.
25. Chun C. Die Cephalopoden, 2. Myopsida, Octopoda. — Wiss. Erg. Dtsch. Tiefsee-Exped. «Valdivia» 1898—1899, Bd 18, 1915, S. 403—552.
26. Cuvier G. Le règne animal... Bruxelles, 1836. 3 t.
27. Dauphin Y., Cuif J. P. Implication systématiques de l'analyse microstructurale de rostres de trois genres d'Aulacocerides triassiques — Palaeontographica, 1980, v. A169, N 1, p. 28—50.
28. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. The buoyancy of the cuttlefish, *Sepia officinalis* (L.). — J. mar. biol. Assoc. U. K., 1961, v. 41; N 2, p. 319—342.
29. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. Further observations on the buoyancy of *Spirula*. — Ibid., 1971, v. 51, N 2, p. 363—373.
30. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B. Floatation mechanisms in modern and fossil cephalopods. — Adv. mar. Biol., 1973, v. 11, p. 197—268.
31. Denton E. J., Gilpin-Brown J. B., Howarth J. V. On the buoyancy of *Spirula spirula*. — J. mar. biol. Assoc. U. K.,

1967, v. 47, N 1, p. 181—191. 32. Donovan D. T. Cephalopod phylogeny and classification.—*Biol. Revs*, 1964, v. 39, N 3, p. 259—287. 33. Donovan D. T. Evolution of the dibranchiate cephalopods.—*Symp. Zool. Soc. London*, 1977, N 38, p. 15—48. 33a. Engeser T., Reitner J. Beiträge zur Systematik von phragmokonsträgenden Coleoiden aus dem Untertithonium... von Solnhofen und Eichstätt (Bayern).—*Neues Jb. Geol. Paläontol.*, 1981, N 9, S. 527—545. 34. Erben H. K. Über die Ursprung der Ammonoidea.—*Biol. Revs*, 1966, v. 41, N 4, p. 641—658. 35. Férussac A. de, d'Orbigny A. Histoire naturelle générale et particulière des Céphalopodes acétabulifères vivants et fossiles. Paris, 1835—1848, 417 p., Atlas 144 tab. 36. Fioroni P. Die Sonderstellung der Sepioliden.—*Zool. Jb., Syst.*, 1981, Bd 108, N 2, S. 178—228. 37. Flower R. H. Major divisions of the Cephalopoda.—*J. Paleontol.*, 1961, v. 35, N. 3, p. 569—574. 38. Flower R. H., Kummel B. A classification of the Nautiloidea.—*Ibid.*, 1950, v. 24, N 5, p. 604—616. 39. Götting K.-J. Malakozoologie. Grundriss der Weichtierkunde. Stuttgart, 1974, 327 S. 40. Gray J. E. Catalogue of the Mollusca in the collection of the British Museum. Pt. 1. Cephalopoda antepedia. London, 1849, 164 p. 41. Grimpe G. Systematische Übersicht der europäischen Cephalopoden.—*Sitz. Ber. naturf. Ges. Leipzig*, Jahrg. 45—48, 1922, S. 36—52. 42. Grimpe G. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee.—*Wiss. Meeresunters. Helgoland*, N. F., 1925, Bd 16, H. 1, N 3, 122 S. 43. Hoyle W. E. Report on the Cephalopoda collected by H. M. S. «Challenger», during the years 1873—76.—*Challenger's Rept., Zool.*, 1886, v. 16, 252 p., Atlas 33 pl. 44. Jeletzky J. A. Comparative morphology, phylogeny and classification of fossil Coleoidea.—*Univ. Kansas Paleontol. Contribs*, 1966, v. 7, 162 p. 45. Jeletzky J. A. New or poorly understood Tertiary sepiids from Southeastern United States and Mexico.—*Ibid.*, 1969, v. 41, 39 p. 46. Joubin L. Contribution à l'étude des Céphalopodes de l'Atlantique nord, Sér. 2—4.—*Res. Camp. Sci. Monaco*, t. 17, 1900, 139 p.; t. 54, 1920, 99 p.; t. 67, 1924, 117 p. 47. Lamarck J. B. Système des animaux sans vertèbres... Paris, An X (1802), 412 p. 48. Leach W. E. Synopsis of the orders, families and genera of the class Cephalopoda.—In: W. E. Leach. Zoological miscellany, v. 3. London, 1817, p. 137—141. 49. Leach W. E. Sur plusieurs espèces nouvelles de la classe des Céphalopodes et sur une nouvelle distribution systématique des ordres, familles et genres de cette classe.—*J. Phys., Chim. Hist. Natur.*, 1818, t. 86, p. 393—396. 50. Le Sueur C. A. Description of several new species of cuttle-fish.—*J. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 1821, v. 2, N 1, p. 86—101. 51. Linné C. *Systema naturae*... 12 ed. Holmiae, 1766. 2 tt., 1364 p. 52. Mangold-Wirz K., Fioroni P. Die Sonderstellung der Cephalopoden.—*Zool. Jb., Syst.*, 1970, Bd 97, N 4, S. 522—631. 53. Müller A. H. Lehrbuch der Paläozoologie. Bd II, t. 2. Aufl. Jena, 1965, 514 S. 54. Naef A. Systematische Übersicht der mediterranen Cephalopoden.—*Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 1916, t. 1, p. 11—19. 55. Naef A. Die Cephalopoden.—*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, Monogr. 35. Berlin, Bd 1, 1921—23. 863 S. 56. Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena, 1922, 329 S. 57. d'Orbigny A. Tableau methodique de la classe des Céphalopodes.—*Ann. Sci. Natur.*, Paris, 1826, t. 7, p. 96—169. 58. d'Orbigny A. Mollusques vivants et fossiles. Pt. 2. La monographie complete des Céphalopodes acétabulifères. Paris, 1845—47. 605 p., Atlas 36 pl. 59. Packard A. Cephalopods and fish: the limits of convergence.—*Biol. Revs*, 1972, v. 47, N 2, p. 241—307. 60. Pickford G. E. The Vampyromorpha, living-fossil Cephalopoda.—*Ann. NY Acad. Sci.*, 2 ser., 1940, v. 2, N 7, p. 169—181. 61. Pirkford G. E. Vampyroteuthis infernalis Chun, an archaic dibranchiate cephalopod, I—II.—*Dana-Rept.*, N 29, 1946, 45 p.; N 32, 1949, 132 p. 62. Pojeta Jr., J. Molluscan phylogeny.—*Tulane Stud. Geol. Paleontol.*, 1980, v. 16, N 2, p. 55—80. 63. Robson G. C. A monograph of the recent Cephalopoda... I—II. London, 1929—1932, 617 p. 64. Robson G. C. The position and affinities of Palaeoctopus.—*Ann. Mag. Nat. Hist.*, ser. 10, 1930, v. 6, N 34, p. 544—547. 65. Roger J. Phylogénie des Céphalopodes Octopodes: Palaeoctopus newboldi (Sowerby, 1846) Woodward.—*Bull. Soc. géol. France*, sér. 5, 1944, t. 14, N 1—3, p. 83—98. 66. Roper C. F. E. The shell in cephalopod phylogeny.—*Bull. Amer. Malacol. Union* for 1974, 1975, p. 71—72. 67. Roper C. F. E., Young R. E., Voss G. L. An illustrated key to the families of the order Teuthoidea (Cephalopoda).—*Smithson. Contribs. Zool.*, 1969, N 13, 32 p. 68. Runnegar B., Pojeta Jr., J. Molluscan phylogeny: the paleontological viewpoints.—*Science*, 1974, v. 186, N 4161, p. 311—317. 69. Sacarrão G. da F. Notice on embryonic shell sac of Octopus and Eledone.—*Arq. Mus. Bocage*, 1951, v. 22, p. 103—105. 70. Sacarrão G. da F. Vestiges de nageoires dans le développement des Octopodes.—*Rev. Fac. Ciênc. Lisboa*, sér. 2, 1952, v. C2, N 2, p. 201—204. 71. Sacarrão G. da F. Sur quelques aspects des rapports entre l'ontogénie et l'évolution chez des Céphalopodes (Dibranchiata).—*Ibid.*, 1961, v. C8, N 2, p. 167—202. 72. Salvini-Plawen L. von. Zur Morphologie und Phylogenie der Mollusken...—*Z. wiss. Zool.*, 1972, Bd 184, N 3—4, S. 205—394. 73. Salvini-Plawen L. von. A reconsideration of systematics in the Mollusca (Phylogeny and higher classification).—*Malacologia*, 1980, v. 19, N 2, p. 249—278. 74. Sasaki M. A monograph of the dibranchiate cephalopods of the Japanese and adjacent waters.—*J. Fac.*

Agric. Hokkaido Imp. Univ., Suppl. 20, 1929, 357 p. 75. Schwarz E. H. L. The descent of the Octopoda, a contribution to a more natural classification. — J. mar. Zool. Microscop., 1894, v. 1, N 4, p. 87—92. 76. Shrock R. R., Twenhofel W. H. Principles of invertebrate paleontology. NY, 1953, 816 p. 77. Steenstrup J. The cephalopod papers of Japetus Steenstrup. Copenhagen, 1962, 330 p. 78. Steinmann G. Beiträge zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Ztschr. Indukt. Abst. Vererb., 1925, Bd 36, N 3—4, S. 350—416. 79. Stolley E. Die Systematik der Belemniten. — Jahresh. Niedersächs. Geol. Verein, 1919, Bd 11, 59 S. 80. Sweet W. C. Cephalopoda — General features. — In: Treatise of Invertebrate Paleontology, Pt. K, v. 3. Lawrence, 1964, p. K4—K13. 81. Teichert C. Major features of cephalopod evolution. — Spec. Publ. Dept Geol. Univ. Kansas, N 2, 1967, p. 162—210. 82. Termier H., Termier G. Les Prebelemnitida: un nouvel ordre des Céphalopodes. — Ann. Soc. Geol. Nord, 1971, v. 90, N 3, p. 109—112. 83. Thiele J. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Bd 3. Jena, 1934, S. 779—1022. 84. Thore S. Investigation on the «Dana» Octopoda, 1. — Dana-Rept, N 33, 1949, 85 p. 85. Vérany J.-B. Mollusques méditerranéens... Pt. 1. Céphalopodes de la Méditerranée. Gènes, 1851, 132 p. 41 pl. 86. Verrill A. E. Report on the cephalopods of the Northeastern coast of America. — Rep. U. S. Comm. Fish., 1882, v. 7, p. 211—455. 87. Voss G. L. Present status and new trends in cephalopod systematics. Appendix: Classification of recent Cephalopoda. — Symp. Zool. Soc. London, 1977, N 38, p. 49—60, 575—579. 88. Yochelson E. L. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks. — Malacologia, 1978, v. 17, N 2, p. 165—191. 89. Young J. Z. Brain, behaviour and evolution of cephalopods. — Symp. Zool. Soc. London, 1977, N 38, p. 377—434. 90. Young R. E., Roper C. F. E. The Batoteuthidae, a new family of squid from Antarctic waters. — Antarctic Res. Ser., 1968, v. 11, p. 185—202. 91. Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung. — Paläontol. Ztschr., 1969, Bd 43, N 1—2, S. 13—27.

Поступила в редакцию
25.06.81

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1982, Т. 57, ВЫП. 4

УДК 565.72:551.762.1 (571.17.53+574.31)

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЮРСКИХ ВЕСНЯНОК *MESOLEUCTRA GRACILIS* *BR., REDT., GANGL. И PLATYPERLA* *PLATYPODA BR., REDT., GANGL.* И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Н. Д. Синиченко

Личинки юрских веснянок *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl. и *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl. впервые описаны в 1889 г. из местонахождения Усть-Балей [18], отложения которого относят к нижней юре. Первоначальные краткие описания иллюстрированы мелкими схематичными рисунками; родовые и видовые характеристики не были дифференцированы, не определена и семейственная принадлежность этих родов. Более поздние упоминания этих видов в крупных сводках не сопровождалась переизучением и переописаниями [11, 16]. В работе А. Г. Шарова [16] приводятся оригинальные изображения *M. gracilis* и *P. platypoda*, основанные на новых материалах, и даны краткие диагнозы родов.

Систематическое положение изучаемых видов до сих пор оставалось неопределенным. Г. Г. Мартинсон [9] указывал *Mesoleuctra* в составе семейства Leuctridae, ссылаясь на определения О. М. Мартыновой, А. Г. Шаров [16] считал их веснянками неясного систематического положения. Дж. Иллис [20] относил оба вида к семейству Taeniopterygidae, А. П. Расницын [11] не определял их точнее, чем до инфраотряда Nemougotorpha (*Euholognatha* по системе П. Цвика [21]).

СОДЕРЖАНИЕ

Милановский Е. Е. Рифтовая зона Рио-Гранде в Северной Америке и ее тектоническая позиция	3
Блинов В. Ф. Проблема эволюции гидросферы и расширение Земли	17
Антипов М. П. Тектоника осадочного чехла западной и центральной частей дна Японского моря	29
Басенция Ш. А., Коган Л. И., Свистунов Ю. И., Шлезингер А. Е., Яншин А. Л. Тектоника зоны сочленения Мало-Антильской островной дуги и ложа Атлантического океана по сейсмическим данным	40
Симкин Г. С. Тектонические покровы и серпентинитовый меланж острова Карагинского (Восточная Камчатка)	55
Еремеев В. В., Жарков С. М., Тимофеев П. П., Удинцев Г. Б., Шарипов Э. Э. Осадочный чехол Бискайского бассейна	59
Коновалов В. П., Пояркова Э. Н. Актеонелловые слои Дальнего Востока и их значение для региональной и межрегиональной корреляции мела	65
Вознесенская Т. А., Дергунов А. Б. Строеие и тектоническое положение среднекембрийско-тремадокских отложений Западной Монголии	79
Гапон О. И., Колесников С. Ф., Пирумова Л. Г., Рыбакова Н. О. Новые данные о плиоценовых отложениях полуострова Святой Нос (Северная Якутия)	95
Неспис К. Н. Принципы систематики современных головоногих моллюсков	99
Синиченкова Н. Д. Систематическое положение юрских веснянок <i>Meso-leuctra gracilis</i> Br., Redt., Gangl. и <i>Platyperla platypoda</i> Br., Redt., Gangl. и их стратиграфическое распространение	112
Квет Р. Планетарные равноудаленные разрывные системы и их значение (на примерах из гидрогеологии)	124
<i>Хроника</i> о деятельности геологических секций Московского общества испытателей природы	132
<i>Авторефераты</i>	134