

УДК 564.53

МИХАЙЛОВА И. А.

## СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

В результате применения онтогенетического метода разработана филогенетическая схема отрядов и надсемейств меловых аммоноидей. Меловые аммоноидеи отнесены к трем отрядам: *Phylloceratida* с мономорфной раковиной; *Lytoceratida*, имеющие как мономорфную (надсемейства *Lytocerotaceae* и *Tetragonitaceae*), так и гетероморфную раковину (надсемейства *Turrilitaceae* и *Scaphitaceae*); *Ammonitida*, имеющие как мономорфную (надсемейства *Perisphinctaceae*, *Harporcerataceae*, *Desmocerotaceae*, *Hoplitaceae*, *Parahoplitaceae*, *Deshayesitaceae* и *Douvilleicerataceae*), так и гетероморфную раковину (надсемейство *Ancylocerataceae*).

В трех крупнейших современных сводках по палеонтологии — французской «*Traité de paléontologie*» [47], американской «*Treatise on invertebrate paleontology*» [48] и советской «*Основы палеонтологии*» [37, 38] — все юрские и меловые аммониты были отнесены к одному отряду *Ammonitida* и подразделены на три подотряда: *Phylloceratina*, *Lytocerotina* и *Ammonitina*. Однако за одинаковыми названиями скрывалось разное понимание объема, систематического состава и путей развития. Только подотряд *Phylloceratina* не вызывал больших разногласий, тогда как во взглядах на систематический состав литоцератин и аммонитин обнаружилось значительное расхождение.

Филогенетическая схема на уровне таксонов семейственного ранга для юрско-меловых аммоноидей наиболее подробно была разработана в американском справочнике. В нем подотряд *Ammonitina* в трактовке Аркелла и Райта оказался сборным, состоящим из трех различных по происхождению стволов, возникших в разное время от филлоцератин и литоцератин. Все таксоны гетероморфных аммонитов в зарубежных сводках были включены в подотряд *Lytocerotina*, с чем тоже нельзя согласиться.

Существенный вклад в изучение юрско-меловых аммоноидей внесли в последние два десятилетия немецкие исследователи О. Шиндевельф [43] и И. Видманн [49, 51—54], предложившие принципиально новые системы и филогению этих организмов. Тем не менее невозможно согласиться с взглядами Шиндевельфа и Видманна об отнесении всех гетероморф к подотряду *Ancyloceratina*, изменении ранга надсемейства *Tetragonitaceae* до подотряда и разделении всех юрско-меловых аммоноидей, предложенном первым автором, только на два отряда (*Phylloceratida* и *Lytocerotida*).

Мною изучен онтогенез 111 видов, относящихся к 70 родам всех 14 надсемейств аммоноидей раннего и частично позднего мела. В результате предлагаются филогенетическая схема и система группы, существенно отличающиеся от всех имеющихся на сегодняшний день (рис. 1).

### ОТРЯД PHYLLOCERATIDA

Отряд *Phylloceratida* включает одно надсемейство *Phyllocerotaceae* (рис. 2). Среди мезозойских аммоноидей он представляет собой небольшую, обособленную, медленно эволюционировавшую группу. Представители отряда имеют спирально-плоскостную, обычно инволютную раковину с очень тонкой ребристостью. Единство отряда проявляется в стабильности онтогенеза лопастной линии и особенностей внутреннего строения [2, 6, 34, 43, 51, 53].

Протококнх шаровидной формы, сифон начинался шаровидным цекумом и вначале занимал почти центральное положение, а затем на первом и втором оборотах постепенно перемещался к вентральной стороне. Простура двухлопастная, примасура пятилопастная. Формула лопастной линии  $VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 : U^2ID \rightarrow VUU^1SID$ . Почти линейная сутуральная лопасть формируется в результате появления серии мелких лопастей в области шва. Седла ложнодвураздельные на наружной стороне и округлые цельные на внутренней. Окончания седел филлоидные, лепестковидные. Спинная лопасть с параллельными гладкими сторонами. Основание лопасти двураздельное. Пупковая и первая пупковая лопасти трехраздельные.

Возникновение отряда *Phylloceratida* от отряда *Ceratitida* подтверждается цератитовой природой седел и литуидным строением спинной лопа-

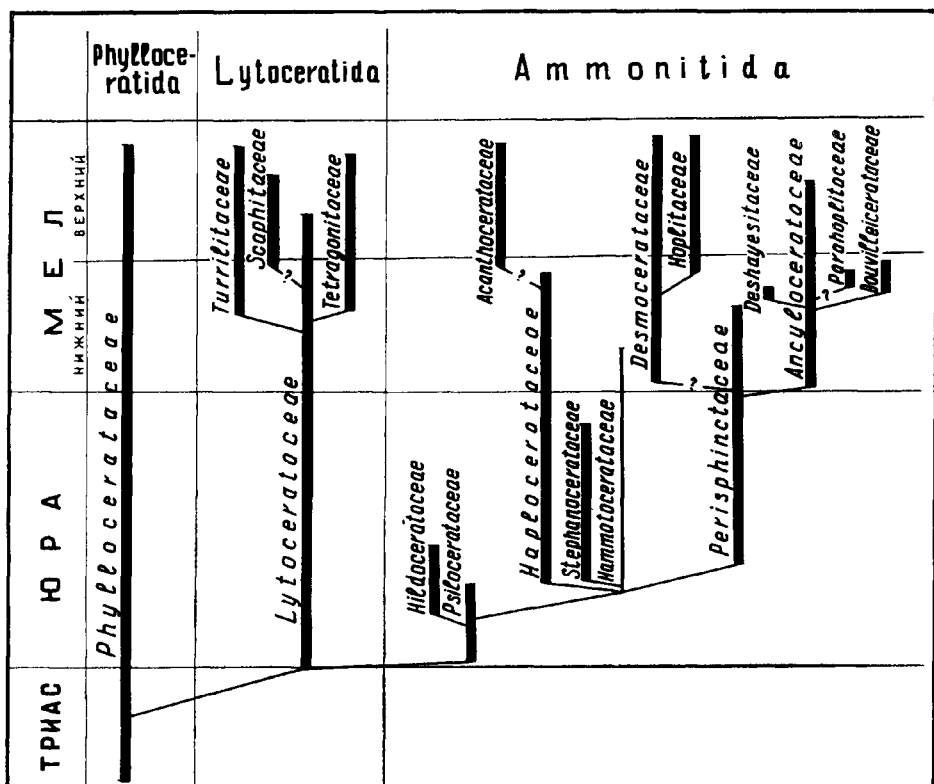


Рис. 1. Филогенетическая схема юрско-меловых аммоноидей ([35]; юра — по Шиндевельфу [43])

сти. Опираясь на сходство лопастных линий цератитов и древнейших *Phyllocerataceae*, Шиндевельф в 1968 г. [43] счел целесообразным расширить отряд *Phylloceratida*, включив в него отряд *Ceratitida*. В таком широком понимании отряд *Phylloceratida* подразделяется на пять подотрядов, уходящих корнями в пермский период.

#### ОТРЯД LYTOCERATIDA

Отряд *Lytoceratida* рассматривается в составе четырех надсемейств: *Lytocerataceae*, *Tetragonitaceae*, *Turrilitaceae* и *Scaphitaceae*; первое и второе надсемейства имеют мономорфную, а третье и четвертое — гетероморфную раковину. Для литоцератид в отличие от филлоцератид характерно небольшое число элементов лопастной линии, двураздельность пупковой лопасти, рассеченность дорсальной лопасти. Наиболее яркое из этих отличий заключается в двураздельности пупковой лопасти у литоцератид и ее трехраздельности у филлоцератид. Однако у раннеюрских литоцератид (*Derolytoceras*, *Holcolytoceras*) вначале закладывается трехраздельная

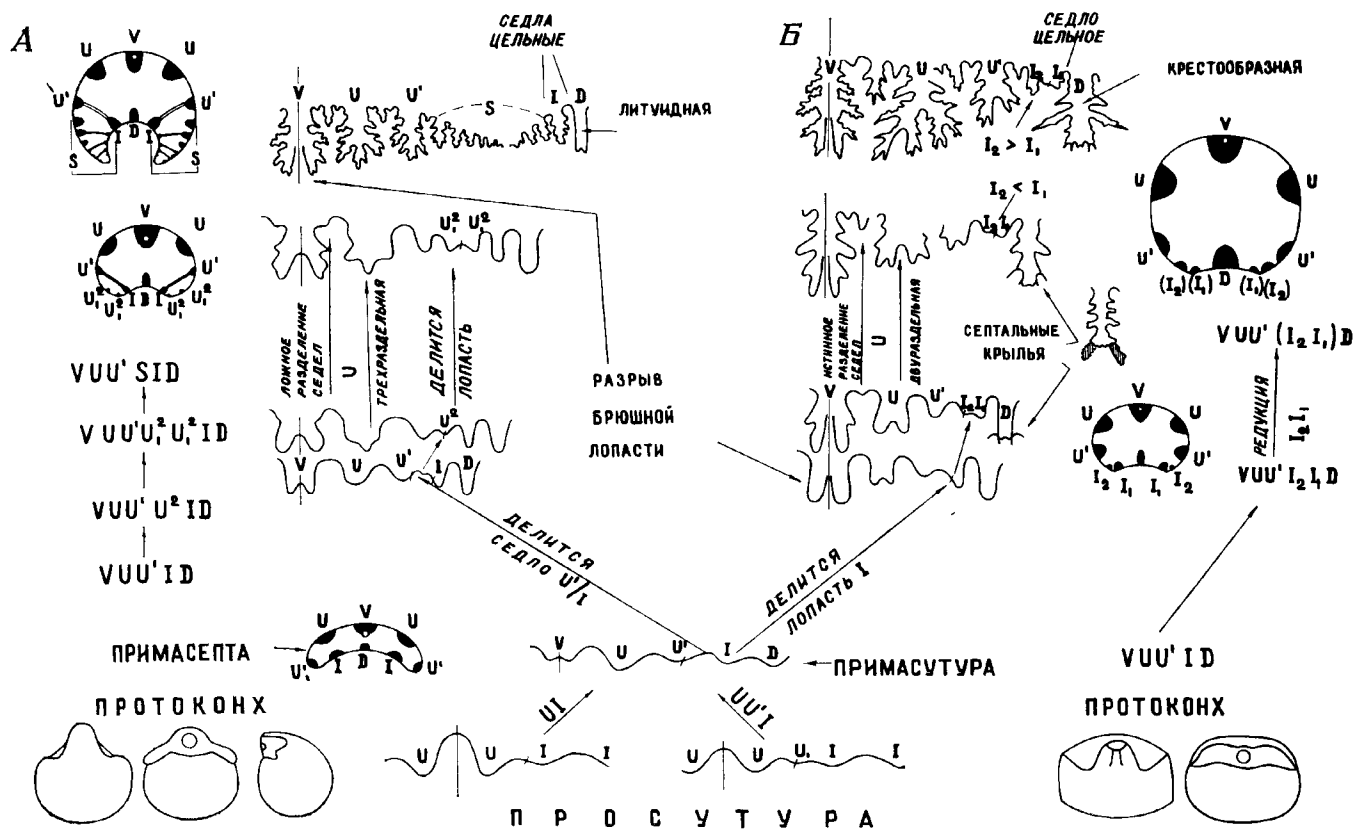


Рис. 2. Особенности морфогенеза отростков: А — Phyllocerata (надсемейство Phyllocerataceae), Б — Lycocerata (надсемейство Lycocerataceae)

пупковая лопасть, которая из-за неравного развития зубцов и своего косо-го положения вскоре приобретает двураздельность.

Надсемейство *Lytocerataceae*. Это надсемейство объединяет как юрских, так и меловых представителей и характеризуется спирально-плоскостной, обычно эволютивной раковиной, слабо выраженной скульптурой и наличием воротников.

Развитие лопастной линии в онтогенезе раковины (рис. 2, Б) протекает стабильно [2, 3, 6, 9, 42, 43, 49]. Просутура трехлопастная, примасу-тура пятилопастная. В ходе развития обязательно прослеживается деление внутренней лопасти ( $I \rightarrow I_2I_1$ ) или появление зубца на ее внешнем склоне ( $I \rightarrow I_1I$ ), очень рано происходит разрыв срединного седла брюшной лопасти, пупковая лопасть становится двураздельной, рассеченная спинная лопасть приобретает длинные поперечные отростки, формируются септальные крылья. Число элементов лопастной линии невелико: сначала пять ( $VUU^1ID$ ), затем шесть ( $VUU^1I_2I_1D$  или  $VUU^1I_1ID$ ), и наконец наблюдается сокращение, почти редукция основного зубца внутренней лопасти и значительное недоразвитие новообразованной лопасти. Редукция двух лопастей восполняется развитием боковых зубцов спинной лопасти, выходящих своими концами на наружную сторону оборота и конструктивно укрепляющих пришовную часть перегородки, компенсируя тем самым сокращение общего числа элементов лопастной линии. Начиная с пятого оборота речь по существу может идти о четырех самостоятельных лопастях:  $VUU^1D$ .

Различие типов просутур *Lytocerataceae* и *Phyllocerataceae* свидетельствует об изменении эмбрионального развития *Lytocerataceae* по сравнению с исходными для них *Phyllocerataceae*. Расхождение постэмбриональных признаков у этих надсемейств фиксируется очень рано: на втором—третьем обороте у *Phyllocerataceae* возникает вторая пупковая лопасть  $U^2$  и пупковая лопасть  $U$  становится двураздельной. Помимо сказанного, у *Lytocerataceae* на третьем обороте нарушается целостность спинной лопасти и очень рано наблюдается разрыв вторичного седла брюшной лопасти.

Формирование около шва серии мелких лопастей у *Phyllocerataceae* и отсутствие таковых у *Lytocerataceae* обусловлено отличиями в форме раковины. Увеличение с возрастом объемности оборотов *Phyllocerataceae* приводит к возникновению серии дополнительных лопастей, постепенно уменьшающихся к шву. В противоположность этому гофрировка перегородки у *Lytocerataceae* в ходе онтогенеза упрощается в пришовной части. Рельеф перегородки формируется пересекающимися парами складок, образующими в плане крест (рис. 2). Первая пара складок располагается между брюшной и спинной лопастями, еще две пары — между пупковой и первой пупковой лопастями.

Одновременно с этим у эволютных *Lytocerataceae* возникают длинные поперечные отростки спинной лопасти и формируются септальные крылья. Крайне интересно, что присущая филоцератидам целостность внутреннего седла, расположенного рядом со спинной лопастью, сохраняется даже у меловых *Lytocerataceae*, например у берриасского *Protetragonites rotundus* Druschits [9, рис. 3].

Надсемейство *Tetragonitaceae* (рис. 3). Это надсемейство характеризуется округленно-четырёхугольной формой поперечного сечения и обычно несколько большей объемностью оборотов, чем у *Lytocerataceae*. Скульптура развита очень слабо, но часто наблюдаются пережимы и на ранних оборотах имеются воротники.

Свидетельством отрядности общности *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae* и в то же время необходимости обособления их в качестве самостоятельных надсемейств является развитие лопастной линии.

Отличие *Tetragonitaceae* от *Lytocerataceae* проявляется прежде всего в строении внутренней лопасти и ее производных и в форме спинной лопасти, а также в числе лопастей примасуры. У позднемеловых *Tetragonitaceae* установлена шестилопастная примасура [13, 29, 30, 33, 43], что послужило основанием для повышения таксономического ранга это-

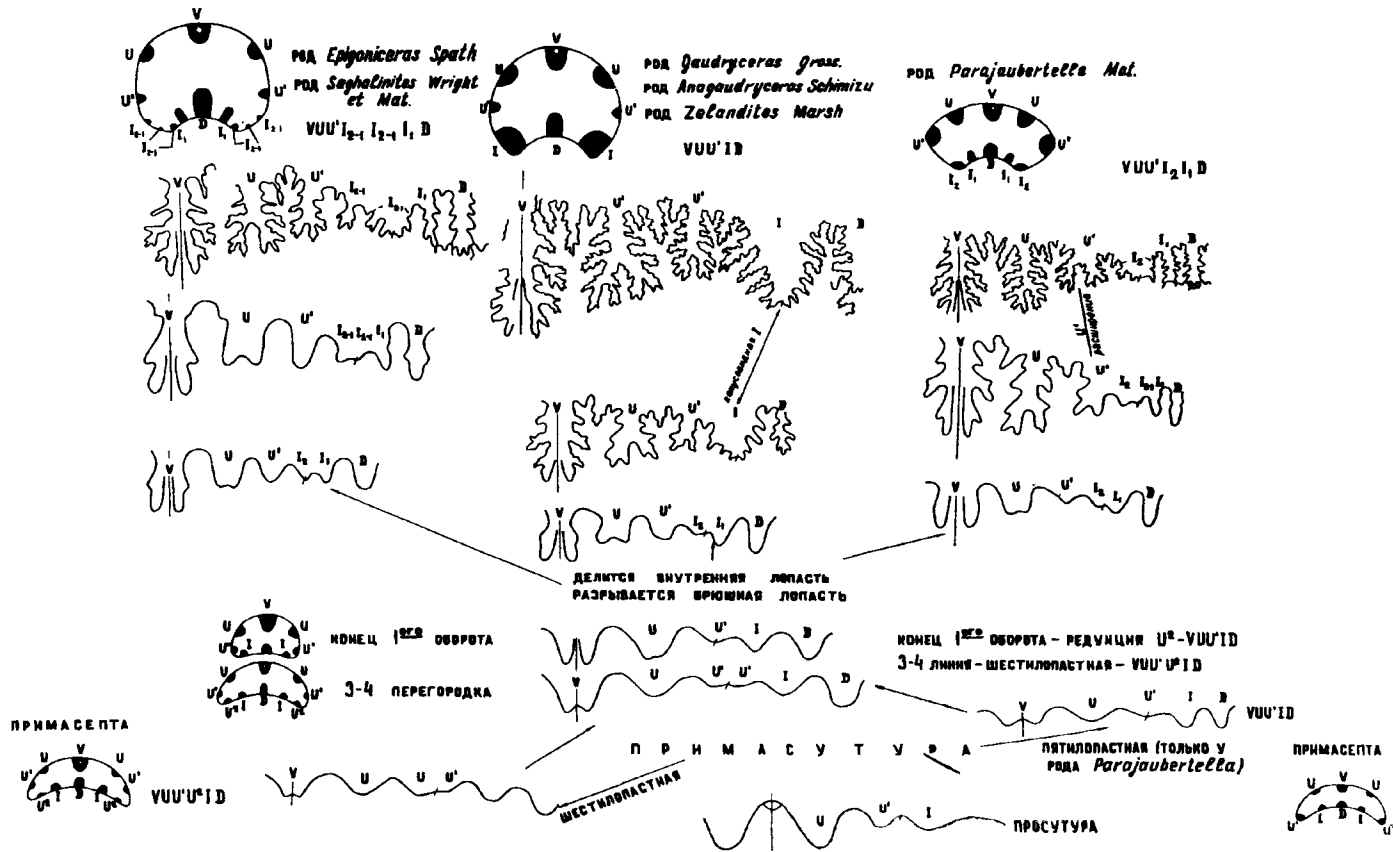


Рис. 3. Особенности морфогенеза позднемеловых Tetragonitaceae

го надсемейства до подотряда [43]. Появление шестой лопасти примасуры у позднемеловых тетрагонитов, по-видимому, связано с наблюдающейся у них отчетливой тенденцией к увеличению размеров протоконхов, а значит также поверхности проселты и примаселты с появлением дополнительной складчатости около шва. Такое предположение может быть сделано лишь предварительно, так как тенденция к увеличению протоконхов наблюдается и в надсемействе *Noplitaceae* (отряд *Ammonitida*), однако никаких отклонений в строении просуры или примасуры у них не происходит.

Сохранение у *Tetragonitaceae* внутренней лопасти привело к редукции поперечных отростков спинной лопасти. Одновременно с этим внутреннее седло всегда четко обособлено и рассечено (рис. 3). Филлоидность, свойственная *Phylloceratida* и сохранившаяся на внутреннем седле у *Lytocerataceae*, оказывается утеряна уже у самых ранних *Tetragonitaceae*.

Генетическое единство этих надсемейств проявляется в двураздельности пупковой и первой пупковой лопастей, раннем разделении внутренней лопасти, образовании септальных крыльев и препятствует выделению подотряда *Tetragonitina* [8—10].

По особенностям лопастной линии у надсемейства *Tetragonitaceae* уже в апте намечаются три группы, отчетливо прослеживающиеся и в позднем мелу (рис. 3). Первая группа характеризуется возникновением в области шва серии небольших лопастей; внутренняя лопасть (или  $I_a$ ,  $I_1$ ) может сохранять самостоятельность (*Epigoniceras*, *Tetragonites*, *Saghalinites*). У второй группы происходит гипертрофированное расширение первой пупковой лопасти, сохранение самостоятельной внутренней лопасти ( $I$ ) или ее ветви ( $I_a$ ), морфологически выделяется шесть лопастей  $VUU^1I_1I_aD$  (*Jauberticeras*, *Parajaubertella*). В третьей группе наблюдается формирование крупной, многократно рассеченной, конусовидной, расположенной на шве внутренней лопасти (*Kossmatella*, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras*, *Zelandites*); морфологически даже у форм с шестилопастной примасурой выделяется пять лопастей:  $VUU^1ID$ . Эти три группы соответствуют трем различным семействам, рассмотрение которых выходит за рамки данной статьи.

Шестилопастная примасура возникла в первой и третьей группах тетрагонитов. В группе *Jauberticeras* → *Parajaubertella* шестая лопасть, представляющая результат деления внутренней лопасти, наблюдается у сеноманских форм очень рано, на 3—4-й лопастной линии, но еще не смежена на примасуру.

Если надсемейство *Lytocerataceae* изменялось чрезвычайно медленно, то отделившиеся от них *Tetragonitaceae* эволюционировали очень быстро. Исходной явилась первая из указанных групп (*Tetragonites*, *Epigoniceras*, *Saghalinites*). С увеличением инволютности возрастает число дополнительных лопастей в области шва, достигая своего максимума у наиболее инволютного вида рода *Tetragonites* — *T. timotheanus* Pictet [9, рис. 4]; у этого вида как исключительный случай среди рода *Tetragonites* сохраняется самостоятельная внутренняя лопасть.

Вторая группа (*Jauberticeras*, *Parajaubertella*) характеризуется своеобразной формой раковины с широким низким поперечным сечением и резко выраженным, иногда килеватым перегибом на боковой стороне. С появлением перегиба первая пупковая лопасть заметно расширяется и становится отличной от таковой у двух других групп (рис. 3).

Третья группа (*Kossmatella*, *Gaudryceras*, *Anagaudryceras*, *Zelandites*) с конусовидной внутренней лопастью отделилась от первой группы в альбе и представлена эволютными формами с округлым поперечным сечением (за исключением *Zelandites*). Лопастная линия несет все перечисленные выше признаки *Tetragonitaceae*, хотя форма раковины и особенно поперечное сечение близки *Lytocerataceae*.

Надсемейство *Turrilitaceae*. Это надсемейство охватывает гетероморфных аммонитов с разнообразной формой раковины и столь же разнообразной скульптурой. Лопастная линия обычно сложная с двураздельной пупковой лопастью. *Turrilitaceae* отделились от *Lytocerataceae*

в раннем мелу, а расцвета достигли в позднем. Кажущееся впечатление, что изучение формы раковины в сочетании с данными по скульптуре может явиться прочной основой для разработки систематики гетероморфных аммонитов, пагубно отразилось на уровне познания гетероморф. В этом легко убедиться, сравнив классификации гетероморфных аммонитов, приведенных в «Основах палеонтологии» [37], «Treatise on invertebrate paleontology» [48] и «Traité de paléontologie» [47]. Предпринятая Н. Димитровой [40] попытка дать свою трактовку филогении и системы гетероморфных аммонитов раннего мела заслуживает самого пристального внимания, ибо автор последовательно пытается проанализировать не только форму раковины и скульптуру, но и лопастную линию. Однако такой анализ возможен лишь на базе полной ревизии лопастной линии у всех гетероморфных аммонитов. Имеющиеся в настоящее время сведения о лопастной линии недостаточны, что порождает не только сомнения, но и неправильные представления [11].

Необходимо углубленное изучение лопастной линии для надсемейств *Ancylocerataceae* и *Turrilitaceae*. Несомненно, что лопастная линия более стабильна, чем форма раковины, о чем свидетельствует удивительное постоянство ее признаков у весьма различных по форме родов. При всем разнообразии раковин взрослых аммонитов для мономорфных и гетероморфных юрско-меловых форм характерен единый тип эмбриогенеза. Наличие первого плано спирального оборота, окружающего начальную камеру, установлено в надсемействе *Turrilitaceae* у *Baculites* [45], *Hypoturrilites* [1], *Ptychoceras* [7]. Наблюдавшаяся у *Baculites* [45] и *Hypoturrilites* [1] четырехлопастная примасура позволяет с известной долей уверенности считать такой тип примасуры присущим *Turrilitaceae* в целом. Онтогенез лопастной линии *Ptychoceras* и *Hypoturrilites* в сочетании с анализом лопастных линий взрослых *Turrilitaceae* показывает несомненную общность с *Lytocera*: незначительное число элементов, двураздельность пупковой лопасти, обычно двураздельность внутренней лопасти, иногда ранний разрыв вторичного седла брюшной лопасти (рис. 4).

Коренная перестройка перегородки гетероморф после первого оборота повлекла за собой резкое изменение лопастной линии на участке, соответствующем внутренней стороне мономорфных аммоноидей, — исчезновение первой пупковой лопасти и, главное, значительное изменение спинной лопасти, столь стабильной у мономорфных аммоноидей. Не приходится говорить о едином строении спинной лопасти в пределах надсемейства *Turrilitaceae*, хотя для тщательной оценки этого признака пока нет достаточных оснований. В то же время лопастная линия на наружной стороне претерпевает наименее существенные изменения и наиболее отчетливо сохраняет признаки сходства — в первую очередь наследуется форма пупковой лопасти. Это легко объяснимо, ибо при рассматриваемом переходе легко сопоставляется контур наружной стороны гетероморф и контур этой стороны у их мономорфных литоцератидных предков.

У *Turrilitaceae* с симметричной формой раковины на «внутренней» стороне оборота (рис. 4) внутренняя лопасть может быть: 1) значительно меньше спинной и пупковой, 2) меньше спинной и равна пупковой или 3) больше спинной и равна пупковой, т. е. крупная внутренняя лопасть соседствует с небольшой спинной или наоборот.

У семейства *Baculitidae* завершился переход к перегородке, крестообразная конструкция которой осуществляется тремя парами пересекающихся складок. Подобное строение перегородки характерно и для некоторых юрских гетероморф, в частности *Acuaticeras* и близких ему родов [44].

В надсемействе *Turrilitaceae* установлена очень четкая связь лопастной линии и формы раковины, выражающаяся в крестообразном строении перегородки. На примере рода *Ptychoceras* прослежено возникновение нового дополнительного элемента —  $I^1$ , связанное с изменением формы сечения в онтогенезе раковины [20]. Адаптивная радиация среди *Turrilitaceae* вызвала появление разнообразных симметричных и асимметричных гетероморф, имеющих одинаково построенные протоконы и первый

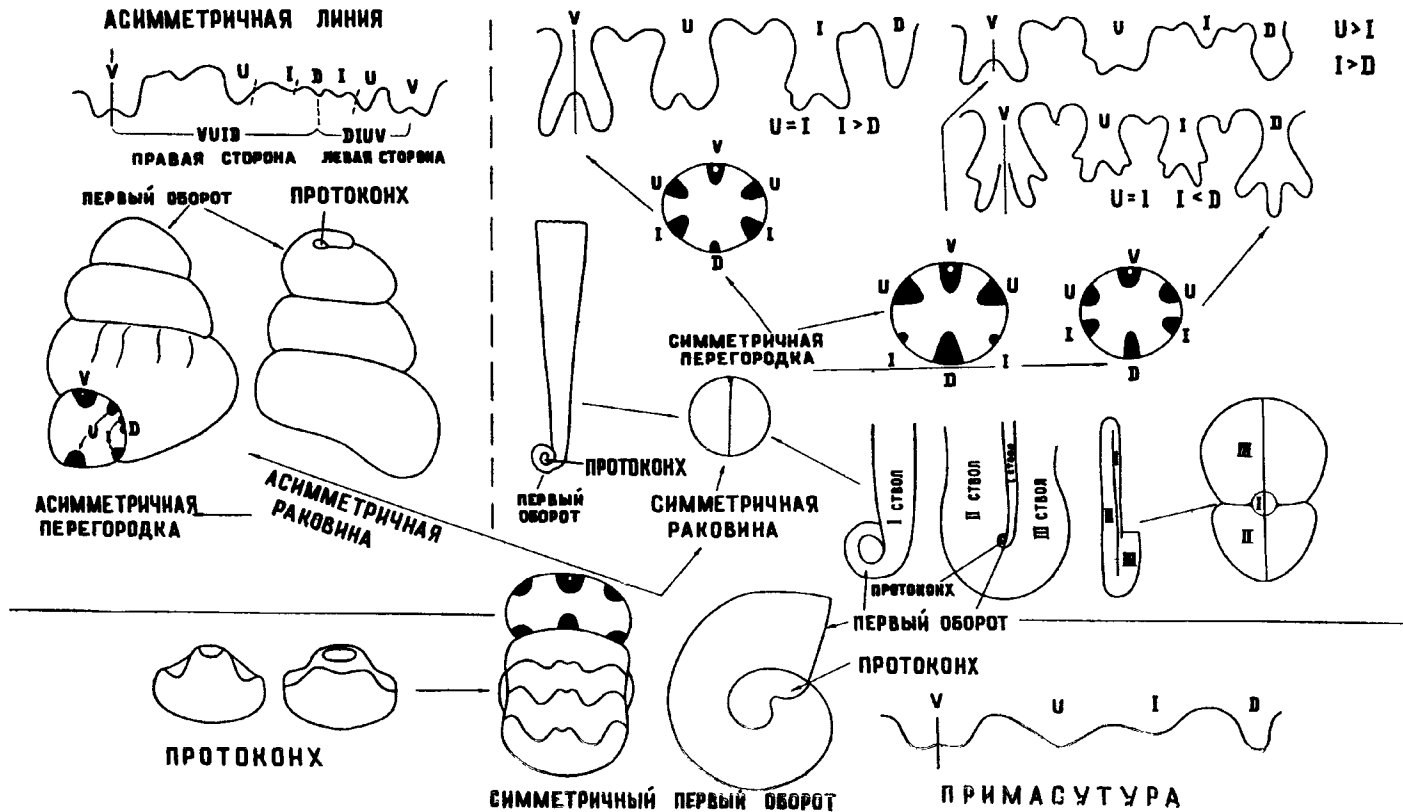


Рис. 4. Ранний морфогенез Turrititaceae

оборот, двураздельную пупковую лопасть и двураздельные («литоцератидные») седла.

Переход от *Lytocerotaceae* к *Turrilitaceae* происходит по способу ранней дивиазии, т. е. расхождение признаков наблюдается уже на втором обороте. Однако фиксация четырехлопастной примасуры наводит на мысль о том, что дивергенция *Lytocerotaceae* и *Turrilitaceae* началась раньше, на стадии позднего эмбриогенеза, и, возможно, отделение *Turrilitaceae* произошло путем архаллаксиса.

Надсемейство *Scaphitaceae*. Если обособление *Turrilitaceae*, их отделение от *Ancylocerotaceae* и отнесение к отряду *Lytocerotida* не вызывает сомнений, то положение *Scaphitaceae* весьма спорно и проблематично. Специфическая группа аммонитов, гетероморфность которых проявляется в наличии конечного крючка, обладает смешанным набором признаков. Для лопастной линии *Scaphitaceae* характерны пятилопастная примасура с редукцией первой пупковой лопасти, разделение внутренней лопасти с перемещением вентральной части наружу и двураздельность пупковой лопасти. Второй и третий признаки свидетельствуют о близости *Scaphitaceae* и *Lytocerotaceae*.

Скульптура скафитов и относительно простая лопастная линия внешне сходны с наблюдавшимися у *Ammonitida*. Далеко зашедшая дивергенция привела к столь значительному расхождению признаков, что литоцератидная основа скафитов фиксируется с большим трудом. Видимо, отделение этой группы произошло быстро, затронув ранние стадии развития, как и в случае с *Turrilitaceae*: новые признаки проявляются уже на первом обороте.

Позднейшие преобразования перегородки в связи с тенденцией к некоторой инволютности раковины привели к вторичному появлению первой пупковой лопасти. На последних стадиях, помимо  $U^1$ , может появиться  $U^2$ , а возможно и  $U^3$ . Специфика *Scaphitaceae* и отличие от остальных надсемейств отряда *Lytocerotida* проявляется и в отсутствии симметричной двураздельности первых двух седел. Наконец, в отличие от мономорфных *Lytocerotida* деление внутренней лопасти не сопровождается повторным делением ее наружной ветви. Все сказанное объясняет трудность в определении отрядной принадлежности скафитов.

Детальные исследования скафитов, проведенные Видманном [50], привели его к мысли о существовании непрерывного эволюционного ряда, идущего от альбского *Eoscaprites* к сеноманским и более молодым скафитам. Ранее возможность такого перехода предполагалась Слетом [46]. В качестве предковой формы Видманн предлагает род *Hamites*. Шиндewolf в 1961 г. [43] первоначально считал маловероятным происхождение скафитов от таких форм, как *Eoscaprites*, но позднее, в 1968 г. [43] он склонился к принятию эволюционного ряда, весьма тщательно разработанного Видманном. Однако наличие неустойчивой пятилопастной примасуры у скафитов и четырехлопастной примасуры у хамитов не позволяет выводить скафитов от хамитидных предков.

На приводимой филогенетической схеме (рис. 1) *Scaphitaceae* даны как крупная самостоятельная ветвь отряда *Lytocerotida*, произошедшая от эволютных *Lytocerotaceae*, а не в результате повторного скручивания хамитидных форм. Правда, говорить об этом можно с большой осторожностью, так как остается нерешенным вопрос о промежуточных звеньях между названными группами.

## ОТРЯД AMMONITIDA

Отряд *Ammonitida* включает как мономорфные, так и гетероморфные раковины; последние характеризуются меньшим разнообразием формы, чем их литоцератидные собратья.

Крайне разнообразна форма раковины. В различных филогенетических ветвях появлялись инволютные формы, хотя подавляющее число аммонитов обладает полуинволютными или полуэволютными раковинами. Гетероморфные группы неоднократно возникали среди аммонитид. Они

имеют более ограниченные по сравнению с Turrititaceae вариации самой формы, но зато некоторые из них сохранили возможность обратного перехода к мономорфной раковине. Скульптура у этого отряда достигает максимального разнообразия.

Очень велик диапазон в разнообразии лопастных линий: число элементов, их форма, рассеченность, соотношение между собой дают самые разнообразные сочетания. В отличие от медленно, стабильно развивающихся Phylloceratida и Lytoceratida (надсемейство Lytocerataseae), Ammonitida характеризуются чрезвычайно быстрыми темпами эволюции и почти одновременным возникновением нескольких крупных таксонов.

Наиболее важные и существенные признаки крупных таксонов отчетливо фиксируются на ранних стадиях развития. Большинство ammonitид, в том числе юрские гетероморфы, имеют пятилопастную примасутуру. Пупковая лопасть почти всегда трехраздельная, в эволюции многих надсемейств сохраняется унаследованное от Lytoceratida деление внутренней лопасти. Для надсемейства Ancylocerataseae характерна неустойчивая пятилопастная примасутура. От гетероморфных Ancylocerataseae возникли небольшие, отчетливо обособленные мономорфные надсемейства: Deshayesitaceae, Parahoplitaseae и Douvilleicerataseae, обладающие тем же типом примасутуры с редукцией первой пупковой лопасти.

В эволюции Ammonitida есть уклоняющиеся группы, у которых возникновение новых элементов связано с разделением пупковой лопасти на две самостоятельные (Douvilleicerataseae, некоторые Hoplitaseae), образованием боковой лопасти (некоторые Hoplitaseae) и наконец упрощением лопастной линии и возникновением псевдоцератитов.

На фоне чрезвычайного разнообразия скульптуры и формы раковины только изменение лопастной линии в онто- и филогенезе дает надежный критерий для установления генетического взаимоотношения крупных таксонов. По представлениям Шиндевольфа, для юрских ammonitов очень характерно деление внутренней лопасти (I), что явилось основным аргументом в пользу их литоцератидного происхождения. Последовательно проследив все надсемейства юрских Ammonitida, Шиндевольф пришел к твердому убеждению, что они являются прямыми или косвенными потомками Lytoceratida. Непосредственно от Lytocerataseae в ранней юре возникли Psilocerataseae, у которых наблюдается деление внутренней лопасти, спинная лопасть имеет рассеченные боковые стороны, нередко разрывается вторичное седло брюшной лопасти. Форма раковины с необъемлющими или слабо объемлющими оборотами близка таковой у Lytoceratida, а не у Phylloceratida.

Согласно Шиндевольфу, от Psilocerataseae возникло надсемейство Hammatocerataseae<sup>1</sup> — один из наиболее перспективных стволов в развитии юрских ammonitид, давший начало Stephanocerataseae, Perisphinctaseae и Naplocerataseae. В отдельных группах юрских Psilocerataseae, Stephanocerataseae и Perisphinctaseae деление внутренней лопасти исчезает. У надсемейства Naplocerataseae и слепой ветви юрских ammonitид — Hildocerataseae деление внутренней лопасти может отсутствовать. Оба названные надсемейства прямо или косвенно легко увязываются с раннеюрскими ammonitидами надсемейства Psilocerataseae, и утрата деления внутренней лопасти происходила у них параллельно и независимо друг от друга. Из них Perisphinctaseae и Naplocerataseae явились той базой, на которой развились все основные группы меловых ammonitид. Изучение некоторых меловых представителей этих надсемейств подтверждает два главных направления, по которым шла эволюция исходных юрских Ammonitida.

У готеривских Perisphinctaseae (Olcostephanidae) наблюдается деление внутренней лопасти, однако без появления дополнительного зубца

<sup>1</sup> Шиндевольф, исходя из особенностей онтогенетического развития, провел ревизию надсемейства Hildocerataseae, значительно сузив его объем и выделив самостоятельное надсемейство Hammatocerataseae. При этом возрастной диапазон Hammatocerataseae резко превзошел таковой у Hildocerataseae, ибо в его состав вошли позднеюрские и раннемеловые формы.

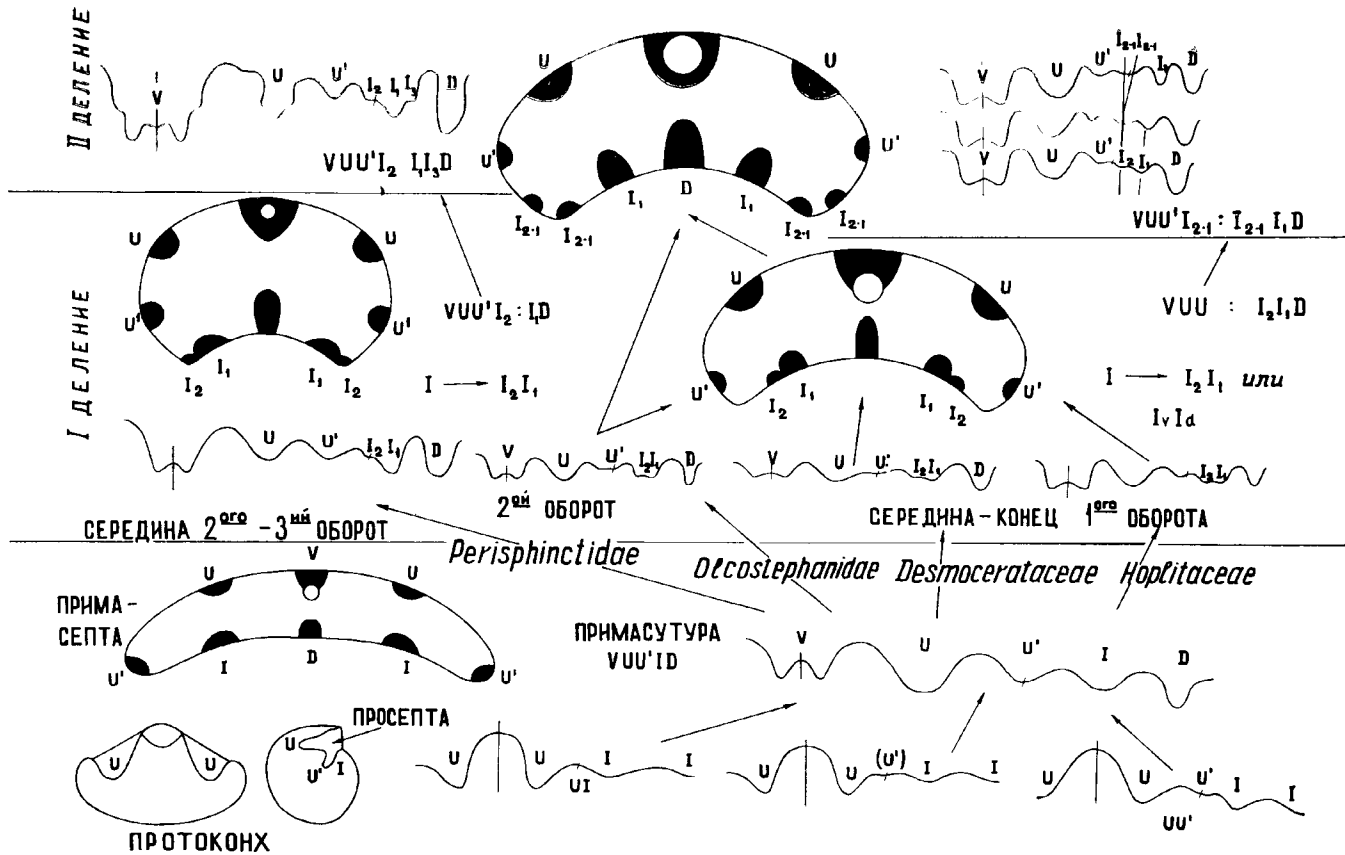


Рис. 5. Ранний морфогенез *Perisphinctaceae*, *Desmospheridae* и *Hoplitaceae*

на ее внутренней стороне. В результате последующего деления наружной ветви ( $I_1$ ) и нескольких повторных делений появляется тенденция к формированию сутуральной лопасти (рис. 5).

Принципиально иначе происходит заложение новых элементов у *Naplocerataceae* (рис. 6). У раннемеловых *Aconoceras* и *Sanmartinoseras* [30] шестая лопасть возникает в конце второго оборота в результате деления расположенного на шве седла  $U^1/I$ . Развитие идет по пути  $VUU^1ID \rightarrow VUU^1U^2ID \rightarrow VUU^1U^2U^3ID \rightarrow VUU^1U^2U^4U^5 : U^3ID$ .

Для понимания эволюции меловых аммоноидей крайне важным является вопрос о происхождении *Desmocerataceae*. Это надсемейство охватывает мноморфных аммонитов, обычно имеющих слабую скульптуру и периодические пережимы. Детальное изучение лопастной линии *Desmocerataceae* как в онто-, так и в филогенезе показало, что у всех изученных форм имеется пятилопастная примасура, к концу первого оборота намечается деление внутренней лопасти и уже в начале второго оборота

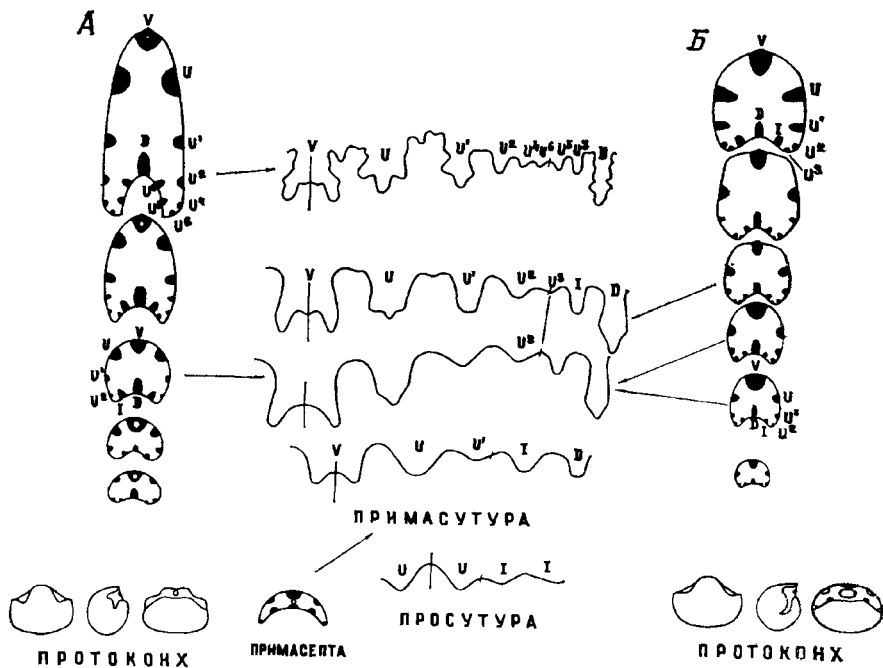


Рис. 6. Особенности морфогенеза: А — *Naplocerataceae* (Oppeliidae). Б — *Acanthocerataceae* (Brancoceratidae)

происходит полное обособление возникших в ней зубцов [15, 19]. *Desmocerataceae*, в отличие от *Naplocerataceae*, не присуще появление шестой лопасти в результате деления расположенного на шве седла.

Раннее разделение внутренней лопасти в сочетании с другими признаками указывает на связь с юрскими аммонитидами, обладавшими перечисленными признаками. К таковым относятся *Perisphinctaceae*, которые скорее всего и являются предками *Desmocerataceae*, хотя не исключена возможность возникновения их от *Hammatocerataceae*.

Надсемейство *Desmocerataceae* в отличие от своих юрских предшественников и особенно в сравнении с гоплитидными потомками просуществовало длительный период с весьма незначительными отклонениями от основного морфотипа (60–65 млн. лет). Непосредственная взаимосвязь между изменением формы поперечного сечения и конфигурацией лопастной линии отсутствует: и узкие плоские, и достаточно широкие вздутые *Desmocerataceae* обладают однотипным изменением лопастной линии в онто- и филогенезе, и, кроме того, в онтогенезе форма поперечного сечения изменяется наиболее резко после возникновения основных элементов лопастной линии.

Одно из основных надсемейств мелового периода и, пожалуй, наиболее крупное по таксономическому разнообразию — надсемейство *Hoplitaceae* — в самых низах альба отделилось от *Desmoscerataceae*, унаследовав от них разделение внутренней лопасти и способ образования сугуральной лопасти (рис. 5, 7). У всех таксонов *Hoplitaceae* установлено раннее разделение внутренней лопасти, последующее неоднократное деление наружной ветви с обособлением и попеременным смещением в стороны то брюшного ( $I_v$ ), то спинного элемента ( $I_a$ ) [16—18, 21—25, 31, 36, 43].

Единый тип морфогенеза *Hoplitaceae* не препятствует некоторому упрощению лопастной линии на последних стадиях онтогенеза в связи с уменьшением инволютности раковины, как это наблюдается у семейства *Leumeriellidae*. Эта тенденция, затрагивающая лишь конечные стадии, представляет собой замедление развития.

Разнообразие родов собственно семейства *Hoplitidae* определяется вариациями скульптуры и формы раковины. Сравнительное рассмотрение онтогенеза лопастной линии показало некоторые колебания во времени появления новых элементов у разных родов и в пределах рода, но во всех случаях наблюдается единый тип развития.

При переходе от *Hoplitidae* к *Placenticeratidae* очень рано проявляется асимметрия в строении пупковой лопасти — рекапитуляция признака, свойственного более поздним стадиям развития последних *Anahoplites* [31, 36]. У *Placenticeratidae* наблюдается разделение наружного седла и появление боковой лопасти, присущее палеозойскому отряду *Goniatitida*. У меловых аммоноидей боковая лопасть наблюдается чрезвычайно редко, у юрских не отмечалась вообще. Появлению боковой лопасти у *Placenticeratidae* предшествовало своеобразное строение наружного седла у среднеальбского *Anahoplites daviesi* Spath, у которого также образуется боковая лопасть. Однако эта первая попытка в формировании боковой лопасти не была непосредственно унаследована более молодыми анагоплитами, и в дальнейшем становление боковой лопасти происходит очень медленно и постепенно, как это видно на примере позднеальбских *Anahoplites* (*A. michalskii* Semenov) и *Karamaiceras* [23, 36].

Ослабление скульптуры и стабилизация формы раковины *Placenticeratidae* не сопровождается консервативностью лопастной линии у этого семейства. Напротив, собственно у рода *Placenticeras*, помимо появления боковой лопасти, возникает единственная в своем роде лопасть  $U^n$ , ранее неизвестная у аммоноидей и представляющая собой результат деления седла  $U/U^1$ .

Обособление семейства *Schloenbachiiidae* от семейства *Hoplitidae* (*Calihoplites* → *Saltericeras* → *Schloenbachia*) шло по пути скульптурных преобразований при сохранении единого с голплитами способа заложения новых элементов и взаимоотношения этих элементов между собой [23].

В полном согласии с мнением Шиндевельфа трактуется нами положение надсемейства *Acanthoscerataceae*. В отличие от *Hoplitaceae* и *Desmoscerataceae* для него не характерно деление внутренней лопасти (рис. 6). Поэтому нет оснований считать *Acanthoscerataceae* потомками *Desmoscerataceae*, и они, хотя и под вопросом, показаны как производные *Haplocerataceae*. Перестройка скульптуры раковины при переходе от *Haplocerataceae* к *Acanthoscerataceae* представляется более реальной, нежели резкое изменение способа появления новых элементов.

Одним из не до конца ясных моментов в эволюции меловых аммоноидей является возникновение гетероморфного надсемейства *Ancylocerataceae*. Неприемлемость объединения всех гетероморф в составе одного подотряда *Ancyloceratina* неоднократно рассматривалась ранее [9, 20, 30], и поэтому ниже разбираются только два положения этой проблемы.

1. Гетероморфность как отклонение от «стандартной» формы раковины аммонитов не является привилегией только меловых аммоноидей. Гетероморфные аммониты возникали в мезозое неоднократно. Для триасовых *Choristoceratidae* характерна четырехлопастная линия [55]. Юрские



гетероморфы обладают пятилопастной примасатурой с существенной перестройкой линии в ходе онтогенеза. Присущая меловым *Ancylocerataceae* пятилопастная примасатура с последующей редукцией первой пупковой лопасти подтверждает наличие пятилопастной примасатуры у их мноморфных предков [5, 12].

Если литоцератидная природа *Turrilitaceae* ясна, то с *Ancylocerataceae* дело обстоит несколько сложнее. Имеется существенный момент, препятствующий происхождению *Ancylocerataceae* от *Lytocerataceae*. Как уже говорилось, при переходе от мноморфных аммонитов к гетероморфным полная перестройка затрагивает внутреннюю сторону оборота, а наружная сторона в целом сохраняет свою форму, и поэтому строение лопастной линии на «наружном» участке раковины приобретает первостепенное значение (рис. 8). Поэтому трехраздельность пупковой лопасти, отсутствие разрыва брюшной лопасти, простота лопастной линии у ранних форм создают объективные препятствия к трактовке *Ancylocerataceae* как прямых производных *Lytocerataceae* и являются несомненным свидетельством их аммонитидного происхождения.

Наличие среди юрских *Perisphinctaceae* гетероморфных *Spiroceratidae*, включая *Acauigeratidae*, позволяет предполагать повторное независимое возникновение от *Perisphinctaceae* в конце юры семейства *Bochianitidae*, представляющего наиболее ранний член *Ancylocerataceae* (рис. 1). Поэтому мы склонны трактовать *Ancylocerataceae* как потомков *Perisphinctaceae*.

2. Гетероморфные меловые *Ancylocerataceae* не представляют слепую ветвь эволюции, а дают начало мноморфным *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*. Все эти надсемейства обладают одним и тем же типом неустойчивой пятилопастной примасатуры с последующей редукцией первой пупковой лопасти. Переход от гетероморфных аммоноидей к мноморфным наиболее убедительно прослежен в филогенетическом ряду, связывающем барремских *Heteroceratidae* с аптскими *Deshayesitidae*. Сходство скульптуры, поперечного сечения оборотов, а главное единый тип изменения лопастной линии в онтогенезе раковины последних колхидитов и первых *Deshayesitidae* не оставляет сомнений в их родстве [4, 14, 32, 39, 41, 43, 54]. Таким образом, *Ancylocerataceae* представляли собой прогрессивную ветвь аммоноидей, давшую начало небольшим по объему, но весьма разнообразным мноморфным аммоноидеям.

При рассмотрении морфогенеза представителей трех надсемейств — *Deshayesitaceae*, *Parahoplitaceae* и *Douvilleicerataceae*, обладавших спирально-плоскостной раковинной с соприкасающимися оборотами и отнесенных И. Видманном совместно с *Ancylocerataceae* (включая *Turrilitaceae*) к подотряду *Ancyloceratina*, было установлено, что морфогенез у них протекал по-разному и их нельзя объединить вместе в один таксон. Именно гетероморфное происхождение названных надсемейств объясняет резкие отличия в способе морфогенеза их лопастной линии. Действительно, возврат к мноморфности привел к перестройке в первую очередь внутренней части лопастной линии, что обусловило появление различных способов заложения новых элементов в пришовной части оборота. У *Parahoplitaceae* новые элементы представляют результат деления седла U/I, при котором происходит образование лопастей U<sup>1</sup>, U<sup>2</sup> [26, 32], у *Deshayesitaceae* деление седла I/D с образованием лопастей I<sup>1</sup>, I<sup>2</sup> [27], а у *Douvilleicerataceae* новые лопасти возникают за счет деления лопастей, что у мезозойских аммоноидей наблюдается достаточно редко [28].

Рассмотренная система меловых аммоноидей в противоположность приведенной в «*Treatise on invertebrate paleontology*» является монофилиетической, а в отличие от системы Шиндевольфа включает три, а не два отряда. Одним из принципиальных положений новой схемы являются трактовка гетероморфных аммонитов как трех параллельно развивавшихся независимых стволов. Среди меловых *Ammonitida* отчетливо обособляются три ветви: 1) *Perisphinctaceae* → *Desmocerataceae* → *Hoplitaceae*; 2) *Ancylocerataceae* с их мноморфными потомками; 3) *Acanthocerataceae*,

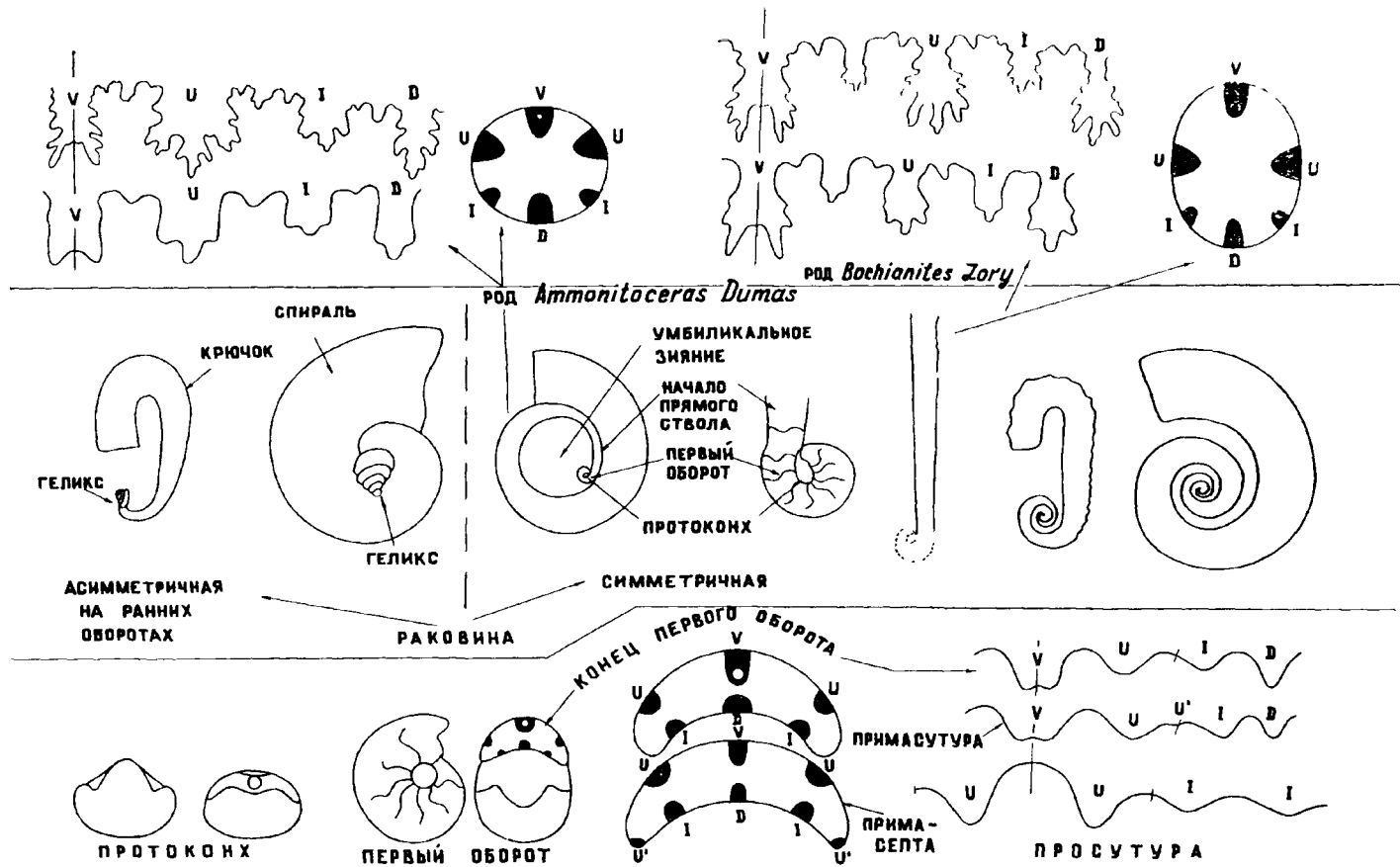


Рис. 8. Ранний онтогенез Ancyloceratidae

имеющие недостаточно ясное происхождение. Эти три ветви могут иметь более высокий ранг, и, возможно, их следует выделять в качестве подотрядов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Атабекян А. А., Михайлова И. А. Особенности развития турриллитид (на примере *Hypoturrillites gravesianus* Orb.).— Докл. АН СССР, 1976, т. 231, № 5, с. 206—209.
2. Безносков Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Л., Гостоптехиздат, 1958, 118 с.
3. Безносков Н. В. Материалы по систематике семейств *Lytocera*tidae Neumaug и *Nannolytocera*tidae Spath.— Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., 1958, № 1, с. 109—117.
4. Богданова Т. Н. Новые барремские аммониты Западной Туркмении.— Палеонтол. ж., 1971, № 3, с. 60—74.
5. Богданова Т. Н., Михайлова И. А. Об онтогенезе *Ammonitoceras wassiliewskyi* Reppg.— Докл. АН СССР, 1975, т. 205, № 1, с. 197—200.
6. Друщиц В. В. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Изд-во Моск. ун-та, 1956, 147 с.
7. Друщиц В. В., Догужаева Л. А. Внутреннее строение раковины рода *Ptychoceras* d'Orbigny.— Докл. АН СССР, 1976, т. 230, № 5, с. 1210—1213.
8. Друщиц В. В., Михайлова И. А. О систематическом положении тетрагонитид (*Lytocera*tidae, *Ammonoidea*).— Докл. АН СССР, 1973, т. 209, № 4, с. 953—955.
9. Друщиц В. В., Михайлова И. А. О систематике раннемеловых аммонитов.— Палеонтол. ж., 1974, № 4, с. 32—44.
10. Друщиц В. В., Михайлова И. А. Онтогенетическое развитие некоторых раннемеловых тетрагонитид (*Ammonoidea*).— Палеонтол. ж., 1976, № 2, с. 51—63.
11. Журавлев Ю. Г. Об особом типе развития лопастной линии у бакулитид из Южного Сахалина.— В сб.: Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока, № 1. Владивосток, 1969, с. 37—40.
12. Какабадзе М. В., Богданова Т. Н., Михайлова И. А. К стратиграфии среднего апта юга СССР и некоторые гетероморфные аммониты.— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1978, № 6, с. 75—90.
13. Кривошапкина В. С. Онтогенез лопастной линии позднемеловых тетрагонитид Сахалина.— Палеонтол. ж., 1978, № 1, с. 69—77.
14. Михайлова И. А. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта).— Изв. АН СССР. Сер. геол., 1970, № 6, с. 107—113.
15. Михайлова И. А. О малоизвестном роде аммонитов клансейского горизонта (нижний мел).— Палеонтол. ж., 1972, № 3, с. 78—87.
16. Михайлова И. А. Об онтогенезе двух видов рода *Noplites* Neumaug (*Ammonoidea*, *Noplitaceae*).— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1973, № 3, с. 91—101.
17. Михайлова И. А. Об онтогенезе четырех видов рода *Cleoniceras* Parona et Bonarelli (*Noplitaceae*, *Ammonoidea*).— Вестн. Моск. ун-та. Геология, 1973, № 3, с. 45—57.
18. Михайлова И. А. Об онтогенезе аммонитов семейства *Leumeriellidae*.— Палеонтол. ж., 1973, № 3, с. 26—34.
19. Михайлова И. А. Особенности онтогенеза *Puzosia mayoria*na Orbigny и возможное происхождение надсемейства *Desmocera*taceae.— Докл. АН СССР, 1973, т. 212, № 1, с. 217—219.
20. Михайлова И. А. О систематическом положении рода *Ptychoceras* Orbigny.— Докл. АН СССР, 1974, т. 214, № 1, с. 193—195.
21. Михайлова И. А. Особенности рода *Sonneratia* Bayle и его систематическое положение (*Noplitaceae*, *Ammonoidea*).— Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1974, № 1, с. 106—118.
22. Михайлова И. А. Род *Sumahoplites* Spath из альбских отложений Мангышлака (*Ammonoidea*, *Noplitaceae*).— Вестн. Моск. ун-та. Геология, 1974, № 4, с. 37—43.
23. Михайлова И. А. Связь раннемеловых и позднемеловых голплитаций.— Списание на Бълг. геол. дружество, 1974, год. 2, с. 117—132.
24. Михайлова И. А. Об онтогенезе некоторых представителей семейства *Noplitaceae* (*Ammonoidea*).— Палеонтол. ж., 1975, № 2, с. 46—54.
25. Михайлова И. А. Род *Sokolovites* Casey и его стратиграфическое значение.— Вестн. Моск. ун-та. Геология, 1975, № 6, с. 38—45.
26. Михайлова И. А. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид.— Палеонтол. ж., 1976, № 1, с. 57—66.
27. Михайлова И. А. О правильном понимании онтогенеза у представителей семейства *Deshayesi*tidae Stoyanow.— Докл. АН СССР, 1976, т. 226, № 2, с. 204—207.
28. Михайлова И. А. Систематическое положение и особенности морфогенеза представителей семейства *Douvilleiceratidae* Parona et Bonarelli.— Списание на Бълг. геол. дружество, 1976, год. 28, кн. 3, с. 256—273.
29. Михайлова И. А. О шестилопастной примасутуре меловых аммонитов.— Докл. АН СССР, 1977, т. 234, № 5, с. 213—216.
30. Михайлова И. А. Типы просутур и примасутур меловых аммонитов.— Палеонтол. ж., 1978, № 1, с. 78—93.
31. Михайлова И. А. Особенности морфогенеза семейства *Placenticeratidae* Hyatt.— Докл. АН СССР, 1978, т. 242, № 1, с. 207—210.
32. Михайлова И. А. Эволюция аптских аммоноидей.— Палеонтол. ж., 1979, № 3, с. 1—11.

33. Михайлова И. А. Онтогенетическое развитие некоторых поздне меловых тетрагонитид.— Вестн. Моск. ун-та. Геология, 1979, № 1, с. 23—34.
34. Михайлова И. А. Особенности морфогенеза отряда Phylloceratida.— Докл. АН СССР, 1979, т. 246, № 5, с. 1223—1226.
35. Михайлова И. А. Филогения высших таксонов меловых аммонитов.— Докл. АН СССР, 1980, т. 251, № 6, с. 1500—1503.
36. Михайлова И. А. Об онтогенезе представителей Anahoplites Hyatt.— Вестн. Моск. ун-та. Геология, 1980, № 3, с. 79—95.
37. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М.: Госгеолтехиздат, 1958. 339с.
38. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 424с.
39. Товбина С. З. Об онтогенезе аммонитов рода Colchidites.— Палеонтол. ж., 1965, № 3, с. 40—48.
40. Dimitrova N. Phylogenese des Ammonites heteromorphes du Crétacé inférieur.— Bull. Geol. Inst. Bulg. Acad. Sci., 1970, t. 19, p. 71—110.
41. Kemper E. Die älteste Ammoniten-Fauna in Aptium Nordwestdeutschlands.— Paläontol. Z., 1967, B. 41, № 3—4, S. 119—131.
42. Schindewolf O. H. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphologie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie.— Abhandl. Preuss. Geol. Landesanst., 1929, NF, H. 115, S. 1—102.
43. Schindewolf O. H. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten.— Abhandl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz. 1961—1968. 1961, Lief. 1, S. 1—109. 1966, Lief. 6, S. 673—730. 1968, Lief. 7, S. 731—901.
44. Schindewolf O. H. Acuariceras und andere heteromorphe Ammoniten aus dem Oberen Dogger.— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1963, B. 116, H. 2, S. 119—148.
45. Smith J. P. The larval coil of Baculites.— Amer. Naturalist, 1901, v. 35, № 409, p. 39—49.
46. Spath L. F. A monograph of the Ammonoidea of the Gault. Pt 12.— London, Paleontol. Soc., 1937, p. 497—540.
47. Traité de paléontologie. T. II. Masson et Cie, Éditeurs 120, Boulevard Saint-Germain, 1952. 790 p.
48. Treatise on invertebrate paleontology. Ph. L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea. Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.
49. Wiedmann J. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). 1. Phylloceratina, Lytoceratina.— Palaeontographica, 1962, B. 118, S. 119—237.
50. Wiedmann J. Origin, limits and systematic position of Scaphites.— Paleontology, 1965, № 8, p. 397—453.
51. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick (1. Teil).— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1966, B. 127, H. 1, S. 49—79.
52. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Ein Überblick (2. Teil).— Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., 1966, B. 127, H. 1, S. 13—81.
53. Wiedmann J. Evolucion y clasificacion de los Ammonites del cretácico.— Bol. Geol., Bucaramanga, 1968, № 24, p. 23—49.
54. Wiedmann J. The heteromorphs and ammonoid extinction.— Biol. Rev., 1969, v. 44, № 4, p. 563—602.
55. Wiedmann J. Upper triassic Heteromorph Ammonites. In: Atlas of Palaeobiogeography. Amsterdam — London — New York: Elsevier Sci. Publ. Comp., 1973, p. 235—249.

Московский государственный  
университет

Поступила в редакцию  
14.XII.1979