

УДК 564.53

© 1991 г.

БЕЗНОСОВ Н. В., МИХАЙЛОВА И. А.

ВЫСШИЕ ТАКСОНЫ ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ AMMONITIDA

Обосновано деление отряда Ammonitida на подотряды Ammonitina Hyatt, 1889, Naploceratina Besnosov et Michailova, 1983, Perisphinctina Besnosov et Michailova, 1983 и Ancyloceratina Wiedmann, 1966. Рассмотрены филогенетические связи подотрядов и надсемейств.

Настоящая статья завершает рассмотрение системы таксонов отрядного, подотрядного и надсемейственного ранга юрских и меловых аммоноидей, начатое предыдущими публикациями авторов [3–5]. В них изложена история вопроса и современные представления о системе юрско-меловых аммоноидей, рассмотрен отряд Phylloceratida и Lytoceratida, в составе которого обоснована самостоятельность подотряда Turrilitina.

Авторы считают, что юрско-меловых аммоноидей следует рассматривать в составе трех отрядов: Phylloceratida, Lytoceratida и Ammonitida. Первый отряд невелик по объему и включает одно надсемейство, второй разделяется на два подотряда и четыре надсемейства, а третий, наиболее крупный, объединяет четыре подотряда и 15 надсемейств (рис. 1).

Современная система высших таксонов юрско-меловых аммоноидей была изложена в «Treatise...» [25] и «Основах палеонтологии» [12, 13]. Позднее в нее внесли существенные изменения Шиндewolf [23] и Видманн [26, 27], а также Доновац, Калломон и Ховарт [15]. Предлагаемый нами пересмотр таксонов отрядного и семейственного ранга базируется в первую очередь на онтофилогенетических исследованиях, активно проводящихся у нас и за рубежом в последние три десятилетия [4]. Важное значение приобретают данные о внутреннем строении раковин [6–8].

Отряд Ammonitida Hyatt, 1889

Диагноз. Юрские и меловые аммоноидеи с первично пятилопастной примасатурой (VUU¹ID); у некоторых меловых форм установлена неустойчивая пятилопастная примасатура [10]. Образование новых элементов происходит различными способами: за счет разделения седла U¹/I и появления новых умбиликальных лопастей (U¹, U²...), изредка за счет разделения седла I/D и появления внутренних боковых лопастей (I¹, I²...) или в результате подразделения внутренней боковой лопасти, иногда наблюдается сочетание этих способов, реже делится умбиликальная лопасть, в исключительных случаях возникает боковая лопасть. Умбиликальная лопасть преимущественно трехраздельная. Дорсальная лопасть на последних стадиях первоначально двураздельная, затем становится трехраздельной; крайне редко у меловых форм двураздельность возникает вновь. В ходе онтогенеза седла разделяются несколько позднее лопастей или одновременно с ними.

Состав. Четыре подотряда: Ammonitina, Naploceratina, Perisphinctina и Ancyloceratina.

Сравнение. От Phylloceratida и Lytoceratida отличается разнообразием формы раковины и способов образования лопастей, кроме этого, от первого — расчленением седел путем непосредственно заложения зубцов, от второго — вычленением новых лопастей из седел U¹/I и I/D и реже в результате разделения лопасти I, а также трехраздельной умбиликальной лопастью.

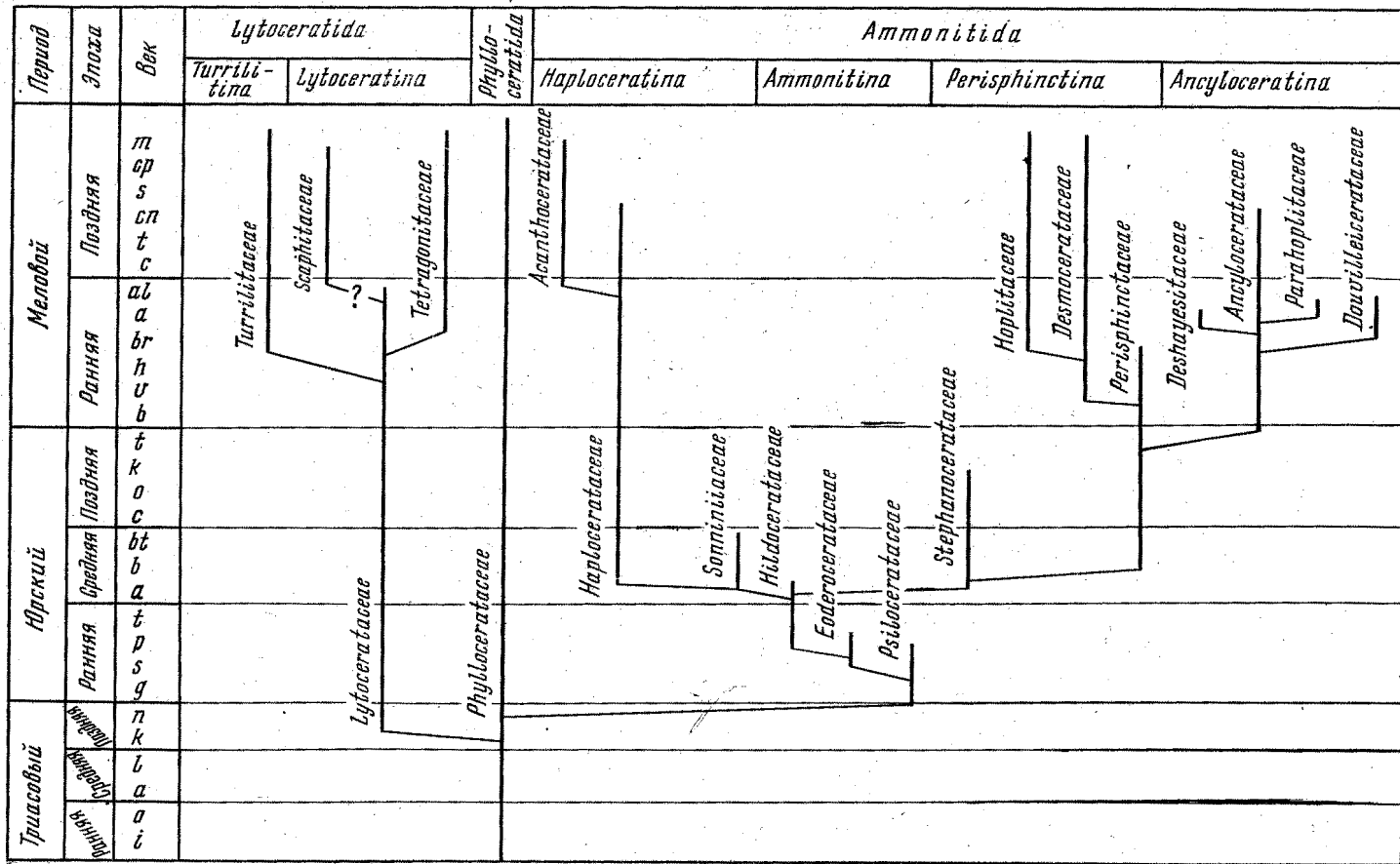


Рис. 1. Филогенетическая схема юрско-меловых аммоноидей [3]

ПОДОТРЯД AMMONITINA HUATT, 1889
(EMEND. BESNOSOV ET MICHAILOVA, 1983)

Диагноз. Ранне-среднеюрские мономорфные, интенсивно дивергирующие потомки филлоцератид с первично пятилопастной примасатурой (VUU¹ID), которая может переходить в четырехлопастную (VUID). Новообразование лопастей в онтогенезе нестабильно и происходит как в результате появления новых умбиликальных лопастей, так и путем полного разделения внутренней боковой лопасти (I), а также за счет разделения лопасти U² (рис. 2). Типы возникновения новых лопастей могут комбинироваться. Дорсальная лопасть двураздельная, у поздних представителей подотряда может быть трехраздельной, что обусловлено либо асимметрией первично двураздельной лопасти, либо образованием парных

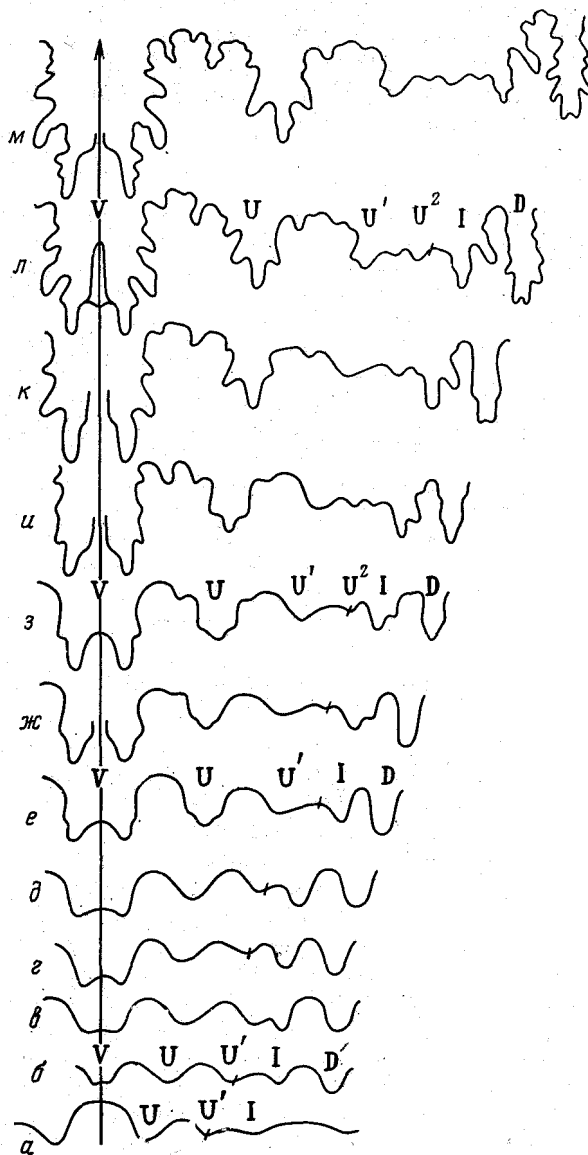


Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Zugodactylites braunianus* Orb.; экз. № 10370: а, б — 1-я и 2-я линии (×26), в — 7-я линия, 0,5 об. (×25,5), г — 9-я линия, 0,8 об. (×25,5), д — 13-я линия, 1,2 об. (×25,5), е — 22-я линия, 1,8 об. (×25), ж — 32-я линия, 2,3 об. (×17), з — 38-я линия, 2,5 об. (×11), и — 47-я линия, 3,2 об. (×10,5), к — 54-я линия, 3,6 об. (×10,5), л — 63-я линия, 4,2 об. (×8), м — 69-я линия, 4,6 об. (×6), Омолонский массив, р. Токур-Юрях; средний тоар

боковых зубцов в ее нижней части. Развита аптиха и диаптиха. Может проявляться диморфизм.

Формулы лопастной линии:

$$\begin{aligned}
 & (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_1I_2(D_1D_1); \\
 & (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_1I_1(D_1D_1); \quad (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_2I_1(D_1D_1); \\
 & (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_1(D_1D_1); \quad (V_1V_1)UU^1U^2 \dots U_1^2ID; \\
 & (V_1V_1)UU^1I_1 \dots I_1(D_1D_1); \quad (V_1V_1)UU^1I_2 \dots I_1(D_1D_1); \\
 & (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_2I_1I_2(D_1D_1); \quad (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_2I_1I_3(D_1D_1); \\
 & (V_1V_1)UU^1U^2I_1I_2I_3(D_1D_1); \quad (V_1V_1)UU^1U^2 \dots I_1I_2I_3(D_2D_1D_2).
 \end{aligned}$$

Состав 3 надсемейства и 13 семейств (рис. 3): Psilocerataceae Hyatt, 1867 (семейства Psiloceratidae Hyatt, 1867; Schlotheimiidae Spath, 1923; Arietitidae Hyatt, 1874; Oxynoticeratidae Hyatt, 1875; Cymbitidae Buckman, 1919; Echioceratidae Buckman, 1913); Eoderocerataceae Spath, 1929¹ (семейства Eoderoceratidae Spath, 1929; Polymorphitidae Haug, 1887; Liparoceratidae Hyatt, 1867; Amaltheidae Hyatt, 1867; Dactylioceratidae Hyatt, 1867); Hildocerataceae Hyatt, 1867 (семейства Hildoceratidae Hyatt, 1867 и Hammatoceratidae Buckman, 1887).

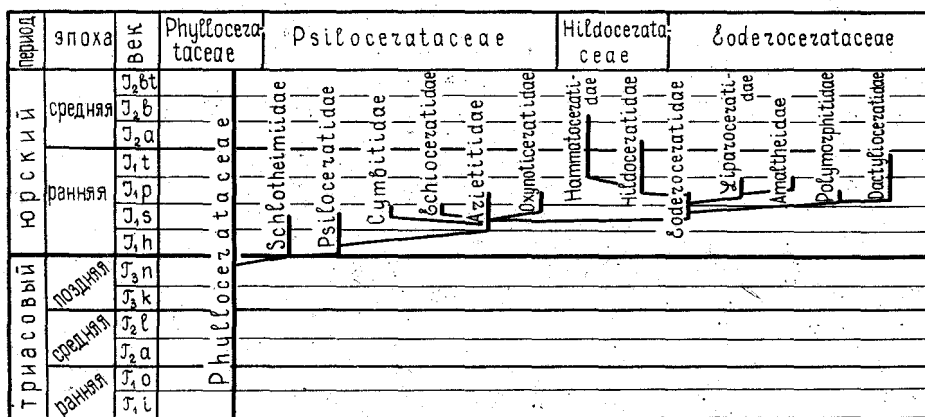


Рис. 3. Филогенетическая схема подотряда Ammonitina

Сравнение. От подотрядов Narloceratina и Perisphinctina отличается нестабильным образованием новых лопастей в онтогенезе и преимущественно двураздельной дорсальной лопастью.

Замечания. Древнейших аммонитин отличают нестабильность признаков и недолговечность. Так, среди Psilocerataceae и Eoderocerataceae интервал существования семейств не превышает двух веков. У надсемейств Psilocerataceae и Eoderocerataceae раковина преимущественно эволютная, с очень широким мелким пупком; значительно реже полуинволютная, в исключительных случаях инволютная. Скульптура представлена прямыми одиночными, реже ветвящимися изогнутыми ребрами; нередко присутствуют бугорки, шипы и на вентральной стороне от одного до трех килей; иногда скульптура ослаблена. В надсемействе Hildocerataceae раковины от полуинволютных до полуэволютных, лишь изредка эволютные. Скульптура в целом более слабая, чем у предыдущих надсемейств. Ребра преимущественно изогнутые, нередко ветвящиеся; присутствуют кили, в исключительных случаях наблюдаются бугорки.

¹ После ревизии семейственного состава надсемейство Eoderocerataceae в соответствии с законом приоритета может получить название Liparocerataceae, либо Amaltheaceae, либо Dactyliocerataceae (Прим. ред.).

Замечания. Основу подотряда *Naploceratina* составляет длительно существовавшее надсемейство *Naplocerataceae*, которому предшествовали надсемейство *Sonniniaceae* (рис. 4). От надсемейства *Naplocerataceae* произошло крупное позднемиловое надсемейство *Acanthocerataceae*, первые представители которого возникли в альбе (рис. 5). Обособление этого надсемейства шло по пути резкого усиления скульптуры с одновременным упрощением рассеченности лопастной линии при сохранении типа

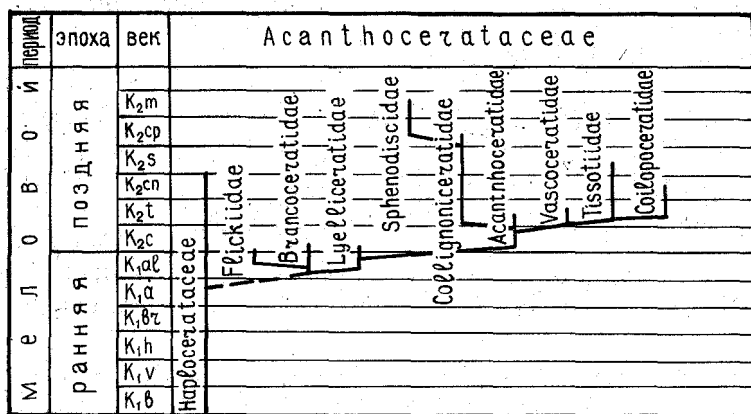


Рис. 5. Филогенетическая схема надсемейства *Acanthocerataceae* (подотряда *Naploceratina*)

ее преобразований в онтофилогенезе за счет возникновения новых умбиликальных лопастей и трехраздельности дорсальной лопасти (рис. 6). Характер морфогенеза лопастной линии *Acanthocerataceae*, изученный нами у *Hysteroceras* и *Mantelliceras* [11], не позволяет принять вывод о связи *Acanthocerataceae* с *Desmocerataceae* [30].

ПОДОТРЯД PERISPHERINCTINA BESNOV ET MICHAILOVA, 1983

Диагноз. Среднеюрские — меловые мономорфные, редко гетероморфные аммоноидеи с пятилопастной примасатурой (VUU^1ID). Новые лопасти обычно образуются путем полного разделения внутренней боковой лопасти (I) на три или две части (рис. 7). Изредка наблюдается разделение седла между наружной и средней долями внутренней боковой лопасти; образовавшиеся при этом доли в ходе онтогенеза могут смещаться на вершины прилегающих седел, занимая положение, аналогичное лопастям U^2 и I^1 . Характер деления внутренней боковой лопасти может меняться (рис. 8). В некоторых случаях на седле I/D закладывается дополнительная внутренняя боковая лопасть I^1 . Дорсальная лопасть всегда трехраздельная. Развита диаптихи. Широко проявляется диморфизм.

Формулы лопастной линии: $(V_1V_1)UU^1I_2...I_1I_3D$; $(V_1V_1)UU^1I_2...I_1I_3I^1D$; $(V_1V_1)UU^1I_2...I_1I_2D$; $(V_1V_1)UU^1I_3...I_1I_2D$; $(V_1V_1)UU^1I_1...I_1...I_1I_2I_3D$; $(V_1V_1)UU^1I_2...I_2...I_1I_2D$; $(V_1V_1)UU^1...I_1I_2I_3D$; $(V_1V_1)UU^1I_2...I_1D$; $(V_1V_1)UU^1I_1...I_1D$; $(V_1V_1)UU^1I_2...I_1I_3I_1D$.

Состав. Четыре надсемейства и 33 семейства: *Stephanocerataceae* Neumayr, 1875 (семейства *Erycitidae* Spath, 1928; *Otoitidae* Mascke, 1907; *Stephanoceratidae* Neumayr, 1875; *Sphaeroceratidae* Buckman, 1920; *Tulitidae* Buckman, 1921; *Macrocephalitidae* Buckman, 1922; *Pachyceratidae* Buckman, 1918; *Kosmoceratidae* Haug, 1887; *Cardioceratidae* Siemiradzki, 1891; *Mayaitidae* Spath, 1928; *Ocoptychiidae* Arkell, 1937); *Perispinctaceae* Steinmann, 1890 (семейства *Perispinctidae* Steinmann, 1890; *Parkinsoniidae* Buckman, 1920; *Morphoceratidae* Hyatt, 1900; *Parapatoceratidae* Buckman, 1926; *Spiroceratidae* Hyatt, 1900; *Reineckeiidae* Hyatt, 1900; *Berriasellidae* Spath, 1922; *Aspidoceratidae* Zittel, 1895; *Craspeditidae* Spath,

1924; Olcostephanidae Haug, 1910); Desmocerataceae Zittel, 1895 (семейства Desmoceratidae Zittel, 1895; Holcodiscidae Spath, 1924; Silesitidae Hyatt, 1900; Kossmaticeratidae Spath, 1922; Pachydiscidae Spath, 1922; Muniericeratidae Wright, 1962); Hoplitaceae H. Douville, 1890 (семейства Pulchelliidae Hyatt, 1903; Leymeriellidae Breistroffer, 1951; Hoplitidae H. Douville,

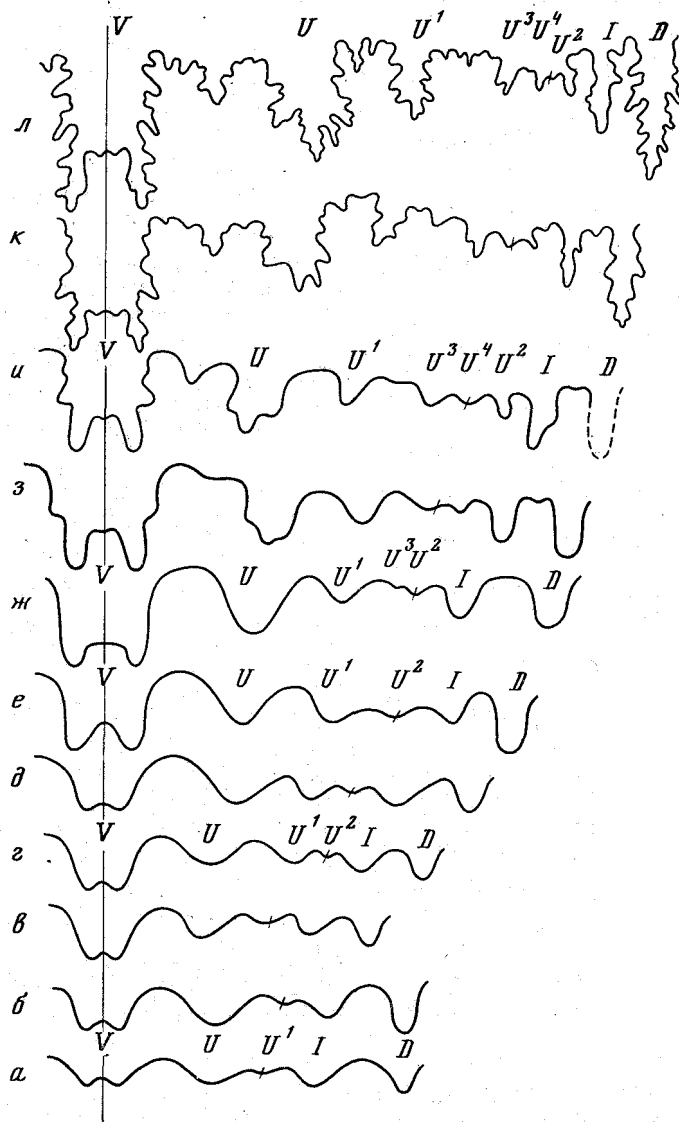


Рис. 6. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Mantelliceras mantelli* Sow.; экз. № 135/13450: а-е - 2, 7, 9-я линии ($\times 42$), з - 14-я линия, начало 2-го об. ($\times 34$), д - 17-я линия, 1,2 об. ($\times 33$), е - 26-я линия, 2,2 об. ($\times 25,5$), ж - 29-я линия, 2,5 об. ($\times 25$), з - 34-я линия, 3 об. ($\times 15$); и - 3,6 об. ($\times 11$), к - 4,2 об. ($\times 5$), л - 5 об. ($\times 4$); Мангышлак, Бесокты; сеноман [11]

1890; Schloenbachiidae Parona et Bonarelli, 1897; Placenticeratidae Hyatt, 1900; Engonoceratidae Hyatt, 1900).

Сравнение. От подотряда Harploceratina отличается отсутствием новообразованных умбиликальных лопастей.

З а м е ч а н и я. Раковина перисфинктин монорморфная, но в надсемействе Perisphinctaceae имеется небольшое число средне-позднеюрских гетероморф (семейство Spiroceratidae). Слабая скульптура характерна для большинства Desmocerataceae (при наличии пережимов) и наиболее молодых Hoplitaceae (семейство Placenticeratidae). У остальных скульптура четкая, часто грубая (ребра с различными типами ветвления, нередко

в сочетании с бугорками). Самое молодое семейство этого подотряда — Placentigeratidae демонстрирует ослабление скульптуры и значительные преобразования лопастной линии в ходе онтофилогенеза (умбиликальная лопасть обычно распадается на две новые лопасти, в силу чего утрачивается ее трехраздельность; в седле V/U закладывается боковая лопасть L, нетипичная для мезозойских аммоноидей).

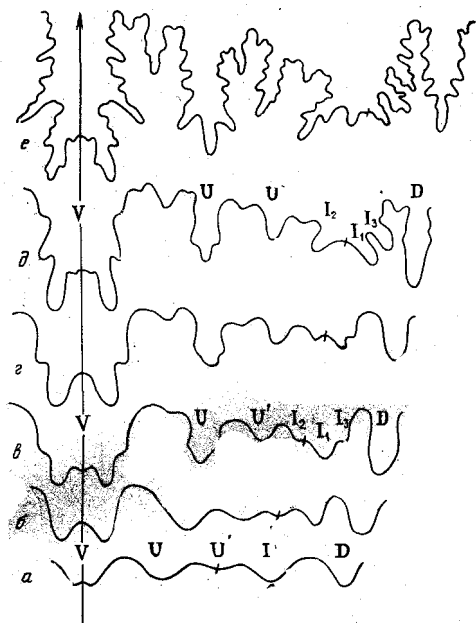


Рис. 7. Изменение лопастной линии в онтогенезе раковины *Planisphinctes ex gr. tenuissimus* (Siemiradzki); экз. № 1268: а — 2-я линия (×50), б — 2,2 об. (×33,5), в — 2,8 об. (×22,5), г — 3,2 об. (×20), д — 4,5 об. (×10), е — 6,2 об. (×4); Дагестан, сел. Датун; пограничные слои байоса и бата

Самое древнее надсемейство подотряда — *Stephanocerataceae* (рис. 9). При несомненном сходстве по характеру скульптуры с *Perisphinctaceae* оно отличается появлением новых элементов за счет деления внутреннего бокового седла, т. е. образованием дополнительных внутренних боковых лопастей. Такое развитие лопастей Шиндевольф назвал гетерохронным. Оно известно также у аптских *Deshayesitaceae* (подотряд *Ancyloceratina*). Гетероморфные перисфинктины изучались Шиндевольфом. У них наблюдается характерное для всех гетероморф упрощенное строение лопастной линии.

ПОДОТРИАД ANCYLOCERATINA WIEDMANN, 1966
(EMEND. BESNOSOV ET MICHAILOVA, 1983)

Диагноз. Преимущественно раннемеловые гетероморфные и дивергировавшие от них мономорфные аммонитиды с неустойчивой пятилопастной примасугурой (в начале первого оборота редуцируется лопасть U¹). Новые лопасти в онтогенезе гетероморф (надсемейство *Ancylocerataceae*) обычно не образуются (рис. 10), и общее число лопастей ограничено четырьмя (VUID). У мономорфных потомков прослеживаются три варианта возникновения новых элементов: у надсемейства *Douvilleicerataceae* — деление лопастей (U → U₁U₂ и I → I₂I₁), у надсемейства *Parohoplitaceae* — деление седла U/I (появление U¹, U²), у надсемейства *Deshayesitaceae* — деление седла I/D (появление I¹, I²...). Дорсальная лопасть трехраздельная или двураздельная (у некоторых мономорф). Умбиликальная лопасть преимущественно трехраздельная.

Формулы лопастной линии: (V₁V₁)UI(D₂D₁D₂); (V₁V₁)UU¹I(D₂D₁D₂); (V₁V₁)UU¹U²I(D₂D₁D₂); (V₁V₁)UU¹U²I(D₁D₁); (V₁V₁)UII¹(D₂D₁D₂); (V₁V₁)UII²I¹(D₂D₁D₂); (V₁V₁)U₁U₂I₂I₁(D₂D₁D₂).

Состав. Четыре надсемейства и восемь семейств (рис. 11): *Ancylocerataceae* Meek, 1876 (семейства *Bochianitidae* Spath, 1922; *Protancyloceratidae* Breistroffer, 1947; *Ancyloceratidae* Meek, 1876; *Heteroceratidae*

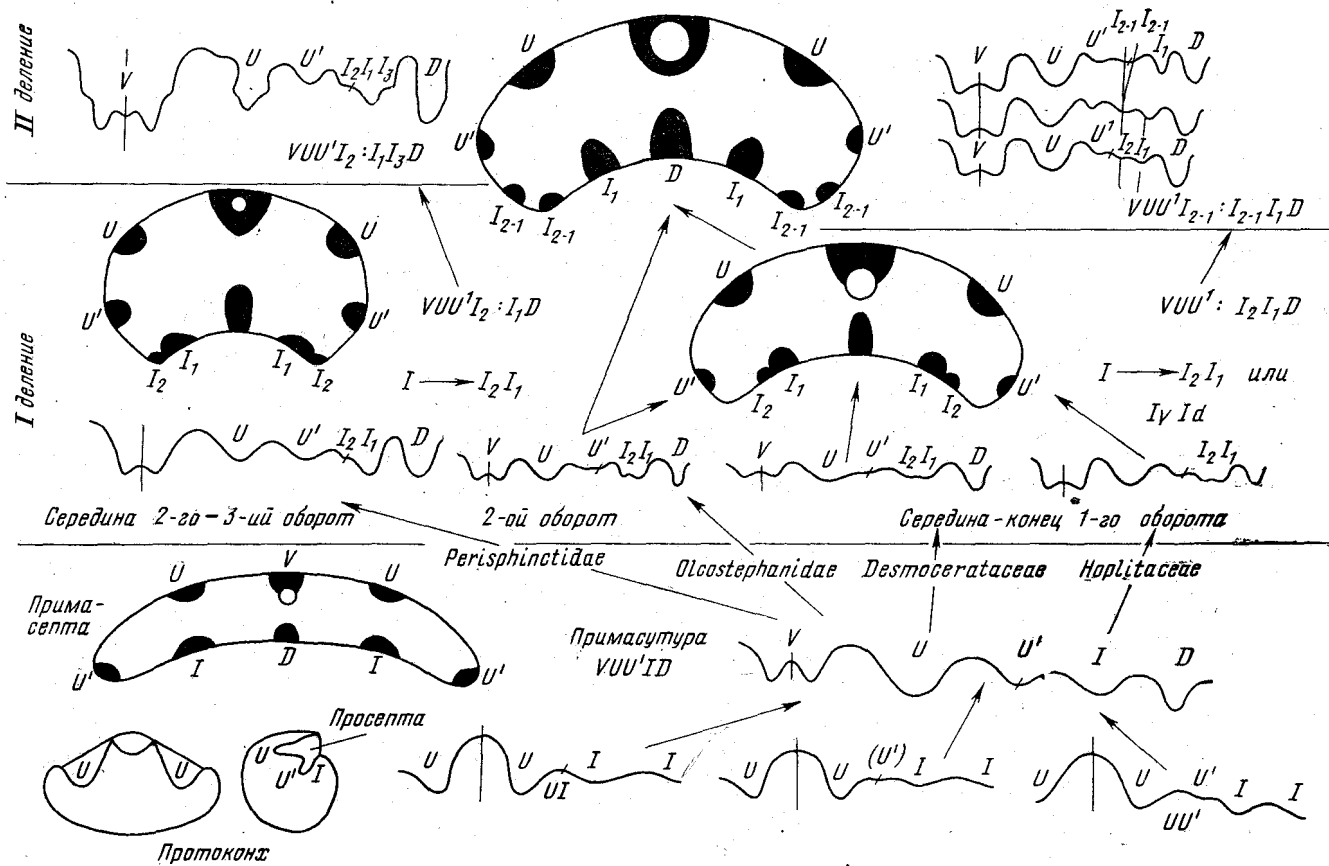


Рис. 8. Ранний онтогенез *Perisphinctaceae*, *Desmocerataceae* и *Hoplitaceae* [41]

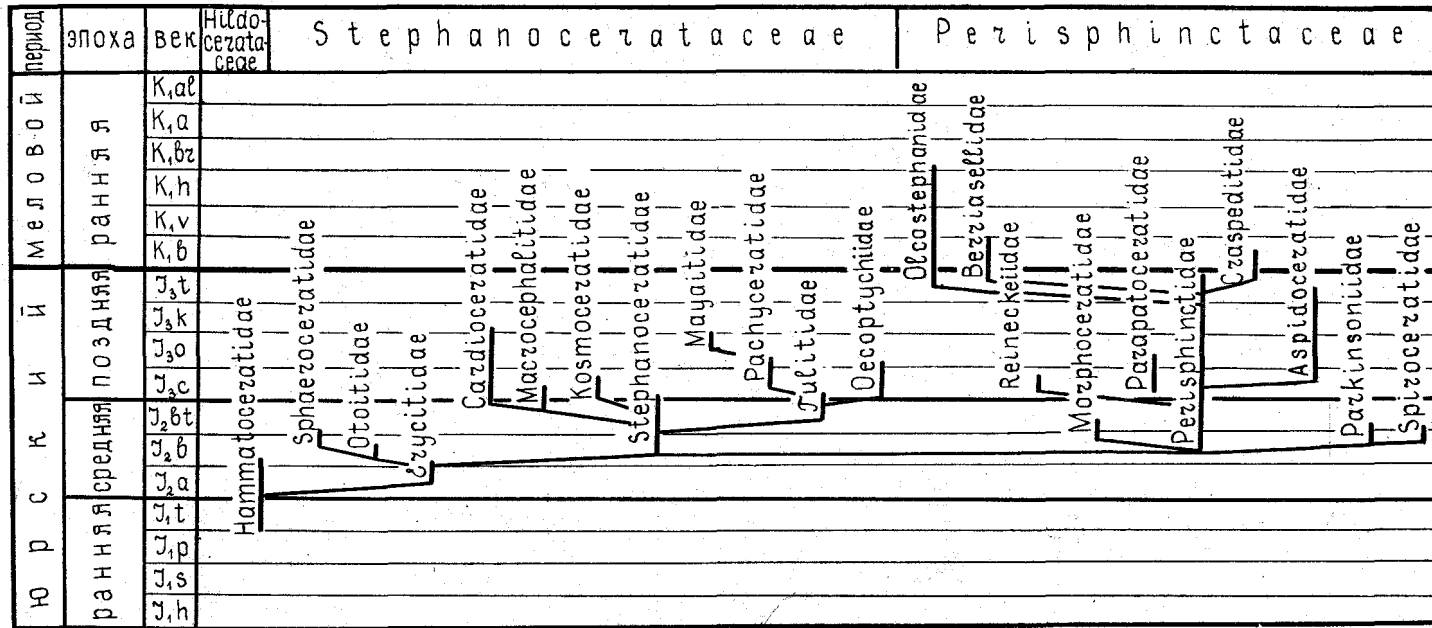


Рис. 9. Филогенетическая схема подотряда Perisphinctina (надсемейство Stephanocerataceae и Perisphinctaceae)

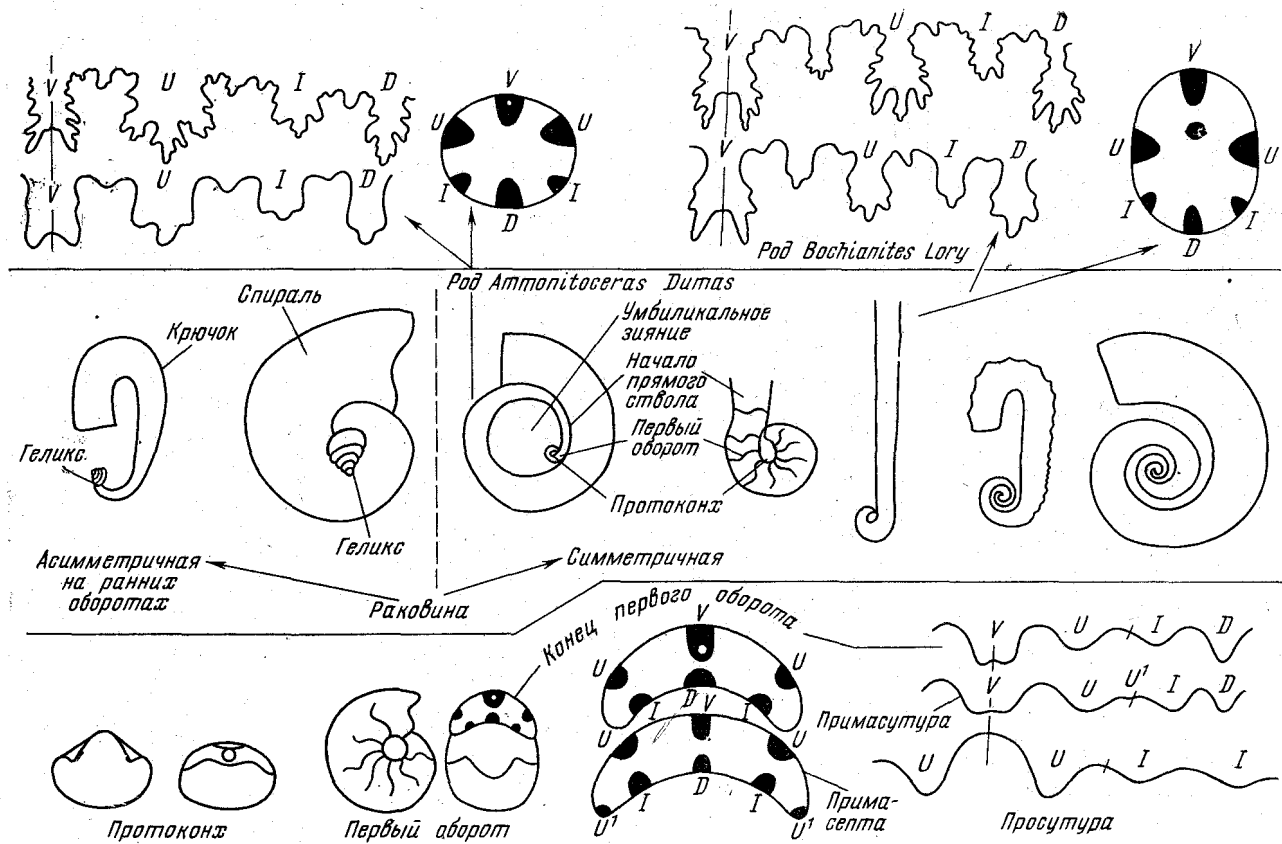


Рис. 10. Равный онтогенез надсемейства Ancylocerataceae [11]

Hyatt, 1900); Deshayesitaceae Stoyanow, 1949 (семейство Deshayesitidae Stoyanow, 1949); Parahoplitaceae Spath, 1922 (семейство Parahoplitidae Spath, 1922); Douvilleiceratataceae Parona et Bonarelli, 1897 (семейства Cheloniceratidae Spath, 1923; Douvilleiceratidae Parona et Bonarelli, 1897).

Сравнение. От описанных выше подотрядов отличается неустойчивой пятилопастной примасурой и формированием взрослой линии на основе четырех лопастей (VUID).

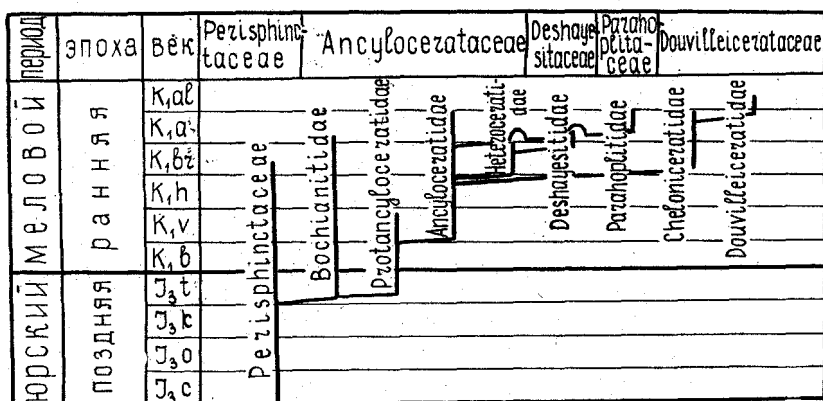


Рис. 11. Филогенетическая схема подотряда Ancyloceratina

Замечания. Гетероморфные Turrilitaceae и Ancylocerataseae большинством зарубежных исследователей рассматриваются среди литоцератид. С этим нельзя согласиться. При переходе от мономорфных аммонитов к гетероморфным (например, от Heteroceratidae к Deshayesitidae) наружная сторона сохраняет свою форму, а внутренняя подвергается полной перестройке. Поэтому строение лопастной линии на наружном участке раковины приобретает первостепенное значение. Резкое отличие наружных частей лопастной линии Ancylocerataseae и Turrilitaseae бесспорно. Для первого надсемейства характерны трехраздельная умбиликальная лопасть и отсутствие разрыва вентральной лопасти (медленное смещение сифона к вентральной стороне), для второго — двураздельная умбиликальная лопасть и разрыв брюшной лопасти (быстрое смещение и плотное прилегание сифона к брюшной стороне). Это признаки очень высокого (отрядного) ранга. Поэтому Ancylocerataseae отнесены к отряду Ammonitida, а Turrilitaseae — к отряду Lytoceratida.

* * *

Самые ранние аммонитиды — геттанг-синемюрские Psiloceratidae (подотряд Ammonitina) в строении раковины и развитии лопастной линии имеют много общего с филлоцератидами и ранними литоцератидами. От первых их отличает полное расчленение внутренней боковой лопасти, от вторых — возникновение в онтогенезе лопасти U² и не всегда U³ и последующих. Поскольку литоцератиды отделились от филлоцератид в начале юры, факт сохранения аммонитами новообразования умбиликальных лопастей однозначно указывает на их происхождение от Ussuritidae. Сходство между ранними аммонитидами и литоцератидами — сходство потомков одного и того же предка.

Аммонитины показывают разнообразные адаптации и в отличие от филлоцератид и мономорфных литоцератид широко освоили шельфы, предвосхитив большинство экологических типов раковин более поздних аммонитид. Видимо, среди аммонитин гетероморфы не возникали. Единственная находка плинсбахского Arcuceras Potonié, 1929 в действительности, видимо, представляла часть стебля морской лилии.

Аммонитины в течение ранней юры интенсивно дивергировали. Группировки родов в семейства и взаимоотношения семейств между собой оце-

ниваются по-разному. Более приемлемой представляется филогения, изложенная в «*Treatise...*» [25]. Менее приемлемой, с нашей точки зрения, является филогенетическая схема аммонитин, разработанная Шиндевольфом [21–23]. Хотя первая из них теоретически и допускает полифилетическое происхождение аммонитин, но фактически основана на прослеживании во времени изменений формы раковины и скульптуры. Схема Шиндевольфа базируется в основном на изучении одного признака — способа появления новых лопастей в онтогенезе и в отдельных случаях грешит нарушением хронологической последовательности, что прежде всего относится к оценке меры сходства аммонитин и литоцератин.

Ранее один из авторов [1] принял вслед за Зальфельдом [19] в качестве одного из важнейших признаков парное окончание дорсальной лопасти. Позднее Шиндевольф [24, 22] и В. П. Казакова [9] показали, что у одних и тех же родов *Hammatoceratidae* и *Graphoceratidae* дорсальная лопасть может оканчиваться двумя или тремя зубцами. Если не смешивать ложное трехраздельное окончание дорсальной лопасти, возникающее в результате асимметрии двузубчатой лопасти, с истинным, обусловленным образованием парных боковых зубцов, то окажется, что среди примерно 180 родов, отнесенных к подотрядам *Ammonitina* и *Harposceratina* (надсемейство *Sonniniaceae*, семейство *Graphoceratidae*), только пять — семь родов обладают трехраздельной дорсальной лопастью, причем все они являются позднетюрэмскими и ааленскими, т. е. нарушение этого признака наблюдается в исключительных случаях.

Подотряд *Harposceratina* происходит от аммонитин семейства *Hildoceratidae*, часть родов которых (*Pleydellia* и *Dumortieria*) приобретает трехраздельное окончание дорсальной лопасти и характеризуется новообразованием многочисленных умбиликальных лопастей. В эволюции подотряда намечаются три ствола. Первый ствол включает семейства *Graphoceratidae*, *Sonniniidae*, *Thambooceratidae* и *Clydoniceratidae*, для которых предлагается надсемейство *Sonniniaceae*. Для них характерно существование родов с дву- и трехраздельным окончанием дорсальной лопасти и смена этого признака в онтогенезе (например, *Clydoniceras*, *Clydoniceras*, *Delecticeras*, *Dorsestentia*) [22, рис. 201–203], а также нестабильность расчленения внутренней боковой лопасти. Надсемейство *Sonniniaceae* объединяет наиболее архаичные группы подотряда. Его ареал (несмотря на длительное существование надсемейства) начиная с позднего байоса сужается, ограничиваясь тропическим поясом, с миграциями отдельных родов в эпохи максимальных трансгрессий (например, *Clydoniceras* позднего бата).

Второй ствол — надсемейство *Harposcerataceae* происходит от *Graphoceratidae* и включает семейства *Strigoceratidae* и *Harposceratidae*, у которых внутренняя боковая лопасть не испытывает полного деления. *Aconoceratidae* с аналогичным типом деления внутренней боковой лопасти отнесены, исходя из хронологических соотношений к *Harposcerataceae*. В последнее надсемейство вслед за Шиндевольфом [22] включены позднемеловые *Oppeliidae*, онтогенез которых не изучен.

Семейство *Oppeliidae* происходит от *Strigoceratidae* и характеризуется полным расчленением внутренней боковой лопасти на две.

Третий ствол подотряда *Harposceratina* — надсемейство *Acanthocerataceae* скорее всего возникло от надсемейства *Harposcerataceae*. Взаимоотношения семейств в нем согласуются с представлениями Райта [25].

Подотряд *Harposceratina* обладал платиконовыми и оксиконовыми раковинами, адаптированными к активному плаванию. Судя по их нахождению в отложениях разнообразных бассейнов, в том числе и глубоководных, большинство харполоцератин вело пелагический образ жизни. Эта адаптация к относительно стабильной среде способствовала длительному существованию подотряда.

Предложенная схема харполоцератин близка к классификации «*Hammatocerataceae*» и «*Harposcerataceae*» Шиндевольфа [22]. Однако исключение из «*Harposcerataceae*» оппелиид на основании полного разделения внутренней боковой лопасти не согласуется с их близостью к *Strigoceratidae*.

Подотряд *Perisphinctina* происходит от *Hammatoceratidae*. Наиболее ранние его представители — *Erycitidae* (роды *Erycites* Gemmellaro и *Abbasites* Buckman) — нередко объединяются с этим семейством. Оригинальным признаком подотряда является потеря способности к образованию в онтогенезе новых умбиликальных лопастей U^2 и последующих. Новые лопасти в фило- и онтогенезе образуются путем полного разделения внутренней боковой лопасти и появления новых лопастей из седла между ее наружной и внутренней ветвями, а в некоторых случаях путем образования второй внутренней боковой лопасти — I^1 (гетерохронный способ по Шиндевольфу). Доли лопасти I в онто- и филогенезе могут занимать положение, аналогичное лопастям U^2 и I^1 ; при этом такое смещение происходит неоднократно в разных ветвях *Stephanocerataceae* и *Perisphinctaceae*. При формальной индексации этих лопастей по месту их положения во взрослой раковине, во-первых, теряется характерный признак подотряда, а во-вторых, создается возможность самых искусственных филогенетических построений, как, например, деление единого семейства *Perisphinctidae* на две «секции»: «*Perisphinctida*» и «*Pseudoperisphinctida*» [20], из которых последняя искусственно сближается со *Stephanocerataceae*, или объединение с последними паркинсонид, происхождение которых от ранних перисфинктид (*Leptosphinctinae* Arkell) прослежено практически непрерывно [2].

В отличие от хаплоцератин перисфинктины интенсивно дивергировали. Основной тип их раковин — ребристый серпентикон — был приспособлен к придонному образу жизни в гидродинамически активной среде. Перисфинктины широко расселялись в эпиконтинентальных морях юры и мела, терявших и вновь восстанавливавших свои связи. Это привело к формированию многих параллельных стволов со сходными адаптациями и соответственно со сходными признаками развития. В различных филумах также неоднократно осваивались другие среды и происходил переход к активному пелагическому и, возможно, планктонному образу жизни. Все это приводило к широкому развитию гомеоморфизма. Кроме того, среди перисфинктин весьма распространен диморфизм, настолько сильный, что ряды диморфных пар группируются не только в самостоятельные подроды и роды, но и включаются в разные подсемейства, а в случае образования гетероморфных раковин — в разные семейства, надсемейства и даже отряды (например, микроконхи *Pseudogarantiana* и *Strenoceras* и соответствующие им макроконхи *Apsoroceras* и *Spiroceras*). Все это изрядно затрудняет разработку филогенетической системы перисфинктин.

Принятая классификация *Stephanocerataceae* и *Perisphinctaceae* на уровне семейств мало отличается от систематики Аркелла [14, 25]. Неопределенным является положение *Tulitidae*, которые могут быть потомками *Morphoceratidae* и, следовательно, должны будут включаться в *Perisphinctaceae*. Часть гетероморф должна быть отнесена к *Perisphinctaceae*. Кроме *Spiroceratidae* (роды *Apsoroceras*, *Spiroceras*), рассматриваемых как макроконхи планоспиральных *Pseudogarantiana* и *Strenoceras* [2]), аналогичную пару образуют *Epistrenoceras* и *Sulcohamites* среди морфоцератид. К перисфинктацеям также, по-видимому, должен быть отнесен *Pararoceras* Spath. Титон-берриасские представители *Bochianitidae*, вероятно, тесно связаны с *Berriasellidae*.

В отличие от юрских предшественников и в сравнении с непосредственными голплитидными потомками надсемейство *Desmocerataceae* просуществовало длительное время (около 60—65 млн. лет) с небольшими отклонениями от основного морфотипа. Видимо, взаимоотношение комплекса признаков (форма, скульптура и каркас раковины — перегородка) оказалось оптимальным. Являясь постоянным компонентом меловых аммонитовых сообществ, *Desmocerataceae* тем не менее весьма редко играют в них ведущую роль.

Надсемейство *Desmocerataceae* разделяется на шесть семейств, из которых лишь одно (собственно семейство *Desmoceratidae*) существует практически на протяжении всего мела; семейства *Silesitidae* и *Holcodiscidae* приурочены к раннему мелу; преимущественно в позднем мелу

существовали *Kossmaticeratidae*, *Pachydiscidae* и *Muniericeratidae*. Широко распространено мнение о происхождении *Desmoscerataceae* от филлоцератид [16—18, 25, 29]. Менее распространено противоположное представление — о возникновении десмоцератацей от литоцератидных предков. Сравнительно недавно Райт [30] счел возможным связать *Desmoscerataceae* с *Narposcerataceae*. Имеются сторонники и полифилетического происхождения *Desmoscerataceae* [24].

Такие резкие различия во взглядах, безусловно, были следствием недостаточной изученности начальных стадий онтогенеза. Раннее разделение внутренней боковой лопасти в сочетании с другими признаками является надежным указанием на то, что предков десмоцератацей следует искать среди юрских надсемейств, обладавших разделенной внутренней боковой лопастью, трехраздельной пупковой лопастью, сходным строением дорсальной лопасти и тенденцией к образованию сутуральной лопасти. К таковым относятся перисфинктацей, которые скорее всего и являются предками десмоцератацей. От последних отделилось надсемейство *Norplitaceae*, которое унаследовало разделение внутренней боковой лопасти и способ образования сутуральной лопасти. Раннее разделение внутренней боковой лопасти и последующее неоднократное деление наружной ветви с обособлением и смещением в стороны то брюшного, то спинного элемента установлены у всех исследованных таксонов.

Самый молодой подотряд — *Ancyloceratina* появился в конце юры. Происхождение гетероморфных *Ancyloceratataceae* от *Perisphinctaceae* не является строго доказанным. Гетероморфные раковины в истории развития аммоноидей появлялись неоднократно. Позднетриасовые *Choristoceratidae*, юрские *Spiroceratidae*, меловые *Ancyloceratataceae*, *Turrilitaceae* и *Scaphitaceae* представляют собой обособленные, независимо развивающиеся группы. Наличие среди юрских перисфинктацей гетероморфных *Spiroceras*, *Parapatoceras* и близких к ним родов трактуется Видманном [28] как результат монофилетического развития (*Spiroceras* → *Metapatoceras* → *Parapatoceras* → *Infrapatoceras* → *Paracuaticeras* → *Acuaticeras*), хотя не менее вероятно независимое повторное возникновение гетероморфных перисфинктацей как в средней, так и в поздней юре. А поэтому, исходя из сказанного выше, нам представляется вполне возможным повторное возникновение в конце юры семейства *Vochianitidae*.

По сравнению с *Turrilitaceae* анцилоцератацей менее разнообразны, но у них спирально-плоскостной тип с несоприкасающимися оборотами получает максимальное развитие (семейство *Ancyloceratidae*). Рассеченность лопастной линии может достигать значительной сложности при наличии тех же четырех элементов (VUID).

Ancyloceratataceae — прогрессивная ветвь, давшая начало небольшим по объему, но весьма представительным группам мономорфных аммоноидей. Так, от семейства *Heteroceratidae* произошли мономорфные *Deshayesitaceae*, а *Ancyloceratidae* явились исходными для *Douvilleiceratataceae* и *Parahoplitaceae*. Все три названные надсемейства обладают неустойчивой пятилопастной примасутурой с последующей редукцией первой пупковой лопасти. Почти одновременный возврат к мономорфности отразился на перестройке внутренней части лопастной линии и привел к возникновению от двух различных гетероморфных семейств *Heteroceratidae* и *Ancyloceratidae* двух мономорфных надсемейств *Deshayesitaceae* и *Douvilleiceratataceae*. Каждому из них присущ особый тип морфогенеза лопастной линии (*Deshayesitaceae*: VUU⁴ID → VUID → VUII⁴D; *Douvilleiceratataceae*: VUU⁴ID → VUID → VU₁U₂I₂I₁D), что отражает параллелизм в их развитии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Безносов Н. В. К систематике юрских *Ammonitida* // Палеонтол. журн. 1960. № 1. С. 29—44.
2. Безносов Н. В., Кугузова В. В. Систематика паркинсонид (*Ammonitida*) // Палеонтол. журн. 1982. № 3. С. 41—52.
3. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Эволюция юрско-меловых аммоноидей // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 3. С. 733—737.
4. Безносов Н. В., Михайлова И. А. Высшие таксоны юрских и меловых *Phylloce-*

- ratida // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1984. Т. 59. Вып. 3. С. 82-91.
5. *Безносов Н. В., Михайлова И. А.* Высшие таксоны юрских и меловых *Lytocerotida* // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1985. Т. 60. Вып. 3. С. 100-113.
 6. *Догужаева Л. А., Михайлова И. А.* Сифон меловых гетероморфных аммоноидей // Докл. АН СССР. 1982. Т. 264. № 4. С. 965-968.
 7. *Догужаева Л. А., Михайлова И. А.* Ранний онтогенез меловых гетероморфных аммоноидей // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 5. С. 1233-1237.
 8. *Друшиц В. В., Догужаева Л. А.* Аммониты под электронным микроскопом. М.: Изд-во МГУ, 1981. 238 с.
 9. *Казанова В. П.* Результаты изучения некоторых тоарских, ааленских и нижнебайосских аммонитов из надсемейства *Hildocerataceae* Hyatt. М.: Изд-во МГУ, 1971. 108 с.
 10. *Михайлова И. А.* Типы просутуры и примасутуры меловых аммонитов // Палеонтол. журн. 1978. № 1. С. 78-93.
 11. *Михайлова И. А.* Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.
 12. Основы палеонтологии. Моллюски-головногие. Т. 2. М.: Госгеолтехиздат, 1958. 339 с.
 13. Основы палеонтологии. Моллюски-головногие. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР. 1962. 424 с.
 14. *Arkell W. J.* A classification of the Jurassic ammonites // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 3. P. 354-364.
 15. *Donovan D. T., Callomon J. H., Howarth M. K.* Classification of the Jurassic Ammonitina // Ammonoidea. L.; N. Y.: Acad. press, 1981. P. 101-155.
 16. *Douville H.* Une famille d'ammonites, les Desmoceratides: Essai d'une classification rationnelle, valeur et subordination des caractères // C. r. Acad. sci. 1916. V. 162. P. 369-373.
 17. *Grossouvre A.* Recherchés sur la Craie supérieur. 2. Paléontologie. Les ammonites de la Craie supérieur // Mem. carte géol. det. France. 1893. P. 264.
 18. *Roman F.* Les ammonites jurassiques et cretacees: Essai de genera. P., 1938. 554 p.
 19. *Salfeld H.* Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei Jura- und Kreide - Ammonoideen // Nachr. Ges. Wiss. Gottingen. Math.-phys. Kl. 1920. № 3. S. 449-467.
 20. *Schindewolf O. H.* Über die Ausgestaltung der Lobenlinie bei den Neoammonoidea Wdkd. // Centralbl. Mineral. Geol. und Paläontol. 1923. B. 24. C. 337-350.
 21. *Schindewolf O. H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten // Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-nat. Kl. 1962. № 8. S. 111-257.
 22. *Schindewolf O. H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten // Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-nat. Kl. 1963. № 3. S. 261-407.
 23. *Schindewolf O. H.* Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten // Abh. Akad. Wiss. und Lit. Math.-nat. Kl. 1968. № 3. S. 731-901.
 24. *Spath L. F.* A monograph of the Ammonoidea of the Gault // Palaeontogr. Soc. London. 1925. Pt 1. P. 1-72.
 25. Treatise on invertebrate paleontology. Pt L. Mollusca. 4. Cephalopoda. Ammonoidea. N. Y.; Lawrence: Geol. Soc. America; Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.
 26. *Wiedmann J.* Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). 1. Phylloceratina, Lytoceratina // Palaeontographica. A. 1962. B. 118. S. 119-237.
 27. *Wiedmann J.* Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen: Ein Überblick // Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl. 1966. B. 127. H. 1. S. 13-81.
 28. *Wiedmann J.* The heteromorphs and ammonoid extinction // Biol. Rev. 1969. V. 44. № 4. P. 563-602.
 29. *Wright C. W.* Notes on Cretaceous ammonites. 2. The phylogeny of the Desmocerataceae and Hoplitaceae // Ann. Mag. Natur. Hist. Ser. 12. 1955. № 92. P. 363-375.
 30. *Wright C. W.* Cretaceous Ammonoidea // The Ammonoidea. L.; N. Y.: Acad. press, 1981. P. 157-174.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологоразведочный нефтяной институт
Московский государственный университет

Поступила в редакцию
9.II.1990

BESNOV N. V., MIKHAILOVA I. A.

HIGHER TAXA OF THE JURASSIC AND CRETACEOUS AMMONITIDA

Arguments are given for the subdivision of the order Ammonitida into four suborders: Ammonitina Haytt, 1889 (emend. Besnosov et Michailova, 1983), Haploceratina Besnosov et Michailova, 1983; Perisphinctina Besnosov et Michailova, 1983; Ancyloceratina Wiedmann, 1966 (emend. Besnosov et Michailova, 1983). Phylogenetic relations of the taxa of the subordinal and superfamilial rank are suggested.