

УДК 575.321:564.1

ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗОВ И ФИЛОГЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА OXYTOMIDAE ICHIKAWA, 1958 (MOLLUSCA: BIVALVIA)

© 2010 г. О. А. Лутиков*, И. Е. Тёмкин**, Б. Н. Шурыгин***

* Научно-исследовательский институт палеонтологии, стратиграфии и седиментологии, Санкт-Петербург
e-mail: niipss@mail.ru

** Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, New York, U.S.A.
e-mail: ilya_temkin@hotmail.com

*** Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск
e-mail: ShuryginBN@ipgg.nsc.ru

Поступила в редакцию 02.08.2009 г., получена после доработки 17.11.2009 г.

Описаны онтогенезы и реконструирован морфогенез замочных структур у представителей некоторых надвидовых таксонов двустворчатых моллюсков семейства Oxytomidae Ichikawa, 1958, распространенных в мезозойских отложениях на территории России. С помощью эволюционного и кладилистического подходов рассматривается филогения семейства. Возникновение эндемичного рода *Arctotis* Bodylevsky, 1960 в эпиконтинентальных морях на территории Сибири объясняется поэтапными преобразованиями лигаментного и биссусного блоков северосибирских представителей *Praemeleagrinnella* Lutikov et Shurygin, 2009 и *Praearctotis* Lutikov et Shurygin, 2009.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, Oxytomidae, систематика, онтогенез, филогенез, мезозой.

ВВЕДЕНИЕ

В юрских и меловых отложениях России, Северной Америки, Европы, Азии, Австралии, Новой Зеландии широко распространены двустворчатые моллюски из семейства Oxytomidae Ichikawa, 1958 (надсемейство Pectinoidea Rafinesque, 1815), нередко используемые для биостратиграфических целей. На основе многолетнего изучения мезозойских представителей этой группы, известных из разрезов на территории России, и анализа многочисленных публикаций можно сделать следующее заключение. Таксоны видовой группы большинством авторов понимаются в общем однозначно, тогда как в систематике таксонов родовой группы нет единообразия. Одни и те же виды разными авторами зачастую относятся к разным родам и под родам, что связано, прежде всего, с недостаточностью исследования замочных структур.

Основными задачами настоящей работы являлись: (1) реконструкция филогении таксонов родовой группы семейства Oxytomidae в основном на материале исследования структур замочного и биссусного блоков северосибирских юрско-меловых представителей семейства и (2) оценка признаков, позволяющих обособить и систематизировать таксоны родовой группы.

Систематизация таксонов в палеонтологии зачастую опирается на построение схем филогенезов и в

значительной мере зависит от подхода к построению таких схем (Современная..., 1988). Кладилистический подход предполагает размещение таксонов в порядке возрастания коэффициентов сходства по невзвешенным признакам и построение филограммы с использованием принципа экономии без учета хроноклин (Красилов, 1977; Eldredge, Cragcraft, 1980; Современная..., 1988). Эволюционный подход, не смотря на сравнительно большую субъективность, рассматривает в комплексе морфогенетические тенденции, скорость дивергенции и качественные различия между таксонами. При эволюционном подходе о ранге таксонов судят по степени дивергенции от общего предка, нередко приписывая разные ранги сестринским группам (Кейлоу, 1986). В предлагаемой статье мы попытались реализовать оба подхода и сравнить полученные результаты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований являлись собственные и музейные коллекции окситомид (приложение 1). В составе семейства Oxytomidae нами рассматривались формы, обладающие определенным набором морфологических признаков в соответствии с общепринятой классификацией (Сох, Newell, 1969). Для реконструкции эволюции семейства исследовалось восемь надвидовых таксономических группировок. Во избежание путаницы из-за

номенклатурных нюансов, эти группы рассматривались как эквивалентные надвидовые таксоны без ранга (приложение 2). Первоначально отнесение изученных видов к надвидовым группам производилось с учетом всех ранее известных и двух новых надвидовых таксонов (Лутиков, Шурыгин, 2009). При определении набора надвидовых признаков использовались типовые виды или виды из типовой местности. В тех случаях, когда не было возможности изучить оригинальный материал, за основу брались оригинальные описания типовых видов из литературы. Индивидуальная изменчивость изучалась в выборках из ископаемых популяций.

Методика изучения морфогенеза

Поскольку в литературе нет единообразия в использовании терминов, обозначающих замочные структуры окситомид, мы частично заимствовали терминологию, примененную при описании бухид, как наиболее разработанную для двустворок с птериоидным типом замка (Захаров, 1981). Терминология морфологии окситомид детально рассмотрена в предшествующей работе авторов (Лутиков, Шурыгин, 2009), в которой, в частности, выделены несколько видов и подвидов онтогенетических изменений лигаментной ямки. Морфогенез замочных структур изучался с помощью сравнения гомологичных компонентов у всех исследованных окситомид. Применялись критерии гомологии в понимании Р. Ремане (Северцов, 1987). Исследования замка проводились в два этапа. На первом этапе у предполагаемых родоначальных форм на уровне таксонов родовой группы выделялся архетип – совокупность неспециализированных предковых (плезиоморфных) признаков. За предполагаемую предковую форму был принят вид *Eumorphotis (Asoella) confertoradiata* Tokuyama, 1959 (*Aviculopectinidae* Meek et Hayden, 1864) из нижнего нория Японии. К неспециализированным признакам априорно были отнесены признаки, обладающие относительной симметрией. Макушка архетипа занимает центральное положение, широкоугольная лигаментная ямка ограничена лигаментными желобками, расходящимися в разные стороны от оси симметрии, залигаментные поля приблизительно равны. Дальнейшая специализация внутри семейства шла в сторону нарушения симметрии. На втором этапе компоненты гипотетического архетипа сопоставлялись с соответствующими гомологизированными компонентами раковин окситомид. Возрастная изменчивость изучалась по линиям роста морфологических элементов преимущественно на взрослых экземплярах. В ряде случаев представления об изменениях лигаментного и биссусного блоков были получены благодаря изучению раковин разного размера, происходящих из одного образца керна или из выборок одного слоя.

Выделение признаков и морфологических трендов

На основе опыта работы с *Pectinoidea* (Шурыгин, Лутиков, 1991), при проведении надвидовой классификации было выбрано 11 признаков, отражающих аспекты морфологии внешней и внутренней поверхностей раковины (приложение 2). Признаки оценивались с помощью разработанной ранее системы градаций (Лутиков, Шурыгин, 2009). На основе выделенных признаков для представителей 7 надвидовых таксонов с помощью программы NDE v.0.5.0 (Page, 2001) была составлена матрица, описывающая состояния 11 признаков (приложение 3). Из них 6 признаков бинарные, 4 признака имеют три состояния и один признак – четыре состояния. Кодирование признаков производилось на видовом уровне, преимущественно по типовым видам. Для оценки таксономического веса морфологических признаков внутри семейства *Oxymoridae* по 11 выбранным признакам проводилась разбивка на подгруппы, соответствующие индивидуальным состояниям признаков кладистического анализа (см. ниже). Установлено 27 подгрупп окситомид (рис. 1а). После первоначального подсчета коэффициентов сходства (рис. 1б) у 8 надвидовых группировок, 7 из них признаны валидными. Полностью совпадающие по выбранным признакам группы рассматривались как синонимы. При кладистическом подходе в пределах основных филогенетических ветвей изучались морфологические тренды выбранных признаков. При эволюционном подходе филогенетическая реконструкция производилась после анализа хроноклин признаков и выделения трендов. С учетом выраженной тенденции количественных изменений некоторых признаков в хронологических рядах окситомид (хроноклинах) были определены родовые группировки. При этом таксономический вес некоторых признаков (скошенность лигаментных желобков, наклон лигаментных площадок, наличие или отсутствие протуберанца) понижался для параллельных филогенетических ветвей.

Филогенетический анализ

Филогенетический анализ проводился двумя методами. При эволюционном подходе филогенетические построения и выводы о ранге таксонов делались после изучения морфогенеза различных морфологических структур. При этом узлы дивергенции устанавливались по относительной таксономической значимости признаков, которая определялась стабильностью признаков в выделенных надвидовых группировках. Последовательность преобразований признаков условно отождествлялась с последовательностью исторического развития систематической группы. Экстраполяция выводов о филогенезе с признаков на таксон подразумевала два этапа: (1) с признаков на исторический ряд онтогенезов и (2) с морфологического тренда в ис-

(а)

Признаки	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11							
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б						
№ подгруппы	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Oxytoma	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-
Praemeleagrinnella	-	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
Meleagrinnella	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-
Praearctotis	-	+	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-
Canadotis	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-
Clathrolima	-	+	+	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-
Arctotis	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-
Canadarctotis	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	+
№ признака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28

(б)

№ признака	Clathrolima	Praearctotis	Arctotis	Canadarctotis	Canadotis	Oxytoma	Meleagrinnella
0.4545	0.4545	0.6363	0.6363	0.5455	1.000	0.2727	Meleagrinnella
0.9091	0.9091	0.4545	0.0909	0.0909	0.4545	0.4545	Praemeleagrinnella
		0.4545	0.0909	0.0909	0.4545	0.5455	Clathrolima
			0.5455	0.4545	0.6363	0.2727	Praearctotis
			0.8181	0.6363	0.6363	0.2727	Arctotis
				0.5455	0.5455	0.1818	Canadarctotis
					0.2727	0.2727	Canadotis

Рис. 1. (а) Подгруппы Oxytomidae Ichikawa, 1958, соответствующие индивидуальным состояниям признаков (см. приложение 2); (б) матрица коэффициента сходства надвидовых группировок семейства.

торическом ряду онтогенезов на таксон соответствующего ранга.

При проведении кладистического анализа матрица морфологических признаков была проанализирована согласно критерию экономности (парсимонии) трансформаций состояний признаков. Для поиска оптимальных кладограмм и оптимизации признаков применялась программа WinNona v.2.0 (Goloboff, 1999). Предварительное взвешивание признаков и установление порядка трансформационной серии не использовались. Для поляризации кладограммы в качестве внешней группы был выбран древнейший род *Oxytoma*. Графическое представление топологии кладограммы и оптимизации состояний признаков осуществлялись при помощи программы WINCLADA v.1.00.08 (Nixon, 1999–2002). Филогения реконструировалась на уровне рассматриваемых надвидовых групп согласно результатам кладистического анализа и стратиграфическим данным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическая оценка признаков

Путем подсчета отношения совпадающих признаков к общему числу признаков по 8 надвидовым группировкам получены коэффициенты сходства между разными парами внутри *Oxytomidae* (рис. 1б). В проведенной классификации абсолютным сходством обладают *Canadotis* и *Meleagrinnella* (1.000). По выбранным 11 признакам обе надвидовые группы являются синонимами. В дальнейшем анализе принимался во внимание старший синоним – *Meleagrinnella*. Наибольшим весом (фенотипической устойчивостью и наименьшим уровнем гомоплазии) у окситомид обладает тип лигаментной ямки. По типу лигаментной ямки определены два наиболее генетически отдаленных филума, развивавшихся параллельно в юрском и меловом периодах: окситомиды с прямоугольным типом лигаментной ямки и окситомиды с широкоугольным типом лигаментной ямки. По типу лигаментной ямки группа “*Oxytoma*” и группа “все остальные надвидовые группировки” отнесены в параллельные вертикальные грады, происходящие от разных предковых форм. На втором уровне таксономической значимости находятся тип скульптуры и тип биссусного желобка. В процессе изучения группы сформировалось представление о двух типах скульптуры: “мелеагринелловом” (как у типового вида рода *Meleagrinnella*, ребра неравномерно дифференцированы на 1–2 порядка) и “арктотисовом” (как у типового вида рода *Arctotis*, ребра равномерно дифференцированы на 3–4 порядка по силе). По типу скульптуры определены два генетически отдаленных филума, развивавшихся параллельно в средней юре и меловом периоде: “*Meleagrinnella*” и “*Arctotis*”. Сходство типа скульптуры в ветвях “*Oxy-*

toma” и “*Arctotis–Canadarctotis*” объясняется конвергенцией.

По типу биссусного желобка определены две группы окситомид: группа с открытым биссусным желобком – “*Oxytoma*, *Meleagrinnella*, *Praemeleagrinnella*, *Clathrolima*, *Praearctotis*” и группа с зарастающим на взрослых стадиях биссусным желобком – “*Arctotis–Canadarctotis*”. Все остальные признаки имеют равнозначный таксономический вес.

Индивидуальная и онтогенетическая изменчивость лигаментного и биссусного блоков

Лигаментные ямки премелеагринелл, мелеагринелл (предположительно), клатролим, преарктотисов и арктотисов на ювенильной стадии имеют широкоугольный тип. Юношеская стадия онтогенетического развития лигаментного блока у премелеагринелл и клатролим характеризуется изменением начальных очертаний лигаментной ямки, появлением на передней ветви лигаментной площадки лигаментного валика и уменьшением угла между передним и задним лигаментными желобками.

Створки *Praemeleagrinnella subolifex* из геттанг-синемюрских отложений Средней Сибири, судя по линиям нарастания, на ювенильной стадии имеют значительно более широкоугольные очертания лигаментной ямки, чем у взрослой раковины (табл. I, фиг. 1в). Боковые края ямки расходятся в разные стороны от продиссоконха, образуя угол около 120°. Передний лигаментный желобок на ювенильной стадии в 1.5 раза короче заднего, образует с внешним краем лигаментной площадки угол близкий к 140°. На взрослой стадии передний лигаментный желобок меняет относительное положение на лигаментной площадке и образует с нижним краем лигаментной площадки угол близкий к прямому (табл. I, фиг. 1а, 1б). Эта особенность наблюдалась у экземпляров из разнофациальных отложений Нордвикского (Анабарская губа) и Лено-Анабарского (р. Кыра-Хос-Терютээх, бассейн р. Оленек) районов.

Раковины *Praemeleagrinnella sparsicosta* высотой менее 20 мм из верхнеплинсбахских отложений разрез Вилуйской синеклизы имеют более широкоугольные очертания лигаментной ямки по сравнению таковыми взрослых стадий (табл. I, фиг. 2б). У взрослых раковин (высотой около 25 мм) передний лигаментный желобок, так же как у *Praemeleagrinnella subolifex*, изгибается и образует с нижним краем лигаментной площадки угол, близкий к прямому (табл. I, фиг. 2а).

У *Praemeleagrinnella tiungensis* из верхнеплинсбахских отложений р. Анабар и р. Пюнг траектория нарастания лигаментной ямки от ювенильной стадии к взрослой, по сравнению с другими геттанг-плинсбахскими видами, имеет отличия. На взрослой ста-

Таблица I

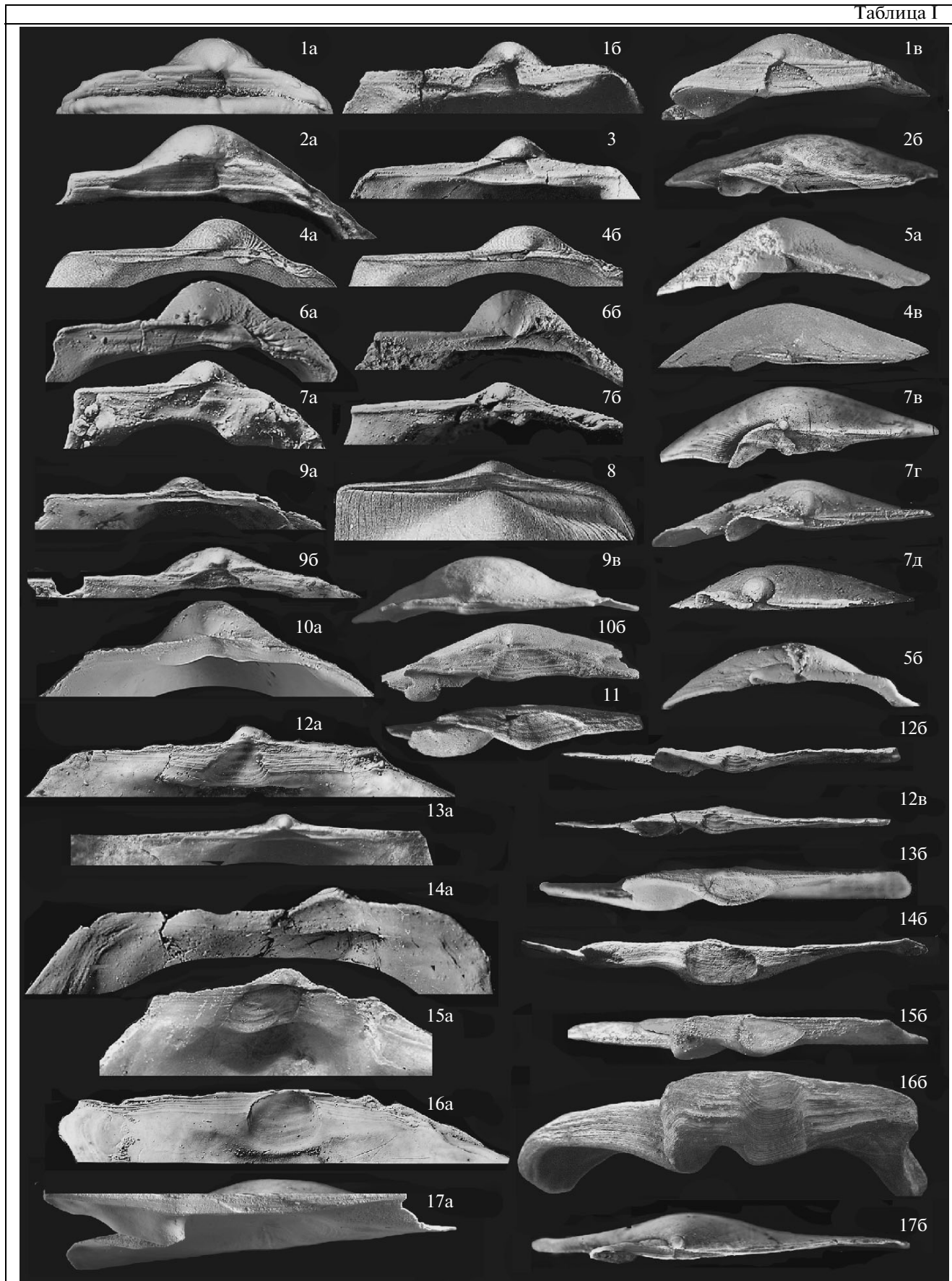


Таблица 1. Вид связочных площадок и лигаментных ямок окситомид.

Фиг. 1. *Praemeleagrinnella subolifex* Polubotko. а – КР-119/44, левая створка взрослого экземпляра, $\times 5.5$, р. Кыра-Хос-Терютээх, обн. 3, слой 1, геттанг–синемюр; б – АГ-60/67, левая створка взрослого экземпляра, $\times 5.5$, Анабарская губа, обн. 5, слой 18, геттанг–синемюр; в – КР-120/43, правая створка взрослого экземпляра (лигаментная ямка скошенного вида), $\times 5$, р. Кыра-Хос-Терютээх, обн. 3, слой 1, геттанг–синемюр.

Фиг. 2. *Praemeleagrinnella sparsicosta* (Petrova). а – Т-165/2, левая створка взрослого экземпляра, $\times 2.6$, р. Тюнг, обн. 9, слой 4, верхний плинсбах; б – Т-94/2, правая створка взрослого экземпляра, $\times 2.4$; р. Тюнг, обн. 4, слой 8, верхний плинсбах.

Фиг. 3. *Praemeleagrinnella tiungensis* (Petrova). АН-15/2, левая створка взрослого экземпляра (лигаментная ямка скошенно-расширяющегося подвида), $\times 3.8$, р. Анабар, обн. 3, слой 1, верхний плинсбах.

Фиг. 4. *Clarthrolima subechinata* (Lahusen).

Типовые экземпляры: а – 28/311, левая створка взрослого экземпляра с развитым протуберанцем, $\times 6.5$; б – 26/311, левая створка взрослого экземпляра с неразвитым протуберанцем, $\times 6.5$ (изображение из (Борисяк, 1909, табл. II, фиг. 14, 15)); в – 33/311, правая створка юношеского экземпляра (лигаментная ямка скошенного вида), $\times 6.2$, Владимирская область, средний келловей.

Фиг. 5. *Clarthrolima doneziana* (Borissiak). а – МК-142/3, правая створка взрослого экземпляра (лигаментная ямка скошенно-расширяющегося подвида), $\times 5.3$; б – МК-142/2, правая створка юношеского экземпляра (лигаментная ямка скошенного вида), $\times 6.2$, п-ов Мангышлак, байос.

Фиг. 6. *Clarthrolima braamburiensis* (Phillips). а – МК-152/2, левая створка взрослого экземпляра с развитым протуберанцем, $\times 4.6$; б – МК-152/4, левая створка взрослого экземпляра с неразвитым протуберанцем, $\times 4.6$, п-ов Мангышлак, средний келловей.

Фиг. 7. *Clarthrolima subovalis* Zakharov. а – ЮЧ-4, левая створка юношеского экземпляра, $\times 9$; б – ЮЧ-2, левая створка взрослого экземпляра, $\times 4.5$; в – ЮЧ-1, правая створка взрослого экземпляра (лигаментная ямка скошенно-сужающегося подвида), $\times 10$; г – ЮЧ-2, правая створка юношеского экземпляра (лигаментная ямка скошенного вида), $\times 10$; д – ЮЧ-3, правая створка ювенильного экземпляра (широкоугольный тип лигаментной ямки), $\times 4.7$, Южно-Чулымская площадь, скв. 1, интервал 1205.4–1213.4 м, кимеридж-волжский ярус.

Фиг. 8. *Meleagrinnella curta* (Whitfield). Лектотип, вид замка левой створки $\times 3.8$, штат Южная Дакота, Блэк Хиллс, США, верхняя юра, оксфорд (изображение из Whitfield, 1880, pl. III, fig. 22).

Фиг. 9. *Praearctotis milovae* (Okuneva). а – АГ-103/1, левая створка ювенильного экземпляра (лигаментная ямка расширяющегося вида), $\times 10$; б – АГ-103/2, левая створка взрослого экземпляра (лигаментная ямка инверсионно-сужающегося подвида), $\times 7.5$, Анабарская губа, западный берег, обн. 5, слой 76, нижний тоар; в – ТХ-1/1, правая створка взрослого экземпляра (лигаментная ямка инверсионно-сужающегося подвида), $\times 7.9$, Тенкеляхская площадь, линия 1060, скв. 350, глуб. 31 м, нижний тоар.

Фиг. 10. *Praearctotis marchaensis* (Petrova). а – МХ-111/2, левая створка взрослого экземпляра с редуцированным протуберанцем, $\times 2.3$; б – МХ-111/1, правая створка взрослого экземпляра на стадии дифференциации лигаментной ямки (угловатый подтип лигаментной ямки), р. Марха, $\times 2.5$, обн. 4, осьпь слоев 2–4, верхний тоар.

Фиг. 11. *Praearctotis vai* (Bodylevsky). АГ-37/1, $\times 2.5$, правая створка взрослого экземпляра на стадии дифференциации лигаментной ямки (угловатый подтип лигаментной ямки), Анабарская губа, обн. 4, слой 18, верхний тоар.

Фиг. 12. *Praearctotis viluensis* Velikzhanina. а – МН-216/1, левая створка взрослого экземпляра, $\times 2.2$; б – МН-216/2, правая створка взрослого экземпляра, $\times 2.3$, р. Моторчуна, обн. 4, слой 2, обр. 216, верхний тоар; в – ТР-19/1, правая створка, взрослого экземпляра на начальной стадии формирования лигаментной ложечки (ложечковидный подтип лигаментной ямки), $\times 2.3$, Восточный Таймыр, обн. 7, слой 3, верхний тоар.

Фиг. 13. *Arctotis tabagensis* (Petrova). а – МД-2, левая створка юношеского экземпляра (лигаментная ямка расширяющегося вида), $\times 5$, р. Молодо, обн. 8, слой 2, нижний аален; б – АГ-116/1, правая створка взрослого экземпляра на финальной стадии формирования лигаментной ложечки, $\times 1.7$, Анабарская губа, обн. 5, слой 92, верхний аален.

Фиг. 14. *Arctotis sublaevis* (Bodylevsky). а – АН-18/1-л, левая створка взрослого экземпляра, $\times 1.5$; б – АН-18/1-п, правая створка взрослого экземпляра, $\times 1.4$, р. Анабар, обн. 3, слой 8, нижний байос.

Фиг. 15. *Canadarctotis intermedia* Bodylevsky. а – КМ-2, левая створка взрослого экземпляра, $\times 4.4$; б – КМ-1, правая створка взрослого экземпляра, $\times 3.1$, р. Каменная, Восточный Таймыр, волжский ярус.

Фиг. 16. *Canadarctotis anabarensis* (Petrova). а – БК-2, левая створка взрослого экземпляра, р. Боярка, $\times 1.6$, верхний берриас; б – типовой экземпляр, 643/5393, правая створка взрослого экземпляра, $\times 1.5$, р. Люнгдюль, валанжин.

Фиг. 17. *Oxytoma jacksoni* (Pompeckj). а – ТХ-1/1, правая створка взрослого экземпляра, $\times 1.8$, Тенкеляхская площадь, линия 870, скв. 505, глуб. 9 м, верхний тоар–нижний аален; б – АГ-115/1, правая створка ювенильного экземпляра (прямоугольный тип лигаментной ямки), $\times 6.3$, Анабарская губа, обн. 5, слой 90, нижний аален.

дии передний лигаментный желобок изгибается по направлению к переднему краю раковины и образует с нижним краем лигаментной площадки тупой угол (табл. I, фиг. 3).

Юношеские экземпляры *Clarthrolima doneziana* из байосских отложений п-ова Мангышлак имеют очертания лигаментной ямки, близкие к прямоугольному треугольнику (табл. I, фиг. 5б), как у взрослых экземпляров *Praemeleagrinnella sparsicosta* из плинсбаха. На взрослой стадии передний лига-

ментный желобок изгибается по направлению к переднему краю раковины и образует с нижним краем лигаментной площадки тупой угол (табл. I, фиг. 5а). Аналогичные тренды лигаментных ямок имеют формы из Донецкой области (пос. Ковалевка), отнесенные А.А. Борисяком (1909) к “*Pseudomonotis*” *echinata* var. *doneziana*, и формы из байосских отложений Казахстана (р. Урал), которые рассматривались Е. Ивановым (1915) как “*Pseudomonotis*” *doneziana*.

У двух экземпляров *Clathrolima subechinata* из коллекции А.А. Борисяка, происходящих из келловейских отложений Владимирской области (Дмитриевы горы) и отнесенных им к “*Pseudomonotis*” *subechinata* (var. *echinata*), при приблизительно одинаковых размерах раковин очертания лигаментной ямки левых створок существенно различаются. Передний лигаментный желобок у экземпляра № 28/311 образует с внешним краем лигаментной ямки угол близкий к прямому (табл. I, фиг. 4а), а у экземпляра № 26/311 имеет сильную скошенность относительно оси створки в направлении заднего края (табл. I, фиг. 4б). У экземпляра № 28/311 протуберанец развит, а у экземпляра № 26/311 присутствует слабо выраженное утолщение передней ветви псевдосвязочной площадки. Юношеский экземпляр № 33/311 правой створки имеет прямоугольные очертания лигаментной ямки (табл. I, фиг. 4в). Такая же закономерность наблюдалась на левых створках у *Clathrolima braamburienensis*, происходящих из келловейских отложений п-ова Мангышлак (табл. I, фиг. 6а, 6б). Эту индивидуальную изменчивость в выборках можно объяснить разным временем заложения элементов замка в онтогенезах внутри популяций. По-видимому, формы без протуберанца принадлежали особям с признаками акселератизма. Аккреция псевдосвязочной площадки могла происходить за счет вещества протуберанца и могла сдвигать точку пересечения переднего лигаментного желобка с внешним краем ямки в направлении заднего края раковины. Степень скошенности переднего желобка лигаментной ямки у взрослых форм с протуберанцем приблизительно равна таковой у юношеских форм из байосских отложений. С другой стороны, акселеративные формы из келловей имеют более скошенные очертания ямки, аналогичные таковым у юношеских форм кимериджских видов.

У *Clathrolima subovalis* из кимериджских отложений Чулымо-Енисейского междуречья ювенильные экземпляры (высотой около 5 мм) имеют широкоугольные очертания лигаментной ямки (табл. I, фиг. 7д). Очертания ямки становятся прямоугольными у юношеских экземпляров (табл. I, фиг. 7г) и сильно скошенными — у взрослых (табл. I, фиг. 7в). У юношеских и взрослых экземпляров *Clathrolima subovalis* исходные широкоугольные очертания лигаментной ямки не сохраняются (табл. I, фиг. 7а–7г). Аналогичное строение ямки имеет голотип вида из кимериджских отложений на севере Средней Сибири (Захаров, 1966).

Взрослые формы типового вида *Meleagrinea curta* (Whitfield, 1880) из оксфорда США (штат Южная Дакота, Блэк Хиллс) имеют широкую лигаментную ямку (табл. I, фиг. 8). Передний лигаментный желобок изогнут к переднему краю раковины, что принципиально отличает американские формы от описанных выше европейских и сибирских форм.

Раковины *Praearctotis milovae* на юношеской стадии имеют симметричные очертания лигаментной ямки. Желобки лигаментной ямки (у экземпляров около 5 мм) образуют угол около 140° и расходятся от продиссоконха к переднему и заднему краям раковины (табл. I, фиг. 9а). Передний лигаментный желобок образует с внешним краем лигаментной площадки угол близкий к 160°. У взрослых экземпляров нижняя часть переднего лигаментного желобка изгибается в сторону нижнего края лигаментной площадки (табл. I, фиг. 9б, 9в). Ювенильную стадию наблюдать не удалось. Предположительно, форма лигаментной ямки у ювенильных форм имела асимметричные широкоугольные очертания, как у мелеагринелл.

У вида *Praearctotis marchaensis*, начиная с юношеской стадии, лигаментная ямка правой створки имеет угловатые очертания внешнего края. У взрослых экземпляров, происходящих из верхней части тоарского разреза р. Марха, лигаментная ямка неоднородная и имеет уплощенную область вблизи заднего лигаментного желобка и вдавленную область, примыкающую к переднему лигаментному желобку (табл. I, фиг. 10б). Аналогичная дифференциация лигаментной ямки наблюдалась у экземпляров, происходящих из Нордвикского района (Анабарская губа) — типовой местности распространения вида *Praearctotis vai* (табл. I, фиг. 11). Углубление в передней половине лигаментной ямки наблюдалось в двух географических популяциях, относимых В.И. Бодылевским и Г.Т. Петровой (Атлас..., 1947) к разным видам: *Praearctotis vai* и *P. marchaensis*. По-видимому, этот морфологический фен является прототипом ложечки арктотисов. Взрослые экземпляры обоих видов имеют инверсионно-сужающуюся лигаментную ямку.

Взрослые экземпляры вида *Praearctotis viluensis*, происходящего из верхнетоарских отложений Жиганского (р. Моторчуна) и Восточно-Таймырского районов, по сравнению с *Praearctotis marchaensis* имеют больший наклон лигаментной площадки левой створки относительно плоскости смыкания створок (табл. I, фиг. 12а). Лигаментная ямка правой створки неглубокая, очень узкая, однородно вогнутая, с округленным внешним краем. Ее ширина составляет 1/4–1/5 длины лигаментной площадки (табл. I, фиг. 12б, 12в).

На ювенильной стадии *Arctotis tabagensis* имеет широкоугольную и симметричную лигаментную ямку. Передний лигаментный желобок равен заднему желобку и образует с внешним краем лигаментной площадки угол близкий к 160°. На юношеской стадии этот вид характеризуется расширением лигаментной ямки и изгибанием переднего лигаментного желобка в сторону переднего края раковины (табл. I, фиг. 13а). На этой стадии онтогенетического развития лигаментного блока (у экземпляров около 10 мм) на передней ветви псевдосвязочной

площадки правой створки появляется лигаментный валик, отделяющий лигаментную ямку от залигаментного поля. С юношеской стадии у ааленских арктотисов возникает ложечковидная лигаментная ямка. Лигаментные желобки правой створки на взрослой стадии (в нижней части лигаментной площадки) изгибаются книзу и образуют с внешним краем лигаментной площадки угол близкий к прямому (табл. I, фиг. 13б). Лигаментная ямка, имеющая форму ложечки, более широкая и вогнутая по сравнению с *Praearctotis viluensis*. Ширина лигаментной ямки правой створки составляет 1/3 длины лигаментной площадки.

Лигаментная ямка у *Arctotis sublaevis*, начиная с юношеской стадии, имеет ложечковидную форму. Лигаментные желобки правых створок у взрослых экземпляров из байосских отложений р. Анабар на финальной стадии более подвернуты в направлении оси симметрии раковины, чем у ааленских форм (табл. I, фиг. 14б).

Лигаментные ямки у *Canadarctotis intermedia* на юношеской стадии (у экземпляров высотой около 10 мм) имеют асимметричные очертания. Псевдосвязочная площадка левых створок на взрослой стадии у них короче, чем у *Arctotis sublaevis* (табл. I, фиг. 15а). У правых створок на взрослой стадии передний лигаментный желобок менее изогнут, чем у *Arctotis sublaevis* (табл. I, фиг. 15б).

Лигаментные площадки левых створок у *Canadarctotis anabarensis* по сравнению с *Canadarctotis intermedia* имеют больший наклон относительно плоскости смыкания створок. Псевдосвязочная площадка на взрослой стадии у первых очень короткая и почти сливается с внутренней поверхностью створки (табл. I, фиг. 16а). У правых створок на взрослой стадии лигаментная и псевдосвязочные площадки очень широкие (табл. I, фиг. 15б).

Наличие протуберанца является относительно устойчивым признаком для представителей *Praemeleagrinea* и *Clathrolima* (табл. I, фиг. 16, 2а, 6а, 7а, 7б). У *Praemeleagrinea tiungensis* протуберанец выражен в форме слабо полуэллипсоидального утолщения (табл. I, фиг. 3). У *Clathrolima subechinata* из коллекции А.А. Борисяка один экземпляр не имеет выраженного протуберанца (табл. I, фиг. 4б). Формы без протуберанца обнаружены нами у *Clathrolima braamburiensis* (табл. I, фиг. 6б) в выборке из среднего келлового п-ова Мангышлак. Протуберанец развит на всех изученных левых створках *Clathrolima subovalis*.

У представителей тоарской группы *Praearctotis*, так же как у *Praemeleagrinea tiungensis*, протуберанец имеет форму слабо выраженного полуэллипсоидального утолщения передней части псевдосвязочной площадки (табл. I, фиг. 9б, 10а, 12а). У среднеюрских *Arctotis* и кимеридж-валанжинских *Canadarctotis* протуберанец полностью отсутствует

(табл. I, фиг. 13а, 14а, 15а, 16а). У юрских и меловых окситом протуберанец отсутствует.

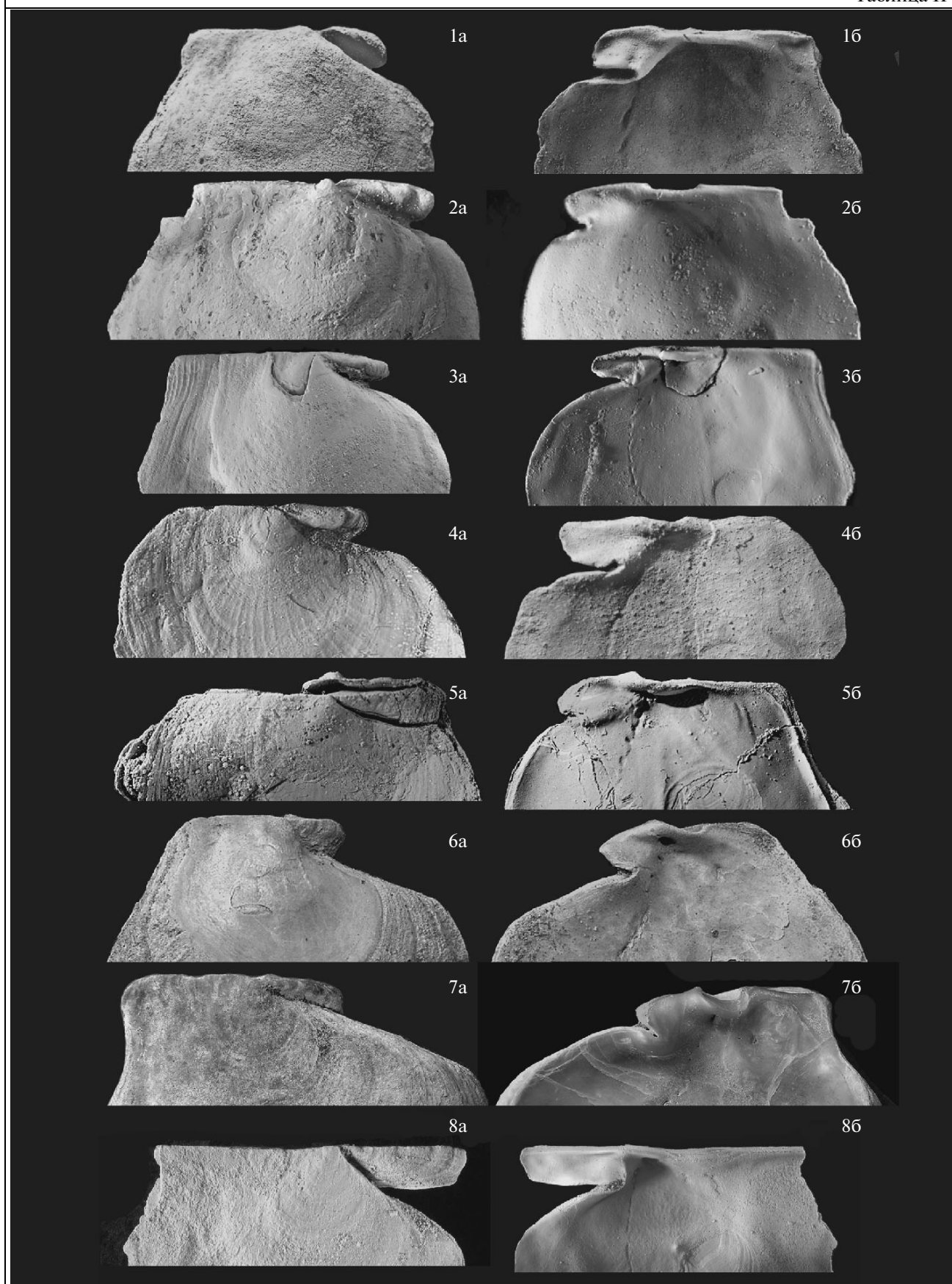
У *Praearctotis milovae* биссусное ушко на ювенильной стадии четырехугольное с ромбовидными очертаниями. В онтогенезе на юношеской стадии нижний край ушка не прирастал, а верхний край вытягивался в переднем направлении. На взрослой стадии ушко имеет очертания перевернутой трапеции с укороченным основанием. Биссусный вырез у взрослых раковин короткий (табл. II, фиг. 2а, 2б). Ювенильные раковины *Praearctotis marchausis* и *P. viluensis* имеют трапециевидное биссусное ушко. У взрослых экземпляров биссусное ушко в онтогенезе сначала приобретает очертания перевернутой трапеции, а затем становится субтреугольным, с плавно очерченным нижним краем и небольшой выемкой на передне-нижнем крае (табл. II, фиг. 3а, 3б). У ааленских и байосских представителей *Arctotis* юношеские раковины имеют субтреугольное биссусное ушко с плавно очерченным нижним краем и глубокий биссусный вырез (табл. II, фиг. 4б). На взрослой стадии ушко срастается своим нижним краем с передне-верхним краем створки (табл. II, фиг. 4а, 5а, 5б).

Морфогенез лигаментного блока

Интерпретация морфогенеза лигаментного блока мелеагринелл и арктотисов основывалась на сравнении онтогенетических изменений лигаментных ямок, относительного положения и относительной длины лигаментных площадок, степени изогнутости псевдосвязочной площадки левой створки. Морфогенез лигаментной ямки от премелеагринелл к арктотисам шел в направлении образования комплексного органа — ложечковидной лигаментной ямки. В процессе длительного преобразования, на протяжении большей части тоарского века, возникали виды с переходными состояниями родовых признаков: *Praearctotis milovae* и *P. viluensis*. Морфогенез лигаментной ямки от премелеагринелл к клатролимам шел в направлении усиления скошенности лигаментной ямки. Морфогенез лигаментной ямки от премелеагринелл к мелеагринеллам шел в направлении расширения лигаментной ямки.

Лигаментная ямка у всех окситомид входит в состав лигаментного блока и сохраняет треугольную форму. Изменчивость относительного положения лигаментных желобков является основным признаком, по которому фиксируется тренд морфогенеза внутри семейства. Лигаментная ямка у предполагаемых предковых форм, *Eumorphotis* (*Asoella*) *confertoradiata*, имеет очертания равнобедренного треугольника (Токуяма, 1959). Морфогенез лигаментной площадки правой створки у арктотисов шел в направлении уменьшения относительной длины. Замочный край правой створки у тоарских *Praearctotis* составляет 0.80–0.75 длины раковины

Таблица II



(табл. I, фиг. 9а, 10а, 11, 12б, 12в), у аален-байосских *Arctotis* — в пределах 0.74–0.65 длины (табл. I, фиг. 13б, 14б). У *Canadarctotis intermedia* из волжских отложений Восточного Таймыра (табл. I, фиг. 15б) и у *C. anabarensis* из ранневаланжинских отложений Лено-Анабарского района (табл. I, фиг. 16б) замочный край правой створки составляет 0.64–0.45 длины раковины. У ювенильных форм *Oxutoma jacksoni* из ааленских отложений Анабарской губы лигаментная ямка имеет прямоугольный тип (табл. I, фиг. 17б). У взрослых форм *O. jacksoni* из тоар-ааленских отложений Тенкеляхской площади лигаментная ямка сильноскошенная (табл. I, фиг. 17а).

Морфогенез биссусного блока

Интерпретация морфогенеза биссусного блока мелеагринелл и арктотисов основывалась на сравнении онтогенезов биссусного ушка, биссусного желобка, биссусного выреза. Морфогенез биссусного блока от премелеагринелл к клатролимам шел в направлении изменения очертаний биссусного ушка от трапециевидных до ромбовидных. Геттанг-синемюрские *Praemeleagrinnella sublifex* имеют четырехугольное трапециевидное биссусное ушко, широкий биссусный желобок, глубокий биссусный вырез. Передний край ушка образует острый угол с замочным краем (табл. I, фиг. 1б). У позднеплинсбахских *P. sparsicosta* передний край ушка образует близкий к прямому угол с замочным краем (табл. I, фиг. 2б; табл. II, фиг. 1б). У байос-кимериджских *Clathrolima doneziana* (табл. I, фиг. 5а), келловейских *C. subechinata* (табл. I, фиг. 4в), кимериджских *C. subovalis* (табл. I, фиг. 7в) передний край ушка образует тупой угол с замочным краем. Биссусное ушко в ряду *Praemeleagrinnella sublifex* (табл. I, фиг. 1в)—*Meleagrinnella curta* (табл. I, фиг. 8) меняло очертания от трапециевидного с широким основа-

нием до субквадратного без биссусного выреза. Протуберанец исчезал.

Биссусный блок правой створки арктотисов имел направленные преобразования, которые были связаны с адаптивным характером морфогенеза. Тип биссусного желобка от премелеагринелл к арктотисам изменялся от открытого у геттангских видов до зарастающего у байосских. Очертания биссусного ушка изменялись от субквадратных до субтреугольных (рис. 2г). В хроноклине очертаний биссусного ушка в морфологическом ряду *Praemeleagrinnella tiungensis*—*Praearctotis milovae*—*Praearctotis marchaensis* наблюдается переход от субквадратного ушка к трапециевидному с укороченным основанием до субтреугольного. У *Praearctotis marchaensis* плоскость ушка подвернута относительно плоскости раковины и ориентирована почти параллельно лигаментной площадке правой створки (табл. II, фиг. 3а, 3б). Появление у преарктотисов в позднем тоаре подвернутого ушка предопределило направление морфогенеза в сторону образования зарастающего ушка у ааленских видов.

У волжских *Canadarctotis intermedia* биссусное ушко укорочено относительно переднего края створки, имеет треугольные очертания и выемку на нижнем крае. Биссусный вырез укорочен по сравнению со среднеюрскими формами и ориентирован под наклоном к замочному краю (табл. II, фиг. 6а, 6б). У валанжинских *Canadarctotis anabarensis* биссусное ушко сростается с передне-верхним краем створки уже на юношеской стадии. Наклон биссусного выреза увеличивается по сравнению с волжскими формами (табл. II, фиг. 7а, 7б).

У взрослых форм *Oxutoma jacksoni* из тоар-ааленских отложений Тенкеляхской площади биссусное ушко субтреугольное, с глубоким биссусным вырезом (табл. II, фиг. 8а, 8б). Морфогенез биссусного блока окситом не рассматривался.

←
Таблица II. Вид ушек правых створок окситомид на взрослой стадии снаружи (а) и изнутри (б).

Фиг. 1. *Praemeleagrinnella sparsicosta* (Petrova). Т-94/2, ромбовидное биссусное ушко, ×2.9, р. Тунг, обн. 4, слой 8, верхний плинсбах.

Фиг. 2. *Praearctotis milovae* (Okuneva). ТХ-1/2, трапециевидное биссусное ушко, ×9, Тенкеляхская площадь, линия 1060, скв. 350, глуб. 31 м, нижний тоар.

Фиг. 3. *Praearctotis marchaensis* (Petrova). ТХ-35/2, субтреугольное подвернутое биссусное ушко, ×3.5, Тенкеляхская площадь, линия 1080, скв. 350, глуб. 35 м, верхний тоар.

Фиг. 4. *Arctotis tabagensis* (Petrova). а — АГ-116/2, субтреугольное биссусное ушко с зарастающим биссусным желобком, ×1.5; б — АГ-116/2, субтреугольное биссусное ушко с глубоким биссусным вырезом (юношеский экземпляр), ×4.7, Анабарская губа, обн. 5, слой 92, верхний аален.

Фиг. 5. *Arctotis sublaevis* (Bodylevsky). а — АН-18/2, ×1; б — АН-18/1-п, ×0.9, субтреугольное биссусное ушко с полностью заросшим биссусным желобком, р. Анабар, обн. 3, слой 8, нижний байос.

Фиг. 6. *Canadarctotis intermedia* Bodylevsky. КМ-1, треугольное биссусное ушко с открытым биссусным желобком, ×3, р. Каменная, Восточный Таймыр, обн. 121, слой 4, волжский ярус.

Фиг. 7. *Canadarctotis anabarensis* (Petrova). Типовой экземпляр, 643/5393, треугольное биссусное ушко с заросшим биссусным желобком, ×1.5, р. Люнгдауль, валанжин.

Фиг. 8. *Oxutoma jacksoni* (Pompeckj). ТХ-1/1, субтреугольное биссусное ушко с широким биссусным вырезом, ×1.4, Тенкеляхская площадь, линия 870, скв. 505, глуб. 9 м, верхний тоар—нижний аален.

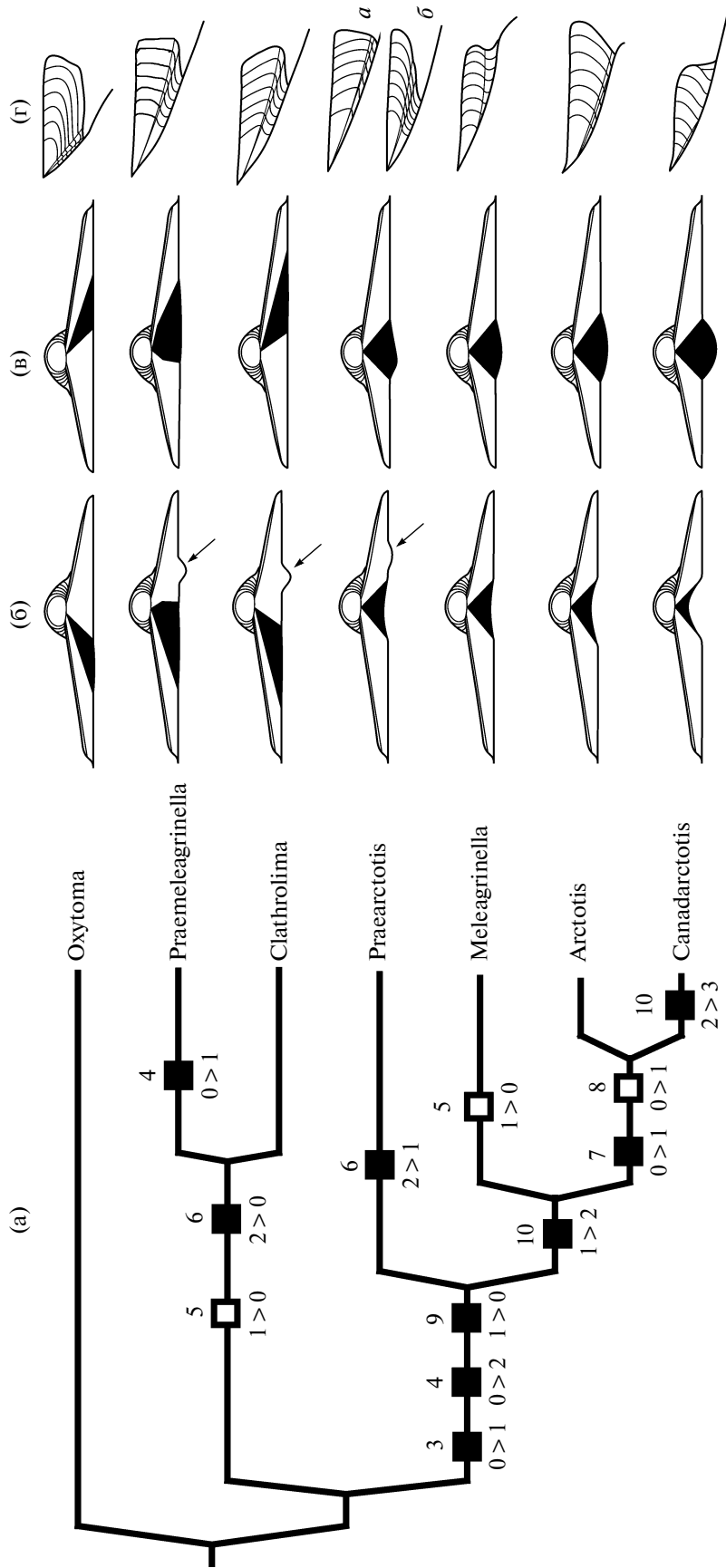


Рис. 2. Гипотеза степени родства некоторых надвидовых групп семейства Охютимиде, основанная на кладистическом анализе, и соответствующее ей распределение признаков лигаментного и бисусульного блоков.
 а – кладограмма с обозначенными апоморфными признаками. Черными квадратами указаны однозначно оптимизированные негомолластические признаки, белыми – гомолластические. В соответствии с Приложением 2 и 3, цифрами над квадратами указаны номера признаков, цифрами под квадратами – трансформации состояний признаков; б – схематический вид замка левой створки; в – схематический вид замка правой створки; г – схематический вид бисусульного блока правой створки. Черным цветом на рисунках 2б и 2в показана форма лигаментной ямки. Стрелкой указан протуберанец, а – форма бисусульного ушка у первых преарктотисов, б – форма ушка у последних преарктотисов.

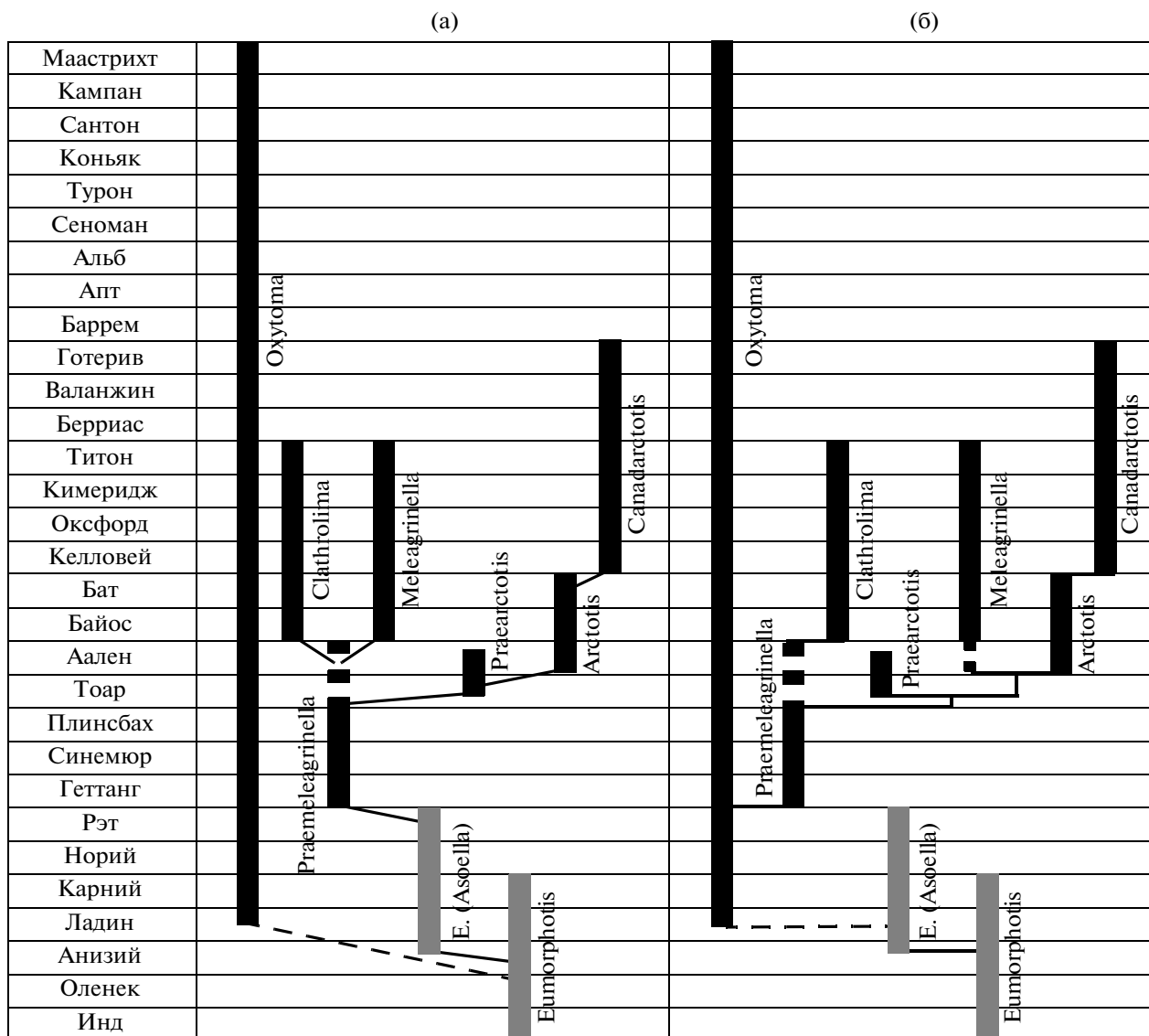


Рис. 3. Альтернативные реконструкции филогении семейства Oxytomidae, основанные на эволюционном (а) и клади- стическом (б) подходах.

Широкими вертикальными линиями обозначен стратиграфический диапазон рассматриваемых надвидовых групп (предполагаемые предковые группы окситомид, представители семейства Aviculorpectinidae, обозначены серым цветом), тонкими линиями показаны генеалогические связи.

Способы реконструкции филогении

Гипотетическая эволюционная филогения семейства основана на хроноклинах независимых признаков. На первом этапе дивергенции в триасе род *Oxytoma* и все остальные группировки отнесены в разные филогенетические группы по типу лигаментной ямки. На втором этапе дивергенции по форме биссусного ушка установлены еще две филогенетические подгруппы: с субчетырёхугольным биссусным ушком – *Praemeleagrinnella*, *Meleagrinnella*, *Clathrolima* и с субтреугольным биссусным ушком – *Praearctotis*, *Arctotis*, *Canadactotis*. На третьем этапе дивергенции в байосе в связи с редукцией протуберанца от основного филума *Praemeleagrinnella*,

Clathrolima образуется боковая ветвь *Meleagrinnella* (рис. 3а).

Результатом кладистического анализа явилась единственная, полностью разрешенная кладограмма, соответствующая наиболее оптимальному распределению трансформаций состояний морфологических признаков (длина = 20; индексы гомоплазии: CI = 0.85, RI = 0.82) (рис. 2а). Ближе к основанию кладограммы выделяется клада *Praemeleagrinnella*/*Clathrolima* на основе наличия протуберанца у представителей обоих родов. Сестринская группа включает в себя все остальные таксоны, объединяемые тремя признаками: расширяющейся в процессе онтогенеза лигаментной ямкой, ее широ-

коугольными очертаниями и изгибом псевдосвязочной площадки. Исходной группой в этой кладе является *Praearctotis*; остальные таксоны охарактеризованы укороченной лигаментной площадкой (крайне редуцированной у *Canadarctotis* — наиболее позднего по происхождению таксона). Клада *Arctotis/Canadarctotis* поддерживается зарастанием биссусного желобка и дифференцированными на 3–4 порядка радиальными ребрами. В общих чертах последовательность ветвления кладограммы окситомид согласуется с очередностью появления таксонов родового ранга в геологической летописи.

На основе обобщения этих данных предлагается частичная реконструкция филогении семейства (рис. 3). Реконструкции филогении окситомид, основанные на эволюционном и кладиристическом подходах, по большей части совпадают. Принципиальным различием является положение мелеагринелл: в первом случае они происходят от премелеагринелл (рис. 3а), во втором — от преарктотисов (рис. 3б).

Филогенез ранних этапов эволюции, предполагающий полифилетическое происхождение окситомид от представителей семейства *Aviculariidae*, был ранее предложен К. Ичикавой (Ichikawa, 1958). Наши данные не позволяют в данный момент установить филогенетические связи рассмотренных родов с остальными родами окситомид (*Avicularca*, *Cyrtorostra*, *Maccoyella*, *Pseudavicula*).

Эволюция онтогенезов

Согласно “эволюционной” реконструкции, хроноклина подвидов онтогенетических изменений лигаментной ямки в морфологическом ряду *Asoella confertoradiata*–*Praemeleagrinnella subolifex*–*Praemeleagrinnella sparsicosta* отражается в онтогенезе лигаментной ямки позднеплинсбахского вида *Praemeleagrinnella sparsicosta*. Очертания ямки при переходе от ювенильной стадии к взрослой последовательно меняются от симметричных к широкоугольным и до слабоскошенных.

Альтернативная интерпретация согласно кладиристической реконструкции предполагает дополнительную промежуточную стадию — трансформацию симметричного типа ямки асоелл в прямоугольный тип окситом. Обе реконструкции выявляют тенденцию в сторону усиления асимметрии очертаний лигаментной ямки у более поздних форм.

Хроноклина подвидов онтогенетических изменений лигаментной ямки в ряду *Praemeleagrinnella sparsicosta*–*Clathrolima subechinata*–*Clathrolima subovalis* отражается в онтогенезе лигаментной ямки наиболее позднего из известных представителей *Clathrolima* — кимериджского вида *subovalis* (табл. I, фиг. 7в, 7г, 7д). Очертания лигаментной ямки при переходе от ювенильной стадии к взрослой последовательно меняются от широкоугольных к слабос-

кошенным и до сильноскошенных. Группа *Clathrolima* сменяет *Praemeleagrinnella*, не нарушая общей направленности морфогенеза. В хроноклинах обеих групп наблюдается направленное увеличение размеров раковин. Укрупнение раковин происходило у видов *Praemeleagrinnella* с геттанга до позднего плинсбаха, а у видов *Clathrolima* с аалена до кимериджа. Неопределенность филогенетической позиции *Meleagrinnella* не позволяет однозначно интерпретировать эволюцию онтогенеза этой группы, которая могла развиваться параллельно с *Praemeleagrinnella* от *Asoella*, но в нижнеюрских отложениях пока не обнаружено форм *Meleagrinnella* без протуберанца. Замочные структуры мелеагринелл из нижнелейсовых отложений Европы и Канады не известны. Хроноклина онтогенетических изменений лигаментной ямки в морфологическом ряду *Praemeleagrinnella subolifex*–*Meleagrinnella curta*, реконструированная эволюционным методом, составлена последовательностью от скошенно-сужающегося подвида к скошенно-расширяющемуся подвиду.

Кладиристический анализ указывает на последовательность трансформации лигаментной ямки на взрослой стадии от слабоскошенной у премелеагринелл к широкоугольной у преарктотисов, у которых эти очертания были унаследованы мелеагринеллами.

Среди многообразия раковин арктотисов можно выделить два главных адаптивных типа: с открытым биссусным желобком и с зарастающим биссусным желобком, предполагающих существенно различающиеся этологические адаптации. Группы видов, имеющие морфологические тренды лигаментного и биссусного блоков с относительно устойчивыми характеристиками в определенных временных пределах, последовательно сменяют друг друга в историческом развитии. Группа *Praearctotis* объединяет тоарские формы с лигаментной ямкой расширяющегося вида. Хроноклина онтогенезов лигаментной ямки в морфологическом ряду *Praemeleagrinnella tiungensis*–*Praearctotis milovae*–*Praearctotis marchaensis* составлена последовательностью от слабоскошенного вида с расширяющимся подвидом лигаментной ямки к расширяющемуся виду со вторично-расширяющимся подвидом до расширяющегося вида с инверсионно-сужающимся подвидом. Группа *Arctotis* включает позднеарбатские арктотисы, имеющие больший, чем у первой группы, наклон лигаментной площадки левой створки относительно плоскости смыкания створок. Биссусный блок характеризуется субтреугольными очертаниями биссусного ушка и зарастающим биссусным вырезом на взрослых стадиях. К группе *Arctotis* отнесены оксфорд-валанжинские формы *Canadarctotis*, ювенильные особи которых не сохраняют очертания лигаментной ямки предковых форм. Биссусный блок характеризуется более короткой лигаментной площадкой и укороченным биссусным ушком, большей скошенностью лига-

ментного желобка относительно замочного края правой створки, чем у второй группы. Все три группы связаны формами с переходными состояниями отдельных элементов лигаментного и биссусного блоков.

Лигаментная площадка, входящая в состав лигаментного блока, сохраняет форму треугольника в пределах ископаемых популяций у всего семейства, меняя наклон относительно плоскости смыкания створок. Увеличение наклона лигаментной площадки левой створки и усиление изгиба внешней стороны псевдосвязочной площадки правой створки в плинсбах-тоарском филогенезе мелеагринелл привело к смене положения отдельных частей связочного аппарата. Смена положения частей лигаментного блока по отношению к другим частям раковины обусловила возникновение у мелеагринелл в аалене нового мерона и соответственно нового родового таксона — *Arctotis*. Группа тоарских видов, занимающих по устройству лигаментного блока промежуточное положение между ааленскими *Arctotis* и плинсбахскими *Praemeleagrinnella*, объединяется нами в подрод *Praearctotis*. По наличию утолщения на псевдосвязочной площадке левых створок, напоминающего протуберанец мелеагринелл, позднетоарские *Praearctotis marchaensis* (табл. I, фиг. 10а) и *Praearctotis viliuensis* (табл. I, фиг. 12а) рассматриваются как переходные формы от *Praemeleagrinnella* к *Arctotis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате сравнительного изучения индивидуальной и возрастной изменчивости представителей семейства *Oxytomidae*, для родов *Meleagrinnella* и *Arctotis* получено два варианта филогенетической реконструкции, основанных на кладистическом и эволюционном подходах. Определены признаки обособления надвидовых таксонов в пространственно-временном континууме.

1. Эволюционная реконструкция филогении в целом соответствует реконструкции, базирующейся на результатах кладистического анализа. Основным различием является положение надвидового таксона *Meleagrinnella* s. str., происходящего либо от премелеагринелл согласно эволюционному подходу (рис. 3а), либо от преарктотисов в соответствии с кладистическим методом (рис. 3б). Дополнительные исследования замочных структур на массовых выборках ааленских окситомид, возможно, позволят в будущем сделать окончательный выбор в пользу одной из реконструкций.

2. Признаками обособления надвидовых таксонов являются новые фены. Окончательное формирование надвидового таксона происходит на основе интеграции нескольких фенов в момент образования морфологических структур, обеспечивающих для организмов новые адаптивные возможности.

Формирование родовых таксонов окситомид происходило посредством появления новых фенов на обширных территориях у большой массы особей. Так, угловатый подтип лигаментной площадки являлся прототипом ложечки рода *Arctotis* и возник в разных популяциях у группы видов *Praearctotis* одновременно на территории Вилюйского (умеренно-широтного) и Нордвикского (североширотного) эпиконтинентальных морей.

Механизмом для образования нового фена могло быть появление в популяциях акселеративных форм. Изменение времени закладки и темпа развития органов у потомков окситомид по сравнению с предками (гетерохрония) лежит в основе систематики родов *Meleagrinnella* и *Arctotis*. Присутствие в геттангских и келловейских популяциях акселеративных форм, имеющих лигаментные ямки с новым характером онтогенетических изменений, предопределило направленность филогенеза мелеагринелл.

Формирование новой группы родового таксономического ранга у окситомид не сопровождалось резким изменением адаптивного типа. Переходный период от одного адаптивного равновесия к другому был относительно длителен и не характеризовался высокими темпами эволюционных преобразований. Преобразования адаптивного типа у рода *Arctotis* от видов с исключительно биссусным способом прикрепления до видов с “якорным” способом прикрепления у взрослых особей происходили с раннего тоара до байоса (около 11.4 млн. лет).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 09-05-136) и в рамках программ 15 и 17 ОНЗ РАН.

Приложение 1

СПИСОК ИЗУЧЕННЫХ ОБРАЗЦОВ

Места хранения экземпляров: ЦНИГР музей имени академика Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР), коллекция И.В. Полуботко (ВСЕГЕИ), палеонтологостратиграфический музей Горного университета (ГУ), музей ВНИГРИ (ВНИГРИ) (все находятся в Санкт-Петербурге), музей ИНГиГ СО РАН (ЦСГМ) и коллекция Б.Н. Шурыгина (ИНГиГ СО РАН) (находятся в Новосибирске). Экземпляры, у которых не указано место хранения, отобраны О.А. Лутиковым и хранятся в музее СНИИГиМС (Новосибирск). Коллекции происходят из следующих географических регионов: севера Средней Сибири (Восточный Таймыр, п-ов Нордвик, Анабарская губа, Нордвикская площадь, реки Анабар, Ляндюль, Левая Боярка, Боярка, Кыра-Хос-Терютээх, Молодо, Моторчуна, Лена в районе пос. Жиганск), центра Средней Сибири (реки Вилюй, Тунг, Марха, Тенкеляхская площадь, р. Лена в районе Кангалахского камня), Забайкалья (р. Газимур), Северо-Восточной Сибири (реки Кедон, Астрономическая),

Западной Сибири (Южно-Чулымская площадь), Центральной России (Владимирская область), Дальнего Востока (реки Бочара, Гербикан).

Praemeleagrinnella subolifex Polubotko, 1968, типовый вид: голотип 51-4г/Р-64/2, типовой экземпляр 51-4г/Р-64/1, Северо-Восточная Сибирь, р. Кедон, геттанг, коллекция И.В. Полуботко (ВСЕГЕИ); экземпляры из смежного региона: КР-120/43, КР-119/44, р. Кыра-Хос-Терютээх, геттанг—синемюр; АГ-60/67, Анабарская губа, геттанг—синемюр.

Praemeleagrinnella tiungensis (Petrova, 1947): голотип 446/5393, типовые экземпляры 438-451, р. Тюнг, верхний плинсбах, ЦНИГР; экземпляр из типового региона АН-15/2, р. Анабар, верхний плинсбах, коллекция Г.Т. Петровой.

Praemeleagrinnella sparsicosta (Petrova, 1947): голотип 689/5393, р. Тюнг, верхний плинсбах, ЦНИГР; экземпляры из типовой местности: Т-94/2, Т-165/2, р. Тюнг, верхний плинсбах.

Praearctotis marchaensis (Petrova, 1947), типовой вид: голотип 574/5393, типовые экземпляры 573/5393, 575/5393, р. Марха, верхний тоар, ЦНИГР; экземпляры из типовой местности: МХ-111/1, МХ-111/2, р. Марха, верхний тоар; экземпляр из типового района ТХ-35/2, Тенкеляхская площадь, линия 1080, скв. 350, глуб. 35 м, верхний тоар; экземпляры из типового региона АГ-37/1, Анабарская губа, верхний тоар.

Praearctotis milovae (Okuneva, 2002): голотип 47/12919, типовые экземпляры 44-46/12919, бассейн р. Газимур, верхний тоар, ЦНИГР; экземпляры из смежного региона: ТХ-1/2, ТХ-1/3, ТХ-1/4, Тенкеляхская площадь, линия 1060, скв. 350, глуб. 31 м, нижний—верхний тоар; АГ-103/4, Анабарская губа, нижний—верхний тоар; экземпляры из смежного региона АК-77/1, р. Астрономическая (бассейн р. Колыма), нижний—верхний тоар.

Praearctotis vai Bodylevsky, 1947: голотип 7/306, типовой экземпляр 8/306, п-ов Нордвик, мыс Юрюнг-Тумус, верхний тоар, ГУ, коллекция В.И. Бодылевского; экземпляр из типового района АГ-37/1, Анабарская губа, обн. 4, слой 18, верхний тоар.

Praearctotis viluensis Velikzhanina, 1966: голотип изображен в (Великжанина, 1966, табл. III, фиг. 1), р. Виллой, верхний тоар—нижний аален, ВНИГРИ; экземпляры из смежного региона: МН-216/1, МН-216/2, р. Моторчуна, верхний тоар; ТР-19/1, Восточный Таймыр (мыс Цветкова), верхний тоар; экземпляр из отдаленного региона 6/3826, Нальчикский район, Чегем, верхний тоар, ЦНИГР, коллекция В.Ф. Пчелинцева.

Arctotis lenaensis (Lahusen, 1886), типовой вид: голотип 5/10942, типовой экземпляр 5/10942, р. Лена, (район пос. Жиганск), бат, ЦНИГР; типовой экземпляр 5/216, ГУ, р. Лена, (район пос. Жиганск), бат, коллекция И.И. Лагузена.

Arctotis tabagensis (Petrova, 1953): голотип 602/5393, типовые экземпляры: 603/5393, р. Лена, Кангалахский камень, аален, ЦНИГР, коллекция Г.Т. Петровой; экземпляры из типового региона: МД-1, МД-2, р. Молодо, нижний аален; АГ-116/1, АГ-116/2, Анабарская губа, верхний аален.

Arctotis sublaevis (Bodylevsky, 1958): голотип 123/238, Нордвикская площадь, скв. 1-Р, глуб. 92.5 м, байос, ГУ; экземпляры из типового региона: АН-18/1, 18/2, 18/3, р. Анабар, нижний байос.

Clathrolima lalmenti Cossmann, 1908, типовой вид: лектотип изображен в (Cossmann, 1908, табл. II, фиг. 8, рисунок в тексте), бат, Франция.

Clathrolima doneziana (Borissiak, 1909): голотип 24/311, Украина, Донецкая область, пос. Ковалевка, байос, ЦНИГР; экземпляры из смежного региона: МК-142/3, МК-142/2, п-ов Мангышлак, байос, ВНИГРИ, коллекция Ю.С. Репина.

Clathrolima braamburiensis (Phillips, 1829): голотип не установлен, экземпляры из типового района изображены в (Duff, 1978, р. 58-61), Англия, келловей; экземпляры из отдаленного региона: МК-152/2, МК-152/4, п-ов Мангышлак, средний келловей, ВНИГРИ, коллекция Ю.С. Репина.

Clathrolima subovalis (Zakharov, 1966): голотип 150/4135, р. Левая Боярка, нижний кимеридж, ЦСГМ; экземпляры из смежного региона: ЮЧ-1, ЮЧ-2, ЮЧ-3, ЮЧ-4, Южно-Чулымская площадь, скв. 1, интервал 1205.4—1213.4 м, волжский ярус—кимеридж.

Clathrolima subechinata (Lahusen, 1883): голотип не установлен, экземпляры из типового района: 26/311, 28/311, 33/311, Владимирская область (Дмитриевы горы), средний келловей, ЦНИГР, коллекция А.А. Борисьяка.

Meleagrinnella curta (Whitfield, 1880), типовой вид: голотип не установлен, типовые экземпляры изображены в (Whitfield, 1880, pl. III, fig. 22), штат Южная Дакота, Блэк Хиллс, США, оксфорд.

Canadarctotis anabarensis (Petrova, 1953), типовой вид: голотип 642/5393, типовые экземпляры 641/5393—643/5393, р. Люнгдоль (бассейн р. Анабар), валанжин, ЦНИГР, коллекция Г.Т. Петровой (Пчелинцевой); экземпляры из типового района: БК-1, БК-2, р. Боярка, верхний берриас, ИНГиГ, коллекция Б.Н. Шурьгина.

Canadarctotis simkini (Voronetz, 1938): голотип, 157/5622, Дальний Восток, р. Бочара, верхняя юра, оксфорд, ЦНИГР, коллекция Н.С. Воронеж; экземпляр из типовой местности 67/9295, Дальний Восток, р. Гербикан, оксфорд, ЦНИГР, коллекция Г.Т. Петровой (Пчелинцевой).

Canadarctotis intermedia Bodylevsky, 1960: голотип 5/234, Восточный Таймыр, р. Каменная, нижний волжский регионарус, ГУ; экземпляры из типовой местности: КМ-1, КМ-2, Восточный Таймыр,

р. Каменная, нижний волжский регион, ИНГиГ, коллекция Б.Н. Шурыгина.

Oxytoma jacksoni (Pompeckj, 1899): голотип не установлен, типовые экземпляры изображены в (Pompeckj, 1898, pl. I, figs. 13–14, 16); экземпляры из смежного региона: ТХ-1/1, Тенкеляхская площадь, линия 870, скв. 505, глуб. 9 м, обр. 1, верхний тоар–нижний аален; АГ-115/1, Анабарская губа, обн. 5, слой 90, обр. 115, нижний аален.

Приложение 2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Признак 1. Тип лигаментной ямки: 0 – прямоугольный (Oxytoma); 1 – широкоугольный (Praemeleagrinnella, Clathrolima, Meleagrinnella, Praearctotis, Arctotis, Canadarctotis, Canadotis).

Признак 2. Подтип лигаментной ямки: 0 – прямой (Oxytoma, Praemeleagrinnella, Clathrolima); 1 – ложечковидный (Arctotis, Canadarctotis, Meleagrinnella, Canadotis); 2 – угловатый (Praearctotis).

Признак 3. Траектория онтогенеза лигаментной ямки: 0 – скошенная (Oxytoma, Praemeleagrinnella, Clathrolima); 1 – расширяющаяся (Praearctotis, Arctotis, Canadarctotis, Canadotis, Meleagrinnella).

Признак 4. Форма лигаментной ямки взрослых форм: 0 – сильноскошенная (Clathrolima, Oxytoma); 1 – слабоскошенная (Praemeleagrinnella); 2 – широкоугольная (Praearctotis, Arctotis, Canadarctotis, Canadotis, Meleagrinnella).

Признак 5. Форма биссусного ушка: 0 – субчетырёхугольное (Praemeleagrinnella, Meleagrinnella, Clathrolima, Canadotis); 1 – субтреугольное (Oxytoma, Praearctotis, Arctotis, Canadarctotis).

Признак 6. Наличие протуберанца: 0 – присутствует (Praemeleagrinnella, Clathrolima); 1 – частично редуцирован (Praearctotis); 2 – отсутствует (Oxytoma, Arctotis, Canadarctotis, Meleagrinnella, Canadotis).

Признак 7. Тип биссусного желобка: 0 – открытый (Oxytoma, Praemeleagrinnella, Praearctotis, Clathrolima, Meleagrinnella, Canadotis); 1 – зарастающий (Arctotis, Canadarctotis).

Признак 8. Тип скульптуры левой створки: 0 – радиальные ребра дифференцированы на 1–2 порядка (Praemeleagrinnella, Clathrolima, Praearctotis, Meleagrinnella, Canadotis); 1 – радиальные ребра дифференцированы на 3–4 порядка (Oxytoma, Arctotis, Canadarctotis).

Признак 9. Форма псевдосвязочной площадки левой створки: 0 – изогнутая (Praearctotis, Arctotis, Canadarctotis, Meleagrinnella, Canadotis); 1 – прямая (Oxytoma, Praemeleagrinnella, Clathrolima).

Признак 10. Относительная длина лигаментной площадки: 0 – очень длинная (Oxytoma); 1 – длинная (Praemeleagrinnella, Clathrolima, Praearctotis); 2 –

короткая (Arctotis, Meleagrinnella, Canadotis); 3 – очень короткая (Canadarctotis).

Признак 11. Соотношение выпуклости правых и левых створок: 0 – двояковыпуклая (Praemeleagrinnella, Clathrolima, Praearctotis, Canadotis); 1 – плосковыпуклая (Oxytoma, Arctotis); 2 – вогнутовыпуклая (Canadarctotis).

Приложение 3

МАТРИЦА СОСТОЯНИЙ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЬЗОВАННАЯ В КЛАДИСТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ

Oxytoma	0	0	0	0	1	2	0	1	1	0	1
Praemeleagrinnella	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
Meleagrinnella	1	1	1	2	0	2	0	0	0	2	0
Praearctotis	1	2	1	2	1	1	0	0	0	1	0
Canadotis	1	1	1	2	0	2	0	0	0	2	0
Clathrolima	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Arctotis	1	1	1	2	1	2	1	1	0	2	1
Canadarctotis	1	1	1	2	1	2	1	1	0	3	2

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. 8. Нижний и средний отделы юрской системы. М.–Л.: Госгеолгиздат, 1947. 278 с.

Борисяк А.А. Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. IV. Aviculidae. СПб.: Изд-во Геол. ком., 1909. 26 с.

Великжанина Л.С. Представители родов Meleagrinnella и Arctotis из нижней и средней юры Западной Якутии // Геология и нефтегазоносность Западной Якутии. Л.: Наука, 1966. С. 80–119.

Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири (отряд Anisomyaria) и условия существования. М.: Наука, 1966. 167 с.

Захаров В.А. Бухииды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома. М.: Наука, 1981. 367 с.

Иванов Е. Заметка о Pseudomonotis doneziana Boriss. из юрских отложений Уральской области // Труды Геол. ком. 1915. Т. 34. № 2. С. 271–288.

Кейлоу П. Принципы эволюции. М.: Мир, 1986. 128 с.

Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука, 1977. 256 с.

Лутиков О.А., Шурыгин Б.Н. Новые данные по систематике юрских и меловых двустворчатых моллюсков семейства Oxytomidae Ichikawa, 1958 // Новости палеонтологии и стратиграфии. Приложение к журналу “Геология и геофизика”. 2009 (в печати).

Северцов А.С. Основы теории эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1987. 320 с.

Современная палеонтология. В 2-х томах. М.: Недра, 1988. 540 с., 383 с.

- Шурыгин Б.Н., Лутиков О.А.* Нижнеюрские пектиниды севера азиатской части СССР // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. С. 47–78.
- Cossmann M.M.* Description de quelques pelecypodes Jurassiques recueillis en France // Compte rendu de la 36 session, Reims, 1907. Paris: Association Française pour l'avancement des sciences, 1908. P. 292–305.
- Cox J.R., Newell N.D.* Family Oxytomidae Ichikawa, 1958 // Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N. Mollusca 6: Bivalvia. Volume 1. Eds. Cox J.R. et al. Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas, 1969. P. 344–436.
- Duff K.L.* Bivalvia from the English Lower Oxford clay (Middle Jurassic). London: The Palaeontographical Society, 1978. 137 p.
- Eldredge N., Cracraft J.* Phylogenetic patterns and the evolutionary process: method and theory in comparative biology. New York: Columbia University Press, 1980. 349 p.
- Goloboff P.A.* NONA (NO NAME) ver. 2. Tucumán. Argentina: Published by the author, 1999.
- Ichikawa K.* Zur Taxonomie und Phylogenie der Triadischen "Pteriidae" (Lamellibranchia). Mit besonderer Berücksichtigung der Gattungen Claraia, Eumorphotis, Oxytoma und Monotis // Palaeontographica A. 1958. Bd. 111. № 5–6. S. 131–212.
- Nixon K.C.* WinClada ver. 1.0000. Ithaca. N.Y.: Published by the author, 1999–2002.
- Page R.D.M.* NDE (NEXUS Data Editor for Windows). Glasgow, United Kingdom: Published by the author, 2001.
- Pompeckj J.F.* Jurassic fauna of Cape Flora. The Norwegian North Polar Expedition 1893–1894. Scientific results. V. I. Christiana, 1898. 95 p.
- Reif W.-E.* Problematic issues of cladistics: 1. Ancestor recognition and phylogenetic classification // N. J. Geol. Paläontol. Abh. 2003. V. 230. № 1. P. 97–143.
- Tokuyama A.* Late Triassic Pteriacea from the Atsu and In-line Series, West Japan // Japan. J. Geol. Geogr. 1959. V. 30. 22 p.
- Whitfield R.P.* Paleontology of the Black Hills of Dakota // Report on the Geology and Resources of the Black Hills of Dakota, with Atlas. Eds. Newton H., Jenney W.P. Washington: G.P.O., 1880. P. 325–468.

Рецензенты *С.В. Попов,*
В.А. Захаров