

УДК 564.53

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

И.А. МИХАЙЛОВА

## ФИЛОГЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ МЕЛОВЫХ АММОНИТОВ

(Представлено академиком В.В. Меннером 1 XI 1979)

В современных справочниках по палеонтологии <sup>(1-3)</sup> юрско-меловые аммоиды рассматриваются в качестве отряда *Ammonitida* с тремя подотрядами: *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*. Позднее было предложено рассматривать эти таксоны в ранге отрядов <sup>(4)</sup>. Однако за одинаковыми названиями скрывалось разное понимание их объема, систематического состава и путей развития. Только отряд *Phylloceratida* не вызывал больших разногласий, тогда как при рассмотрении систематического состава литоцератид и аммонитид выявлены значительные расхождения. Русские палеонтологи <sup>(3)</sup> дают взаимоотношения крупных таксонов только для подотрядов, а американскими <sup>(1)</sup> филогенетическая схема разработана до семейств. Однако эта схема, основанная на анализе признаков взрослых раковин, не смогла отразить действительные генетические связи высших таксонов. Подотряд *Ammonitina* показан на ней как производное, с одной стороны, филлоцератин, а с другой — литоцератин. Такой же сборной группой оказались в данной трактовке <sup>(1)</sup> и литоцератины.

Немецкими палеонтологами О. Шинdevольфом <sup>(4)</sup> и И. Видманном <sup>(5, 6)</sup> были внесены существенные дополнения и изменения в филогенетическую схему, разработанную американскими авторами. Однако О. Шинdevольф излишне переоценил значение примасутуры, и предложенная им филогенетическая схема юрско-меловых аммоидей (рис. 1) также вызывает ряд существенных возражений.

Для исправления такого положения был изучен онтогенез свыше 100 видов, относящихся к 70 родам всех 14 надсемейств раннего и, частично, позднего мела. Проведенное исследование позволило четко проследить основные типы эволюционных изменений лопастной линии, которые определяются строением примасутуры в сочетании со способом, местом и временем появления новых элементов. Предлагаемая ниже филогенетическая схема высших таксонов меловых аммоидей базируется в первую очередь на особенностях онтогенетического развития лопастной линии (рис. 2).

Наиболее древним является небольшой по объему отряд *Phylloceratida* <sup>(7)</sup>, который объединяет мономорфных аммонитов со слабой скульптурой и устойчивым типом морфогенеза лопастной линии. Просутура двухлопастная, примасутура пятилопастная, внутренняя боковая лопасть не претерпевает деления. Седла ложнорассеченные, спинная лопасть литуидная, формируется сутуральная лопасть. Литуидность спинной лопасти и цератитовая природа седел безусловно унаследованы от цератитов, что побудило О. Шинdevольфа объединить отряды *Ceratitida* и *Phylloceratida*, упразднив при этом первое название.

Отряд *Lytoceratida* объединяет четыре надсемейства, из которых два имеют мономорфную (*Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae*) и два — гетероморфную раковину (*Turrilitaceae* и *Scaphitaceae*). Надсемейство *Lytocerataceae* возникло в конце триаса от филлоцератид, унаследовав пятилопастную примасутуру, целостность внутреннего седла и сходную скульптуру. Резкое изменение формы раковины, переход от инволютных форм к эволютным привел к коренной перестройке пере-

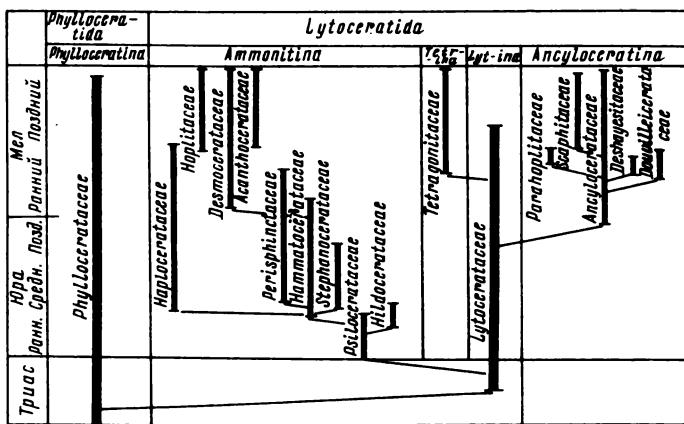


Рис. 1. Филогенетическая схема юрско-меловых аммоноидей по (4)

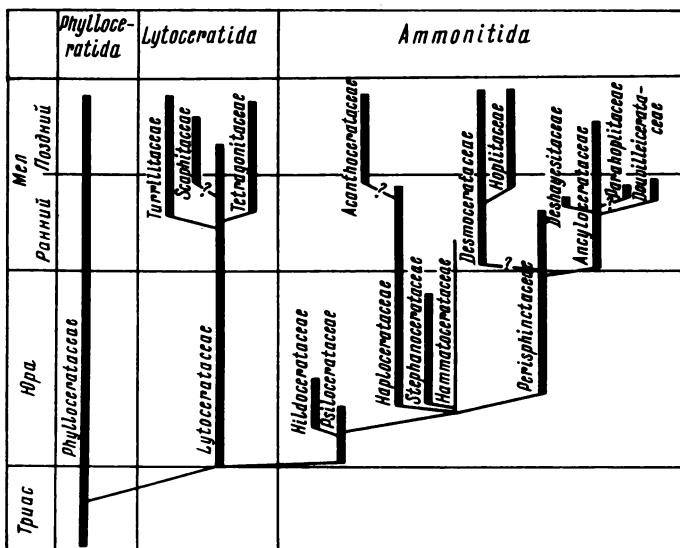


Рис. 2. Филогенетическая схема юрско-меловых аммоноидей (юра, по (4)) О. Шиндельвальфу)

городки, которая у Lytocerataceae гофрируется крестообразно, с небольшим числом элементов. Особенность этого надсемейства проявляется в разделении внутренней боковой лопасти, раннем разрыве вторичного седла брюшной лопасти при одновременном значительном сокращении зубцов внутренней боковой лопасти; развиваются септальные крылья.

Надсемейство Lytocerataceae является основным стволом отряда Lytoceratida. Именно от него произошли Turrilitaceae (баррем), Tetragonitaceae (апт) и Scaphitaceae (альб), вымершие почти одновременно в маастрихте. Надсемейство Tetragonitaceae унаследовало основные признаки литоцератайд: двураздельность пупковой лопасти, раннее разделение внутренней лопасти, разрыв вторичного седла брюшной лопасти и образование септальных крыльев.

Отличие Tetragonitaceae от Lytocerataceae проявляется в отсутствии попечечных отростков спинной лопасти и различном развитии внутренней боковой лопасти.

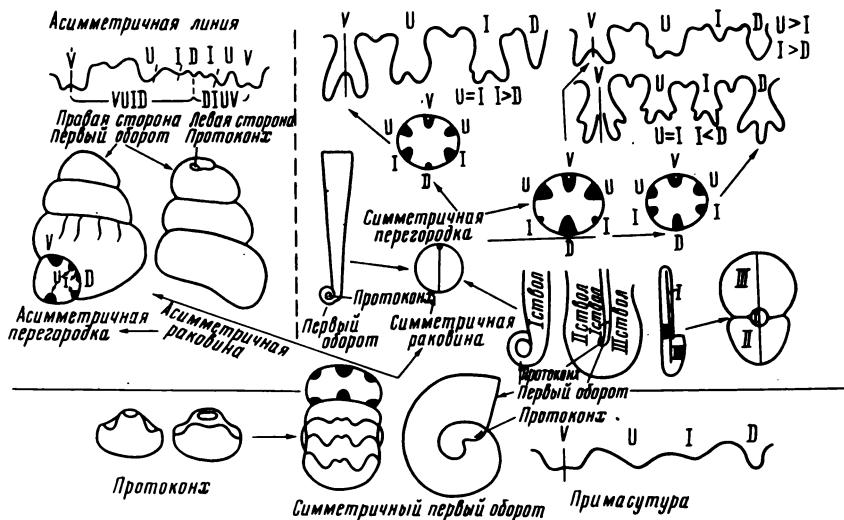


Рис. 3. Ранний онтогенез Turrilitaceae

пости. Возникновение *Tetragonitaceae* от *Lytocerataceae* идет путем поздней девации, причем расхождение признаков фиксируется на 3-м—4-м обороте. Собственно *Tetragonitaceae* развиваются по трем различным направлениям способом анаболии, и у их позднемеловых представителей происходит независимое возникновение шестилопастной примасутуры (гомологичные ряды Вавилова).

Гетероморфное надсемейство *Turrilitaceae* унаследовало двураздельность пупковой лопасти и (не всегда) ранний разрыв вторичного седла брюшной лопасти. Перестройка перегородки в связи с гетероморфностью в конечном итоге привела к редукции одной лопасти примасутуры и особенно отразилась на "внутренней" стороне оборота, что проявилось в разнообразии формы спинной и внутренней боковой лопастей. К *Turrilitaceae* относятся как симметричные, так и асимметричные гетероморфы (рис. 3). Так как перегородка наиболее резко перестривается на бывшей внутренней стороне оборота, то именно спинная и внутренняя лопасти оказываются наименее стабильными, хотя обычно строение внутренней части лопастной линии является более устойчивым, чем наружной, что легко объяснимо, исходя из возможностей увеличения размеров перегородки. В связи с этим первостепенное значение приобретает строение пупковой лопасти, т.е. ее дву- или трехраздельность. Наконец, к отряду *Lytoceratida* можно под вопросом отнести надсемейство *Scaphitaceae* с неустойчивой пятилопастной примасутурой, которое унаследовало от литоцератид разделение внутренней боковой лопасти и двураздельность пупковой лопасти.

В начале юры от отряда *Lytoceratida* возник отряд *Ammonitida*, который широко дивергировал и дал начало аммонитам не только с мономорфной, но и с гетероморфной раковиной. Раннеюрские аммониты унаследовали от литоцератайд разделяние внутренней боковой лопасти, истинное рассечение седел и нелитуидную спинную лопасть. Одно из крупнейших юрских надсемейств, переходящее в меловой период, – *Perisphinctaceae* – характеризуется пятилопастной примасутурой и ранним разделением внутренней лопасти. От этого надсемейства в средней, а затем в поздней юре возникают аммониты с гетероморфной раковиной (*Spiroceratidae* и *Acuariceratidae*).

Видимо, именно *Perisphinctaceae* явились предками мономорфных *Desmotetrataceae* и гетероморфных *Ancylocerataceae*. Среди аммонитид по устойчивости

морфотипа *Desmocerataceae* являются наиболее стабильными. Вариации обычно затрагивают лишь форму раковины, лопастная линия на протяжении всего раннего и позднего мела характеризуется пятилопастной примасутурой и единственным способом появления новых элементов.

Свойственное *Desmocerataceae* укрепление инволютной части раковины за счет формирования сутуральной лопасти без каких-либо отклонений было унаследовано надсемейством *Hoplitaceae*. Среди четырех рассмотренных семейств – *Leymeriellidae*, *Hoplitidae*, *Schloenbachiidae* и *Placenticeratidae* – по строению лопастной линии четко обособляются первое и последнее. Для семейств *Hoplitidae* и *Schloenbachiidae* характерно полное развитие сутуральной лопасти: прослеживается до 7–8 последовательных делений. Отличие между этими семействами проводится только по скульптуре. У небольшого по объему и весьма недолговечного семейства *Leymeriellidae* наблюдается не свыше 3–4 последовательных делений и формирование сутуральной лопасти не происходит.

Крайне интересные особенности семейства *Placenticeratidae* (<sup>8</sup>) сводятся к разделению пупковой лопасти, развитию боковой лопасти и единственной в своем роде лопасти, образующейся в седле U/U<sup>1</sup>.

Возможно, что *Perisphinctaceae* дали начало надсемейству *Ancylocerataceae*, унаследовавшему трехраздельную форму пупковой лопасти. Переход к гетероморфности привел к перестройке конструкции перегородки, формированию крестообразной структуры и сокращению числа элементов. Преобразования затронули самые ранние стадии постэмбрионального развития, возникла неустойчивая пятилопастная примасутура с последующей редукцией первой пупковой лопасти. Анцилоцератиды в отличие от туррилитид, развивающихся независимо и параллельно, не представляют собой конечную специализированную ветвь развития аммонитов. Приобретя способность к повторному свертыванию, они дали начало трем надсемействам: *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*. В пользу такого развития свидетельствуют эволюционные ряды *Heteroceras* – *Colchidites* – *Turkmeniceras* – *Deshayesites* – *Dufrenoya* и *Paraspiticeras* – *Procheloniceras* – *Cheloniceras* – *Epicheloniceras*, а также унаследованная от гетероморф неустойчивая пятилопастная примасутура (<sup>9</sup>). Последнее надсемейство мелового периода *Acanthocerataceae* обладает пятилопастной примасутурой, но появление новых элементов связано с делением седла U<sup>1</sup>/I, а не внутренней лопасти.

Предлагаемая филогенетическая схема в противоположность приведенной в американских основах палеонтологии является монофилетической, а в отличие от схемы, разработанной О. Шиндельвольфом, включает три, а не два отряда. Кроме того, одним из принципиальных положений новой схемы является трактовка гетероморфных аммонитов как трех независимых, параллельно развивающихся стволов. Среди собственно отряда *Ammonitida* отчетливо обособляются три ветви: 1) *Perisphinctaceae* – *Desmocerataceae* – *Hoplitaceae*; 2) *Perisphinctaceae* – *Ancylocerataceae* с мономорфными потомками; 3) *Acanthocerataceae* неясного происхождения.

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

Поступило  
1 XI 1979

#### ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4, 1957. <sup>2</sup> Traité de Paléontol., v. 2, Paris, 1952. <sup>3</sup> Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие, v. 1, М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 1. <sup>4</sup> O.H. Scindewolf, Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten, Lief VII, Wiesbaden, 1968. <sup>5</sup> J. Wiedmann, Palaeontogr., v. 113, Abt. A (1962). <sup>6</sup> J. Wiedmann, Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Abh., B. 127, H. 1 (1966). <sup>7</sup> И.А. Михайлова, ДАН, т. 246, № 5 (1979). <sup>8</sup> И.А. Михайлова, ДАН, т. 242, № 1 (1978). <sup>9</sup> И.А. Михайлова, Палеонтол. журн., № 1 (1978).