

ДУВИЛЛЕЙЦЕРАТИДЫ, ИХ СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ

И. А. Михайлова

DOUVILLEICERATIDAE AND THEIR SYSTEMATICS
AND PHYLOGENY

I. A. Mihailova

Изучение систематики и филогении аммоноидей представляет собой непрерывный процесс, так как по мере накопления новых данных неизбежен пересмотр имеющихся представлений. В связи с расширением в последние двадцать лет онтофилогенетических исследований мезозойских аммонитов, естественно, появились дополнительные существенные критерии для ревизии как системы аммоноидей в целом, так и отдельных таксонов различного ранга, в частности. Имеется и второй момент, усиливший на данном этапе интерес к систематике и филогении аммоноидей. 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 P a r o n a et B o n a g e l l i, которое я вслед за К е й с н [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* K a s a n. [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: $VU_1U_2I_2I_1D$. 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. Алексеевой (Мангышлак) и В. А. Коротковым (Туаркыр, Большой Балхан). Было изучено 10 экземпляров, относящихся к четырем родам: *Chelonicerases*, *Epichelonicerases*, *Eodouvilleicerases* и *Douvilleicerases*. 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.

Рейс в III и IV частях работы о аммонитах из „нижних зеленых песчаников“ [15] подробно описал все известные таксоны дувиллейцератид. Он рассматривает надсемейство *Douvilleiceratidae* в составе трех семейств: *Douvilleiceratidae* Paron et Bonagelli, *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stouanow, разделяя первое из них в свою очередь на три подсемейства: *Roloboceratinae* (установленное Рейс), *Cheloniceratinae* и *Douvilleiceratinae*. Разделение на подсемейства основано на скульптуре. Небольшое по объему подсемейство *Roloboceratinae* Casey (род *Roloboceras* Casey и *Megatyloceras* Huthgey) охватывает примитивные раннеаптские формы и характеризуется крайней грубостью скульптуры. Морфогенез лопастной линии *Roloboceras hambrovi* Forb. [15, fig. 54] хорошо отражает деление пупковой и внутренней лопастей. Если вторичное седло пупковой лопасти закладывается почти в ее основании, то вторичное седло внутренней лопасти появляется на склоне этой лопасти на переходе к седлу U¹. Рейс обратил внимание на удивительное сходство онтогенеза *Epichelonicerases intermedium* Kasan. и *Roloboceras hambrovi* Forb. Подсемейство *Cheloniceratinae* Spath (род *Chelonicerases* с подродами *Chelonicerases* s. s. и *Epichelonicerases* Casey, род *Vectisites* Casey и *Walpenites* Casey) распространено на протяжении всего апта и характеризуется большим разнообразием скульптуры вследствие различного сочетания ребер и бугорков.

Вслед за Рейс [15] и Брейстроффером [14] я считаю, что *Cheloniceratinae* следует рассматривать в ранге подсемейства, а не семейства, как было принято Петом [21] и дано в „Основах палеонтологии“ [4]. В тоже время ввиду четкого отличия *Chelonicerases* s. str и *Epichelonicerases* представляется более правильным рассматривать эти таксоны в качестве самостоятельных родов.

Для одного из своих новых родов Рейс приводит морфогенез лопастной линии на примере *Vectisites caprotinus* Casey. Наружная часть лопастной линии полностью согласуется с тем, что наблюдается и у *Epichelonicerases intermedium* Kasan. и у *Roloboceras hambrovi* Forb. 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 расшириваться, 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 *Douvilleicerases* и предложенный Рейс род *Eodouvilleicerases* [15, с. 191]. Этот род сразу же привлек внимание исследователей ввиду явно переходного облика между родами *Epichelonicerases* и *Douvilleicerases*. Рейс и первоначально ограничил род

Eodouvilleiceras тремя известными видами: *Douvilleiceras horridum* R i e d e l (типовой вид), „D.“ *santafecinum* B u r g k h. и „D.“ *clansayense* J a c. распространенными в верхнем апте 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 К е й с и, этот признак выражен весьма неотчетливо. 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, Е г о я н [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 дувиллейцератид существенного 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 К е й с и, то есть рассматривать *Eodouvilleiceras* в качестве самостоятельного рода.

К роду *Eodouvilleiceras* несомненно следует отнести *Eodouvilleiceras aphanisivi* F g., *E. extenuatum* E g., описанные Е г о я н о м [3] из клансея Западного Кавказа, и *E. badkhyicum* U r m., установленный У р м а н о в о й [11] на материале из Туркмении. У всех этих видов наблюдается отчетливое раздвоение бугорков. Ранние обороты близки „*Epicheloniceras*“ *clansayense* J a c.

У вида *Eodouvilleiceras matsumotoi* O b a t a из группы Мяко Японии на молодых оборотах вентральные бугорки заостренные шиповатые, а на взрослых расширяющиеся, уплощающиеся, имеющие тенденцию к двураздельности.

К рассмотрению дувиллейцератид неоднократно возвращался. В и д м а н н [22, 23, 24, 25, 26], подчеркивая каждый раз четырехлопастную примасуру. 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 *Parasptiticas*. Проанализировав все признаки, В и д м а н н приходит к мысли о правомерности филогенетического ряда *Leptoceras*→*Parasptiticas*→*Cheloniceras*→*Douvilleiceras*→*Astiericeras* [23, fig. 27]. Принятие такой линии развития неизбежно заставляет согласиться с тем, что нормальные плоско-спиральные аммониты являются потомками гетероморф, ибо для рода *Parasptiticas* характерна открытая начальная спираль, а для более раннего члена этого ряда — для рода *Leptoceras* — криоцератидная спираль.

На рис. 15 В и д м а н н [25] приводит лопастные линии взрослых аммонитов всех упомянутых родов. Обособление двух пупковых лопастей, столь характерное для дувиллейцератид, проявляется у *Parasptiticas* в двураздельности пупковой лопасти. Такое строение этой лопасти может в дальнейшем привести у потомков рода *Parasptiticas* к разделению и обособлению этих лопастей, как это свойственно *Cheloniceras*, *Douvilleiceras* и *Astiericeras*. Весьма примечательным является также необычайное развитие наружной лопасти, резко превосходящей по своим размерам все остальные, причем, если у рода *Parasptiticas* это проявляется только в высоте лопасти, то у *Cheloniceras* и *Douvilleiceras* затрагивает и ширину этой лопасти. У рода *Astiericeras* 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 *Chelonicer* и *Douvilleicer*. Лопастные линии *Paraspiticer* и *Astiericer* 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 *Paraspiticer* и вновь утерянным у рода *Astiericer*. О причинах, которые привели к разделению внутренней лопасти на две самостоятельные, а в дальнейшем (у рода *Astiericer*) к вторичной потере этого признака, в результате чего и возникает внешнее сходство между лопастными линиями *Paraspiticer* и *Astiericer*, говорить можно лишь весьма проблематично. Если филогенетический ряд *Paraspiticer* → *Chelonicer* → *Douvilleicer* → *Astiericer* существовал в действительности, то представляется наиболее правдоподобным связать появление двураздельности внутренней лопасти с формой поперечного сечения. Для рода *Chelonicer* 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 *Paraspiticer* от рода *Leptocer*, 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 В и д м а н н а о близости дувиллейцератид и парагоплитид и о необходимости отнесения последних к надсемейству *Douvilleicerataceae* и противопоставлении этого надсемейства надсемейству *Deshayesitaceae*. В и д м а н н исходит при этом в основном из некоторого сходства скульптуры и из единого плана изменения внутренней лопасти в процессе онтогенеза. Однако Ш и н д е в о л ь ф принципиально иначе чем В и д м а н н трактовал строение внутренней лопасти (пупковой лопасти по Ш и н д е в о л ь ф у).

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

Детально рассматривая вопросы истории изучения семейства *Douvilleicerataceae*, Ш и н д е в о л ь ф, соглашаясь в основном с авторами упомянутых выше работ, высказывает и одно принципиально иное соображение. Он соглашается, что изменения лопастной линии на основе четырехлопастной

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

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

На чем базируется вывод Шиндевольфа?

Он анализирует серию онтогенезов, в том числе выполненных им лично: *Chelonicer* cf. *cornuelianum* O r b., *Ch. occidentale* J a c., *Douvilleicer* *tam-millatum* S c h l o t h. и *D. inaquinodum* (Q u.). 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 В и д м а н н

Шиндевольф пришли к мысли о сходстве дувиллейцератид и парагоплитид. При этом Видманн считает это сходство проявлением близкого родства и помещает семейство Parahoplitidae 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 деления 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 *Douvilleicer* *charshangense* M i r s o e v в сравнении с онтогенезом *Epicheloniceras intermedium* K a s a n. „показывает их поразительное сходство, что с полной очевидностью доказывает генетическую преемственность рода *Douvilleicer* от рода *Chelonicer*“. Разница заключается в ускорении развития лопастной линии у *Douvilleicer*, что проявляется в более раннем возникновении и развитии вторичных элементов“ [5, с. 63].

Ниже рассмотрим новые данные об онтогенетическом развитии некоторых дувиллейцератид. В нашем распоряжении отсутствует материал для рода *Paraspiticer*, но имелись хорошие образцы для раннеаптских видов *Chelonicer* *cornuelianum* O r b. и *Ch. seminodosum* S i n z.

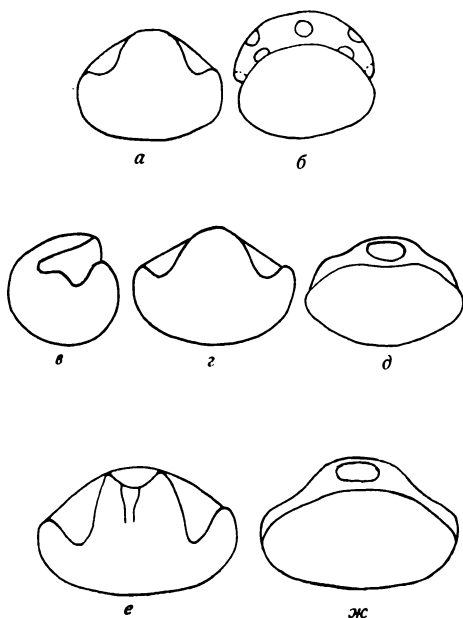


Рис. 1. Начальные камеры

а—б — *Chelonicer cornuelianum* O r b., экз. № 7/13350 (× 21); а — вид сверху; б — вид со стороны третьей перегородки; Дагестан, Акуша, нижний апт; в—д — *Epicheloniceras tschernyschewi* S i n z., экз. № 85/8217 (× 21); в — вид сбоку; г — вид сверху; д — вид со стороны первой перегородки; Мангышлак, Тущибек, средний апт; е—ж — *Eodouvilleicer clausayense* J a c., экз. № 87/7212 (× 21); е — вид сверху; ж — вид со стороны первой перегородки; Туаркыр, Бабаши, верхний апт