

СПИСАНИЕ НА БЪЛГАРСКОТО ГЕОЛОГИЧЕСКО ДРУЖЕСТВО

REVIEW OF THE BULGARIAN GEOLOGICAL SOCIETY

ГОД. XXXVII, КН. 3

1976

VOL. XXXVII, PART 3

ДУВИЛЛЕЙЦЕРАТИДЫ, ИХ СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

И. А. Михайлова

DOUVILLEICERATIDAE AND THEIR SYSTEMATICS
AND PHYLOGENY

I. A. Mihailova

Изучение систематики и филогении аммоидей представляет собой непрерывный процесс, так как по мере накопления новых данных неизбежен пересмотр имеющихся представлений. В связи с расширением в последние двадцать лет онтологенетических исследований мезозойских аммонитов, естественно, появились дополнительные существенные критерии для ревизии как системы аммоидей в целом, так и отдельных таксонов различного ранга, в частности. Имеется и второй момент, усиливший на данном этапе интерес к систематике и филогении аммоидей. Речь идет о почти одновременном выходе в свет таких справочников, как французские [13], американские [12] и русские [4, 10] основы палеонтологии. Все сказанное в полной мере распространяется на семейство Douvilleiceratidae Рагопа et Вопагеlli, которое я вслед за Кейси [15] рассматриваю в составе трех подсемейств: Roloboceratinae C a s e y, Cheloniceratinae S p a t h и Douvilleiceratinae s. str.

Впервые онтогенез одного из представителей дувиллейцератид был описан на примере *Epicheloniceras intermedium* Касап. [6, 7]. Тогда удалось детально проследить изменение в онтогенезе формы раковины, скульптуры и лопастной линии. Было установлено, что скульптура появляется непосредственно после пережима в виде бугорков на середине боковых сторон. Весьма своеобразным оказался морфогенез лопастной линии. На основе четырехлопастного исходного типа (VUID) в результате деления пупковой и внутренней лопасти формируется достаточно рассеченная лопастная линия, состоящая из шести элементов: VU₁U₂I₂I₁D. Появление новых элементов в результате деления лопасти, если говорить о пупковой лопасти, характерно для очень ограниченной группы аммонитов. У мезозойских, в частности, у раннемеловых аммонитов, такой способ появления новых элементов встречается крайне редко и в силу этого является надежным критерием для характеристики семейства Douvilleiceratidae. Дальнейшие исследования в этом направлении безусловно подтвердили, что почти у всех дувиллейцератид новые элементы возникают в результате деления лопасти [5, 15, 19, 23, 24], правда последний из названных авторов согласен с этим положением неполностью, о чем будет сказано ниже.

Мне казалось недостаточным ограничиться рассмотрением всего имеющегося материала для убедительного решения целого ряда вновь возникших

вопросов. Поэтому был привлечен новый материал по дувиллейцератидам из аптских и нижнеальбских отложений, собранный как лично автором (Северный Кавказ и Дагестан), так и переданный Л. В. А л е к с е е в о й (Мангышлак) и В. А. К о р о т к о в ы м (Туаркыр, Большой Балхан). Было изучено 10 экземпляров, относящихся к четырем родам: *Cheloniceras*, *Epicheloniceras*, *Eodouvilleiceras* и *Douvilleiceras*. Особое внимание было обращено на изменение лопастной линии в онтогенезе раковины, кроме того изучалась форма раковины и ее скульптура от ранних до поздних стадий. Учитывая новые данные, попытаемся проанализировать результаты, к которым прошли упомянутые выше авторы.

Р К е й с и в III и IV частях работы о аммонитах из „нижних зеленых пещаников“ [15] подробно описал все известные таксоны дувиллейцератид. Он рассматривает надсемейство *Douvilleiceratidae* в составе трех семейств: *Douvilleiceratidae* Р а г о н а е т В о н а г е л л и, *Parahoplitidae* С р а т х и *Deshayesitidae* С т о у а п о w, разделяя первое из них в свою очередь на три подсемейства: *Roloboceratinae* (установленное К е й с и), *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae*. Разделение на подсемейства основано на скульптуре. Небольшое по объему подсемейство *Roloboceratinae* С а с е у (род *Roloboceras* С а с е у и *Megatyloceras* Н и т р h г е у) охватывает примитивные раннеалтские формы и характеризуется крайней грубостью скульптуры. Морфогенез лопастной линии *Roloboceras hambrovi* F о г б. [15, fig. 54] хорошо отражает деление пупковой и внутренней лопасти. Если вторичное седло пупковой лопасти закладывается почти в ее основании, то вторичное седло внутренней лопасти появляется на склоне этой лопасти на переходе к седлу U I. К е й с и обратил внимание на удивительное сходство онтогенеза *Epicheloniceras intermedium* К а с а п. и *Roloboceras hambrovi* F о г б. Подсемейство *Cheloniceratinae* С р а т х (род *Cheloniceras* с подродами *Cheloniceras* s. s. и *Epiheloniceras* С а с е у, род *Vectisites* С а с е у и *Walpenites* С а с е у) распространено на протяжении всего апта и характеризуется большим разнообразием скульптуры вследствие различного сочетания ребер и бугорков.

Вслед за К е й с и [15] и Б р е й с т р о ф е р о м [14] я считаю, что *Cheloniceratinae* следует рассматривать в ранге подсемейства, а не семейства, как было принято С п е т о м [21] и дано в „Основах палеонтологии“ [4]. В тоже время ввиду четкого отличия *Cheloniceras* s. str и *Epicheloniceras* представляется более правильным рассматривать эти таксоны в качестве самостоятельных родов.

Для одного из своих новых родов К е й с и приводит морфогенез лопастной линии на примере *Vectisites caprotinus* С а с е у. Наружная часть лопастной линии полностью согласуется с тем, что наблюдается и у *Epicheloniceras intermedium* К а с а п. и у *Roloboceras hambrovi* F о г б. Внутренняя часть лопастной линии не совпадает на двух последних рисунках 89 f и g. Внутренняя лопасть на рис. 89 g по аналогии с двумя упомянутыми видами может расшифровываться, как претерпевшая деление на две части, претендующие на самостоятельность: I → I₁ I₂. Однако эта же внутренняя лопасть на рис. 89 f обладает отчетливой трехраздельностью и поэтому не дает оснований для такого вывода.

Третье подсемейство *Douvilleiceratinae* включает род *Douvilleiceras* и предложенный К е й с и род *Eodouvilleiceras* [15, с. 191]. Этот род сразу же привлек внимание исследователей ввиду явно переходного облика между родами *Epicheloniceras* и *Douvilleiceras*. К е й с и первоначально ограничил род

Eodouvilleiceras тремя известными видами: *Douvilleiceras horridum* Riedel (типовой вид), „D.“ *santafecinum* Bugisch и „D.“ *clansayense* Jas. распространеными в верхнем амфе Южной Америки и Франции. Очень краткая характеристика рода сводится к наличию простых ребер и маммиллятоформных вентральных бугорков на взрослой стадии, однако у видов, отнесенных к этому роду Кейси, этот признак выражен весьма нечетко. Раздвоенность бугорков может появляться достаточно поздно, поэтому на молодых оборотах родовая принадлежность сильно затруднена, так как имеется несомненное сходство со скульптурой рода *Epicheloniceras*. Поэтому, например, Гоин [3] рассматривает *Eodouvilleiceras* в качестве подрода *Epicheloniceras*, что, естественно, влечет за собой перенесение *Eodouvilleiceras* в иную семейственную (или подсемейственную) категорию.

Для того, чтобы акцентировать внимание на появлении в истории развития дувиллеицератид существенно нового признака (раздвоение бугорков), развитие которого в дальнейшем приводит к формированию своеобразной скульптуры рода *Douvilleiceras* с многораздельными бугорками, видимо хотя и с некоторой условностью следует согласиться с мнением Кейси, то есть рассматривать *Eodouvilleiceras* в качестве самостоятельного рода.

К роду *Eodouvilleiceras* несомненно следует отнести *Eodouvilleiceras aphanesi* F. g., *E. extenuatum* E. g., описанные Гоином [3] из клансея Западного Кавказа, и *E. badkhyicum* Угм., установленный Умановой [11] на материале из Туркмении. У всех этих видов наблюдается отчетливое раздвоение бугорков. Ранние обороты близки „*Epicheloniceras*“ *clansayense* Jas.

У вида *Eodouvilleiceras matsumotoi* Обаты из группы Мияко Японии на молодых оборотах вентральные бугорки заостренные шиповатые, а на взрослых расширяющиеся, уплощающиеся, имеющие тенденцию к двураздельности.

К рассмотрению дувиллеицератид неоднократно возвращался. Видман [22, 23, 24, 25, 26], подчеркивая каждый раз четырехлопастную приносутуру. Он обратил внимание на более позднее разделение пупковой лопасти у рода *Cheloniceras* по сравнению с родом *Douvilleiceras*, обосновал на основании сходства формы и скульптуры раковины происхождение рода *Cheloniceras* от рода *Parasiticeras*. Проанализировав все признаки, Видман приходит к мысли о правомерности филогенетического ряда *Leptoceras*→*Parasiticeras*→*Cheloniceras*→*Douvilleiceras*→*Astericeras* [23, fig. 27]. Принятие такой линии развития неизбежно заставляет согласиться с тем, что нормальные плоско-спиральные аммониты являются потомками гетероморф, ибо для рода *Parasiticeras* характерна открытая начальная спираль, а для более раннего члена этого ряда — для рода *Leptoceras* — криоцератидная спираль.

На рис. 15 Видман [25] приводит лопастные линии взрослых аммонитов всех упомянутых родов. Обособление двух пупковых лопастей, столь характерное для дувиллеицератид, проявляется у *Parasiticeras* в двураздельности пупковой лопасти. Такое строение этой лопасти может в дальнейшем привести у потомков рода *Parasiticeras* к разделению и обособлению этих лопастей, как это свойственно *Cheloniceras*, *Douvilleiceras* и *Astericeras*. Весьма примечательным является также необычайное развитие наружной лопасти, резко превосходящей по своим размерам все остальные, причем, если у рода *Parasiticeras* это проявляется только в высоте лопасти, то у *Cheloniceras* и *Douvilleiceras* затрагивает и ширину этой лопасти. У рода *Astericeras* этот признак нивелируется и наружная лопасть имеет такую же высоту, что и внутренняя, оставаясь при этом значительно шире последней.

Таким образом наибольшее сходство наблюдается между родами *Cheloniceras* и *Douvilleiceras*. Лопастные линии *Paraspiticeras* и *Astiericeras* отличаются от лопастных линий двух первых родов прежде всего отсутствием деления внутренней лопасти. У двух последних родов наблюдается трехраздельная симметричная внутренняя лопасть.

Из сказанного ясно, что ведущим признаком лопастной линии в развитии дувиллейцератид является строение пупковой лопасти. Разделение внутренней лопасти, столь характерное, в общем, для дувиллейцератид, явилось признаком новоприобретенным, отсутствовавшим у рода *Paraspiticeras* и вновь утерянным у рода *Astiericeras*. О причинах, которые привели к разделению внутренней лопасти на две самостоятельные, а в дальнейшем (у рода *Astiericeras*) к вторичной потере этого признака, в результате чего и возникает внешнее сходство между лопастными линиями *Paraspiticeras* и *Astiericeras*, говорить можно лишь весьма проблематично. Если филогенетический ряд *Paraspiticeras*→*Cheloniceras*→*Douvilleiceras*→*Astiericeras* существовал в действительности, то представляется наиболее правдоподобным связать появление двураздельности внутренней лопасти с формой поперечного сечения. Для рода *Cheloniceras* характерно очень широкое, часто эллипсовидное поперечное сечение с растянутой внутренней стороной оборота, что требовало соответственного расширения и этой части лопастной линии. Большая стабильность в строении пупковой лопасти дувиллейцератид по сравнению с внутренней лопастью заставляет считать основным признаком именно ее.

Что касается возможности происхождения рода *Paraspiticeras* от рода *Leptoceras*, то лопастная линия не дает для этого никаких оснований, так как наблюдается невозвышающееся наружное седло, трехраздельная симметричная пупковая лопасть, не говоря уже о ином строении внутренней лопасти.

В тоже время весьма заманчиво предположить для дувиллейцератид наличие десмоцератидных или литоцератидных предков, если в качестве ведущего признака принять двураздельность внутренней лопасти, столь характерную для этих групп.

Нельзя, наконец, не отметить мнение Видманна о близости дувиллейцератид и парагоплитид и о необходимости отнесения последних к надсемейству *Douvilleicerataceae* и противопоставлении этого надсемейства надсемейству *Deshayesitaceae*. Видманн исходит при этом в основном из некоторого сходства скульптуры и из единого плана изменения внутренней лопасти в процессе онтогенеза. Однако Шиндельф принципиально иначе чем Видманн трактовал строение внутренней лопасти (пупковой лопасти по Шиндельфу).

В VI части классической работы по „Исследованию истории происхождения аммонитов“, касаясь систематики надсемейства *Douvilleicerataceae*, Шиндельф пишет: „С точки зрения систематического состава мы в дальнейшем присоединяемся к точке зрения Кейси, которая в противоположность „Treatise“ более соответствует современному уровню науки“ [23, с. 672]. Позднее, в VII заключительной части работы Шиндельф изменяет свою точку зрения и рассматривает *Douvilleicerataceae*, *Parahoplitaceae* и *Deshayesitaceae* в качестве самостоятельных надсемейств.

Детально рассматривая вопросы истории изучения семейства *Douvilleicerataceae*, Шиндельф, соглашаясь в основном с авторами упомянутых выше работ, высказывает и одно принципиально иное соображение. Он соглашается, что изменения лопастной линии на основе четырехлопастной

примасутуры действительно приводят к появлению и формированию во взрослой лопастной линии шести лопастей, но признавая деление пупковой лопасти и распадения ее на две самостоятельные, отрицает такой процесс для внутренней лопасти.

Шинделевольф считает, что эта шестая, последняя по времени появления лопасть, возникает в результате деления седла, а не лопасти.

На чем базируется вывод Шинделевольфа?

Он анализирует серию онтогенезов, в том числе выполненных им лично: *Cheloniceras cf. cornuelianum* Огб., *Ch. occidentale* Яс., *Douvilleiceras mammillatum* Schloth. и *D. inquinodum* (Qu.). Как можно видеть, новая лопасть во всех случаях возникает на склоне седла (=на склоне лопасти), а не в основании лопасти и не на вершине седла. Такое заложение новой лопасти действительно может допускать двоякое толкование. Интересно, что независимо от того или иного способа заложения новых элементов Видманн и

Шинделевольф пришли к мысли о сходстве дувиллейцератид и парагоплитид. При этом Видманн считает это сходство проявлением близкого родства и помещает семейство Parahoplitiidae в надсемейство Douvilleicerataceae, противопоставляя его надсемейству Deshayesitaceae. Наиболее четко мысль об этом изложена в статье Кульмана и Видманна, [17, 19], принимая, что у дувиллейцератид и парагоплитид новая лопасть появляется в седле в результате разделения его, а не в лопасти, этим и ограничивает сходство между данными группами, считая совершенно справедливой точку зрения Михайловой [6, 7], и Луппова [4, с. 116] на обособленность и удаленность этих таксонов.

Онтогенез *Douvilleiceras charshangense* Мирзоев в сравнении с онтогенезом *Epicheloniceras intermedium* Касап. „показывает их поразительное сходство, что с полной очевидностью доказывает генетическую преемственность рода *Douvilleiceras* от рода *Cheloniceras*. Разница заключается в ускорении развития лопастной линии у *Douvilleiceras*, что проявляется в более раннем возникновении и развитии вторичных элементов“ [5, с. 63].

Рис. 1. Начальные камеры
а—б — *Cheloniceras cornuelianum* Огб., экз. № 7/13350 (×21); а — вид сверху; б — вид со стороны третьей перегородки; Дагестан, Акуша, нижний апт;
в—д — *Epicheloniceras tschernyschevi* Синз., экз. № 85/8217 (×21); в — вид сбоку; е — вид сверху; д — вид со стороны первой перегородки; Мангышлак, Түщебек, средний апт; е—ж — *Eodouvilleiceras clansense* Яс., экз. № 87/7212 (×21); е — вид сверху; ж — вид со стороны первой перегородки; Туаркыр, Бабашы, верхний апт

Ниже рассмотрим новые данные об онтогенетическом развитии некоторых дувиллейцератид. В нашем распоряжении отсутствует материал для рода *Paraspiticeras*, но имелись хорошие образцы для раннеантских видов *Cheloniceras cornuelianum* Огб. и *Ch. seminodosum* Синз.

