

Н.В. БЕСНОСОВ, И.А. МИХАЙЛОВА

ЭВОЛЮЦИЯ ЮРСКО-МЕЛОВЫХ АММОНОИДЕЙ

(Представлено академиком В.В. Меннером 17 VIII 1982)

Филогения и система таксонов отрядного и подотрядного ранга юрско-меловых аммоноидей разработаны значительно слабее, чем палеозойских. В "Основах палеонтологии" [1, 2] около 600 родов палеозойских и триасовых аммоноидей сгруппированы в 4 отряда и 11 подотрядов, а все юрско-меловые аммоноидеи (включаящие в 2–3 раза большее число родов) рассматриваются как один отряд *Ammonitida*, разделенный на 3 подотряда: *Phylloceratina* Arkell, 1950; *Lytoceratina* Hyatt, 1889, и *Ammonitina* Hyatt, 1889. К первому из них относится и несколько триасовых родов. Классификация, принятая в [3], содержит сознательный отказ от построения филогенетической системы юрско-меловых аммоноидей. Много критических замечаний, в основном связанных с несоразмерностью выделяемых высших таксонов и нарушением приоритета, можно высказать относительно филогенетической схемы, предложенной О. Шиндевольфом [4]. При этом несомненно, что именно О. Шиндевольф и его ученик и продолжатель И. Видманн внесли крупнейший вклад в понимание истории развития юрско-меловых аммоноидей.

Многолетние онтофилогенетические исследования, проведенные на весьма представительном материале из юрских и меловых отложений юга СССР и некоторых других регионов, позволили нам существенно иначе трактовать появление и взаимоотношение высших таксонов этих аммоноидей (рис. 1). Предлагается следующая система юрско-меловых аммоноидей отрядного и подотрядного ранга.

О Т Р Я Д PHYLLOCERATIDA ARKELL, 1950

О Т Р Я Д LYTOCERATIDA HYATT, 1889

ПОДОТРЯД LYTOCERATINA HYATT, 1889

ПОДОТРЯД TURRILITINA SUBORD. NOV.

О Т Р Я Д AMMONITIDA HYATT, 1889

ПОДОТРЯД AMMONITINA HYATT, 1889 (emend. Besnosov and Michailova)

ПОДОТРЯД NAPLOCERATINA SUBORD. NOV.

ПОДОТРЯД PERISPINCTINA SUBORD. NOV.

ПОДОТРЯД ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966 (emend. Besnosov and Michailova)

Первые достоверные филлоцератиды — ранне-среднетриасовый род *Leiorhynchites* Diener семейства *Ussuritidae* — обладали эволютной раковинной с немногими (1–2) новообразованными умбиликальными лопастями или без них, слабо рассеченными окончаниями лопастей  $V_1$ ,  $V_1$ ,  $U$  и  $U^1$ , цельными лопастями  $U^2$  и  $I$  и двузубчатой лопастью  $D$  с прямыми боковыми стенками. У средне-позднеюрских *Ussuritidae* параллельно с увеличением инволютности раковины возрастает число новообразованных умбиликальных лопастей и увеличивается глубина их рассечения.

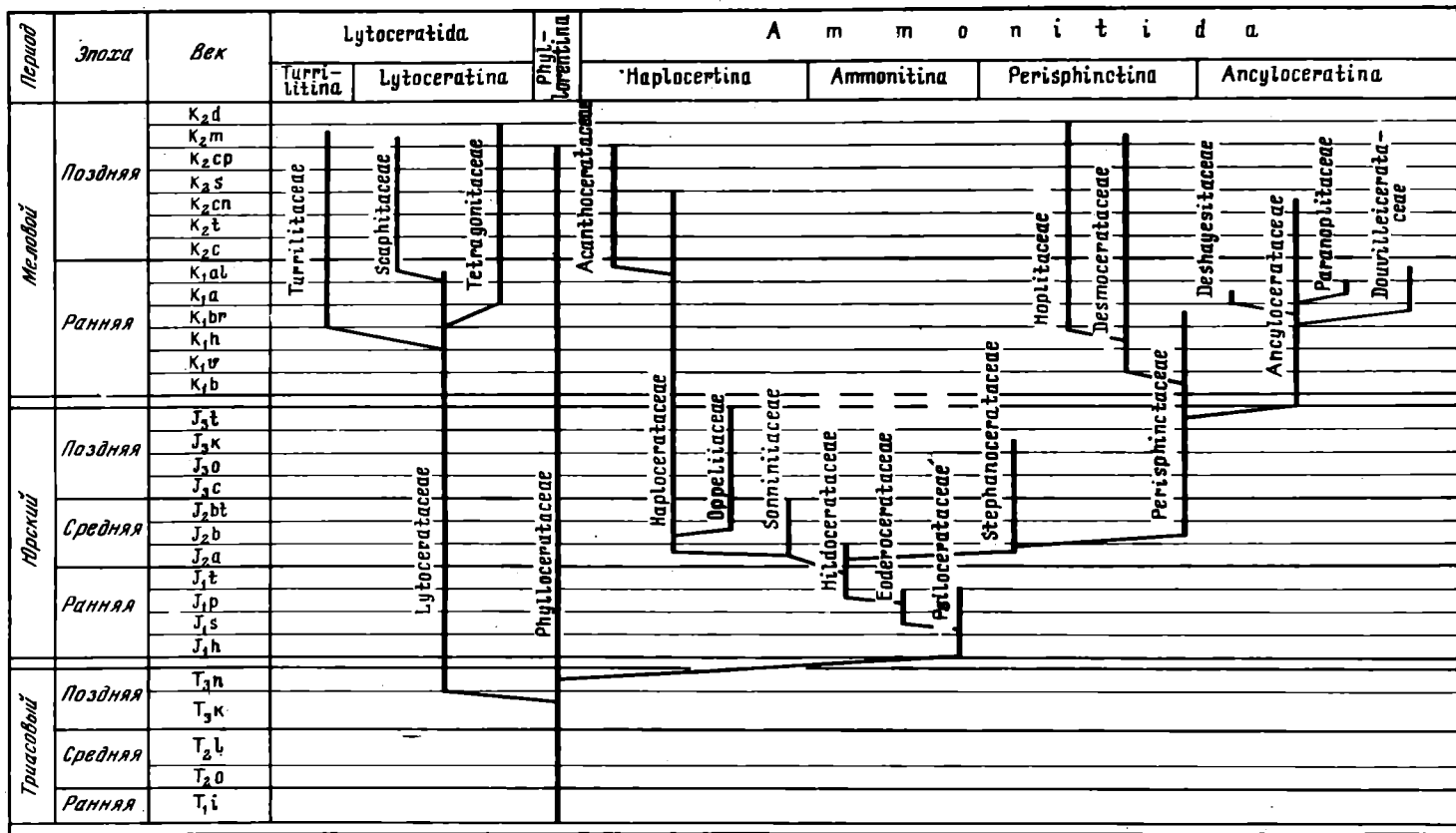


Рис. 1. Филогенетическая схема юрско-меловых аммоноидей

У поздне триасовых *Discophyllitidae* на наружной стороне раковины происходит смещение боковых зубцов лопастей в вершины седел и в целом вырабатывается тип лопастной линии, характерный для юрских и меловых филлоцератид. Отряд *Phylloceratida* включает одно надсемейство *Phyllocerataceae* мономорфных, преимущественно инволютных аммоноидей, имеющих пятилопастную примасутуру, филлоидные седла на всех стадиях онтогенеза, дорсальную лопасть с параллельными боковыми сторонами и трехраздельную умбиликальную лопасть.

Наиболее ранние представители литоцератид — поздне триасовые *Trachyphylitidae* Wiedmann, обладавшие воротниками, — соединяют в себе признаки филлоцератид и литоцератид и ранее ([3] и др.) включались в состав *Discophyllitidae*. Однако, как показал О. Шиндевольф [5], по характеру расщепления лопастной линии (тенденция к двураздельному расчленению лопастей  $U$ ,  $U^1$  и  $I$ , образованию боковых зубцов на дорсальной лопасти и отсутствию новообразованных умбиликальных лопастей) это — типичные литоцератиды. *Trachyphylitidae* и очень сходные с ними геттангские *Pleuroacanthitidae* еще сохраняют в строении своих раковин многие филлоцератидные черты (отсутствие скульптуры, асимметрия лопастей с тенденцией к трехраздельности, филлоидные лепестки седел).

Отряд *Lytoceratida* разделен на 2 подотряда: *Lytoceratina* (надсемейства *Lytocerataceae*, *Tetragonitaceae* и *Scaphitaceae*) и *Turrilitina* (надсемейство *Turrilitaceae*). Первый объединяет преимущественно эволютных, реже полуинволютных мономорфных аммоноидей и гетероморфных, завершающихся крючком, имеющих пятилопастную и шестилопастную примасутуру (поздне меловые *Tetragonitaceae*), неустойчивую пятилопастную примасутуру (*Scaphitaceae*), начиная с синемюра, симметричную двураздельную умбиликальную лопасть, обычно двураздельные седла, большинство — двураздельную дорсальную лопасть с септальными крыльями. Характерно присутствие воротников. Филогенез мономорфных представителей подотряда *Lytoceratina* характеризуется сохранением эволютной тонкостенной раковины, механическое укрепление которой достигалось крайне глубоким и многоступенчатым расщеплением лопастей и седел, образованием периодических воротников и ребер. Неоднократное возникновение раковин с несколькими объемлющими оборотами приводило к полному расчленению внутренней лопасти и дальнейшему симметричному появлению лопастей в области шва. В результате преобразования эволютных *Lytocerataceae* появились в конце альба гетероморфные *Scaphitaceae*. Свидетельством в пользу литоцератидной природы скафитов является морфогенез лопастной линии и положение сифона в начале спирали [6, 7].

Подотряд *Turrilitina* включает меловых гетероморфных аммоноидей, имеющих четырехлопастную примасутуру и двураздельную умбиликальную лопасть. Этот подотряд отделился от надсемейства *Lytocerataceae* в раннем мелу, а расцвета достиг в позднем, когда наблюдается максимальное разнообразие форм. Строение лопастной линии даже у весьма различных по внешнему облику форм характеризуется удивительным постоянством, что является лучшим свидетельством стабильности данного признака и отражает генетическую преемственность лопастной линии. При всем разнообразии взрослых раковин можно считать доказанным единый тип эмбриогенеза, так как установлено наличие первого планоспирального оборота, окружающего начальную камеру, и у мономорфных и у гетероморфных мезозойских аммоноидей.

Общность с мономорфными *Lytocerataceae* проявляется также в наличии незначительного числа элементов и иногда наблюдающемся разрыве вторичного седла вентральной лопасти. Наиболее существенное отличие этих надсемейств, заставляющее относить их к различным подотрядам, проявляется не только в форме раковины, но и в ином строении бывшей "внутренней" стороны лопастной линии у гетероморфных аммоноидей. Это отражается в разнообразии строения дорсальной лопасти

Turritina. Контур наружной стороны гетероморф легко сопоставляется с контуром этой стороны у мономорфных литоцератидных предков. При перестройке перегородки наружная сторона не претерпевает существенных изменений и признаки сходства, в первую очередь двураздельность в строении пупковой лопасти, несомненно являются решающими при определении отрядной принадлежности турритин.

Наиболее ранние аммонитиды – геттанг-синемюрские *Psiloceratidae* в строении раковины и развитии лопастной линии имеют много общего с филлоцератидами и литоцератидами. От первых их отличает полное разделение внутренней боковой лопасти  $I$ , от вторых – возникновение в онтогенезе лопасти  $U^2$  и не всегда  $U^3$  и последующих. Поскольку литоцератиды отделились от филлоцератид к началу норийского века, факт сохранения аммонитинами новообразования умбиликальных лопастей однозначно указывает на их происхождение от *Ussuritidae*, как это и показано на рис. 1. Сходство между ранними аммонитидами и литоцератидами – сходство потомков одного и того же предка.

Отряд *Ammonitida* включает мономорфных и гетероморфных аммоноидей, характеризующихся максимальным разнообразием формы и скульптуры, имеющих пятилопастную (подотряды *Ammonitina*, *Harloceratina* и *Perisphinctina*) и неустойчивую пятилопастную примасутуру (подотряд *Ancyloceratina*) и преимущественно трехраздельную умбиликальную лопасть. Подотряд *Ammonitina* (надсемейство *Psilocerataceae*, *Eoderocerataceae*, *Hildocerataceae*) охватывает мономорфных аммоноидей, у которых обычно наблюдается полное разделение внутренней боковой лопасти, появление второй умбиликальной лопасти  $U^2$  и двураздельная дорсальная лопасть. Подотряд *Harloceratina* (надсемейства *Sonniniaceae*, *Harlocerataceae*, *Oppeliaceae*, *Acanthocerataceae*) включает мономорфных аммоноидей, у которых обычно появляется серия новых умбиликальных лопастей и (не всегда) внутренняя боковая лопасть разделяется на две ветви. Дорсальная лопасть двузубчатая только у древних форм, у большинства – трехзубчатая. Подотряд *Perisphinctina* (надсемейства *Stephanocerataceae*, *Perisphinctaceae*, *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae*) охватывает наряду с мономорфными небольшое число гетероморфных аммоноидей, у которых не наблюдаются новые умбиликальные лопасти, новые элементы появляются в результате деления внутренней боковой лопасти и иногда возникают лопасти  $I^1$  (деление седла  $I/D$ ) и  $L$  (деление седла  $V/U$ ). У юрских форм широко развит диморфизм.

Подотряд *Ancyloceratina* охватывает гетероморфных (надсемейство *Ancylocerataceae*) аммоноидей, у которых новые элементы обычно не возникали, и мономорфных аммоноидей, у которых новые элементы возникают тремя различными способами: за счет деления седла  $I/D$  у надсемейства *Deshayesitaceae*, седла  $U/I$  у надсемейства *Parahoplitaceae* и лопастей  $U$  и  $I$  у надсемейства *Douvilleicerataceae*. Происхождение аптских мономорфных аммоноидей от гетероморф подтверждается единым типом примасутуры, унаследованной от гетероморфных *Ancylocerataceae*, прослеживанием конкретных филогенетических рядов, отражающих процесс сворачивания раковины, и общностью признаков внутреннего строения раковины [7].

Большинство хорошо известных родов филлоцератид является космополитами. Выявлена четкая приуроченность их захоронений к глубоководным отложениям геосинклинальных и перикратонных бассейнов; в шельфовых мелководных морях филлоцератиды представлены в эпохи максимальных трансгрессий и, как правило, видами и родами специализированных инадаптивных ветвей либо крупнорослыми единичными экземплярами. К таким обстановкам тяготели и мономорфные *Lytoceratida*, имевшие в отличие от филлоцератид большее разнообразие экологических типов раковин. Среди них, видимо, возникали раковины, адаптированные

к планктонному образу жизни на ранних стадиях или в течение всего онтогенеза (например, раковины с высокими тонкими воротниками). Аммонитиды в отличие от филлоцератид и литоцератид характеризуются разнообразной адаптацией, уже в юре они широко освоили шельфы, предвосхитив большинство экологических типов раковин более поздних аммоноидей.

Всесоюзный научно-исследовательский  
геологоразведочный нефтяной институт,  
Москва

Поступило  
24 VIII 1982

Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Основы палеонтологии. Моллюски—головноногие. I. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 424 с.
2. Основы палеонтологии. Моллюски—головноногие. II. М.: Госгеолтехиздат, 1958. 339 с.
3. Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L., 1957. 490 p.
4. *Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandl. Akad. Wiss. Liter. Mainz. Lief. 1., 1961. 109 S.
5. Ibid., Lief. VII, 1968, S. 731–901.
6. *Михайлова И.А.* — Палентол. журн., 1982, № 2, с. 15–32.
7. *Догужаева Л.А., Михайлова И.А.* — ДАН, 1982, т. 263, с. 1233–1237.