

УДК 564.53:551.761(116.1)

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ АММОНОИДЕЙ БОРЕАЛЬНОГО СЕМЕЙСТВА KEYSERLINGITIDAE

© 1998 г. С. П. Ермакова

Якутский институт геологических наук, Россия

Поступила в редакцию 28.01.97 г.

Рассмотрены филогенетические связи и систематическое положение семи раннетриасовых бореальных родов: *Subolenekites*, *Timoceras*, *Olenikites*, *Boreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*, *Olenekoceras* и *Keyserlingites*. Установлены способы и пути их эволюционных преобразований.

Поздний оленек на востоке Бореальной области был временем крайнего эндемизма аммоноидей и отличался значительным таксономическим разнообразием, особенно его терминальная фаза *Olenikites spiniplicatus* (Дагис, Ермакова, 1988). Появление шести из 11 известных родов в этой фазе связано с миграцией в восточную часть Бореальной области канадского вида *Subolenekites pilaticus*.

Род *Subolenekites* на северо-востоке Азии представлен четырьмя видами. Сибирские экземпляры, отнесенные к *S. pilaticus*, близки к канадским формам и отличаются лишь несколько более узкой вентральной стороной, а также слабее развитыми приумбиликальными бугорками, точнее появлением в выборках экземпляров с низкими удлиненными бугорками и радиальными складка-

ми. Эти изменения скорее всего связаны с географической изоляцией и объясняются географической изменчивостью вида *S. pilaticus*. Два вида *Subolenekites*? *shevyrevi* и *S. aff. pilaticus* отнесены к роду с некоторой долей условности. Не исключено, что экземпляры названных двух видов должны рассматриваться не как самостоятельные виды, а как aberrации *S. pilaticus*, но корректное решение этого вопроса на данном этапе невозможно, и мы отдаем предпочтение первой точке зрения.

У *S. ? shevyrevi* при общем облике рода *Subolenekites* появляются признаки, получившие дальнейшее развитие у *Boreomeekoceras keyserlingi*. На взрослой стадии развития раковина *S. ? shevyrevi* становится более инволютной, появляется небольшая вогнутость в приумбиликальной части

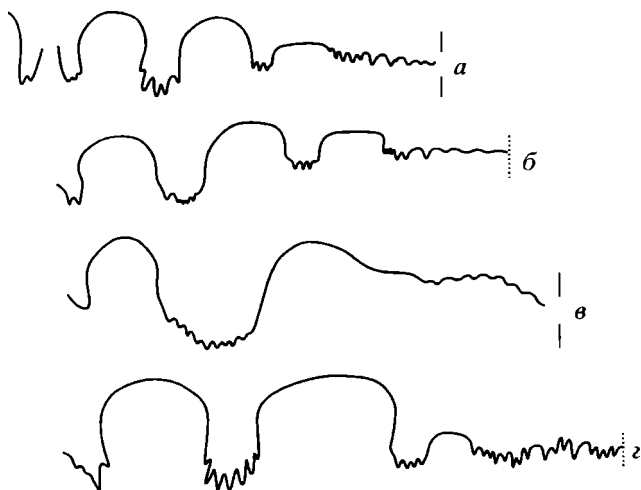


Рис. 1. Лопастные линии *Subolenekites* и *Boreomeekoceras*; а – *Subolenekites*? *shevyrevi*; экз. № 766/243 при $V = 18.4$ мм; Таймыр, мыс Цветкова; зона *grambergi*; б, в, з – *Boreomeekoceras keyserlingi*; б – экз. № 766/135 при $V = 20.6$ мм; низовья р. Оленек, урочище Хара-Сыр; в – экз. № 766/131 при $V = 13.0$ мм, з – экз. № 766/129 при $V = 34.0$; руч. Менгилях; зона *spiniplicatus*.

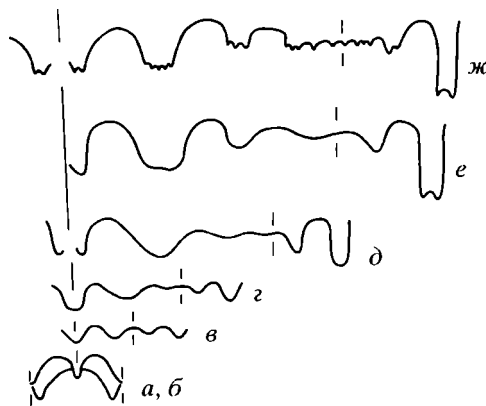


Рис. 2. Онтогенез лопастной линии *Boreomeekoceras keyserlingi*; экз. № 766/136; а, б – первая и вторая линии при $Ш = 0.6$ мм; в – пятая линия при $V = 0.3$ мм, $Ш = 0.6$ мм, з – при $V = 0.5$ мм, $Ш = 0.73$ мм, 2-й оборот, д – при $V = 1.1$ мм, $Ш = 1.4$ мм, начало 3-го оборота, е – при $V = 3.5$ мм, конец 3-го оборота, ж – при $V = 7.6$ мм, 4-й оборот; руч. Менгилях; зона *spiniplicatus*.

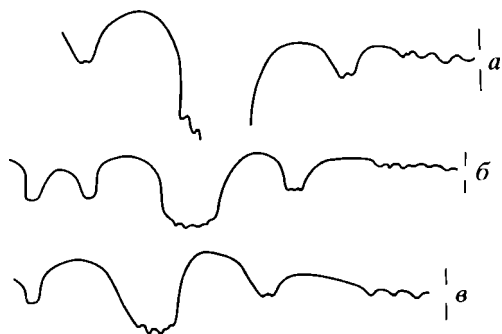


Рис. 3. Лопастные линии *Subolenekites* и *Arctomeekoceras*; а – *Subolenekites* aff. *pilaticus*; экз. № 766/244 при $V = 21.0$ мм; Таймыр, мыс Цветкова; зона *grambergi*; б, в – *Arctomeekoceras rotundatum*; б – экз. № 766/136 при $V = 15.7$ мм, в – экз. № 766/142 при $V = 14.0$ мм; руч. Менгилях; зона *spiniplicatus*.

боковой стороны, вторая умбональная лопасть становится шире, с более многочисленными зубчиками по сравнению с другими видами *Subolenekites* (рис. 1). Дальнейшее развитие этих признаков, находящихся у *S. ? shevyurevi* в зачаточном состоянии, привело к появлению нового рода *Vogeomeekoceras*, скорее всего способом анаболии, так как изменения, приведшие к возникновению рода, имели место в конце морфогенеза (рис. 2).

Точно по такому же принципу от вида *S. aff. pilaticus* произошел род *Arctomeekoceras*. Признаки, характерные для *Arctomeekoceras* (форма сечения оборота и широкая с многочисленными зубчиками вторая умбональная лопасть), появились в зачаточном состоянии уже у *S. aff. pilaticus*, и их дальнейшее развитие привело к возникновению

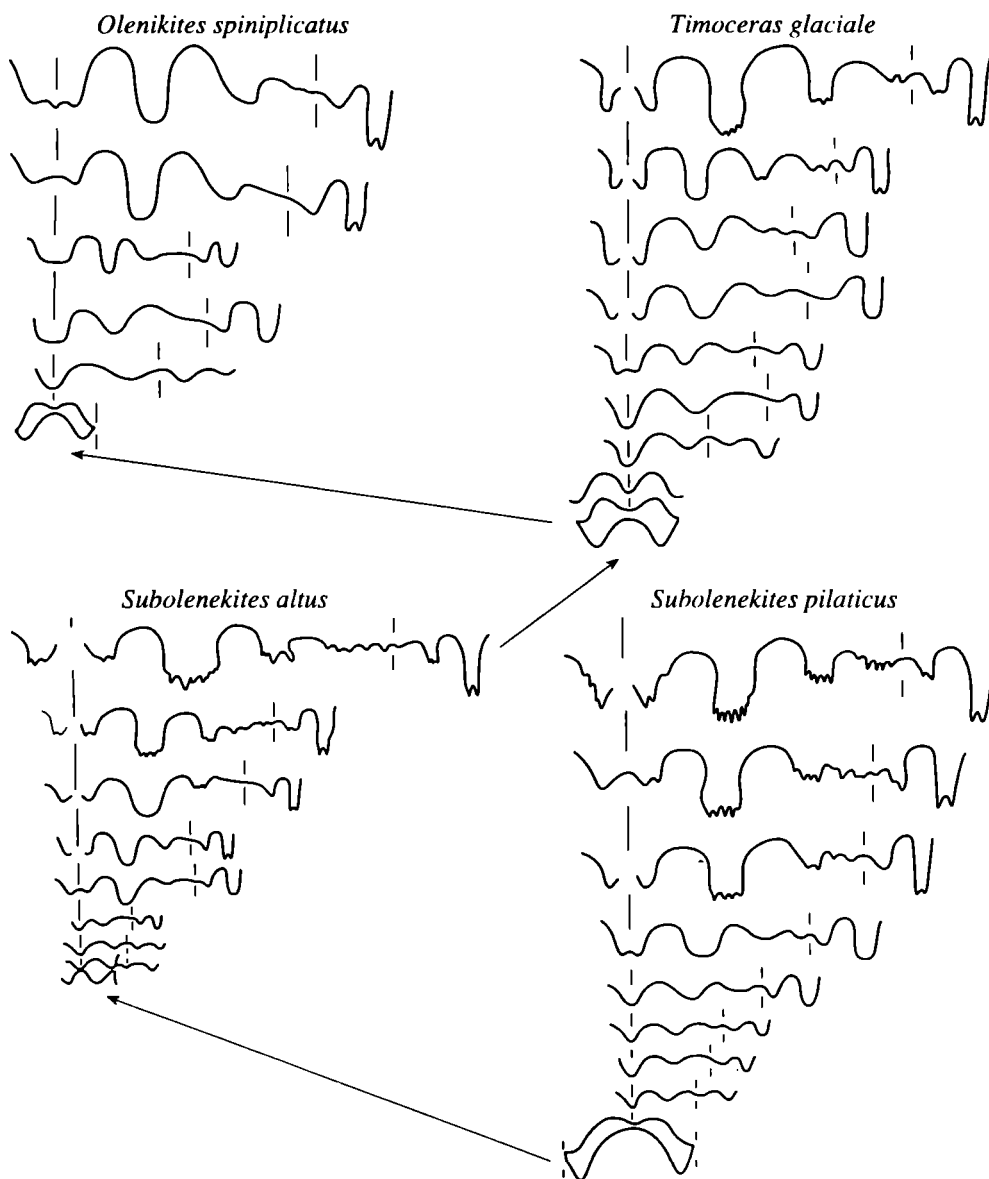


Рис. 4. Эволюция онтогенетического развития лопастной линии по пути филогенетической деградации.

нового рода (рис. 3). Оба рода монотипические и эндемичные. *Boreomeekoceras keyserlingi* отделился от *Subolenekites ? shevyrevi* в зональный момент *efimovae* фазы *grambergi*, а *Arctomeekoceras rotundatum* отделился от *S. aff. pilaticus* в фазу *spiniplicatus*.

Дальнейшие изменения *Subolenekites pilaticus* осуществлялись двумя путями: в сторону упрощения и сторону усложнения организации. Первый путь привел к появлению еще одного вида рода – *S. altus*, который отличается от предкового канадского вида меньшими размерами раковины. *S. altus* является предком монотипического рода *Timoceras*, появление которого связано с дальнейшим упрощением организации. Основное звено развития в данном случае – лопастная линия. Ее изменения у *Timoceras glaciale* пошли по пути филогенетической деградации по способу отрицательной анаболии (рис. 4). Лопастная линия *S. altus* на стадии, предшествующей взрослому состоянию, становится взрослой у *T. glaciale*. Способом отрицательной анаболии произошли и изменения в форме раковины. *T. glaciale* характеризуется эволютивной раковиной, т.е. такой же, как и у *S. altus* на средних стадиях развития.

Дальнейшие изменения в сторону упрощения организации, проявляющиеся на поздних стадиях развития, привели к появлению еще одного монотипического рода *Olenikites*. Взрослая лопастная линия *O. spiniplicatus* очень сходна с лопастной линией *Timoceras glaciale* на стадии, предшествующей взрослому состоянию, и с *Subolenekites altus* на более ранней стадии развития. В ряду *Subolenekites altus* – *Timoceras glaciale* – *Olenikites spiniplicatus* изменения появляются на поздних стадиях индивидуального морфогенеза путем выпадения анцестральных конечных стадий и замедления предшествующих преобразований, ведущих к переходу прежних ювенильных черт во взрослое состояние. В данном случае мы имеем дело с прямым порядком рекапитуляции в рядах с упрощающейся организацией. Филогенетическая деградация коснулась не только строения лопастной линии. Изменения формы раковины и в меньшей степени скульптуры также происходят по способу отрицательной анаболии.

Второй путь развития – усложнение организации и увеличение размеров раковины – привел к появлению рода *Olenekoceras* в фазу *grambergi*. Этот род представлен четырьмя видами, филогенетические связи которых достаточно ясные. Самый древний вид *O. levigatum* имеет близкое строение лопастной линии с предковым *Subolenekites pilaticus* (рис. 5а, б), но характеризуется значительно более крупными размерами. Резкое увеличение размеров раковины привело, вероятно, к необходимости усиления скульптурных образований и усложнения лопастной линии. В

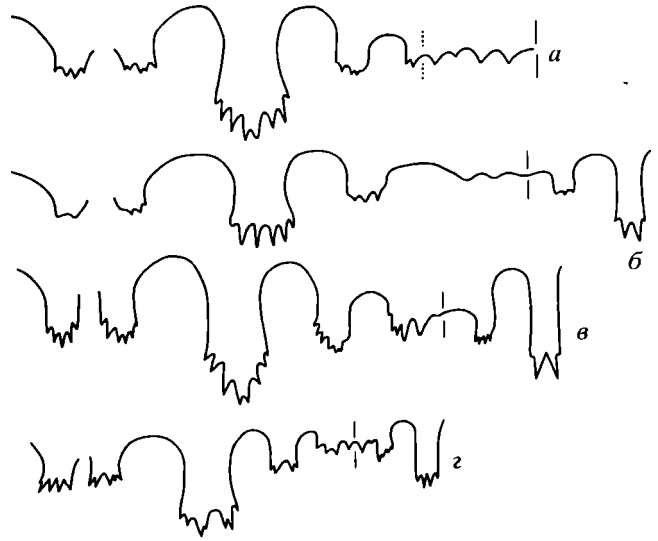


Рис. 5. Лопастные линии *Olenekoceras*; а, б – *O. levigatum*; а – экз. № 766/5 при В = 15.0 мм, б – при В = 8.0 мм; низовья р. Лены, р. Даркы; зона *grambergi*; в, г – *O. schrenki*; в – экз. № 766/218 при В = 30.1 мм, г – экз. № 766/217 при В = 16.0 мм; руч. Менгилях; зона *spiniplicatus*.

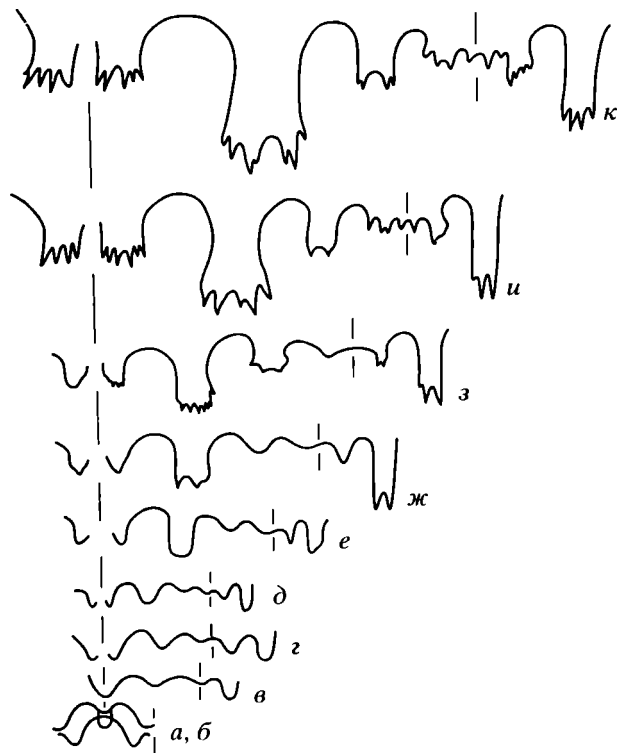


Рис. 6. Онтогенез лопастной линии *Olenekoceras midendorffi*; экз. № 766/195; а, б – первая и вторая линии при Ш = 0.94 мм, в – шестая линия при В = 0.5 мм, Ш = 0.95 мм, г – при В = 0.7 мм, Ш = 1.1 мм, конец 2-го оборота, д – при В = 1.0 мм, Ш = 1.25 мм, е – при В = 2.2 мм, Ш = 2.4 мм, ж – при В = 2.9 мм, з – при В = 6.8 мм, и – при В = 9.1 мм, к – при В = 16.0 мм, руч. Менгилях; зона *spiniplicatus*.

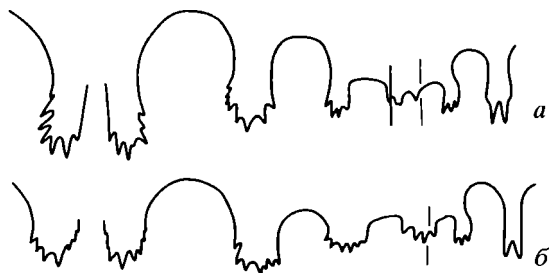


Рис. 7. Лопастные линии *Keyserlingites subrobustus*; а – экз. № 766/11 при $V = 29.3$ мм, б – экз. № 766/171 при $V = 16.0$ мм; руч. Менгилях; зона *spiniplicatus*.

зональный момент *efimovae* от *O. levigatum* отделился *O. middendorffi*, у которого в процессе эволюционных преобразований появляется второй ряд бугорков по вентро-латеральному краю, а на вентральной стороне спорадически появляются параболические структуры, вторая умбональная лопасть становится короче, но усиливается за счет крупных зубцов, а у дорсальной лопасти становятся зазубренными стенки (рис. 6). В фазу *spiniplicatus* от *O. middendorffi* отделяются два вида – *O. schrenki* и *O. nikitini* и новый род *Keyserlingites*. *O. schrenki* и *O. nikitini* отличаются друг от друга и предкового *O. middendorffi* размерами и формой раковины, деталями скульптуры и продолжительностью скульптурированных стадий.

Род *Keyserlingites* обязан своим появлением дальнейшему развитию филогенетического ряда по пути усложнения организации и резкому увеличению ширины оборота. *K. subrobustus* характеризуется очень крупными размерами раковины, хорошо развитыми регулярными параболическими структурами на вентральной стороне, более отчетливо выраженной второй умбональной лопастью (рис. 7). Вентро-латеральные бугорки, впервые появившиеся у предкового *Olenekoceras middendorffi*, у *K. subrobustus* появляются на более ранних стадиях развития. Переход от длинного ряда зубчиков к отчетливой второй умбональной лопасти у *K. subrobustus* происходил постепенно через сокращение ширины второй умбональной лопасти и укрупнение ее зубцов у видов рода *Olenekoceras*. Эволюционные преобразования в данном случае происходили по способу анаболии на поздних стадиях индивидуального морфогенеза в сторону усложнения организации. Это наиболее распространенный прямой порядок рекапитуляции в рядах с усложняющейся организацией.

История развития рассмотренной группы – типичный пример появления более чем одного таксона от единого прародителя (рис. 8). Эволюционные преобразования в данном случае осуществлялись тремя различными путями, но во всех филогенетических линиях одним способом – анаболией.

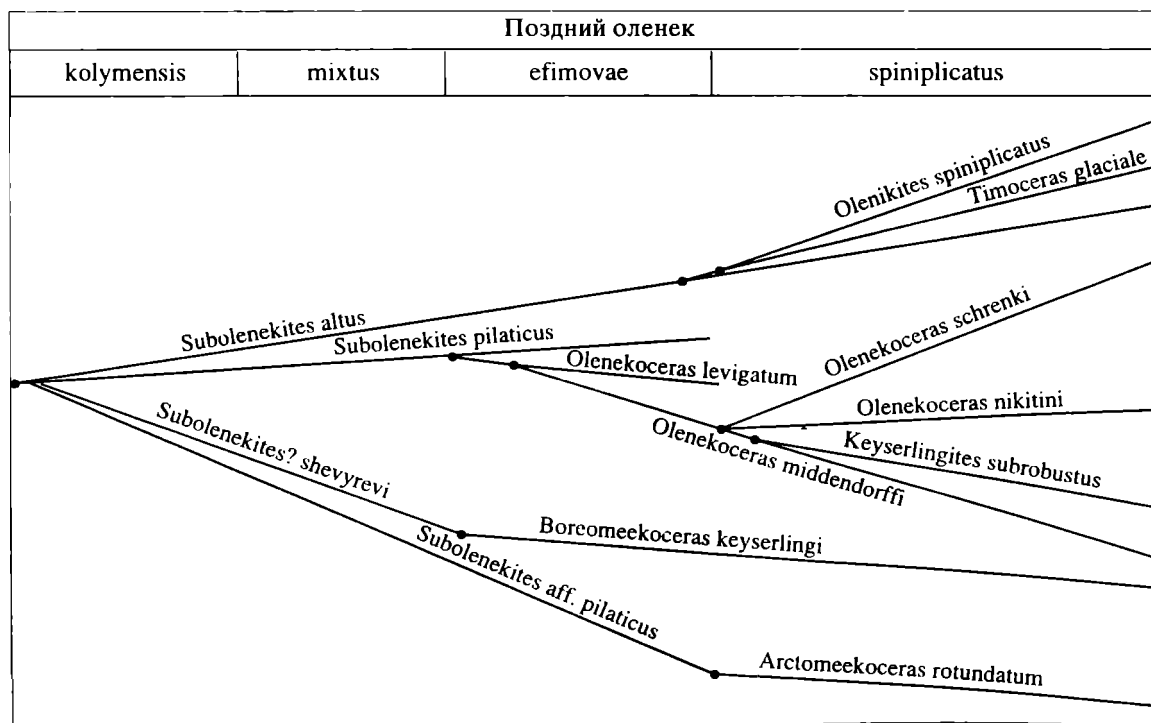


Рис. 8. Филогения семейства Keyserlingitidae.

Развитие двух филогенетических линий, причём одной (*Subolenekites* – *Olenekoceras* – *Keyserlingites*) по пути усложнения организации, а другой (*Subolenekites* – *Timoceras* – *Olenikites*) по пути ее упрощения, привело к значительной дивергенции признаков у терминальных родов каждой линии. Основным звеном развития в обоих случаях является строение лопастной линии и размеры раковины.

Развитие еще двух филогенетических линий происходило за счет появления аномалий в строении раковины *Subolenekites*? *shevurevi* и *S. aff. pilaticus*, явившихся прообразом дальнейших эволюционных изменений. Не исключено, что эти аномальные отклонения в более слабой степени появились еще у отдельных особей *Subolenekites pilaticus*, но, к сожалению, данный вид на северо-востоке Азии представлен недостаточным количеством материала для проверки подобного предположения. Развитие двух последних линий за счет эволюции аномальных признаков привело не к столь большой дивергенции терминальных родов этих линий.

Но если сравнить терминальные роды всех четырех линий, то дивергенция весьма значительна, и нет ничего удивительного в том, что названные роды относят не только к разным семействам, надсемействам, но и к разным подотрядам (Tozer, 1971, 1981; Захаров, 1978; Шевырев, 1986). Это связано с тем, что в основу разработки систематики триасовых аммоноидей положен или эмпирический метод, когда таксоны выделяются по степени морфологической близости, или метод, опирающийся на онтогенетические исследования, при котором выявляются группы высокого таксономического ранга с одинаковым типом развития лопастной линии. По существу оба метода являются эмпирическими, так как не дают возможности восстановления генетических взаимоотношений предок – потомок, без выяснения которых

невозможно построение филогенетической классификации. Только в результате изучения филогении конкретной группы можно обоснованно разбить ее на соподчиненные таксономические категории.

Выше рассмотрена филогения группы аммоноидей, развивавшихся в конце раннего триаса и имевших общего предка. В основу изучения генетических взаимоотношений положены теория филоэмбриогенезов А.Н. Северцова (1939) и принципы систематики В.Е. Руженцева (1960). Все эволюционные изменения в группе происходили по способу анаболии, а, как известно, только изменения, произошедшие по способу архаллак-сиса или ранней девиации, влекут за собой появление более крупных таксономических категорий. Таким образом, рассмотренные роды не могут быть отнесены к разным семействам и надсемействам, а тем более подотрядам. По всей вероятности, они должны быть объединены в один таксон семейственного ранга – *Keyserlingitidae* Zakharov, 1970.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дегис А.С., Ермакова С.П. Бореальные позднеоленекские аммоноидеи. М.: Наука, 1988. 133 с.
- Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М.: Наука, 1978. 224 с.
- Руженцев В.Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 331 с.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л., 1939. С. 69–610.
- Шевырев А.А. Триасовые аммоноидеи. М.: Наука, 1986. 183 с.
- Tozer E.T. Triassic time and ammonoids: problems and proposals // *Canad. J. Earth. Sci.* 1971. V. 8. P. 989–1031.
- Tozer E.T. Triassic Ammonoidea: Classification, evolution and relationship with Permian and Jurassic forms // *The Ammonoidea*. L.; N.Y.: Acad. Press., 1981. P. 65–100.

Evolution of the Ammonoid Boreal Family Keyserlingitidae

S. P. Ermakova

The phylogenetic relationships and systematics of seven Early Triassic Boreal genera are described, *Subolenikites*, *Timoceras*, *Olenikites*, *Boreomeekoceras*, *Arctomeekoceras*, *Olenekoceras*, and *Keyserlingites*. Their evolutionary trends and patterns are discussed.