

И.А. МИХАЙЛОВА

ФИЛОГЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ МЕЛОВЫХ АММОНИТОВ

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

В современных справочниках по палеонтологии (¹⁻³) юрско-меловые аммоноидеи рассматриваются в качестве отряда *Ammonitida* с тремя подотрядами: *Phylloceratina*, *Lytoceratina* и *Ammonitina*. Позднее было предложено рассматривать эти таксоны в ранге отрядов (⁴). Однако за одинаковыми названиями скрывалось разное понимание их объема, систематического состава и путей развития. Только отряд *Phylloceratina* не вызывал больших разногласий, тогда как при рассмотрении систематического состава литоцератид и аммонитид выявлены значительные расхождения. Русские палеонтологи (³) дают взаимоотношения крупных таксонов только для подотрядов, а американскими (¹) 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 (¹) и литоцератины.

Немецкими палеонтологами О. Шиндевольфом (⁴) и И. Видманном (^{5, 6}) были внесены существенные дополнения и изменения в филогенетическую схему, разработанную американскими авторами. Однако О. Шиндевольф излишне переоценил значение примасуры, и предложенная им филогенетическая схема юрско-меловых аммоноидей (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 примасуры в сочетании со способом, местом и временем появления новых элементов. Предлагаемая ниже флогенетическая схема высших таксонов меловых аммоноидей базируется в первую очередь на особенностях онтогенетического развития лопастной линии (рис. 2).

Наиболее древним является небольшой по объему отряд *Phylloceratina* (⁷), который объединяет мономорфных аммонитов со слабой скульптурой и устойчивым типом морфогенеза лопастной линии. Просура двухлопастная, примасура 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. Шиндевольфа объединить отряды *Ceratitida* и *Phylloceratina*, упразднив при этом первое название.

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

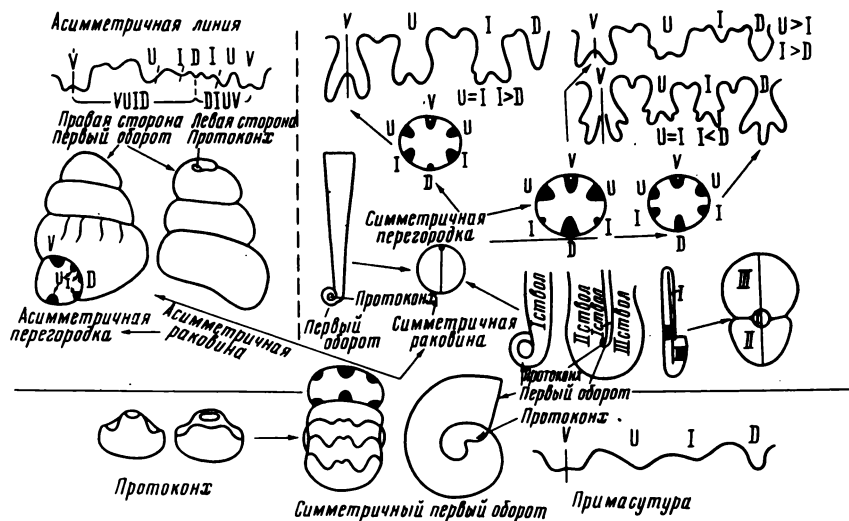


Рис. 3. Ранний онтогенез Turrilitaceae

пасти. Возникновение Tetragonitaceae от Lytocerataceae идет путем поздней дивергенции, 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 шестипалостной примасуры (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 примасуры 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 перестраивается 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 возможности увеличения размеров перегородки. В связи с этим первостепенное значение приобретает строение пупковой лопасти, т.е. ее дву- или трехраздельность. Наконец, к отряду Lytocerata можно под вопросом отнести надсемейство Scarphitaceae с неустойчивой пятилопастной примасурой, которое унаследовало от литоцератацеев разделение внутренней боковой лопасти и двураздельность пупковой лопасти.

В начале юры от отряда Lytocerata возник отряд Ammonitida, который широко дивергировал и дал начало аммонитам не только с мономорфной, но и с гетероморфной раковиной. Раннеюрские аммониты унаследовали от литоцератацеев разделение внутренней боковой лопасти, истинное рассечение седла и нелитиудную спинную лопасть. Одно из крупнейших юрских надсемейств, переходящее в меловой период, — Perisphinctaceae — характеризуется пятилопастной примасурой и ранним разделением внутренней лопасти. От этого надсемейства в средней, а затем в поздней юре возникают аммониты с гетероморфной раковиной (Spiroceratidae и Acuriceratidae).

Видимо, именно Perisphinctaceae явились предками мономорфных Desmozerataceae 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 единым 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 — *Leumegrellidae*, *Hoplitidae*, *Schloenbachidae* и *Placenticeratidae* — по строению лопастной линии четко обособляются первое и последнее. Для семейств *Hoplitidae* и *Schloenbachidae* 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 *Leumegrellidae* наблюдается не свыше 3—4 последовательных делений и формирование сутуральной лопасти не происходит.

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

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 примасура с последующей редукцией первой пупковой лопасти. Аncylocerataceae в отличие от туррититацев, развивающихся независимо и параллельно, не представляют собой конечную специализированную ветвь развития аммонитов. Приобретая способность к повторному свертыванию, они дали начало трем надсемействам: *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*. В пользу такого развития свидетельствуют эволюционные ряды *Heteroceras* — *Colchidites* — *Turkmeniceras* — *Deshayesites* — *Dufrenoyia* и *Parasphinctoceras* — *Prochelonoceras* — *Chelonoceras* — *Epicheloniceras*, а также унаследованная от гетероморф неустойчивая пятилопастная примасура ⁽⁹⁾. Последнее надсемейство мелового периода *Acanthocerataceae* обладает пятилопастной примасутурой, но появление новых элементов связано с делением седла U^1/I , а не внутренней лопасти.

Предлагаемая филогенетическая схема в противоположность приведенной в американских основах палеонтологии является монофилетической, а в отличие от схемы, разработанной О. Шиндевольфом, 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

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