

УДК: 564. 534. 6.: 551.762.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ЮРСКИХ АММОНИТОВ ОХЕТОЦЕРАТИН (Ammonoidea, Oppeliidae)

М.А. Рогов

Рассмотрены вопросы систематики, филогении и эволюции юрского подсемейства аммонитов Ochetoceratinae (Oppeliidae). На основании строения лопастной линии и типа ее онтогенеза сделан вывод о происхождении охетоцератин от оппелиин (от рода *Paralcidia*). Выделены две группы видов — "древние" (с гладким килем) и "новые" (с зубренными им килем) охетоцератины. В различных филогенетических линиях охетоцератин наблюдается тенденция к постепенному увеличению высоты оборота и сужению умбилика.

Юрские аммониты охетоцератины (Ochetoceratinae Spath, 1928) — одно из наименее изученных подсемейств семейства Oppeliidae Bonarelli, 1893. Оно объединяет аммонитов с тремя или одним мелкозубренным килем, часто с бороздкой или, наоборот, поднятием в центре боковой стороны.

Это подсемейство принимается мной в составе следующих родов и подродов:

Trimarginites Roffier, 1909

Neocampylites Callomon, 1973 (= *Campylites* Rollier, 1922)

Fehlmanites Jarnet, 1951

Pseudocampylites Jeannel, 1951

Ochetoceras Haug, 1894 (с подродами *Ochetoceras* Haug, 1894, *Neoprionoceras* Spath, 1928, *Pseudocheioceras* Rogov (см. Рогов, в печати [5]), *Granulochetoceras* Geys, 1960)

Cubaochetoceras Arkell, 1957

Cymaceras Quenstedt 1887 (с подродами *Cymaceras* Quenstedt, 1887 и *Trochiskoceras* Schairer et Schlampp, 1991)

Suboxydiscites Poulton, 1988

После выхода в свет "Основ палеонтологии" [3] у нас и аналогичных справочников за рубежом [7, 8] подробная ревизия подсемейства Ochetoceratinae еще не проводилась, хотя за прошедшие годы в печати появлялись статьи, посвященные изучению представителей отдельных родов, и изредка рассматривались вопросы, связанные с эволюцией и систематикой [8, 12, 17]. Кроме того, изучались проявления диморфизма у охетоцератин [22, 23].

Существуют три точки зрения на происхождение охетоцератин. Согласно первой модели [14], основное внимание обращается на сходство морфологии раковины родов *Neocampylites* (Ochetoceratinae) и *Putealiceras*, *Pseudobrightia* (Hecticoceratinae, J₂ bt₂ — J₃ bj), вторая модель основана на близости *Ochetoceras* (Ochetoceratinae) и *Paralcidia* (Oppeliinae, J₂ bj — J₂ cl₃) [12]. Третья модель принимает возможность полифилиетического происхождения охетоцератин как от гектикоцератин, так и от оппелиин [7, 22].

Строение лопастной линии

Для систематики крупных таксонов у аммоноидей решающее значение имеет тип онтогенеза лопастной линии, в то время как внешняя морфология ра-

ковины служит для определения таксонов родовой группы. Соответственно вопрос о происхождении охетоцератин должен решаться на основе изучения особенностей онтогенеза лопастной линии. В юрских отложениях Русской платформы охетоцератины встречаются довольно редко и чаще всего представлены не целыми раковинами, а обломками, и поэтому проводить какие-либо исследования онтогенеза лопастной линии затруднительно или просто невозможно. Однако для охетоцератин, гектикоцератин и оппелиин онтогенез лопастной линии изучался О. Шиндевольфом [18], а для гектикоцератин Т.А. Ломинадзе [4, 5]. Для оппелиин характерно наличие большого количества умбиликальных лопастей (рис. 1, 3) и на взрослых стадиях лопастная линия приобретает следующую формулу: $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^5U^7:U^6U^4I_2I_1D$ (*Oxycerites* cf. *posterns* [16, с. 387]). У гектикоцератин лопастей обычно меньше и на внутреннюю боковую сторону может переходить лишь одна лопасть U⁵ (рис. 1, 2). Порядок образования новых элементов иной, лопастная линия на поздних оборотах имеет вид $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^4:U^3I_2I_1D$ (*Brightia* cf. *brightii* [17, с. 137]). При этом у гектикоцератин внутренняя боковая лопасть делится раньше, чем образуются новые умбиликальные лопасти, а у оппелиин и то и другое происходит одновременно или, наоборот, образование умбиликальных лопастей предшествует делению внутренней боковой лопасти. Правда, у оппелиин наблюдаются некоторые колебания в числе лопастей и минимальное их число у взрослых экземпляров вполне сопоставимо с таковым у гектикоцератин (например, у *Paralcidia tenuistriata lateumbilicata* на боковой стороне хорошо различимы лишь четыре умбиликальные лопасти [23, табл. 5, фиг. 1]).

Среди охетоцератин исследования онтогенеза лопастной линии в достаточном объеме проводились только у рода *Neocampylites* (рис. 1, 1), поскольку для *Ochetoceras* (*Neoprionoceras*) *villersi* [18] были изображены только самые ранние стадии онтогенеза. У представителей этого рода лопастная линия во взрослом состоянии неотличима от лопастной линии оппелиин и имеет формулу $(V_1V_1)UU^1U^2U^3U^5:U^4I_2I_1D$ (*Neocampylites delmontanus* [18, с. 404]), но при этом наблюдается раннее деление внутренней боковой лопасти. У потомков *Neocampylites* — рода *Ochetoceras* может быть еще больше лопастей (так, на ри-

сунке лопастной линии *Ochetoceras canaliculatum* [13, рис. 147] хорошо различимы шесть умбиликальных лопастей на наружной стороне).

Исходя из этих данных, можно считать, что предками охетоцератин являлись оппелиины. Об этом же свидетельствуют отличия во внешней морфологии раковины наиболее древнего рода охетоцератин *Trimarginites* (стреловидное поперечное сечение у взрослых раковин и присутствие трех килей) от гектикоцератин при относительной близости его к вероятному предку охетоцератин - роду *Paralcidia*, хотя окончательную точку в этом вопросе ставить еще рано.

Объединение охетоцератин в одно семейство с глохидератинами [1, 12, 25], проведенное на основании сходства онтогенетического изменения формы раковины и ее скульптуры, невозможно из-за различного типа онтогенеза лопастной линии [6].

По морфологии раковины и времени существования среди охетоцератин можно выделить две группы — "древние" (средний келловей - поздний оксфорд) и "новые" (ранний оксфорд - ранний титон) (рис. 2).

Для "древних" охетоцератин характерно наличие трех незазубренных килей, а у "новых" охетоцератин или имеется один зазубренный, или волнистый киль, или три кия, средний из которых также зазубренный. Количество килей в пределах одного рода может быть непостоянным (таблица).

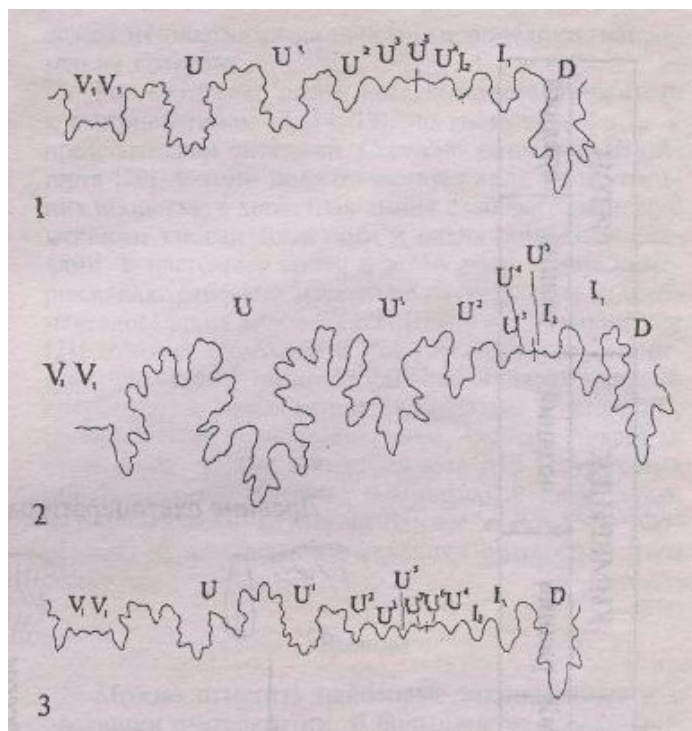


Рис. 1. Лопастные линии: 1 — охетоцератин *Neocampylites delmontanus*, при высоте оборота 4,3 мм, по [18]; 2 — гектикоцератин *Brightia (Brightia) cf. brightii*, при диаметре раковины 19 мм, по [17]; 3 — оппелиин *Paralcidia tenuistriata*, при высоте оборота 5,4 мм, по [18]

Сравнение родов и подродов внутри подсемейства *Ochetoceratinae* по форме раковины и ее скульптуре

Название	Сечение	Зазубренность кия (зазубренный — 1, незазубренный — 0)	Количество килей	Боковая бороздка	Ребра в верхней части боковой стороны	Ребра в нижней части боковой стороны
<i>Trimarginites</i>	высокоовальное	0	3	нет	направленные назад	отсутствуют
<i>Fehlmanites</i>	то же	0	3	нет	серповидные	то же
<i>Neocampylites</i>	овальное	0	3	нет	то же	наклоненные вперед
<i>Pseudocampylites</i>	то же	0	2	нет, но имеется валик	то же	то же
<i>Cubaochetoceras</i> ¹	высокоовальное	0		хорошо выражена	серповидные или радикальные, имеются вставные ребра	то же
<i>Ochetoceras (Ochetoceras)</i>	стреловидное или высокоовальное	1	3 или 1	то же	серповидные, частые	то же
<i>O. (Neoprioceras)</i> ²	высокоовальное	1	3	слабо выражена	серповидные или радиальные	радиальные
<i>O. (Granulochetoceras)</i>	стреловидное	1	1	хорошо выражена	серповидные, часто с бугорками в месте ветвления	наклоненные вперед
<i>O. (Pseudochetoceras)</i>	овальное	1	3	то же	радиальные или наклоненные назад	радиальные или отклоненные вперед
<i>Cymaceras</i>	стреловидное	1	1	на ее месте имеется ряд бугорков	серповидные	наклоненные вперед
<i>Suboxydiscites</i>	то же	1	3 или 1	слабо выражена	наклоненные назад или радиальные	радиальные или наклоненные вперед

Примечание, ¹ Типовой вид был выделен В.Дж. Аркеллом [7]. Поскольку для многих *Cubaochetoceras* характерно наличие трех незазубренных килей [21], то мне показалось целесообразным оставить в внутри рода *Cubaochetoceras* лишь эти формы, остальные отнести к *Ochetoceras*.

² Л. Спэт [19] при описании этого рода не указал видовой состав и в качестве описания лишь указал на наличие, в отличие от *Trimarginites*, зазубренного кия. Отнесение данного таксона в качестве подрода к роду *Neocampylites* [10] из-за зазубренного кия у *Neoprioceras* невозможно.

ловья [16]. Почти одновременно с ним появился род *Neocampylites* (один спорный экземпляр известен также из среднего келловья Мадагаскара [11]) с характерными серповидными ребрами в верхней части оборота и слегка наклоненными в сторону устья ребрами в нижней части боковой стороны (рис. 1). От *Neocampylites* в раннем оксфорде отделяются три самостоятельных филогенетических ствола: 1) *Pseudocampylites*, у которых образуется валик в середине боковой стороны¹ 2) *Fehlmanites* (возможно, являющийся потомком *Trimarginites*, поскольку у этих аммонитов отсутствуют ребра в нижней части боковой стороны), и 3) *Ochetoceras* (*Neoprionoceras*), которые стали первыми представителями "новых охетоцератип". А. Жанне [16] указывает на находки представителей последнего таксона и в верхнекекелловейских отложениях, но изображенные им экземпляры имеют плохую сохранность, и ни зазубренность килля, ни боковая бороздка, являющиеся характерными признаками рода *Ochetoceras*, не видны на приведенных фотографиях. От *O. (Neoprionoceras)* в раннем оксфорде возникают первые *Ochetoceras* s. str. с серповидными ребрами в верхней части оборота, а также формы с более грубой скульптурой и более низкими оборотами — подрод *O. (Pseudochetoceras)* (рис. 2). Скорее всего, последние средне оксфордские представители *Neocampylites* дали начало эндемичному верхнеоксфордскому мексикано-кубинскому роду *Cubaochetoceras*. Он объединяет довольно разнообразные формы, общим признаком которых можно считать хорошую выраженность трех килей, средний из которых может быть зазубренным или незазубренным [24]. Поскольку виды с зазубренным килем неотличимы от *Ochetoceras*, то предлагается сохранить название *Cubaochetoceras* только за аммонитами с гладким килем.

Новый этап эволюции охетоцератин приходится на ранний кимеридж. У некоторых представителей рода *Ochetoceras* (подрод *Granulochetoceras*) появляются редкие бугорки в местах ветвления ребер, а киль становится волнистым (рис. 2); они скорее всего являются потомками *O. (O.) semimutatum* (Fontannes, 1879), у которых уже имеются утолщения в местах ветвления ребер, но киль не волнистый; во всяком случае тесная связь представителей этого подрода с *Ochetoceras* s. str. не вызывает сомнений [15]. Именно от гранулохетоцерасов происходят представители рода *Cymaceras* (с подродом *Trochiskioceras*), у которых боковая бороздка превращается в ряд бугорков, а киль приобретает сложноволнистую форму. В позднем кимеридже появляется род *Suboxydiscites*, для которого характерны узкое, стреловидное сечение, очень узкий пупок грубые, наклоненные в сторону от устья ребра в верхней части боковой стороны, что

делает их похожими на некоторый оппелиин, например на *Oxyerites*.

Род *Oxydiscites*, рядом исследователей относимый к охетоцератинам [7, 14, 19], по-видимому, ближе к представителям оппелиин. Согласно данным Г. Швейгерта [20], у этого рода отсутствует киль на внутренних оборотах, а лопастная линия слаборассеченная, с мелкими узкими лопастями и очень широкими седлами. В настоящее время к этому роду, кроме кимериджских, отнесено несколько оксфордских и верхнекекелловейских видов [21]. Г. Швейгерт с соавторами [21] относят *Oxydiscites* к Phlycticeratinae на основании присутствия на некоторых экземплярах хорошей сохранности продольной скульптуры ("strigate"), свойственной фликтцератинам. Однако подобная скульптура может присутствовать и у безусловных представителей оппелиид (например, у *Lunuloceras*), морфологически *Oxydiscites* близки к *Paralcidia* (Orpeliinae) и, по-видимому, являются потомками этого рода.

Выводы

Можно отметить некоторые закономерности в эволюции охетоцератин. В большинстве эволюционных линий как на родовом, так и на видовом уровне фиксируется тенденция к сужению умбилика и увеличению высоты оборота (например, она хорошо заметна в линии *Neocampylites* - *Ochetoceras* (*Neoprionoceras*) - *Ochetoceras* (*Ochetoceras*)).

Первый всплеск родообразования в раннем Оксфорде, по-видимому, связан с почти полным вымиранием морфологически и, вероятно, экологически близких к ним гектикоцератин. Сокращение разнообразия (вернее, скорости родообразования) и ареалов охетоцератин в конце оксфордского времени могло зависеть от похолодания, которое отмечается для Среднерусского моря в это время [2], но, возможно, затронуло и другие акватории Северного полушария. Следующий пик увеличения разнообразия приходится на ранний кимеридж когда были реализованы новые морфологические типы с волнистым килем (короткоживущие *Ochetoceras* (*Granulochetoceras*) и *Cymaceras*). В позднем кимеридже, возможно, из-за бурного развития представителей подсемейства *Strebilitinae*, скорость вымирания у охетоцератин опять возрастает и (что связано, по-видимому, с обострением конкуренции в тепловодных акваториях) является единственным среди охетоцератин (и представителей подотряда *Haploceratina* вообще!) холодолюбивый род *Suboxydiscites* (рис. 2), находки представителей которого неизвестны южнее Тимана. В конце раннего титона охетоцератин вымирают, не давая начала новым группам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Безносков Н.В., Мумма В.В. Верхнеюрские аммонитиды и черные сланцы Центральной Азии. М., 1995. 123 с.
2. Киселев Д.Н. Относительные палеотемпературные изменения в Среднерусском море келловей-оксфордского

времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 3. М., 1998. С. 96-105.

3. Крымгольц Г.Я., Кахадзе И.Р. Надсемейство *Haploceratidae* // Основы палеонтологии. Моллюски головоногие И. М., 1958. С. 82-85.

¹Возможно, этот род следует считать синонимом *Neocampylites*.

4. Ломинадзе Т.А. Филогенетические связи гектикоцератин // Изв. АН ГрузССР. Сер. биол. 1980. Т. 6. № 5. С. 448-455.
5. Ломинадзе Т.А. Келловейские аммонитиды Кавказа, Тбилиси, 1982. 272с.
6. Rogov M.A. Охетоцератины европейской части России // Юра Русской платформы. М, (В печати).
7. Arkell W.J., Kummel B, Wright C. W. Mesozoic Ammonoidea // Treatise on invertebrate paleontology. Pt. V. Mollusca 4. Cephalopoda. N. Y., 1957. P. 80-490.
8. Basse E. Ammonoidea // Traite de Paléontologie. T.H. Paris, 1952. P. 581-688.
9. Cariou E., Elmi S, Mangold C. *Securisites* nov. gen. (Ammonitina, Jurassique) et sa position phylogenetique au sein de la famille des Oppeliidae: un exemple d'evolution iterative // C.R. Acad. Sci. Paris. 1992. Sér. 2. T. 315. P. 1267-1273.
10. Christ H. Über *Campylites* und *Trimarginites* (Ammonoidea, Jura) // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 1961. Bd 111. H.3. S. 274-325.
11. Collignon M. Atlas du fossiles caractéristiques de Madagascar. Fasc. 2. (Bathonien-Callovien). 1959. pl. VII—XXXIIH.
12. Donovan D.T., Callomon J.t., Howarth M.K. Classification of the Jurassic Ammonitina // The Ammonoidea. The Systematics Association Special Vol. 18. London, N. Y., 1981. P. 101-156.
13. Dorn P. Die Ammoniten fauna des untersten Malm der Frankenalb. II. Die Aspidoceraten // Palaeontographica. 1931. Bd LXXIV. Lief. 1-3, S.1-92 (67-158).
14. Elmi S. Le Lias supérieur et le Jurassique Moyen de l'Ardèche. Deuxieme partie. Contribution a la connaissance des Oppeliidae du Jurassique Moyen // Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1967. N 19. Fasc. 3. P.509-845.
15. Geyer O.F. Über *Oxydiscites* Daqué. Ein Beitrag zur Kenntnis der Ochetoceratinae (Cephal. Jurass.) // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1960. H. 9- S. 417—425.
16. Jeannot A. Stratigraphie und Paläontologie des oolithischen Eisenerzlagern von Herznach und seiner Umgebund // Beitr. Geol. Schweiz., Geotechnische Serie. 1951. Bd.5. Lief 13. S.1-250.
17. Palframan D.F.B. Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt) // Int. Union of Geol. Sci. Ser. A. 1969. N 1. P. 126-154.
18. Schindewolf O. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. III // Akad. Wiss. Liter. Abh. Math.-Natur. Kl. 1963. N 6. S. 263(289)-406(432).
19. Schlamp V. Die Ochetoceratinae-faszinierende Ammoniten-Gruppe aus dem Malm // Fossilien. 1992. Hft. 2. S. 113-119.
20. Schweigert G. Neues über *Oxydiscites* Daqué (Oberjura, Ammonitina, Streblitinae) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B. 1995. Nr.232. 13 S.
21. Schweigert G., Atrops F., Benetti A. et al. The ammonite genera *Oxydiscites* Daqué 1934 and *Sphaerodomites* Rollier 1909 (Strigoceratidae, Middle-Late Jurassic) // Profil. 1999. Bd.16. P.57-71.
22. Spath L.F. Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of the Kachh (Cutch). Pt. II. // Paleont. Indica. N.S. 1928. Vol. 9 Mem. N 2. P. 73-161.
23. Westermann G. Ammoniten-Fauna und Stratigraphie des Bathonien NW-Deutschland // Geol. Jb. Beih. 1958. Hft. 32. 103 S.
24. Wierzbowski A. Oxfordian ammonites of the Pinar del Rio Province (Western Cuba); their revision and stratigraphical significance // Acta geol. pol. 1976. Vol.26. N 2. P. 137-260.
25. Ziegler B. Über Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei "Oppelien" des Oberes Juras (Ammonoidea: Haploceratacaea) // Stuttg Beitr. Naturk. Ser. B. 1974. Nr. 11. 43 S.

Поступила в редакцию 01.10.99

Московский государственный университет

PHYLOGENETIC RELATIONS WITHIN JURASSIC OCHE TOCERATINAE
(AMMONOIDEA, OPPELIIDAE)

M.A. Rogov

The problems of systematics, phylogeny and evolution of the Jurassic ammonoids of subfamily Ochetoceratinae (Oppeliidae) are considered. On the basis of a structure of the suture and its ontogeny the conclusion about an origin of Ochetoceratinae from Oppeliinae (ancestral genus *Paralcidia*) is made. Two groups among Ochetoceratinae ("ancient" with smooth kiel and "new" with weakly serrated kiel) are separated. There are increase of whorl height and narrowing of umbilicus in phylo-genetic branches of this subfamily.