

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ И ЭВОЛЮЦИЯ ЦЕФАЛОПОД

ХАОС В СИСТЕМЕ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ ЦЕФАЛОПОД

И.С. Барсков

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН,
Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова
is_barskov@mail.ru

Нынешнее состояние системы высших таксонов цефалопод выглядит весьма хаотично. К настоящему времени в системе имеется 55 названий группы отряда (из них 14 – синонимы с измененными окончаниями) и 57 названий подклассов (21 дублет). Для каждого отряда можно подобрать свой подкласс, еще и останется. Это связано как с несовершенством Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН), так и с амбициями исследователей. Зоологический Кодекс не типифицирует названия таксонов выше ранга семейства. Таксоны более высокого ранга: отряды, подклассы и другие могут не иметь типифицированных окончаний. Эти названия не охраняются законом приоритета. Положение таково, что любой зоолог может употреблять любое понравившееся ему название высшего таксона или предложить свое.

Эта номенклатурная «свобода», наряду со свободой таксономической - основой творчества систематика, и привела к той ситуации, которая сложилась ныне. За последние 50-60 лет предложено около десятков вариантов системы. Начало этой работы было положено статьёй Р. Флауэра и Б. Каммеля (Flower, Kummel, 1950), которые предложили рассматривать цефалопод в качестве подтипа моллюсков: **тип** - Mollusca; **подтип** – Cephalopoda; **класс** – Nautiloidea; **отряды** – Ellesmeroceratida, Endoceratida, Actinoceratida, Michelinoceratida (Orthoceratida), Ascoceratida, Bassleroceratida, Oncoceratida, Discosorida, Taphyceratida, Barrandeoceratida, Rutoceratida, Centroceratida, Solenochilida, Nautilida; **класс** – Ammonoidea; **класс** – Coleoidea.

Общая идея авторов пока не нашла поддержки цефалоподового сообщества, однако почти все отряды их классификации и в таксономическом понимании, и в номенклатурном, стали практически общепринятыми.

Следующим этапным событием в перестройке системы стали работы Ф.А. Журавлевой и В.Н. Шиманского (1959, 1961). В них было обоснова-

но выделение в подклассе наружнораковинных (Ectocoelchia) пяти таксонов в ранге **надотрядов**: Nautiloidea, Actinoceratoidea, Endoceratoidea, Bactritoidea, Ammonoidea. Эта система была принята в издании отечественных «Основ палеонтологии» (Руженцев, 1962). Та же система, но с возведением надотрядов в ранг подклассов использована (за исключением незначительных изменений в названиях и составе отрядов, входящих в подклассы) в издании «Treatise on Invertebrate Paleontology» (Teichert, Moore, 1964). Позже К. Тейхерт (Teichert, 1967) дополнил ее выделением самостоятельного подкласса Orthoceratoidea. Вполне логичный отказ от применения к ископаемым двураздельного деления цефалопод (по аналогии с современными формами) на двужаберных и четырехжаберных или на наружнораковинных и внутреннераковинных, а также принятие за основу подразделения очевидных различий в строении сифона были вполне реалистичными.

Этот вариант системы получил широкое распространение и вошел, в частности, в отечественные учебники для Высшей школы (Михайлова, Бондаренко, 2006). Самые детальные варианты системы, созданные в рамках этого подхода, были предложены зоологом Я.И. Старобогатовым (1983) и палеонтологом А.А. Шевыревым (2005).

Система Старобогатова (1983): 5 подклассов, 9 надотрядов, 44 отряда, 12 подотрядов: **подкласс** Actinocerationes: **надотряд** Taphyceratiformii (4 отряда ортоцераконовые, циртоцераконовые, планоспиральные формы), **надотряд** Oncoceratiformii (2 отряда 2 подотряда, в основном, циртоцераконы), **надотряд** Actinoceratiformii (4 отряда, циртоцераконы); **подкласс** Nautiliones: (2 отряда 5 подотрядов); **подкласс** Endocerationes: **надотряд** Orthoceratiformii (3 отряда 3 подотряда, ортоцераконы), **надотряд** Endoceratiformii (6 отрядов 2 подотряда, ортоцераконы, циртоцераконы); **подкласс** Bactritones: Надотряд Bactritiformii (3 отряда, ортоцераконы), **надотряд** Ceratitiformii (10 отрядов плано-

спиральные, гетероморфные формы); **подкласс Octopodiones: надотряд Sepiiformii** (9 отрядов с внутренней раковиной или без нее), **надотряд Octopodiformii** (один отряд).

Все названия типифицированные (окончания – принятые в неонтологии) происходят от самого старого названия семейства, входящего в состав высшего таксона (строго выдержан принцип приоритета). В системе А.А. Шевырева (2005) выделено самое большое число **подклассов** у цефалопод (8): Plectronoceratoidea, Ellesmeroceratoidea, Orthoceratoidea, Actinoceraoidea, Endoceratoidea, Nautiloidea, Bactritoidea, Ammonoidea, Coleoidea.

Определенная нелогичность этой системы заключалась в том, что в подклассе наутилоидей были объединены общепринятые отряды, от древнейших кембрийских эллесмероцерид до современного наутилуса, с очень разным строением раковины: среди ископаемых представлены не только планосpirальные формы, но, в большинстве случаев, и эндогастрические, и экзогастрические представители, и циртоцераконы, и ортоцераконы, и трохоиды. Единственным мотивом к их включению в один подкласс было предполагаемое филогенетическое родство.

Существенные изменения в системе были связаны с уточнениями филогенетических отношений между отрядами и, главным образом, с получением новых данных о строении раковины, прямо или косвенно свидетельствующих о разнообразии анатомии ископаемых форм. Обнаружение с помощью рентгенографии отпечатков мягкого тела девонских гониатитов и ортоцероидов показало, что очертания их пищеварительной системы и других органов близко к таковому современных колеоидей. С учетом известных филогенетических связей А. Цейсс (Zeiss, 1969) выделяет среди цефалопод лишь два подкласса. В **подкласс Coleoidea** включены все палеозойские отряды и подотряды, в том числе и аммоноидеи (**Endocochlia**: Aulacocerida, Phragmoteuthida, Belemnitida, Teuthida, Ocnoporida, Sepiida; **Eucochlia**: Orthocerina, Volbortellina, Ellesmerocerina, Ascocerina, Discosorina, Actinocerida, Endocerina, Intejocerina, Bactritida, Agoniatitina, Goniatitina, Clymeniina, Ceratitina, Phylloceartina, Lytoceratina, Ammonitina). **Подкласс Nautiloidea** состоит из одного отряда Nautilida в составе всех палеозойских представителей со свернутой раковиной в ранге подотрядов (Nautiloidea: Ectocochlia: Bassleroceratina, Tarphyceratina, Barrandeocerina, Oncocerina, Nautilina)

Подразделение цефалопод на два подкласса было предложено также Ф.А. Журавлевой (1972). Основой его были, главным образом, представления автора об общепринятыми филогенетических связей между основными группами с учетом материалов о строении мягкого тела и в частности, об устройстве радулы некоторых ископаемых форм, которое у аммоноидей оказалось более близким к таковому колеоидей, чем к Наутилусу: **Подкласс Nautiloda**: Надотряд Nautiloidea, отряд Nautilida: Plectronoceratina, Bassleroceratina, Discosorida, Oncoceratida, Tarphyceratina, Barrandeoceratina, Rutoceratina, Liroceratina, Nautilina; **Подкласс Orthoceroda**: Orthoceratoidea: Volbortellida, Ellesmeroceratida, Orthoceratida, Ascoceratida, Bactritoidea: Bactritida, Endoceratoidea: Endoceratida, Intejoceratida, Dissidoceratida, Actinoceratoidea: Actinoceratida, Ammonoidea, Coleoidea.

У современных колеоидей радула 7-рядная, такая же она оказалась и у аммоноидей. У современного наутилуса радула 13-рядная, поэтому первые две группы были объединены в инфракласс Angustiradulata, а наутилоидам достался инфракласс Lateradulata (Lehmann, U., Hillmer, G. 1980). Позже (Engeser, 1996) для тех же подразделений были предложены (тоже в ранге инфраклассов) названия Necephalopoda и Palcephalopoda. Леман и Энгезер пришли к согласию, что лучше применять более поздние названия, несмотря на приоритет, из-за их благозвучия. Энгезер (Engeser, 1996) включил в нецефалопод не только колеоидей, бактритов и амонитов, но и ряд семейств из ортоцератоидей: Michelinoceratida, Shaerorthoceratidae, Arionoceratidae.

С несколько иных позиций к построению системы, но тоже связанных с интерпретацией строения мягкого тела, подходит шведский исследователь Х. Мутвей. Еще в 1964 году (Mutvei, 1964) на основании строения отпечатков мускулов, прикреплявших тело моллюска к раковине, он выделил в составе цефалопод пять групп: Orthoceratomorphi, Nautilomorphi, Oncoceratomorphi, Ammonoidea, Coleidea, не придавая трем первым из них определенного таксономического ранга, но судя по контексту, считая их подклассами.

Непонятно, почему одни и те же авторы выделили новые отряды с одним и тем же объемом, но под двумя разными названиями: Pilocerida (Evans, King, 2003) и Bisonocerida (Evans, King, 2012).

В последние годы Х. Мутвей опубликовал в журнале GFF Шведского геологического общества серию работ с описанием новых материалов

по строению отпечатков мускулов у различных родов и микроструктуре соединительных колец сифона, коих выделено 12 типов. Эти признаки он считает важными для построения системы и выделяет несколько новых высших таксонов в составе подкласса Nautiloidea (типовицированное название). Это два надотряда Nautilosiphonata и Calcisiphonata (описательные названия), различающиеся микроструктурой соединительных колец сифона, и новый отряд Cyrtocerinida (типовицированное название от рода *Cyrtocerina*) (Mutvei, 2015). Надо отметить, что 70 годами ранее Р. Флауэр (Flower, 1964) выделил отряд с тем же названием с тем же типовым родом. В надотряд Calcisiphonata включены (Mutvei, 2016) отряды Actinocerida, Orthocerida и Barrandeocerida, в традиционной системе относимые к разным подклассам. Конечно, МКЗН не регламентирует названия таксонов выше семейства, к ним не применяется закон приоритета, но все-таки не совсем удобно сочетать в одной системе и описательные, и типовицированные названия, и не принимая во внимание традиционную систему, используемую большинством специалистов, без объяснений, и строя новую только на одном признаке, не совсем корректно.

Выделенный на основании микроструктуры отряд Mixosiphonata в составе подкласса Nautiloidea (Mutvei, 2017), включает в себя роды: наружнораковинные - новый *Boggioceras* (карбон), *Zhuravlevia* (мел) и бактритоподобный внутреннераковинный «bactritoid-like coleoid» *Ctenobactrites lesliensis* (карбон). Такое таксономическое подразделение вызывает некоторое недоумение.

В 2017 году Давид Эванс и Эндрю Кинг выступили с инициативой переиздания тома Treatise

on Invertebrate Paleontology, Mollusca 3, Part K (Teichert, Moore, 1964), где были ревизованы все известные в то время роды цефалопод с наружной раковиной, кроме аммоидей. Принятая там система была приведена выше, стала традиционной, принималась и совершенствовалась на протяжении более полувека многими авторами (см. выше). Несомненно, что обновление знаний в этой области назрело: описано много новых родов, появились новые подходы к изучению. Однако вызывает определенное смущение предлагаемый вариант структуры работы. Между классом и подклассами выделен таксон (?) без названия «**Nautiloity Cephalopods**», далее подкласс **Nautilatoidea** (неизвестно, зачем надо было менять привычное название) с одним отрядом **Nautilida**. Под «шапкой» «**Nautilatoidea**» (в этом случае без указания ранга) выделены **Palcephalopoda** и **Neocephalopoda** (без указания ранга, первоначально выделены как инфраотряды и признанные младшими синонимами названий *Lateradulata* и *Angusteradulata*). В составе первых указаны **подклассы** (?) **Plectronoceratoidea** с отрядами **Plectronocerida**, **Protactinocerida**, **Tamnecerida**; **подкласс** **Multiceratoidea** (какая-то смесь описательного и типовицированного названий, нет такого рода *Multiceras*, но окончание как для типовицированного) – с отрядами **Ellesmerocerida**, **Cyrtocerinida**, **Bisonocerida**, **Oncocerida**, **Discosorida**, **подкласс** «**Tarphyceratoidea**» (почему-то в кавычках?) с отрядами **Tarphicerida**, **Barrandeocerida**, **Ascocerida**, **подкласс** **Orthoceratoidea**, **надотряд** «**Dissidoceratoidea**» (почему это название? Да еще и в кавычках, когда есть привычные, имеющие приоритет названия отряда и подкласса): отряды **Dissidocerida**, **Orthocerida**; **надотряд** **Astrovoidea**

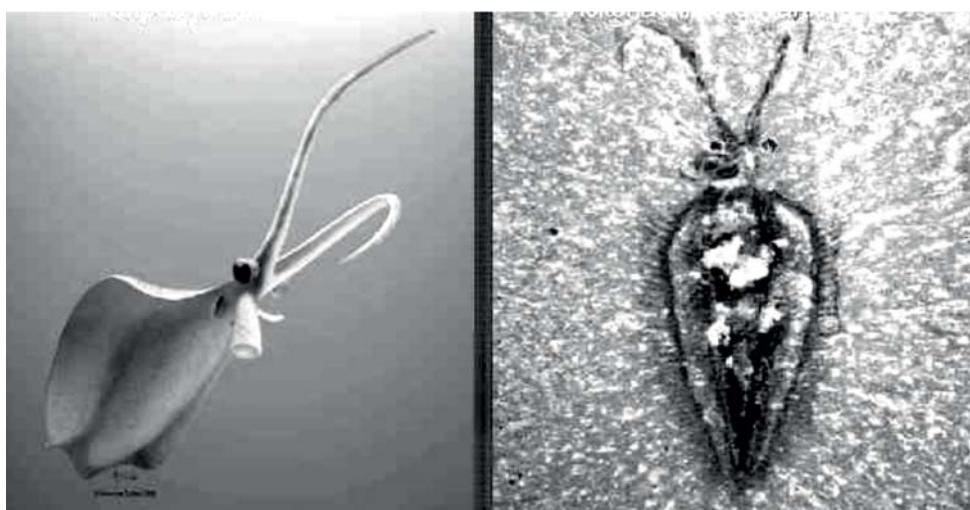


Рис. 1. Представитель рода *Nectocaris* Conway Morris, 1976 (www/present5.com/kembrijskij-period-vypolnila-sajfutdinova-a-sh-295/)

с отрядами Lituifida, Palliocerida; **надотряд** Actinoceratoidea с отрядами Actinocerida, Intejocerida; **надотряд** Endoceratoidea с отрядом Endocerida. Мне кажется, что любому знакомому с историей систематики цефалопод, подобный ее вариант покажется унизительным.

Подлинным шоком для понимания того, что представляют собой цефалоподы в системе моллюсков, стало отнесение к этому классу - среднекембрийского организма *Nectocaris* Conway Morris, 1976 из сланцев Бёрджес (Smith, Caron, 2010). Конвей Моррис (Conway Morris, 1976) не высказывался определенно о его систематическом положении, но, судя по названию «нектонный рак», был склонен относить его к артроподам. Это ископаемое относили к аннелидам, аномалокаридам, членистоногим, хордовым. М. Смит и Дж. Карон в результате работ на Уолкоттовском местонахождении сланцев Бёрджес и в его окрестностях добавили к единственному экземпляру, бывшему в руках Конвей Морриса, еще около сотни экземпляров. Их изучение и позволило им выступить на страницах «Nature» (Smith, Caron, 2010) с предложением считать *Nektocaris* – стволовой группой - предками всех цефалопод. То есть, история цефалопод началась с мягкотелого кальмарообразного организма, от которого произошли все «настоящие» раковинные головоногие, которые лишь через сотни миллионов лет снова утеряли скелет. Причем, этот процесс достаточно хорошо изучен на фактическом материале поколениями палеонтологов. Сенсационная новость быстро разнеслась по городам и весям. Можно долго обсуждать и комментировать все высказанные «за» и «против», в большинстве своем не палеонтологами. Приведу лишь мнение известных немецких палеонтологов, специалистов по цефалоподам (Kröger, Vinther, Fuchs, 2011). Они отмечают, что структуры на отпечатках *Nektocaris*, трактуемые как воронка и осевая (?мантийная) полость, слишком малы, чтобы выполнять пропульсивную и дыхательную функции, что головные придатки и глаза на стебельках имеются у многих других «детей кембрия»). Польские исследователи Mazurek D., Zaton M (2011) свидетельствуют, что большое число признаков *Nectocaris* сближает это создание с аномалокаридидами.

Вообще говоря, если судить по контурам тела, при желании не так уж сложно найти среди отпечатков мягкотелых организмов венда и кембрия «стволовых» безраковинных предков и других моллюсков, например, червеобразного двустворчато-

го, напоминающего *Teredo*! А уж слизняков для предков гастропод и того проще.

Поневоле приходит мысль, а не рассыпать ли всю систему цефалопод на отдельные «кубики Лего» - семейства, роды, виды, подчиняющиеся законам Международного Кодекса Зоологической Номенклатуры, и пускай каждый исследователь строит для своих нужд и в силу своей компетенции и уважения к предкам собственную систему высших таксонов.

И все-таки, есть надежда на упорядочение системы высших таксонов в разумном таксономическом поле. Такую надежду дает, в первую очередь, деятельность классиков палеонтологии XX века – Руссо Флауэра, Курта Тейхерта, Виктора Шиманского. Благодаря их работам, в настоящее время существует общепринятая система таксонов отрядного уровня, с типифицированными названиями, почти совершенная, за исключением ряда названий, не отвечающих закону приоритета. Тем более что существует негласно применяемая весьма подробная система надсемейственных таксонов.

Работа выполнена при поддержке Программы № 17 фундаментальных исследований президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов».

Список литературы

- Журавлева Ф.А. Девонские наутилоиды. Отряд Discosorida// Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1972. Т. 134. 320 с.
- Михайлова И.А., Бондаренко О.Б. Палеонтология // М. Изд. МГУ. 2006. 592 с.
- Руженцев В.Е.(ред.) Основы палеонтологии. Моллюски – Головоногие 1. М. Изд-во. АН СССР. 1962. 438 с.
- Старобогатов Я. И. Система головоногих моллюсков // Систематика и экология головоногих моллюсков. 1983. Л. С. 4-7.
- Шевырев А.А. Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтологический журнал. 2005. № 6. С. 33-42.
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. О высших систематических единицах у наутилоидей// Бюлл. Моск. Об-ва испыт. Природы. 1959. Отд. Геол. Т. 34. Вып.2. Стр. 151, 152..
- Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных им групп// Тр. Палеонт. Ин-та. 1961 161. Т. 90. 176 с.

Conway Morris, S. A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia// *Palaeontology*. 1976. V.19. P. 199–222.

Evans D.H., King A.H. The Endocerida – a divided order?// Abstract Paleontological Association . 47th Annual Meeting. Dec. 14-17, 2003. Department Geology University of Leicester. P. 37.

Evans D.H., King A.H. Resolving polyphyly within the Endocerida: The Bisonocerida nov., a new order of early palaeozoic nautiloids // *Geobios*. 2012. V. 45. Iss. 1. P. 19-28.

Flower R.H. The Nautiloid Order Ellesmeroceratida (Cephalopoda) // Memoir 12. New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources. 1964. Socorro, NM. Pp. 1-164.

Flower R.H., Kummel B.A. Classification of the Nautiloidea// *J. Paleontol.* 1950. V. 24. № 5. P. 604-616.

Kröger B., Vinther J., Fuchs D. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules // *Bioessays*. 2011. V. 33 (8). P. 602–613.

Mazurek D., Zaton M. Is Nectocaris pterix – a cephalopoda? // *Lethaia*. 2011. M.44. P. 2-4.

Mutvei H. Remark on the anatomy on recent and fossil Cephalopoda// *Stockholm Contr. Geol.* 1964. V. 11. № 4. P. 164-174.

Mutvei H. Characterization of two new superorders Nautilusiphonata and Calciosiphonata and a new order Cyrtocerinida of the subclass Nautiloidea; siphuncular structure in the Ordovician nautiloid *Bathmoceras* (Cephalopoda) // *Journal GFF*. 2015. V. 137. P. 164-174.

Mutvei H. Siphuncular structures in Calciosiphonate nautiloid orders Actinocerida, Orthocerida and Barrandocerida (Cephalopoda)//*Journal GFF*. 2016. V. 138. Iss. 2. P. 1-11.

Mutvei H. The new order Mixosiphonata (Cephalopoda: Nautiloidea) and related taxa; estimations of habitat depth based on shell structure //*Journal GFF*. 2017. V. 139, Iss. 3. P. 219-232.

Smith M., Caron J. Primitive soft-bodied cephalopods from the Cambrian// *Nature*. 2010. V. 465/ (7297). P. 469-472.

Teichert K., Moore R. Treatise on Invertebrate Paleontology Part K. Mollusca 3. 1964. Univ. Kansas Press. 519 p.

Teichert K. Major Features of Cephalopod Evolution// Essays in paleontology and stratigraphy Raymond. C. Moore commemorative volume. University of Kansas. Department of Geology. Special Publication. 1967. Vol. 2, pp. 162—210.

Zeiss A.A. Weichteile ectococheleater palaeozoischen Cephalopode Röntgenaufnahmen und ihre palaeontologische Bedeutung //*Paläontol. Z.* 1969. Bd. 43. N 1-2. S. 13-27.

CEPHALOPOD HIGHER TAXONOMY: CHAOS IN THE SYSTEM

I.S. Barskov

The state of the system of higher taxa of cephalopods at present appears to be chaotic. It includes at least (estimated figures) 55 names of order-group taxa and 57 names of subclasses. Some of these are complete synonyms and differ only by their endings: Endoceratoidea – Endoceratiformii. On the whole, the system of cephalopod higher taxa represents an intricate mixture of typified and descriptive names and sometime a combination of the two (Multiceratoidea). Two solutions are possible, considering the present situation with the arbitrary system of naming of higher taxa: (1) reject the higher taxa, or (2) follow the example of the classical taxonomists of the 20th century like R. Flower, K. Teichert, and V. Shimansky, to adapt the names of the higher taxa according to the principle that each taxon should have only one name (which is currently not upheld for higher taxa). Only the second approach can result in the development of a sensible and acceptable taxonomic system for cephalopods.