

УДК 564.53:551.763

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕТЕРОМОРФНЫХ И МОНОМОРФНЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТОВ ПОДОТРЯДА ANCYLOCERATINA WIEDMANN

© 2009 г. И. А. Михайлова, Е. Ю. Барабошкин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

e-mail: Barabosh@geol.msu.ru

Поступила в редакцию 10.05.2008 г.

Принята к печати 14.07.2008 г.

Исследуется связь между появлением гетероморфных и мономорфных аммоноидей и изменением абиотической среды. Прослежена корреляция этих процессов для разных интервалов раннего мела. Рассмотрена филогения надсемейства Ancyloceratoidea Gill от момента появления ранних гетероморф в связи с изменением экологической специализации и обратный процесс возврата к мономорфным раковинам, прослеженный у четырех надсемейств. Высказано предположение о происхождении мономорфных аммонитов надсемейств Theodoritoidea Baraboshkin et I. Michailova, superfam. nov., Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, Parahoplitoidea Spath и Deshayesitoidea Stoyanow от гетероморфных предковых семейств Crioceratitidae Gill, Ancyloceratidae Gill, Hemihoplitidae Spath и Heteroceratidae Spath надсемейства Ancyloceratoidea Gill.

Филогения и состав надсемейства Ancyloceratoidea Gill

В соответствии с системой высших таксонов юрско-меловых аммоноидей (Безносков, Михайлова, 1983, 1985, 1991; Богословская и др., 1990) подотряд Ancyloceratina Wiedmann включает гетероморфных предков и мономорфных потомков (рис. 1).

В недавнем переиздании американских основ палеонтологии (Wright et al., 1996), посвященном ревизии меловых аммоноидей, в составе подотряда Ancyloceratina Wiedmann по-прежнему приведены (Arkel et al., 1957) три надсемейства: Turrilitoidea Gill, Scaphitoidea Gill и Ancyloceratoidea Gill. О принципиальных отличиях этих надсемейств неоднократно говорилось во многих публикациях. Помимо собственно надсемейства Ancyloceratoidea к подотряду Ancyloceratina отнесены два надсемейства мономорфных аммоноидей: Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, возможно, на завершающем этапе развития вновь приобретающие черты гетероморфности (семейство Astiericeratidae Breistroffer) и надсемейство Deshayesitoidea Stoyanow в объеме двух семейств: Deshayesitidae Stoyanow и под вопросом Parahoplitidae Spath.

Родовое разнообразие надсемейств меловых аммонитов отражено на гистограмме (рис. 2). Минимальное число родов в надсемействе Phylloceratoidea Zittel (отряд Phylloceratida Zittel). Достаточно представителен отряд Lytoceratina Hyatt за счет гетероморфных Turrilitoidea Gill (подотряд Turrilitina Gill) и резко уступающих им надсемейств Scaphitoidea Gill и Lytoceratoidea Neumayr (подот-

ряд Lytoceratina Hyatt). Среди отряда Ammonitida Zittel лидируют позднемеловые Acanthoceratoidea Grossouvre (150 родов) – потомки юрско-меловых Naploceratoidea Zittel (подотряд Naploceratina Zittel). В первой половине раннего мела достаточно представительны доживающие Perisphinctoidea Steinmann (85 родов), которые вместе с их потомками Desmoceratoidea Zittel и Hoplitoidea H. Douville составляют подотряд Perisphinctina Steinmann. Последний подотряд Ancyloceratina Wiedmann по разнообразию гетероморф (надсемейство Ancyloceratoidea Gill) незначительно уступает Turrilitoidea Gill, а их мономорфные потомки Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, Deshayesitoidea Stoyanow и Parahoplitoidea Spath немногочисленны.

Гетероморфные аммониты надсемейства Ancyloceratoidea в упомянутой сводке подразделены на восемь семейств: Vochianitidae Spath, Ancyloceratidae Gill, Heteroceratidae Spath, Hemihoplitidae Spath, Hamulinidae Gill, Labeceratidae Spath, Ptychoceratidae Gill и под вопросом Macroscaphitidae Hyatt. Два последних семейства по строению лопастной линии следует рассматривать в составе Turrilitoidea Gill.

Наши представления о взаимоотношении гетероморфных и мономорфных Ancyloceratina отражены на рис. 3. Данные последних лет, в частности установление нового рода Theodorites Baraboshkin et I. Michailova, 2006, позволили дополнить и уточнить филогенетические взаимоотношения таксонов семейственного и надсемейственного ранга.

Происхождение надсемейства Ancyloceratoidea от Perisphinctoidea не оспаривается. Исходное се-

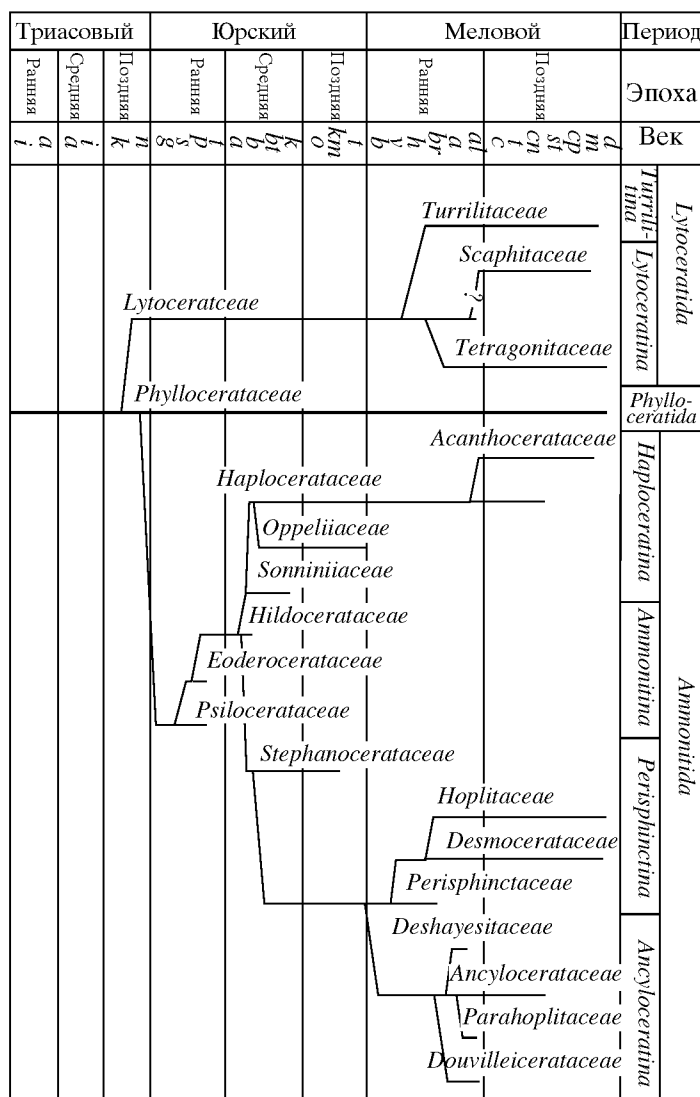


Рис. 1. Филогения юрско-меловых аммонойд (Безнос, Михайлова, 1983).

мейство *Boschianitidae*, видимо, явилось родоначальником для нескольких семейств. На рис. 3 приведены четыре семейства, которые несомненно или предположительно были предками мноморфных *Douvilleiceratoidea*, *Parahoplitoidea*, *Deshayesitoidea* и *Theodoritoidea* Baraboshkin et I. Michailova, superfam. nov.

Был зафиксирован факт, что эволюционные преобразования раковины у потенциальных предков мноморф приобретают умбиликальное зияние. Это зияние не затрагивает эмбриональную раковину. Первый оборот всегда соприкасается с протоконхом. Второй оборот после первичного пережима представляет собой прямой ствол, переходящий в пологую дугу, дающую окружность (рис. 3, врезка). Третий оборот начинается после соприкосновения второго зияющего оборота с первым. Когда умбиликальное зияние

постепенно редуцируется, тогда завершается переход от гетероморф к мноморфам.

Умбиликальное зияние установлено у нескольких родов подотряда *Ancyloceratina*. К таким относятся *Leptoceras* Uhlig (Thieuloy, 1966), *Paraspitoceras* Kilian (Wiedmann, 1966; Догужаева, Михайлова, 1982), *Turkmeniceras* Tovbina (Богданова, 1971), *Theodorites* Baraboshkin et I. Michailova (Барабоскин, Михайлова, 2006), *Luprovia* Bogdanova, Kakabadze et I. Michailova (Какабадзе и др., 1978), *Caspianites* Casey (Богданова, Михайлова, 1975), *Hemihoplites* Spath (Шарикадзе и др., 1989), *Audouliceras* Thomel (Mikhailova, Baraboshkin, 2007), *Leprocera* Thompson. Перечисленные роды в одних случаях отнесены к надсемейству *Ancyloceratoidea* Gill, а в других – к их возможным потомкам.

Далеко не всегда наблюдается первый оборот с протоконхом, но несомненным является присут-

ствие умбиликального зияния, например у рода *Koeneniceras* I. Michailova et Varaboshkin (Барабошкин, Михайлова, 2002). Однако сокращение зияния и смыкание оборотов может и не происходить и мономорфность раковины не достигается.

Надсемейство *Ancyloceratoidea* по сравнению с *Turrilitoidea* в целом характеризуется меньшим разнообразием форм, хотя спирально-плоскостной тип с несоприкасающимися оборотами достигает у них максимального развития (семейства *Crioceratitidae* Gill и *Ancyloceratidae* Gill). При сохранении аммонитидных особенностей – трехраздельность умбиликальной лопасти (U) – лопастная линия у взрослых аммонитов может достигать значительной сложности при наличии тех же четырех элементов: VUID.

Наиболее достоверно поэтапно прослежен переход от семейства *Heteroceratidae* Spath к надсемейству *Deshayesitoidea* Stoyanow (род *Heteroceras* → род *Colchidites* Djanelidze → род *Turkmeniceras*), последний при наличии небольшого умбиликального зияния включен в надсемейство *Deshayesitoidea*.

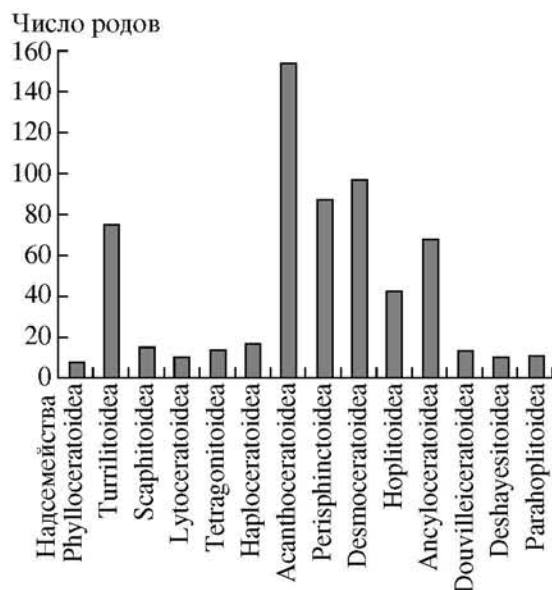


Рис. 2. Гистограмма количества родов по надсемействам меловых аммоноидей (по Wright et al., 1996 с изменениями).

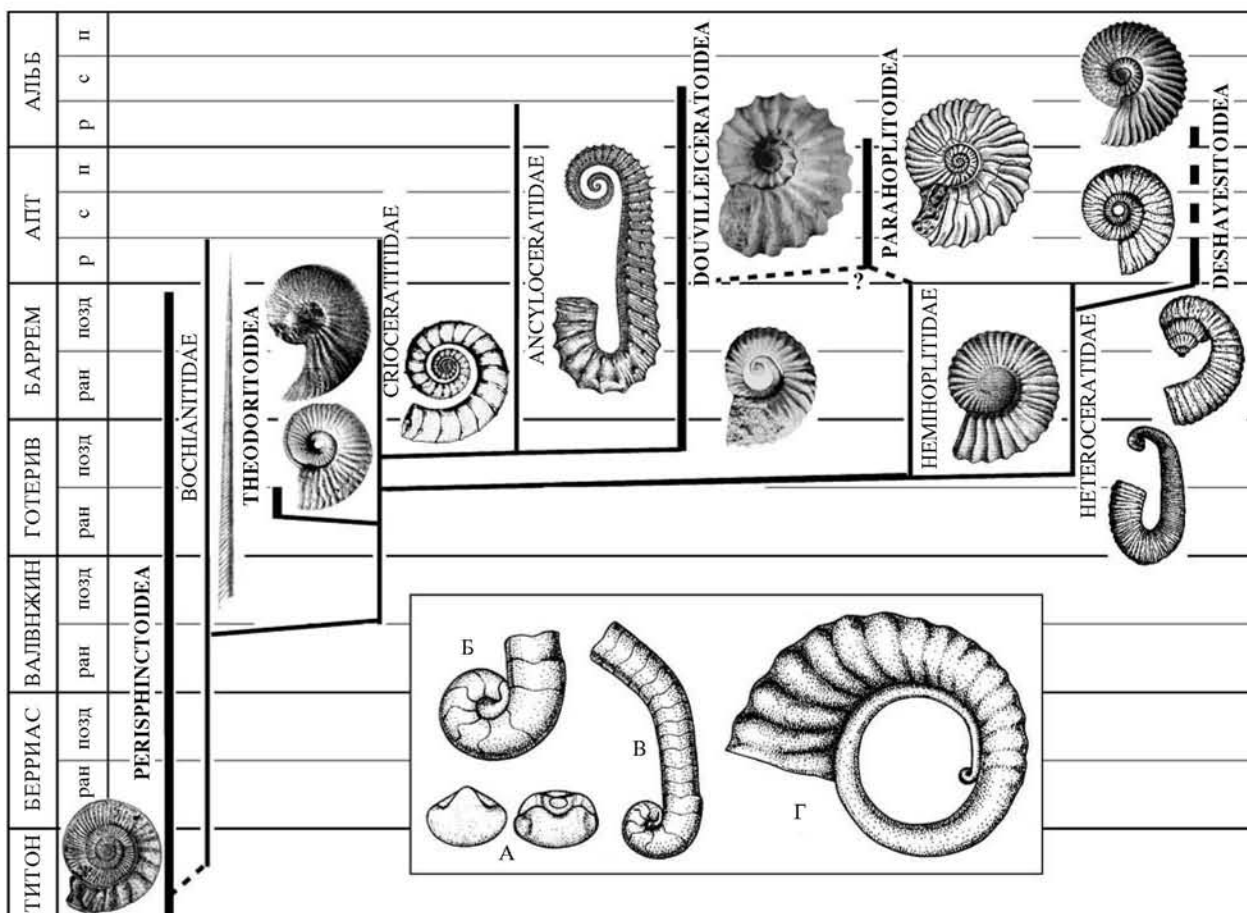


Рис. 3. Филогения надсемейства *Ancyloceratoidea* Gill (без сем. *Labeceratidae* Spath, 1925 и *Hamulinidae* Gill, 1871) и его мономорфные потомки. На врезке – А – протоконх, Б – первый оборот и начало прямого ствола, В – переход от прямого ствола к изогнутому, Г – переход к плоско-спиральной раковине и образование умбиликального зияния у рода *Caspianites* (Богданова, Михайлова, 1975).

В пользу гетероморфного происхождения мономорфных *Deshayesitoidea* свидетельствует также редукция первой умбиликальной лопасти (U^1) и возврат к четырехлопастной линии. Объяснить этот факт стало возможно после установления подобного изменения лопастной линии у *Caspiapites wassiliewskyi* Renngarten (Богданова, Михайлова, 1975).

Полулунное поперечное сечение первого оборота сменяется у *C. wassiliewskyi* и подобных ему форм на округлое. В связи с этим пятилопастная примасура, унаследованная от *Perisphinctoidea*, редуцируется и смещается на начальные стадии развития, сохраняясь только на второй или второй-третьей лопастной линии (рис. 4). Такой тип примасуры – неустойчивая пятилопастная – видимо, характерен для большинства анцилоцератин. У надсемейства *Deshayesitoidea*, в отличие от двух других надсемейств (*Douvilleiceratoidea* и *Parahoplitoidea*), новые элементы появляются в результате деления седла I/D и появления лопастей I^1 , I^2 . Лопастная линия у взрослых форм среднерассеченная. От семейства *Ancyloceratidae* возникло надсемейство *Douvilleiceratoidea*. Включенный в это надсемейство предковый род *Paraspticerias* Kilian имел более крупное умбиликальное зияние, чем *Turkmeniceras*. В качестве предка Й. Видманн (Wiedmann, 1969), вслед за В. Килианом (Kilian, 1907–1913), предложил его как имеющего хелоницератидный облик последних оборотов. Род *Paraspticerias* включается (Wright et al., 1996) в состав надсемейства *Douvilleiceratoidea* (семейство *Cheloniceratidae* Spath). Видманн (Wiedmann, 1966) изучил молодой экземпляр *Paraspticerias schindewolfi* Wiedmann из барремских отложений Испании. Большой интерес представляют два экземпляра *Paraspticerias percevali* Uhlig из нижнего баррема Юго-Западного Крыма (Догужаева, Михайлова, 1982). Умбиликальное зияние несколько больше, чем у *P. schindewolfi*. Тенденцию к повторному скручиванию обнаруживает род *Leptoceras* (Thieuloy, 1966), который Видманн считал предком *Paraspticerias*.

Морфогенез лопастной линии у надсемейства *Douvilleiceratoidea* характеризуется появлением новых элементов за счет деления умбиликальной (U) и иннерлатеральной¹ (I) лопастей с образованием лопастей U_1 и U_2 , I_1 и I_2 . У предкового рода *Paraspticerias* морфогенез лопастной линии изучил О. Шиндевольф (Schindewolf, 1966) у вида *P. schindewolfi* Wiedmann. Обособление двух умбиликальных лопастей ($U \rightarrow U_1U_2$) у этого вида не наблюдается, но имеется двураздельность этой лопасти.

¹ “Иннерлатеральная лопасть” для унификации терминологии используется вместо внутренней боковой лопасти (I).

Вместе с тем у *Douvilleiceratoidea* была выявлена неустойчивая пятилопастная примасура, подобная таковой у *Deshayesitoidea*. В этой связи интересно, что изучение морфогенеза лопастной линии у вида *Audouliceras* ex gr. *renauxianum* (d’Orbigny) – одного из типичных представителей семейства *Ancyloceratidae* – показало наличие неустойчивой пятилопастной примасуры (Mikhailova, Varaboshkin, 2007).

Достаточно сложным и спорным является вопрос о происхождении надсемейства *Parahoplitoidea*, состоящего из двух семейств: *Parahoplitidae* Spath и *Acanthohoplitidae* Stoyanow. Предваряя обсуждение спорных моментов, целесообразно определить основные морфогенетические признаки лопастной линии надсемейства *Parahoplitoidea*. Примасура неустойчивая пятилопастная, подобная таковой у двух уже рассмотренных надсемейств мономорфных анцилоцератин. Появление новых элементов происходит за счет деления седла U/I, поэтому новые лопасти имеют индексы U^1 , U^2 , иногда U^3 , при этом иннерлатеральная лопасть (I) всегда располагается за швом, на внутренней стороне оборота, тогда как у *Deshayesitoidea* разделяется седло I/D и иннерлатеральная лопасть (I) смещается на наружную сторону оборота.

В соответствии с точкой зрения Р. Кейси (Casey, 1965) о том, что парагоплитиды происходят от *Deshayesitidae* Stoyanow через род *Dufrenoyia* Kilian et Reboul, в новейшей зарубежной сводке (Wright et al., 1996) они под вопросом отнесены к *Deshayesitoidea* Stoyanow в ранге семейства. Авторы не могут согласиться с такой точкой зрения, так как морфогенез лопастной линии – признак очень высокого ранга, а между *Deshayesitoidea* и *Parahoplitoidea* отличия более чем существенны.

Некоторые авторы склоняются к тому, что морфогенез лопастной линии и скульптуры позволяют считать *Douvilleiceratoidea* предками *Parahoplitoidea*. Видманн (Wiedmann, 1966) и С.З. Товбина (1979) трактуют появление новых лопастей у *Parahoplitidae* (такой ранг дан в их работах) как результат деления лопастей. Шиндевольф (Schindewolf, 1968), напротив, подчеркивал различие в морфогенезе лопастной линии названных групп, и в седьмой части своей монографии в составе *Ancyloceratina* Wiedmann указал отдельно *Douvilleiceratoidea* Parona et Bonarelli и *Parahoplitoidea* Spath. Уникальность появления новых элементов у *Douvilleiceratoidea* была подтверждена Кейси (Casey, 1961) на примере лопастной линии раннеаптского *Roloboceras hambrovi* (Forbes) и Г.Г. Мирзоевым (1967) для нижнеальбских *Douvilleiceras* Grossouvre Гиссара.

Иные представления об эволюции рассматриваемых таксонов высказали И.В. Кванталиани и М.З. Шарикадзе (1980, 1982, 1985). Они подтвердили наличие у *Acanthohoplites* Sinzow и *Epiche-*

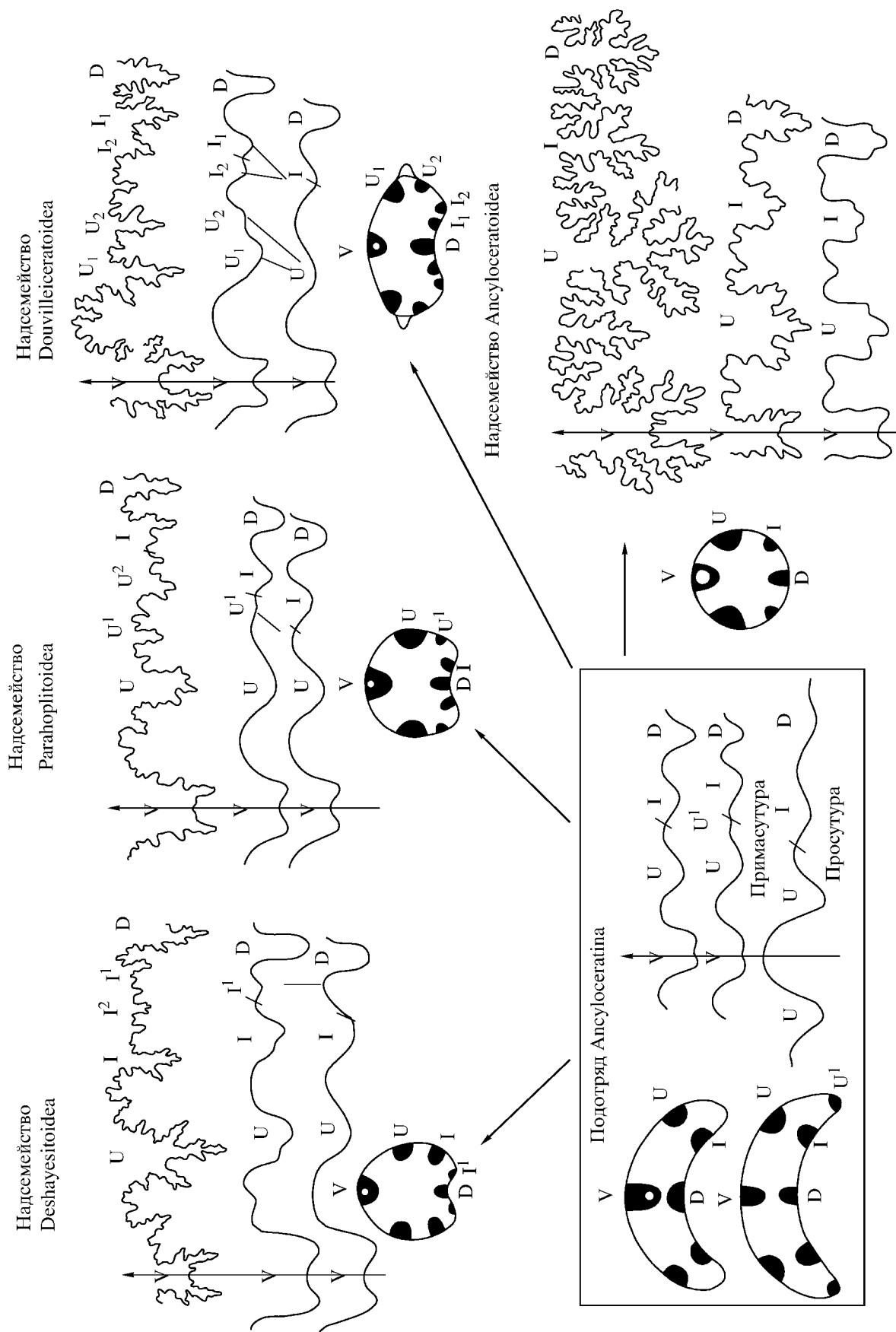


Рис. 4. Ранний морфогенез лопастной линии и поперечного сечения у подотряда Аncyloceratina (по Михайлова, 1983 с изменениями).

Ioniceras Casey неустойчивой пятилопастной примасутуры и не наблюдали таковую у *Parahoplites Anthula*. Так же, как Видманн и Товбина, грузинские авторы пришли к выводу, что умбиликальная лопасть разделяется у *Parahoplites*, как и у *Ericheloniceras*, на две части. Кванталиани и Шарикадзе предложили новый вариант: перенесли род *Parahoplites* к *Douvilleiceratidae* Parona et Bonarelli, а подсемейство *Acanthohoplitinae* Stoyanow подняли до уровня семейства. Недавно эти таксоны подняты до ранга надсемейства (Атлас раннемеловой фауны Грузии, 2005).

Шарикадзе с соавторами установили наличие умбиликального зияния и проследили морфогенез лопастной линии у *Hemihoplites ridzewskiyi* (Karakasch). Авторы отмечают, что примасутура наблюдалась частично, а третья лопастная линия (Шарикадзе и др., 1989, рис. 2) состоит из четырех лопастей (VUID). Появление новых элементов у слабо объемлющего *Hemihoplites* Spath сопровождается смещением лопасти I на наружную сторону раковины, что характерно и для *Deshayesitoidea* Stoyanow.

Мы считаем возможным предположить вероятность происхождения надсемейства *Parahoplitoidea* Spath от семейства *Hemihoplitidae* Spath. Это основано на возможности перехода к типу строения ранних акантогоплитов, подобных *Colombiceras*. Некоторое возрастание инволютивности повлечет смещение в расположении иннерлатеральной лопасти (I) на внутреннюю сторону оборота. Интересно, что Шарикадзе и его коллеги установили у некоторых изученных *Hemihoplites ridzewskiyi* (Karakasch) двураздельность дорсальной лопасти (правда, не у всех экземпляров), что не характерно для *Ancyloceratoidea* Gill. В тоже время именно двураздельность дорсальной лопасти (D) отличает семейство *Acanthohoplitidae* от несколько позднее появившегося семейства *Parahoplitidae*, у которого дорсальная лопасть почти у всех видов одноконечная. Поэтому для надсемейства *Parahoplitoidea* в качестве возможных предков мы рассматриваем два варианта: (1) семейство *Ancyloceratidae* → надсемейство *Douvilleiceratoidea* → надсемейство *Parahoplitoidea*; (2) семейство *Hemihoplitidae* → надсемейство *Parahoplitoidea* (рис. 3).

Как было установлено недавно (Барабошкин, Михайлова, 2006), семейство *Crioceratitidae* Gill также явилось исходным при возврате от гетероморфности к мономорфности. В готеривских отложениях Горного Крыма были известны аммониты, нередко определявшиеся как *Lyticoceras* Hyatt. После того, как у них было установлено умбиликальное зияние, мы предложили выделить их в род *Theodorites* Baraboshkin et Michailova (Барабошкин, Михайлова, 2006), который явился связующим звеном между *Crioceratites* Iorgy

(Sarkar) и *Lyticoceras nodosoplicatum* Kilian et Reboul: у последнего вида умбиликальное зияние отсутствует (устн. сообщ. Ф. Ребуле, Франция) отсутствует. Два года назад при установлении рода *Theodorites* мы считали, что *Theodorites* и его потомок *Lyticoceras* Hyatt следует отнести к семейству *Crioceratitidae*, но вывод о происхождении части мономорфных неоконитид от гетероморфных весьма спорен (Михайлова, Барабошкин, 2008), учитывая, что по одной из точек зрения сам *Crioceratites* произошел от неоконитид (Cecca, 1997, 1998a, b), а номенклатурно более правильно обособить эту эволюционную ветвь от *Crioceratitidae* в *Theodoritoidea* Baraboshkin et I. Michailova, *superfam. nov.*

Таким образом, от четырех гетероморфных семейств *Ancyloceratoidea* (*Crioceratitidae*, *Ancyloceratidae* Gill, *Hemihoplitidae* Spath и *Heteroceratidae* Spath), несомненно или предположительно происходят четыре мономорфных надсемейства: *Theodoritoidea* Baraboshkin et I. Michailova, *superfam. nov.*, *Douvilleiceratoidea*, *Parahoplitoidea* и *Deshayesitoidea*.

Образ жизни гетероморфных аммонитов

Образ жизни гетероморфных аммонитов трактуется различными исследователями по-разному. В последнее время большинство авторов склоняются к точке зрения о “полупланктонном”² или мегапланктонном образе жизни для большей части гетероморф, а для меньшей части – о бентосном и нектонном, причем в течение онтогенеза ориентация раковины в пространстве, способ питания и экологическая принадлежность могли меняться (Ward, 1979; Несис, 1985; Westermann, 1990, 1996; Kakabadze, Sharikadze, 1993; Cecca, 1997, 1998a, b; Westermann, Tsujita, 1999; Lewy, 2002; Барабошкин, Энсон, 2003; Reboulet et al., 2005 и др.), хотя есть и другие мнения (Ebel, 1992 и др.).

Распространение гетероморфных аммонитов в мелу – возможные причины колебаний разнообразия

Исходя из полупланктонного образа жизни гетероморф, следует предположить, что так же, как и для современного мезо- и мегапланктона их количественное распространение должно было контролироваться: (1) глубинами бассейнов, позволяющими успешно развиваться планктону и, главное, (2) обилием пищевых (в данном случае –

² Организмы, большую часть жизни ведущие планктонный образ жизни, но на каких-то стадиях существуют как нектон и/или бентос; в целом, соответствуют определению планктона по (Алеев, 1976). Некоторые авторы в таких случаях используют термин “квазипланктонный” (Reboulet et al., 2005) или “планктонектонный” образ жизни (А.П. Касаткина в Несис, 1985).

планктонных) ресурсов (Виноградов, 1968). На распространение и эволюцию гетероморф, как полупланктона, влияют такие важнейшие факторы среды обитания, как характеристики водных масс (температура, соленость и др.), направление течений и наличие круговоротов, определяющих распространение популяций (Беклемишев, 1969; Барабошкин и др., 2007; Барабошкин, 2008) и т.д. Важным лимитирующим фактором в случае аммонитов являлось и то, что эти формы, обитая в пелагиали, не могли существовать на глубинах более 300–400 м (Westermann, 1990, 1996; Несис, 1985), превышение которых привело бы к разрыву сифона, разрушению наименее прочных элементов раковины и гибели моллюсков.

Таким образом, достаточно очевидным является то, что увеличение разнообразия гетероморфных аммонитов должно было происходить в моменты увеличения площади пелагической части бассейнов, т.е. при эвстатических трансгрессиях и формировании огромных эпиконтинентальных бассейнов. Точка зрения о связи трансгрессий с увеличением разнообразия гетероморфных аммонитов уже высказывалась (Delanoy, Magnin, 1994), но была оспорена исследователями, отстаивающими трофический фактор как основной в эволюции гетероморф (Сесса, 1997, 1998b).

Если рассмотреть колебания количества родов гетероморфных аммонитов (рис. 5), то бросается в глаза связь максимумов их эволюционного разнообразия с крупнейшими “быстрыми” трансгрессиями: готерив–барремской (максимум разнообразия *Ancyloceratoidea*), альб–сеноманской (максимум разнообразия *Turrilitoidea*, появление *Scaphitoidea*), кампанской (максимум разнообразия *Turrilitoidea* и *Scaphitoidea*), соответствующими колебаниям уровня моря второго порядка. При этом рост разнообразия гетероморфных аммонитов приходится именно на начало трансгрессии, т.е. тот момент, когда появляются новые площади бассейнов, богатые пищевыми ресурсами, нуждающимися в освоении. Отсюда ясно, что противоречия в точках зрения, связывающих эволюцию гетероморф с трансгрессиями и пищевыми ресурсами, на самом деле нет.

Падение общего разнообразия связано, по всей вероятности, с целым рядом причин. Во-первых, это стабилизация уровня моря – т.е. те моменты, когда пищевые ресурсы уже успешно осваиваются аммонитами, а новых площадей морских бассейнов не появляется. Во-вторых, это собственно эвстатическое высокоамплитудное падение уровня моря. Наиболее отчетливо этот фактор отражен в разнообразии гетероморф в начале апта, середине альба, в середине сеномана, конце турона, сантона и, естественно, в конце маастрихта. Несколько хуже этот минимум выражен в середине кампана. Наконец, в-третьих,

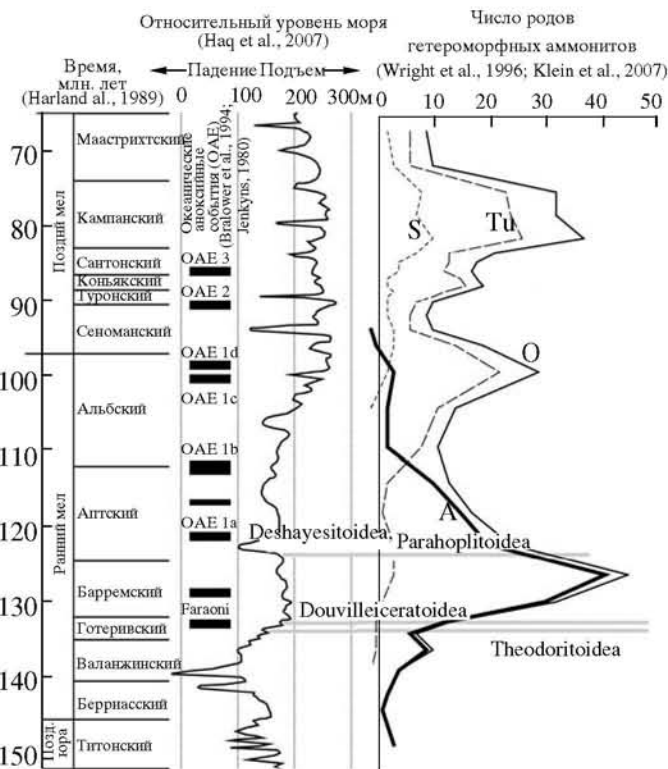


Рис. 5. Изменения разнообразия родов гетероморфных аммонитов, уровни появления мономорфных потомков *Ancyloceratoidea* Gill, колебания уровня моря и глобальные аноксические события. Надсемейства: А – *Ancyloceratoidea* Gill, Т – *Turrilitoidea* Gill, S – *Scaphitoidea* Gill, O – общее разнообразие по всем надсемействам.

важным фактором падения разнообразия могла стать аноксия бассейнов – явление, широко развитое в мелу (Jenkyns, 1980; Bralower et al., 1994 и др.). При этом дизоксия или частичная аноксия, не затрагивающая весь столб воды, не является критической для существования планктона (Виноградов, 1968), в том числе – и аммонитов (Reboullet et al., 2003, 2005). Гибельной для них могла быть только длительная полная или почти полная аноксия, захватывающая глубины обитания гетероморф. Подобные события могли происходить только на пике трансгрессий, в моменты максимального подъема уровня моря и крайне слабой циркуляции воды в Мировом океане. Одно из них, как известно, приходится на границу сеномана и турона, что находит свое отражение в значительном минимуме на кривой разнообразия (рис. 5).

Другой, чуть менее значительный, минимум приходится примерно на границу апта и альба. С этим временем связано несколько различных событий, сыгравших, по-видимому, свою роль: (1) низкий уровень воды в Мировом океане, (2) широкое развитие аноксических обстановок и (3) особенности общей эволюции гетероморф –

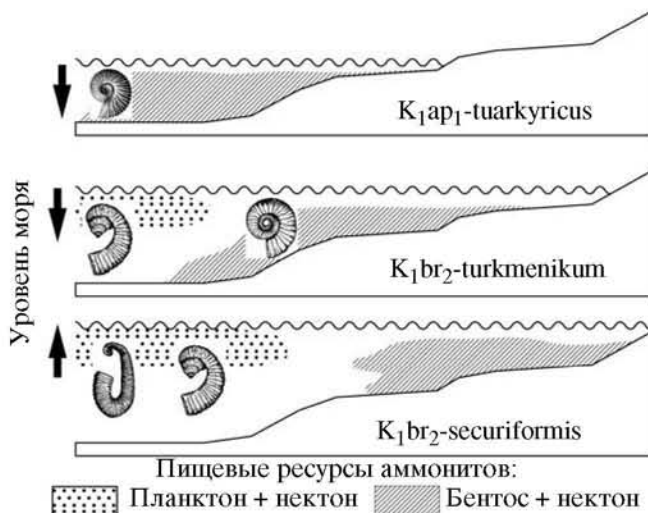


Рис. 6. Модель перехода от гетероморфной раковины к монотоморфной плоскостральной на примере перехода *Heteroceras* d'Orbigny → *Colchidites* Djanelidze → *Turkmeniceras* Tovbina.

вымирание *Ancyloceratoidea* и начало развития *Turrilitoidea*. Похолодание климата, приходящееся на этот этап, навряд ли могло сказаться на разнообразии гетероморф, поскольку на другие этапы похолодания (баррем, кампан) приходится максимумы в развитии этих аммонитов.

Появление монотоморфных потомков *Ancyloceratoidea* – в тех единичных случаях, когда филогенетические линии доказательно прослежены – связано с регрессивными моментами и падением уровня моря (циклами третьего порядка, рис. 5). Это относится, во-первых, к переходу от семейства *Heteroceratidae* Spath к надсемейству *Deshayesitoidea* Stoyanow (род *Heteroceras* d'Orbigny → род *Colchidites* Djanelidze → род *Turkmeniceras* Tovbina, рис. 6) (Богданова, Михайлова, 1999). В меньшей степени это доказано для перехода: род *Crioceratites* Leveille → род *Theodorites* Baraboshkin et I. Michailova → *Lyticoceras* Hyatt (Михайлова, Барабошкин, 2006), что связано с установлением нового надсемейства *Theodoritoidea* Baraboshkin et I. Michailova, superfam. nov. Вопрос происхождения надсемейств *Douvilleiceratoidea* и *Parahoplitoidea* еще остается открытым, но время этих событий, очевидно, приходится на регрессивные эпохи в конце готерива и начале апта (рис. 5).

Во время регрессий происходит сокращение площади бассейнов, уменьшение их глубин (особенно в случае эпиконтинентальных бассейнов), смещение планктонной продукции на глубоководье. В результате этого организмы, трофически зависящие от обилия планктона, мигрируют, вымирают или эволюционируют. Полупланктонный образ жизни исключал активную миграцию гетероморф, поэтому их разнообразие в моменты

регрессивных событий сокращалось, но одновременно происходило “сворачивание” гетероморфной раковины и переход к нектонному и бентосному образу жизни и способам питания – освобождались бентосные и нектонные пищевые ресурсы, появившиеся в обилии на мелководье (рис. 6).

Такая модель, как нам представляется, может объяснять переходы от монотоморфных аммонитов к гетероморфным, и наоборот.

НАДСЕМЕЙСТВО THEODORITOIDEA BARABOSHKIN ET I. MICHAILOVA, SUPERFAM. NOV.

Типовой род – *Theodorites* Baraboshkin et I. Michailova, 2006.

Диагноз. Раковина эволютная, с умбиликальным зиянием. Раковина узкая, вертикальная. Поперечное сечение округло-трапециевидное до округло-шестиугольного. Вентральная сторона гладкая, слабо килевидная на взрослых оборотах. Ребра субрадиальные, одиночные, двух–четырёхраздельные и интеркалирующие, с двумя–тремя рядами небольших бугорков: умбиликальных, вентролатеральных, реже – латеральных. Вентролатеральные бугорки уплощенные, субпараллельные плоскости симметрии раковины.

Лопастная линия характеризуется значительной степенью рассеченности. Вентральная лопасть узкая с высоким срединным седлом и тремя боковыми зубцами. Более глубокая умбиликальная лопасть почти симметрично трехраздельная, с более развитой ветвью, обращенной к вентральной лопасти. Первая умбиликальная лопасть значительно короче, менее рассечена и более асимметрична.

Состав. Семейство *Theodoritidae* Baraboshkin et I. Michailova, fam. nov.

Сравнение. От надсемейства *Perisphinctoidea* Steinmann, 1890 отличается присутствием умбиликального зияния.

Распространение. Нижний готерив, зона *Lyticoceras nodosoplicatum* Горного Крыма.

СЕМЕЙСТВО THEODORITIDAE BARABOSHKIN ET I. MICHAILOVA, FAM. NOV.

Типовой род – *Theodorites* Baraboshkin et I. Michailova, 2006.

Диагноз. Как у надсемейства.

Состав. Типовой род.

Распространение. Как у надсемейства.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 06-05-64167) и программы “Ведущие Научные школы” (грант НШ-841.2008.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Нектон. Киев: Наук. думка, 1976. 391 с.
- Атлас раннемеловой фауны Грузии // Тр. геол. ин-та АН Грузии. Нов. сер. 2005. Вып. 120. 788 с.
- Барабощкин Е.Ю. Палеопроды, их особенности и значение для стратиграфии // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 2008. Т. 83. Вып. 5. С. 89–97.
- Барабощкин Е.Ю., Михайлова И.А. Новая стратиграфическая схема нижнего апта Среднего Поволжья // Стратигр. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 6. С. 82–105.
- Барабощкин Е.Ю., Михайлова И.А. Theodorites – новый род нижнегеривских гетероморфных аммонитов Горного Крыма // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков: морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. Матер. Всерос. совещ. М.: ПИН РАН, 2006. С. 19–21.
- Барабощкин Е.Ю., Найдин Д.П., Беньямовский В.Н. и др. Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене. М.: Изд. Геол. ф-та МГУ, 2007. 182 с.
- Барабощкин Е.Ю., Эсон К.В. Палеобатиметрия валанжинско–аптского бассейна Горного Крыма по индексам прочности раковин аммонитов // Вестн. Моск. гос. ун-та. Сер. 4. Геол. 2003. № 4. С. 8–17.
- Безносков Н.В., Михайлова И.А. Эволюция юрско–меловых аммоноидей // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 3. С. 733–737.
- Безносков Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых Lytoceratina // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 3. С. 100–113.
- Безносков Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых Ammonitida // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 3–18.
- Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 291 с.
- Богданова Т.Н. Новые барремские аммониты Западной Туркмении // Палеонтол. журн. 1971. № 3. С. 60–71.
- Богданова Т.Н., Михайлова И.А. Об онтогенезе Ammonitoceras vassiliewskyi Renng. // Докл. АН СССР. 1975. Т. 225. № 1. С. 197–200.
- Богданова Т.Н., Михайлова И.А. Происхождение и развитие семейства Deshayesitidae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1999. № 5. С. 48–56.
- Богословская М.Ф., Михайлова И.А., Шевырев А.А. Система аммоноидей // Систематика и филогения беспозвоночных. Критерии выделения высших таксонов. М.: Наука, 1990. С. 69–98.
- Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
- Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Ранний онтогенез меловых гетероморфных аммоноидей // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 5. С. 1233–1237.
- Какабадзе М.В., Богданова Т.Н., Михайлова И.А. К стратиграфии среднего апта юга СССР и некоторые гетероморфные аммониты // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1978. Т. 53. № 6. С. 75–90.
- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Некоторые сообщения о систематике семейства парагоплитид (Ammonoidea) // Сообщ. АН ГССР. Сер. геол. 1980. Т. 100. № 2. С. 369–372.
- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. К вопросу филогении семейства Acanthohoplitidae (Ammonoidea) // Сообщ. АН ГССР. Сер. геол. 1982. Т. 105. № 11. С. 89–92.
- Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Вопросы систематики семейства Douvilleiceratidae // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 1. С. 135.
- Мирзоев Г.Г. Новые виды Douvilleiceratidae из нижнеальбских отложений юго-западных отрогов Гиссарского хребта // Палеонтол. журн. 1967. № 1. С. 57–67.
- Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.
- Михайлова И.А., Барабощкин Е.Ю. Гетероморфность и мономорфность раннемеловых аммоноидей и палеогеография // ПАЛЕОСТРАТ-2008. Годичн. собрание секции палеонтологии Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. и Моск. отд. палеонт. об-ва. Тез. докл. 2008. С. 41.
- Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски. Распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 286 с.
- Товбина С.З. К вопросу о систематике и филогении семейства Parahoplitidae // Тр. ВНИГРИ. Л.: Наука, 1979. С. 109–122.
- Шарикадзе М.З., Какабадзе М.В., Кванталиани И.В. О некоторых особенностях строения лопастной линии гетероморфных аммонитов // Докл. АН СССР. 1989. Т. 307. № 1. С. 214–217.
- Arkell W.J., Fournish W.M., Kummel B. et al. Ammonoidea. Cephalopoda. Mollusca 4. Pt L // Treatise on Invertebrate Paleontology. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.
- Bralower T.J., Arthur M.A., Leckie R.M. et al. Timing and paleoceanography of oceanic dysoxia/anoxia in the Late Barremian to Early Aptian (Early Cretaceous) // Palaios. 1994. V. 9. P. 335–369.
- Casey R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand // Palaeontogr. Soc. London. 1961. P. 119–216.
- Casey R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. Pt. VI // Palaeontogr. Soc. London. 1965. P. 399–546.
- Cecca F. Late Jurassic and Early Cretaceous uncoiled ammonites: trophism-related evolutionary processes // C. R. Acad. Sci. Paris. 1997. T. 325. P. 629–634.
- Cecca F. Early Cretaceous (pre-Aptian) ammonites of the Mediterranean Tethys: palaeoecology and palaeobiogeography // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1998a. V. 138. P. 305–323.
- Cecca F. Hypothesis about the role of the trophism in the evolution of uncoiled ammonites: the adaptive radiations of the Ancyloceratina (Ammonoidea) at the end of the Jurassic and in the Lower Cretaceous // Atti Acad. Naz. Lincei. Roma. Rend. Lincei. Sci. Fis. Natur. Ser. 9. 1998b. V. 9. Fasc. 3. P. 213–226.
- Delanoy G., Magnin A. Evolution de l'enroulement des ammonites heteromorphes avec les evenements marin // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. II. 1994. T. 318. P. 843–848.
- Ebel K. Mode of life and soft body shape of heteromorph ammonites // Lethaia. 1992. V. 25. P. 179–19.
- Haq B.U., Hardenbol J., Vail P.P. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic // Science. 1987. V. 235. № 4793. P. 1156–1167.

- Harland W.B., Armstrong R.L., Cox A.V. et al.* A Geologic Time Scale. Cambridge: Univ. Press, 1989. 236 p.
- Jenkyns H.C.* Cretaceous anoxic events: from continents to oceans // *J. Geol. Soc. London*. 1980. V. 137. P. 171–188.
- Kakabadze M.V., Sharikadze M.Z.* On the mode of life of heteromorph ammonites (heterocone, ancylocone, ptychocone) // *Geobios. Mém. spec.* 1993. № 15. P. 209–215.
- Kilian W.* Erste Abteilung, Unterkreide (Palaeocretacicum) // *Lethaea geognostica*. II. Das Mesozoicum. Bd 3 (Kreide). Stuttgart: Schweizerbartsche Verlag, 1907–1913. Lfg. 1–3. S. 1–398.
- Klein J., Busnardo R., Company M. et al.* Fossilium Catalogus. I: Animalia. Lower Cretaceous Ammonites III. Borchianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea. Leiden: Backhuys Publ., 2007. 381 p.
- Lewy Z.* New aspects in ammonoid mode of life and their distribution // *Geobios. Mém. spec.* 2002. № 24. P. 130–139.
- Mikhailova I., Baraboshkin E.* Early Aptian heteromorph ammonites from Ulyanovsk area (Volga River, Russian platform) // *Abstr. 7 Intern. Symp., Cephalopods – present and past*, 2007, Sapporo, Japan. 2007. P. 75–76.
- Reboulet S., Giraud F., Proux O.* Ammonoid Abundance variations related to changes in trophic conditions across the oceanic anoxic event 1d (Latest Albian, SE France) // *Palaios*. 2005. V. 20. P. 121–141.
- Reboulet S., Mattioli E., Pittet B. et al.* Ammonoid and nanoplankton abundance in Valanginian (early Cretaceous) limestone – marl succession from the southeast France Basin: carbonate dilution of productivity? // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2003. V. 201. P. 113–139.
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfg. VI // *Abh. Math.-Nat. Kl. Akad. Wiss. Lit. Mainz*. 1966. № 8. S. 643–729 (722–807).
- Schindewolf O.H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lfg. VII // *Abh. Math.-Nat. Kl. Akad. Wiss. Lit. Mainz*. 1968. № 3. S. 41–209 (733–901).
- Thieuloy J.-P.* Leptoceres berriasiens du massif de la Grande-Chartreuse // *Géol. Alpine*. 1966. V. 42. P. 281–295.
- Ward P.D.* Functional morphology of Cretaceous helically-coiled ammonite shells // *Paleobiol.* 1979. V. 5. № 4. P. 415–422.
- Westermann G.E.G.* New developments in ecology of Jurassic–Cretaceous ammonoids // *Fossili, Evoluzione, Ambiente. Atti del secondo convegno intern. F.E.A., Pergola*, 1987. Pergola: Tectnostampa, 1990. P. 459–478.
- Westermann G.E.G.* Ammonoid Life and Habitat // *Ammonoid paleobiology*. L.: Plenum Press, 1996. P. 607–707.
- Westermann G.E.G., Tsujita C.J.* Life habits of ammonoids // *Functional morphology of the invertebrate skeleton*. John Wiley & Sons, 1999. P. 299–325.
- Wiedmann J.* Stammesgeschichte und System der posttriasischen Ammonoideen, ein Überblick (2 Teil) // *N. Jb. Geol. Palaeontol. Abh.* 1966. Bd 127. H. 1. S.13–81.
- Wiedmann J.* Phylogeny der Kreide-Heteromorphen // *Biol. Rev.* 1969. V. 44. P. 563–602.
- Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K.* Cretaceous Ammonoidea. Volume 4. Mollusca 4. Revised // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. N. Y.: Univ. Kansas Press, 1996. 362 p.

Evolution of Heteromorph and Monomorph Early Cretaceous Ammonites of the Suborder Ancyloceratina Wiedmann

I. A. Mikhailova, E. J. Baraboshkin

Abstract—The phylogeny and composition of fam. Ancyloceratoidea Gill was considered. The assumption of an origin of monomorph ammonites of superfamilies Theodoritoidea Baraboshkin et I. Michailova, superfam. nov., Douvilleiceratoidea Parona et Bonarelli, Parahoplitoidea Spath and Deshayesitoidea Stoyanow from heteromorph ancestral families Crioceratitidae Gill, Ancyloceratidae Gill, Hemihoplitidae Spath and Heteroceratidae Spath of superfamily Ancyloceratoidea Gill is discussed. The reasons of transition from heteromorph to monomorph shell are fluctuations of the sea level and changes in the character of food resources.

Key words: ammonites, Early Cretaceous, phylogeny, Ancyloceratina.