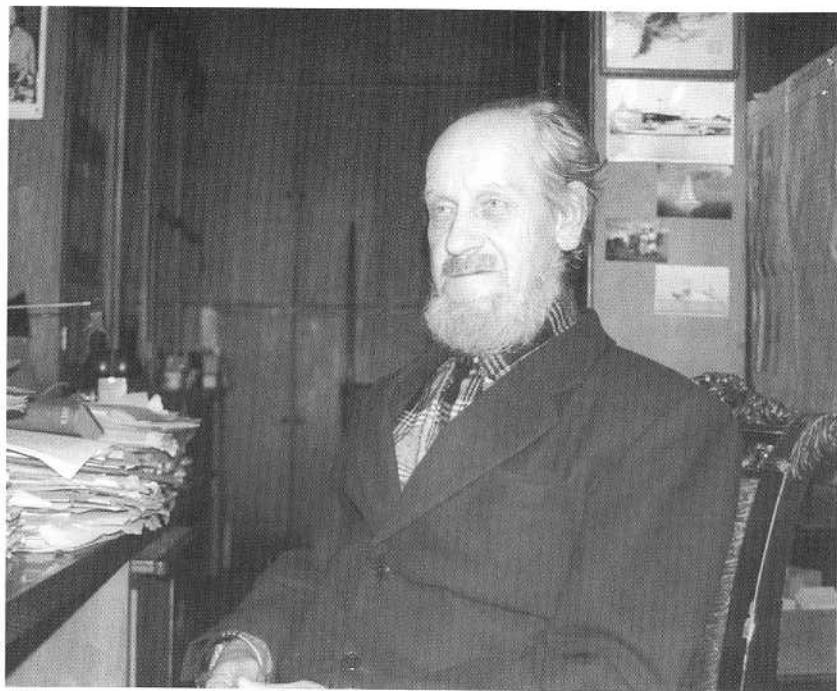


Иван Мехалёв

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ



Иван Мехалёв

**ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ  
И ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ  
ИЗУЧЕНИЯ СООБЩЕСТВ  
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ:  
ПАМЯТИ Я.И. СТАРОБОГАТОВА**

Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2007

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
ZOOLOGICAL INSTITUTE

**THEORETICAL AND PRACTICAL PROBLEMS OF STUDYING  
OF INVERTEBRATES ASSOCIATIONS: IN MEMORY YA.I. STAROBOGATOV**

The book, published in memory of known Russian zoologist Ya.I. Starobogatov, colligates achievements of domestic scientists in the decision of some general biological problems. Articles devoted to studying Bivalvia and Gastropoda are included. The critical analysis of use by Ya.I. Starobogatov of «the biological concept of a species» as applied to freshwater mollusks is given. The role of biotic, ecological and landscape approaches to a regional evaluation of water and terrestrial biological resources is shown. Not published article of Ya.I. Starobogatov and the full list of his scientific and popular publications are included. Conclusions of published papers give a theoretical basis for studying laws of formation and efficient use of bioresources of Russia. The book is interesting for biologists of different speciality, instructors of higher education, students and the a wide range of the readers taken an interest in a problem.

**Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова.** — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. — 306 с., ил.

Сборник, посвященный памяти известного российского зоолога Я.И. Старобогатова, обобщает достижения отечественных ученых в решении ряда общебиологических теоретических и прикладных проблем. Включены статьи, посвященные двусторчатым и брюхоногим моллюскам. Дан критический анализ использования Я.И. Старобогатовым «биологической концепции вида» в приложении к пресноводным моллюскам. Освещается роль биотических и экосистемных и ландшафтных подходов к пространственной оценке водных и наземных биоресурсов. Приводятся ранее не публиковавшаяся работа Я.И. Старобогатова и полный список его научных и научно-популярных публикаций. Изложенные в статьях выводы представляют хорошую теоретическую основу для изучения закономерностей формирования и для рационального использования биоресурсов России. Представляет интерес для биологов разного профиля, преподавателей вузов, студентов и широкого круга читателей, интересующихся проблемой.

Редакционная коллегия:

д.б.н. А.И. Кафанов (отв. ред.), к.б.н. П.В. Кияшко, д.б.н. Б.И. Сиренко

Рецензенты:

Главный научный сотрудник ЗИН РАН, д.б.н., профессор В.В. Хлебович  
д.б.н., профессор СПбГУ Н.В. Максимович

## СОДЕРЖАНИЕ

Кафанов А.И. К анализу творческого наследия Я.И. Старобогатова (вместо предисловия) .....	5
Старобогатов Я.И. О биомах и их классификации .....	17
Невесская Л.А. Система и филогения двусторчатых моллюсков в работах Я.И. Старобогатова .....	35
Галл Я.М. Быстрый рост эволюционной мысли в раннем творчестве Чарльза Дарвина. Задержка в работе над теорией эволюции .....	44
Павлинов И.Я. О структуре филогенеза и филогенетической гипотезы .....	81
Винарский М.В., Андреева С.И. К вопросу о виде у пресноводных моллюсков: история и современность .....	130
Петров К.М. Биотические и бионические принципы морской биогеографии .....	148
Богатов В.В., Стороженко С.Ю., Баркалов В.Ю., Холин С.К., Макаренко Е.А., Прозорова Л.А. Биогеография острова Сахалин на примере распространения наземной и пресноводной биоты .....	193
Попов С.В., Амитров О.В., Бугрова Э.М., Николаева И.А. Биогеография бентоса северного Пери-Тетиса в позднем эоцене – раннем миоцене .....	225
Княшко П.В. Список публикаций Ярослава Игоревича Старобогатова .....	266

Днепра высота истоков над базисом эрозии составляет 226 м, тогда как у Аму-Дарьи — свыше 5000 м. У Волги эта величина подвержена многолетним изменениям, связанным с многолетними колебаниями уровня Каспия. Эрозионная деятельность реки прекращается, когда высота верховьев над базисом эрозии становится нулевой. Однако такая ситуация возникает крайне редко, поскольку прежде чем упомянутая разница высот станет нулевой, тектонические процессы ее восстановят или как ту же речную систему, или в видоизмененной форме, о чем свидетельствуют данные по кайнозойской истории гидрографической сети.

Наконец, есть еще один ряд сукцессионных изменений. Озера, расположенные в рифтовых долинах с течением времени могут (за очень большой срок) превратиться в океаны или их части за счет увеличения протяженности рифтовых долин. Какие сукцессионные процессы тут будут происходить, пока не ясно, но ясно лишь одно: если такое рифтовое озеро не осолонится из-за испарения (как Мертвое море или озера — предшественники Красного моря), то пресноводный биом такого озера превратится в гипергалинный морской. Эта судьба, в частности, уготована через много миллионов лет Байкалу.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андряшев А.П. 1974. Некоторые добавления к системе вертикальной зональности морской донной фауны // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Тез. докл. Всесоюз. симпоз., Ленинград, 18–21 нояб. 1974 г. / Под ред. А.Н. Голикова. Л.: Наука. С. 6–7.
- Беляев Г.М., Бирштейн Я.А., Богоров В.Г., Виноградова Н.Г., Виноградов М.Е., Зенкевич Л.А. 1959. О схеме вертикальной биологической зональности океана // Докл. АН СССР. Т. 129, № 3. С. 658–661.
- Зенкевич Л.А. 1947. О задачах, объекте и методе морской биогеографии // Зоол. журн. Т. 26, вып. 3. С. 201–220.
- Зенкевич Л.А. 1948. Биологическая структура океана // Зоол. журн. Т. 27, вып. 2. С. 113–124.
- Марков К.К. 1963. Полярная асимметрия географической оболочки // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. № 1. С. 3–8.
- Марков К.К. 1986. Избранные труды. Проблемы общей физической географии и геоморфологии. М.: Наука. 288 с.
- Петров К.М. 2004. Биономия океана. СПб.: Изд-во СПб. ун-та. 242 с.
- Старобогатов Я.И. 1986. Фауна озер как источник сведений об их истории // История озер СССР / Под ред. А.Ф. Трешникова. Л.: Наука. С. 27–50.
- Clements F.E. 1916. Plant succession; an analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington. XIII. 512 p.
- Phillips J. 1931. The biotic community // J. Ecol. Vol. 19. N 1. P. 1–24.
- Shelford V.E. 1932. Basic principles on the classification of communities and habitats and the use of terms // Ecology. Vol. 13. P. 105–120.

## СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В РАБОТАХ Я.И. СТАРОБОГАТОВА

Л.А. Невеская

Палеонтологический институт РАН, ул. Профсоюзная 123,  
117997, г. Москва

Рассмотрены основные работы Я.И. Старобогатова, посвященные двустворчатым моллюскам, и его вклад в разработку системы и эволюции этой группы.

## SYSTEM AND PHYLOGENY OF BIVALVIA IN Ya.I. STAROBOGATOV'S PAPERS

L.A. Nevevskaja

Paleontological Institute RAS, Profsojuznaja Str., 123, Moscow, 117997

Main works of Ja.I. Starobogatov concern of Bivalvia and his contribution to system and evolution of this group are considering.

Я.И. Старобогатов был в высшей степени эрудированным и разносторонним исследователем. Он внес большой вклад в решение ряда общих проблем эволюции, филогении, систематики, биогеографии, а также в изучение отдельных систематических групп, в частности моллюсков — гастропод, головоногих и особенно — двустворчатых.

Я.И. Старобогатов начал свои исследования двустворчатых моллюсков с современных солоноватоводных и пресноводных форм (Логвиненко, Старобогатов, 1968), но одновременно интересовался и ископаемыми представителями этой группы (Старобогатов, 1960).

В 1970 г. вышла из печати капитальная монография Я.И. Старобогатова «Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара», в которой были приведены краткие характеристики всех современных и ископаемых пресноводных и солоноватоводных родов двустворчатых моллюсков и даны диагнозы вновь установленных семейств, подсемейств и родов. Всего было уточнено систематическое положение 29 надсемейств, 51 семейства и 460 родов, среди которых 2 семейства, 9 подсемейств и 31 род описаны как новые для науки (Старобога-



тов, 1970)<sup>1</sup>. Для каждого рода указаны геологический возраст и географическое распространение, а для ряда видов наиболее распространенных семейств приведены карты их современного распространения.

На основе проведенной ревизии биогеографического распространения двустворчатых и брюхоногих моллюсков были выявлены некоторых общие закономерности распространения фауны внутренних водоемов и произведено зоогеографическое районирование всех континентальных водоемов мира. При районировании применялись статистические методы, в частности метод Престона. В последующем Я.И. Старобогатов продолжил изучение отдельных групп неморских палеозойских, мезозойских и кайнозойских двустворчатых моллюсков (Старобогатов, 1971; Попова и др., 1979; Бетехтина и др., 1987).

Начиная с начала 70-х гг. прошлого века Я.И. Старобогатов начал работу над усовершенствованием системы класса *Bivalvia* (Скарлато, Старобогатов, 1970, 1975). Прекрасное знание морфологии современных *Bivalvia*, а также изучение характера раковин многих таксонов, в том числе и ископаемых, позволили Старобогатову стать основным ведущим в группе исследователей — зоологов (О.А. Скарлато) и палеонтологов (Л.А. Невеская, А.Г. Эберзин), занявшихся разработкой новой системы двустворчатых моллюсков.

В этой работе было рассмотрено значение основных анатомических признаков (строение пищеварительной системы, жабр, мускулатуры), типов строения замочного аппарата раковины и особенностей образа жизни. В результате был разработан первый вариант системы, включавшей все современные и ископаемые таксоны до семейственного уровня (Невеская и др., 1971).

Отличие этой системы от принятых в «Основах палеонтологии» (1960) и в «*Treatise on invertebrate paleontology*» (Newell, 1969) подробно рассмотрены в монографии Л.А. Невеской (Nevesskaja, 2002). Вкратце основные отличия сводятся к следующим. Подотряд *Palaeotaxodonta* отряда *Taxodonta* и надсемейство *Solemyacea* отряда *Desmodonta* («Основы») объединены в надотряд *Protobranchia*. В отряд *Cyrtodonta* (= *Mytilida*) включен подотряд *Neotaxodonta* отряда *Taxodonta* «Основ» и ряд таксонов из отряда *Anisomyaria*. Был выделен самостоятельный отряд *Pectinida*. Отряд *Heterodonta* «Основ» был подразделен на отряды *Astartida*, *Carditida* и *Venerida*. Отряд *Desmo-*

*donta* «Основ», как и *Taxodonta* и *Heterodonta*, оказался полифилетичным: часть его представителей была отнесена к отряду *Pholadomyida*, ряд надсемейств — к отряду *Venerida* и надотряду *Septibranchia*.

Главные отличия от системы, принятой в «*Treatise...*»: 1) выделение надотряда *Septibranchia*; 2) отказ от выделения в пределах *Autobranchia* подклассов и надотрядов; 3) установление самостоятельного отряда *Pectinida*; 4) иное подразделение на отряды таксонов с гетеродонтным типом замка.

В 1979 г. в эту систему были внесены некоторые изменения и дополнения, в основном касающиеся изменения названий высших таксонов (отрядов, подотрядов), выделения новых подотрядов, надсемейств и семейств и уточнения систематического положения ряда таксонов (Скарлато, Старобогатов, 1979). Так, в частности все надсемейства отряда *Praecardiida* отнесены к подотряду *Pteriina* отряда *Mytilida*; также упразднен подотряд *Ostreina* в отряде *Cyrtodontida*, а входившие в него надсемейства отнесены к подотряду *Arcina* того же отряда. В отряд *Pectinida* переведено надсемейство *Leiorpectinoidea*, и таким образом появление отряда указывается с ордовика, а не с карбона. В составе отряда *Astartida* (= *Lucinida*) выделены четыре подотряда: *Astartina*, *Lucinina*, *Eurycinina*, *Chlamydoconchina*, а в отряде *Venerida*, кроме *Venerina*, *Chamina* и *Pholadina* — еще два подотряда: *Tellinina* и *Myina*. Надсемейство *Conocardioidea*, ранее отнесенное условно к отряду *Cuspidariida*, признано самостоятельным отрядом, в состав которого вошли еще два надсемейства.

Я.И. Старобогатов, продолжая работать над усовершенствованием системы *Bivalvia*, обратил особое внимание на группу позднепалеозойских неморских семейств, ранее помещенных условно в состав разных более высоких таксонов. В совместной статье с О.А. Бетехтиной и Н.Е. Яцук (Бетехтина и др., 1987) были изложены результаты ревизии всех этих семейств, приведшей к созданию новой системы неморских позднепалеозойских двустворок, отличавшейся от ранее принятых в «Основах палеонтологии» (1960) и «*Treatise*» (Newell, 1969), а также в статье О.А. Скарлато и Я.И. Старобогатова (1979).

Семейство *Palaeonodontidae* Modell, 1964, входящее в монотипное надсемейство *Palaeonodontoidea* отнесено к подотряду *Lyrodesmatoidei* (= *Lyrodesmatina* Scarlato et Starobogatov, 1971), и в нем выделены три подсемейства: *Palaeonodontinae* (роды *Palaeonodonta* Amalitski, 1891, *Tajlugania* Papin, 1965, *Verneuilunio* Starobogatov, 1987); *Palaeomutelinae* Weir, 1969 (роды *Palaeomutela* Amalitski, 1891, *Palaeopleiodon* Amalitski, 1891, *Rectodonta* Tchernyshev, 1943) и *Oligontellinae* Starobogatov, 1987 (роды *Oligontella* Gusev, 1963, *Khosedaela* Kanev, 1993 и

<sup>1</sup> Полный список таксонов *Bivalvia*, описанных Я.И. Старобогатовым до 1992 г., см.: Sysoev A.V., Kantor Yu.I. Names of Mollusca introduced by Ya.I. Starobogatov // *Ruthenica*, 1992.2 (2) P. 119–159 (примеч. отв. ред.).

Seyedina Jatsuk, 1987). Выделенное Я.И. Старобогатовым в 1970 г. семейство Abiellidae, включающее роды Abiella Ragozin, 1933, Mraziella Khalfin, 1950, Amnigeniella Betekhtina, 1966, Abakaniella Betekhtina, 1966, Concinella Betekhtina, 1966, Tersilla Papin, 1968 и Neomraziella Kolesnikov, 1980, относившиеся ранее (Скарлато, Старобогатов, 1979) условно к надсемейству Modiomorphoidea, Я.И. Старобогатов в этой работе относит также условно к надсемейству Cycloconchoidea подотряда Actinodontoidei (= Actinodontina Douvillé, 1912). В этом же подотряде в составе надсемейства Nyassoidea Hall, 1885 рассматривается семейство Prilukiellidae Starobogatov, 1970, ранее условно относившееся к Modiomorphoidea. Кроме подсемейства Prilukiellinae выделено новое монотипное подсемейство Senderzoniellinae Starobogatov, 1987, а к подсемейству Prilukiellinae с типовым родом Prilukiella Plotnikov, 1945 отнесен род Talbeica Jatsuk, 1987 и условно — род Pereborella Kanev, 1983. Монотипное семейство Prokorievskiidae Vokes, 1967, как и в предыдущей работе (Скарлато, Старобогатов, 1979), отнесено к надсемейству Ambonychioidea Miller, 1877 (подотряд Pterioidea = Pteriina Newell, 1965 отряда Mytiliformes = Mytilida Ferrussak, 1822).

В своей последней работе (Starobogatov, 1992), посвященной обоснованию предложенной системы и филогении двустворчатых моллюсков, Я.И. Старобогатов вновь рассмотрел все основные морфологические черты представителей этого класса — строение раковины, лигамента, замка, мускулатуры, жаберного аппарата, желудка и других внутренних органов, а также характер пелагических личинок для некоторых групп. Как и в предыдущих публикациях, класс Bivalvia подразделяется на 3 надотряда, но изменены их названия: Nuculiformii Dall, 1889 (= Protobranchia Pelseneer, 1889), Mytiliformii Ferrussac, 1822 (= Autobranchia Grobben, 1894) и Conocardiiformii Neumayr, 1891 (= Septibranchia Pelseneer, 1889).

Состав отрядов в пределах надотрядов остался таким же, как в системе 1979 г., были внесены лишь изменения в окончания названий: Nuculiformes, Solemyiformes, Unioniformes и др. Выделены один подотряд в отряде Hippuritiformes — Megalodontoidei (семейства Plethocardiidae, Tusayanidae, Megalodontidae, Pachyrismatidae и условно Ferrasiidae и Pterocardiidae) и четыре инфраотряда: Aviculopectinoidei в отряде Pectiniformes (надсемейства Leiopectinoidea, Plicatuloidea, Spondyloidea, Pernopectinoidea, Pectinoidea, Limarioidea), Pisidioidei в подотряде Astartoidei отряда Luciniformes (семейства Euperidae, Sphaeriidae, Pisidiidae, Euglesidae), Donacoidei в подотряде Erycinoidei отряда Luciniformes (семейства Sowerbyidae, Tancrediidae, Donacidae)

и Arcticoidei в подотряде Veneroidei отряда Cardiiiformes (надсемейства Arcticoidea, Kellielloidea, Gaimardioidea, Glossioidea).

Наибольшие изменения коснулись системы надотряда Conocardiiformii (=Septibranchia), который был подразделен на 5 отрядов: Verticordiiformes с подотрядами Fordilloidei (надсемейства Fordilloidea, Parilimyioidea, Euciroidea) и Verticordioides (семейства Spinolyonsiellidae Scarlato et Starobogatov, 1983 и Verticordiidae), Dallicordiiformes Scarlato et Starobogatov, 1983, Conocardiiformes с подотрядами Eopteroidei Scarlato et Starobogatov, 1983 (надсемейства Eopteroidea и Pseudotechnophoroidea) и Ribeirioidea (надсемейства Ribbeiroidea, Technoporoidea, Ischyriinoidea), Cuspidariiformes (надсемейства Naeroporomyoidea Scarlato et Starobogatov, 1983, Protocuspidarioidea Scarlato et Starobogatov, 1983 и Cuspidarioidea) и Poromyiformes (надсемейства Dermatomyoidea Scarlato et Starobogatov, 1983 и Poromyoidea).

Следует отметить, что по поводу таксономического положения конокардиид (= отряд Conocardiiformes) существуют различные точки зрения, и Я.И. Старобогатов внес большой вклад в решение этой проблемы (Старобогатов, 1977; Scarlato, Starobogatov, 1979; Starobogatov, 1992). Ряд исследователей (Pojeta et al., 1972; Pojeta, Runnegar, 1976, 1985; Babin et al., 1999; и др.) считают представителей этого отряда самостоятельным классом моллюсков — Rostroconchia. В качестве основных отличий от двустворчатых моллюсков эти авторы указывали наличие трубковидного протоконха, отсутствие лигамента и наличие непарных мускульных отпечатков, которые, по мнению Ж. Пожета и других, являлись отпечатками ретракторов ноги. Я.И. Старобогатов (1977) отверг все эти аргументы, показав, что конокардииды имели двустворчатый протоконх, створки которого были связаны лигаментом, а непарные «мускульные отпечатки» были следами погруженного внешнего (ламеллярного) слоя лигамента. Наличие у конокардиид двустворчатой раковины на самых ранних стадиях развития было подтверждено последующими работами (Heanly III, Yancey, 1998; Yancey, Heanly III, 1998). По мнению Я.И. Старобогатова (1977), все ростококнии относятся к септибранхиям, хотя они были фильтраторами и вели сидячий образ жизни.

Ревизия системы двустворчатых моллюсков была тесно связана с выявлением происхождения класса, филогенетических отношений внутри него и основных черт его эволюции. Все эти проблемы рассмотрены в ряде работ (Невесская и др., 1971; Миничев, Старобогатов, 1975; Scarlato et Starobogatov, 1978; Скарлато, Старобогатов, 1979), а особенно подробно в последней публикации (Starobogatov, 1992).



Предполагаемый предок *Bivalvia* имел раковину, лишенную макушки, голову с переднекишечными образованиями и один мускул-аддуктор, а в дальнейшем произошла редукция головы и переднекишечных образований, появилась макушка, прямой замочный край остался только на ранних стадиях развития, сформировался замок ктенодонтного типа (Миничев, Старобогатов, 1975; Скарлато, Старобогатов, 1979).

Предполагается, что вначале, в кембрии, возникли *Protobranchia* (= *Nuculiniformii*), а именно отряд *Nuculida* (= *Nuculiformes*), которые вели мобильный образ жизни, собирали пищу при помощи лабиальных пальп и имели два мускула-аддуктора, примитивный двоякоперистый ктенидий, ктенодонтный замок и ранние пелагические личинки эндоларвального типа. По способу питания они были детритофагами.

От отряда *Nuculida* в ордовике произошел другой отряд протобранхий — *Solemyida* (= *Solemyiformes*), представители которого перешли к зарывающемуся образу жизни, в связи с чем замок у них редуцировался, а из мускулов-аддукторов хорошо развит был только передний. Надотряд *Autobranchia* (= *Mytiliformii*) взял начало от протобранхий. Большинство его представителей имело биссус, хотя бы на ранних стадиях онтогенеза, и вело прикрепленный или свободнолежащий образ жизни, но некоторые были мобильными. Лабиальные пальпы уступили свою функцию жаберному фильтрационному аппарату, строение желудка усложнилось, пелагические личинки относились к трохофорному типу. Основная часть этого надотряда относится к фильтраторам.

Что касается филогенетических отношений внутри *Autobranchia*, то, по Я.И. Старобогатову, в основном по строению желудка и в меньшей степени по типу замка, основной группой, давшей начало большинству остальных отрядов, был отряд *Unionida* (= *Unioniformes*), а именно подотряд *Actinodontina*<sup>1</sup>, от которого возникли в ордовике *Pholadomyida* (= *Pholadomyiformes*), *Mytilida* (= *Mytiliformes*), *Pectinida* (= *Pectiniformes*) и *Carditida* (= *Carditiformes*), в силуре — *Lucinida* (= *Luciniformes*) и *Hippuritida* (= *Hippuritiformes*). Отряд *Venerida* (= *Cardiiformes*) появился в конце позднего палеозоя и, скорее всего, связан с *Carditida*.

Надотряд *Septibranchia* (= *Conocardiiformini*) отделился от *Autobranchia*. Наиболее древние представители его были еще фильтрато-

<sup>1</sup> Ордовикские *Actinodontina* были морскими формами, а неморские таксоны отряда *Unionida* возникли не ранее позднего палеозоя.

рами, а у более поздних произошла перестройка жабр и пищеварительной системы, исчез сортирующий аппарат, и по способу питания они превратились в пассивных хищников. Первичным в этом надотряде был, вероятно, отряд *Verticardiida* (= *Verticardiiformes*), произошедший в кембрии от общего для *Bivalvia* предка, от него в кембрии возник *Conocardiida* (= *Conocardiiformes*), а в меловое время — еще три отряда: *Cuspidariida* (*Cuspidariiformes*), *Dallicordiiformes* и *Poromyida* (*Poromyiformes*).

Была прослежена эволюция основных адаптивных типов, что показало в ряде случаев независимое происхождение одного и того же типа у представителей различных филогенетических групп; кроме филогении высоких таксонов (надотрядов, отрядов, подотрядов) были выявлены и филогенетические отношения надсемейств в пределах отрядов (Скарлато, Старобогатов, 1979).

Не останавливаясь на традиционных методах изучения двустворчатых моллюсков Я.И. Старобогатов разрабатывал новые методы. Так, вместе с Б.М. Логвиненко (Логвиненко, Старобогатов, 1970) было предложено использовать кривизну фронтального сечения створок раковины в качестве признака для определения видов *Bivalvia*. Этот метод был применен для различения видов родов из семейств *Cardiidae*, *Pisidiidae*, *Unionidae* и некоторых других. Было показано, что кривые, характеризующие контуры фронтального сечения створок, как правило, совпадают у раковин одного и того же вида и явственно отличаются у разных видов одного и того же рода<sup>1</sup>. Была подробно описана методика, а также проанализированы причины несовпадения кривых, построенных для одного вида некоторых родов.

Ярослав Игоревич был очень обязательным и доброжелательным человеком, охотно делился своими знаниями с другими исследователями. Не жалея времени, он излагал свои соображения, сообщал литературные данные, давал советы всем, кто прибегал к нему за помощью. Большинство сотрудников нашей лаборатории обращались к нему с вопросами, возникавшими по ходу наших исследований ископаемых двустворчатых и брюхоногих моллюсков, и всегда получали ценные советы и необходимую помощь. Нам всегда будет очень не хватать нашего дорогого коллеги.

Работа поддержана грантом РФФИ 04-04 48703а.

<sup>1</sup> Показано (Kafanov A.I. Recent and fossil *Clinocardiinae* (*Bivalvia*, *Cardiidae*) of the World. I. General part // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1998. N 25. P. 1–28), что этот метод нуждается в дальнейшем обосновании (*примеч. отв. ред.*).

## ЛИТЕРАТУРА

- Бетехтина О.А., Старобогатов Я.И., Яцук Н.Е. 1987. Некоторые вопросы номенклатуры и систематики позднепалеозойских неморских двустворчатых моллюсков // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. № 688. С. 37–49.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1968. Тип моллюски. Mollusca // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-ть. С. 308–339.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. № 5/6 (89). С. 7–10.
- Миничев Ю.С., Старобогатов Я.И. 1975. О филогенетических взаимоотношениях классов в пределах типа моллюсков // Состояние изученности групп органического мира: двустворчатые моллюски. М.: Палеонтол. ин-т АН СССР. С. 205–276.
- Невесская Л.А., Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Эберзин А.Г. 1971. Новые представления о системе двустворчатых моллюсков // Палеонтол. журн. № 2. С. 3–20.
- Основы палеонтологии. Моллюски — панцирные, двустворчатые, лопатоногие. 1960 / Под ред. А.Г. Эберзина. М.: Изд-во АН СССР. 300 с.
- Попова С.М., Девяткин Е.В., Старобогатов Я.И. 1970. Моллюски кызылгирской свиты Горного Алтая. М.: Наука.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1970. Система двустворчатых моллюсков // Очередная сессия по итогам работ 1969 г. Л.: Наука. С. 4–5.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1975. Новые материалы к построению системы двустворчатых моллюсков // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Т. 5. Л.: Наука. С. 4–8.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1979. Основные черты эволюции и система класса Bivalvia // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 80. С. 5–38.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1983. Система двустворчатых моллюсков надотряда Septibranchia // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распределения. Т. 7. Л.: Наука. С. 7–13.
- Старобогатов Я.И. 1960. Пресноводные моллюски Лихвинского разреза // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол. Т. 35, вып. 6. С. 116–119.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, Ленингр. отд. 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1971. К вопросу о систематическом положении ордовикского двустворчатого моллюска *Babinka* // Палеонтол. журн. № 3. С. 112–115.
- Старобогатов Я.И. 1977. Систематическое положение конокардий и система палеозойских Septibranchia (Bivalvia) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. геол. Т. 52. Вып. 4. С. 125–139.
- Babin C., Garcia-Alcalde J., Gutiérrez-Marco J.C., Martínez-Chacón L. 1999. Conocardia (Mollusca, Rostroconchia) du Dévonien et du Carbonifère d'Espagne // Rev. Paléobiol. V. 18, N 1. P. 173–186.
- Heanley III M.J., Yancey T.E. 1998. Conocardiid molluscs from Buckhorn Asphalt Quarry of South-Central Oklahoma: Rostroconchs or Rostroconch homeomorphic bivalves // Okla Geol. Notes. V. 58. N 6. P. 35–36.
- Невесская Л.А. 2003. Morphogenesis and ecogenesis of Bivalves in the Phanerozoic // Paleontol. J. V. 37. Suppl. 6. P. 591–741.

- Newell N.D. 1969. Classification of Bivalvia // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. N. Vol. 1. Mollusca 6. Bivalvia / Ed. R.C. Moore. Boulder, Colo.: Geol. Soc. Amer.; Lawrence, Kan.: Univ. Kansas Press. P. 205–224.
- Pojeta J. (Jr.), Runnegar B., Morris N.J., Newell N.D. 1972. Rostroconchia: a new class of bivalved molluscs // Science. V. 177. N 4045. P. 264–267.
- Pojeta J. (Jr.), Runnegar B. 1976. The paleontology of rostroconch molluscs and the early history of the phylum Mollusca // Geol. Surv. Prof. Paper. V. 968. 88 p.
- Pojeta J. (Jr.), Runnegar B. 1985. The Early Evolution of Diasome Molluscs // The Mollusca. New York: Academia. V. 10. P. 295–336.
- Scarlato O.A., Starobogotov Ya.I. 1978. Phylogenetic relations and the early evolution of the class Bivalvia // Philosophical Transactions. Roy. Soc. London, Ser. B. Biol. sciences. V. 284. P. 217–224.
- Starobogotov Ya.I. 1992. Morphological basis for phylogeny et classification of Bivalvia // Ruthenica. V. 2. N 1. P. 1–25.
- Yancey T.E., Heanley III M.J. 1998. Ontogenetic development of Pseudoconocardium // Okla Geol. Notes. V. 58, no 6. P. 261–264.