

Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ  
СТРАТИГРАФИЯ  
АСТРОБИОЛОГИЯ

*К 80-летию академика А.Ю. Розанова*

Москва  
ПИН РАН  
2016

УДК 564.53

## **ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ АММОНОИДЕЙ: РОЛЬ ПАРАЛЛЕЛЬНОГО РАЗВИТИЯ**

**Т.Б. Леонова**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
tleon@paleo.ru*

В статье рассмотрены различные варианты параллельного развития у аммоноидей по трем основным группам признаков: форме раковины, скульптуре и лопастной линии. Проанализированы различные типы параллельного развития в прогрессирующих и деградирующих филогенетических линиях, случаи синхронного и асинхронного параллелизма. Обсуждена роль этих явлений для систематики группы.

Система аммоноидей разрабатывается уже более двух веков. Для палеозойской части этой группы наибольший прогресс был достигнут в середине прошлого века. В.Е. Руженцев (1960) сформулировал основные принципы естественной систематики: хронологический, гомологический, онтогенетический, принцип основного звена и хорологический. Эти критерии с успехом не только применяются, но и развиваются многими современными палеонтологами. В целом для последователей естественной систематики при работе с таксонами предпочтителен линнеев подход – «не признак определяет род, а род определяет признак». Этот подход полагает, что «классифицируемое нами множество обладает внутренней структурой, подлежащей выявлению и описанию системой, так что объективность и естественность создаваемой системы признается более важной, чем простота и надежность диагнозов ее таксонов» (Расницын, 1990, с. 5). И о роли признаков: «...фиксация таксономической (ранговой) значимости признака – не более чем искусственный прием, упрощающий работу систематика в условиях недостатка данных о собственной структуре классифицируемой совокупности» (Расницын, 1990, с. 9). Изучение явлений параллелизма в развитии многих структур

особенно ярко демонстрирует, что признак сам по себе значит очень немного для построения системы.

Как и во всех других группах организмов, при выделении таксонов надвидового ранга у аммоноидей возникает целый ряд сложностей. До сих пор дискутируются вопросы реальности высших таксонов, их целостности, структуры и организации (Черных, 1986; Шиманский, 1990; Марков, Наймарк, 1998). Как показывает практика, таксономическая категория или ранг в некоторой степени субъективны, иногда они присваиваются разным группам организмов в зависимости от того уровня знаний и информации, какими владеет исследователь. Для обоснования общности и степени автономности отдельной группы особенно важно применение результатов исследования морфогенеза, выяснение общих направлений в развитии и сугубо специфических деталей, поскольку только их сочетание может создать то уникальное единство, которое и является реальным воплощением высших таксономических категорий.

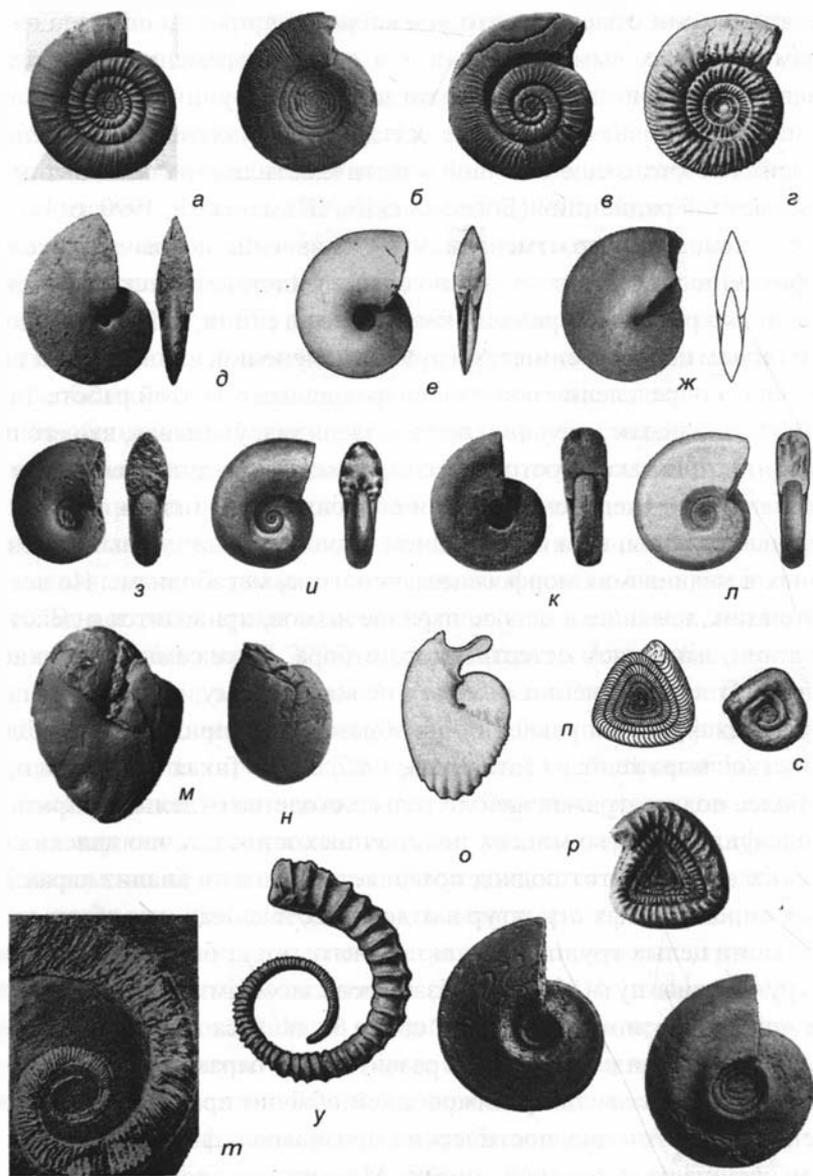
Система палеозойских аммоноидей постоянно изменяется и дополняется не только появляющимися новыми данными, но и вследствие применения новых подходов. В настоящее время подкласс *Ammonoidea* включает десять (Leonova, 2002) или девять (Шевырев, 2006) отрядов. Отряды *Anarcestida*, *Tornoceratida*, *Clymeniida*, *Goniatitida*, а также *Praeglyphioceratida* и *Prolecanitida* (Leonova, 2002) или *Medlicottiida* – по версии Шевырева (2006) были палеозойскими, оставшиеся четыре: *Ceratitida* (преимущественно мезозой), *Phylloceratida*, *Lytoceratida* и *Ammonitida* существовали в мезозое. Аммоноидеи являются классической группой вымерших животных, которая вот уже полтора века служит модельным объектом, на котором хорошо прослеживаются многие явления эволюционного процесса. Для палеозойских аммоноидей изучены многочисленные гетехронии: ускорение и запаздывание в развитии отдельных структур, изменение направления развития, мозаичность (Леонова, 2014; Leonova, 2015); явления варибельности (Леонова, 2016). В данной работе основное внимание уделяется разнообразным параллелизмам, которые необычайно широко распространены во всех отрядах аммоноидей. Выявление причин и направлений этих процессов дает новые возможности и для решения проблем систематики.

Специальной работой, посвященной явлениям параллелизма среди ископаемых цефалопод, была статья Б.И. Богословского и В.Н. Шиманского (1990). Они рассмотрели множество проявлений «повторения» и «копирования» среди представителей двух подклассов, наутилоидей и аммоноидей. Авторы использовали термин «конвергенция», считая его наиболее общим в описании проявления сходства, как среди близкородственных, так и далеких по происхождению организмов, объединяя им такие понятия как параллелизмы, гомеоморфия и собственно конвергенция. В основном это были примеры появления одних и тех же или очень близких признаков в двух подклассах головоногих. Связывая конвергентное развитие с меняющимися жизненными

обстановками, они отмечали, что усиление этих процессов предшествовало периодам массовых вымираний, «в эти отрезки времени возникала ситуация «напряженности» в биосфере, когда разные группы приспосабливались к измененным условиям жизни, не всегда благоприятным. Появление «подражателей» говорит о еще большей пластичности организмов, о способности групп к быстрой радиации» (Богословский, Шиманский, 1990, с. 14). Авторы совершенно справедливо отмечали, что эти явления необычайно усложняют классификацию и затрудняют установление филогенетических связей.

Оценивая критерии параллелизма и конвергенции, Л.П. Татаринев (1987) пишет о тесном переплетении тех и других изменений, что затрудняет возможность четкого определения понятия «параллелизм». В этой работе Татаринев дает наиболее близкое мне понятие параллелизма, указывая, что его проявления в «одних признаках постоянно сопровождаются дивергенцией в других. Сходство при параллельном развитии объясняется не только простой общностью происхождения, но и проявлением в эволюции латентных потенциалов, заложенных в механизмах морфогенеза, генотипе, метаболизме. Но все латентные потенциалы, лежащие в основе параллелизмов, приводятся в действие, как мы полагаем, давлением естественного отбора. Даже самые глубокие параллелизмы идут в направлении отбора, а не вопреки ему; внутренние потенциалы лишь канализируют направления преобразований, придавая им сходное фенотипическое выражение» (Татаринев, 1987, с. 86). Такая трактовка представляется более полно отражающей не только сходство отдельных признаков, но и подобие филогенеза во многих родственных и достаточно далеких филогенетических линиях. Этот подход позволяет проводить анализ параллельного развития определенных структур в отдельных таксонах или общее направление эволюции целых групп, в результате чего, могут быть более реалистично реконструированы пути морфогенеза в подклассе аммоноидей. При рассмотрении «сходства» и «повторений» среди подкласса аммоноидей мы будем использовать термин параллельное развитие или параллелизм.

Параллельное развитие у аммоноидей обычно проявляется по одной из трех основных групп диагностических признаков – форме раковины, скульптуре и структуре лопастной линии. Многие, но далеко не все, примеры параллелизмов формы раковины продемонстрированы на рис. 1. Примеры параллельного развития раковины столь многочисленны, что мы смогли продемонстрировать лишь отдельные иллюстрации к наиболее ярким, маргинальным проявлениям этих характеристик. Наиболее «обычные» морфотипы палеозойских аммоноидей, как например, пахиконовые или дисконовые, умеренно инволютные или умеренно эволютные раковины, на рисунке не показаны. Очень эволютную, офиоконовую форму (рис. 1, а–э) можно наблюдать во всех отрядах на всем протяжении существования подкласса от раннего девона и до конца мела, которая характерна как для «экзо-



**Рис. 1.** Параллелизмы формы раковины у представителей разных отрядов аммонойд. Офиоконовые: *a* – отр. Clymeiida, *Platyclymenia annulata richteri* Wedekind, верхний девон, фамен; *b* – отр. Goniatitida, *Eoithinites kargalensis aktubensis* Ruzhencev, нижняя пермь, артинский ярус; *v* – отр. Ceratitida, *Paracelites elegans* Girty, средняя пермь, роуд; *z* – отр. Ammonitida, *Bigotites petri* (Nicolesco), средняя юра, байос.

Линзовидные: *d* – отр. Gephuroceratida, *Carinoceras menneri* G. Ljaschenko, верхний девон, франский ярус; *e* – отр. Ceratitida, *Carnites floridus* (Wulfen), верхний триас, карний; *ж* – отр. Ammonitida, *Saynella clypeiformis* (d'Orbigny), нижний мел, готерив.

Дарэлитовые: *з* – отр. Prolecanitida, *Daraelites pamiricus* Toumanskaya, нижняя пермь, кунгур; *и* – отр. Phylloceratida, *Rhacophyllites neourensensis* (Quenstedt), верхний триас, норий.

Проноритовые: *к* – отр. Prolecanitida, *Neopronorites carboniferous* (Karpinsky), верхний карбон, гжель; *л* – отр. Ammonitida, *Neolissoceras grasianum* (d'Orbigny), верхняя юра, титон.

тического» отряда климений, характеризующихся дорсальным положением сифона, так и для многих гониатитид, цератитид, а также юрско-меловых аммонитид и литоцератид. Также достаточно часто возникал противоположный морфотип – линзовидной, совершенно инволютной раковины с приостренной вентральной стороной (рис. 1, *д-ж*). Подобная форма раковины наблюдается у отдельных представителей почти всех отрядов, начиная с эйфельских агониатитид и кончая меловыми аммонитами. Очень специфическая форма раковин, характерная для каменноугольно-пермских дарэлитид (отр. *Prolescanitida*), повторяется у некоторых представителей мезозойских *Phylloceratida* (рис. 1, *з-и*). Характерная для проноритид (также отряд *Prolescanitida*) форма с уплощенными боковыми сторонами известна и у мезозойских *Ammonitida* (рис. 1, *к-л*). Наиболее интересны примеры параллелизмов, повторяющих «неправильные», искаженные спирали. Сердцевидным последним оборотом характеризуются раковины представителей одного подотряда *Cyclolobina* (отряд *Goniatitida*, пермь): роды *Cardiella* и *Hyattoceras* и более далеких мезозойских аммоноидей, например, род *Cyrtosiceras* (отр. *Ammonitida*) (рис. 1, *м-о*). Появление раковин с треугольным навиванием (хотя бы на начальных оборотах) происходило неоднократно в истории группы, у фаменских климений, каменноугольных гониатитов и триасовых цератитов (рис. 1, *н-с*). Ротоконовые раковины с оттянутым умбиликальным краем появлялись в истории группы также несколько раз, наиболее характерны они для позднепермских цератитов (сем. *Agaxoceratidae*), но известны отдельные примеры и среди каменноугольных гониатитов (рис. 1, *ф-х*). Развернутые или неплотно свернутые спирали характеризовали как самых первых представителей подкласса в конце раннего девона, так и некоторых мезозойских гетероморф (рис. 1, *м-у*). Даже такой краткий обзор показывает широчайшее распространение параллельного развития формы раковины.

Кроме сходства конкретных форм, параллелизмы хорошо прослеживаются в общей направленности изменения раковины внутри отдельных филогенетических ветвей. Таких направлений несколько. Для одних групп характерно развитие в сторону увеличения инволютности *Propopanoceras* →

Сердцевидные: *м* – отр. *Goniatitida*, *Cardiella amygdala* Leonova, нижняя пермь, кунгур, *н* – отр. *Goniatitida*, *Hyattoceras geinitzi* Gemmellaro, средняя пермь, ворд; *о* – отр. *Ammonitida*, *Cyrtosiceras macrotelus* (Oppel), верхняя юра, Золенгофенские сланцы.

С треугольным навиванием: *п* – отр. *Clumeiida*, *Soliclymenia paradoxa* (Munster), верхний девон, фамен, *р* – отр. *Goniatitida*, *Trigonogastrioceras uralicum* Librovitch, средний карбон; *с* – отр. *Ceratitida*, *Indoceltites trigonalis* Diener, средний триас, ладин.

Развернутые: *т* – отр. *Agoniatitida*, *Anetoceras arduennense* (Steininger), нижний девон, эмс; *у* – отр. *Lytocerotida*, *Spiroceras bifurcati* (Quenstedt), средняя юра, байос.

Ротоконовые: *ф* – отр. *Goniatitida*, *Tectirectites hodsoni* Ruzhencev et Bogoslovskaya, нижний карбон, башкир; *х* – отр. *Ceratitida*, *Araxoceras latum* Ruzhencev, верхняя пермь, чансин.

Источники иллюстраций: Treatise on invertebrate paleontology, 1957; Богословский, 1969; 1971; Николаева, Богословский, 2005; Furnish et al., 2009.

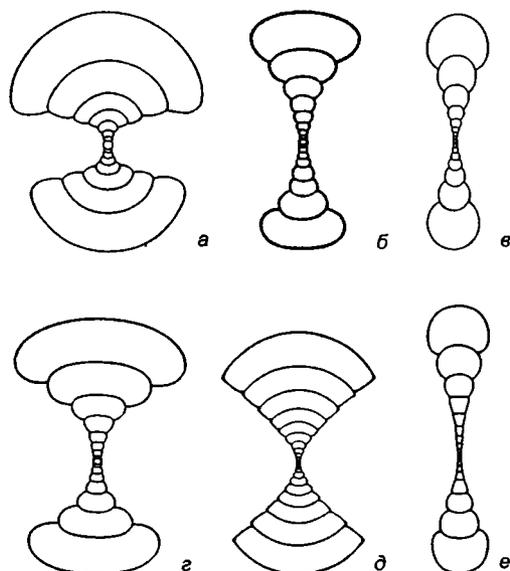


Рис. 2. Параллельные изменения формы раковины в рядах: *Glaphyrites* (а) → *Eoasianites* (б) → *Svetlanoceras* (в) и *Juresanites* (г) → *Metalegoceras* (д) → *Eothinites* (е); ранняя пермь.

*Pamiropopanoceras* → *Epitauroceras*, сем. *Popanoceratidae*) или эволютивности (филогенетический ряд *Pamirioceras* → *Pamiritella* → *Palermites* → *Sizilites* → *Doryceras*, сем. *Adrianitidae*), в других – увеличивается или уменьшается относительная ширина раковины, модифицируется вентральная сторона (сужение, расширение, уплощение, приострение, образование килей), происходят изменения боковых сторон, изменяется характер умбилика и умбиликального перегиба. Примером параллельного изменения формы раковины в сторону увеличения эволютивности и уменьшения ширины оборотов служит развитие филогенетических рядов *Glaphyrites* → *Eoasianites* → *Svetlanoceras* и *Juresanites* → *Metalegoceras* → *Eothinites* (рис. 2).

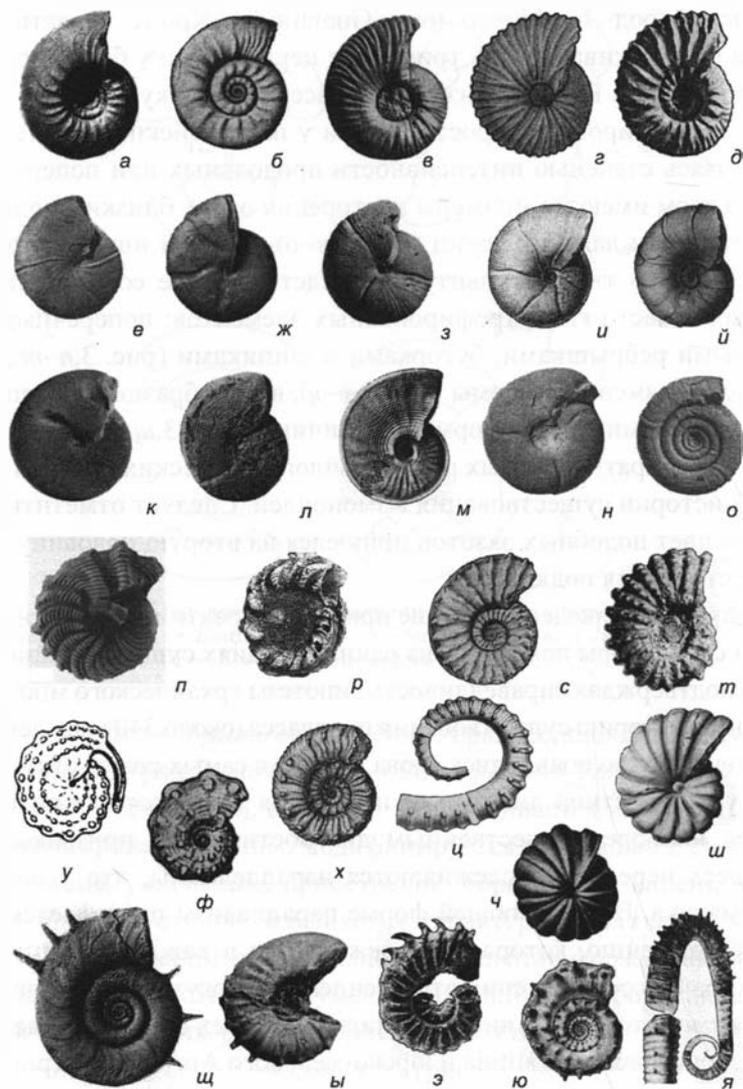
Не менее часты и параллели во второй группе признаков аммоноидей: в формировании скульптуры. Например, поперечная скульптура может быть представлена различными ребрами и ламеллами. Среди этих элементов есть множество, обладающих специфическими деталями, которые можно проследить в самых разных группах аммоноидей в различные геологические эпохи. Эволютивные раковины с короткими ребрами в умбиликальной зоне присутствовали практически во всех отрядах с девона по мел (рис. 3, а–б), так же, как и с выпуклыми дихотомирующими ребрами (рис. 3, в–д). Более тонкие и менее выпуклые ламеллы известны для представителей всех отрядов на протяжении всей истории подкласса (рис. 3, е–и). Различные модификации продольной скульптуры (лиры, спиральные ребра) распространены не менее широко. Классическим примером лиратной скульптуры может служить позд-

непалеозойский род *Agathiceras* (отр. Goniatitida). Кроме гониатитид такая скульптура прослеживается и у триасовых цератитов, и у более молодых аммонитов (рис. 3,к–л). Еще один из видов классической скульптуры – сетчатая. Она также была широко распространена и у палеозойских, и у мезозойских форм, отличаясь степенью интенсивности продольных или поперечных элементов, при этом имеются примеры повторения очень близких модификаций у филогенетически далеких групп (рис. 3,н–о). Особый интерес представляют «экзотические» типы скульптуры, представленные сочетаниями самых разнородных и часто гипертрофированных элементов: поперечных валиков с продольными ребрышками, бугорками и шипиками (рис. 3,п–т), бугорками различных размеров и формы (рис. 3,у–ц), веерообразными «лепестками» (рис. 2,ч–ш), шипами разной формы и величины (рис. 3,щ–я). Все эти формы возникали многократно в самых разных филогенетических группах на протяжении всей истории существования аммоноидей. Следует отметить, что наибольший расцвет подобных экзотов пришелся на вторую половину мезозоя – конец существования подкласса.

Как следует из приведенных выше примеров, практически все типы формы раковины и скульптуры появились на ранних стадиях существования подкласса, еще раз подтверждая справедливость гипотезы архаического многообразия. За длительную историю существования подкласса (около 340 млн. лет) эти морфотипы неоднократно появлялись снова и снова в самых разных группах.

Структура лопастной линии и ее изменения являются для палеозойских аммоноидей наиболее существенным диагностическим признаком. Тем не менее, и здесь нередко прослеживаются параллелизмы, что усложняет работу систематика. В самой общей форме параллелизм проявляется, как тенденция к усложнению, которая прослеживается в каждой крупной группе. Примером крайнего выражения этой тенденции могут служить необычайно сложные «аммонитовые» линии представителей трех отрядов: палеозойского Goniatitida, триасового Ceratitida и юрско-мелового Ammonitida (рис. 4). Здесь стоит отметить, что в отличие от формы раковины и скульптуры, не все типы лопастных линий появились в девоне. В это время наблюдается действительно архаическое многообразие линий в разных, часто немногочисленных и коротко существовавших группах (рис. 5). Это и очень простые – трехлопастные и многолопастные (до 52 лопастей) линии, со сложными вентральными лопастями, но «цератитовых» и «аммонитовых» линий у древнейших представителей подкласса не обнаружено. По-видимому, такие морфотипы явились продуктом длительной эволюции, первые из которых появились в конце карбона и перми.

Параллельное развитие может носить и более специфический характер однотипного расчленения и аналогичного развития дополнительных лопастей, как, например, у представителей Maratonitidae, Vidrioceratidae и



**Рис. 3.** Параллелизмы скульптуры у представителей разных отрядов аммонойд. Поперечная скульптура. Короткие ребра: *а* – отр. Clymeiida, *Rectoclymenia lyrata* Nikolaeva et Bogoslovsky, верхний девон, фамен; *б* – отр. Ceratitida, *Pseudoaploceras vogdesi* (Hyatt), средний триас, анизий. Дихотомизирующие ребра: *в* – отр. Goniatitida, *Decorites crassicosatus* Ruzhencev et Bogoslovskaya, нижний карбон, серпухов; *г* – отр. Ceratitida, *Anatomites rotundus* Mojsisovics, верхний триас, карний-норий; *д* – отр. Ammonitida, *Prorrasenia quenstedti* Schindewolf, верхняя юра, киммеридж. Ламеллы: *е* – отр. Tornoceratida, *Imitoceras varicosum* (Schindewolf), верхний девон, фамен; *ж* – отр. Praeglyphioceratida, *Praeglyphioceras pseudosphaericum* (Frech), верхний девон, фамен; *з* – отр. Goniatitida, *Delepinoceras bressoni* Ruzhencev, нижний карбон, серпухов; *и* – отр. Phylloceratida, *Holcophylloceras guettardi* (Raspail), нижний мел, апт; *й* – отр. Ammonitida, *Desmoceras latidorsatum* (Michelin), нижний мел, альб.

Продольная скульптура: *к* – отр. Goniatitida, *Agathiceras sueesi* Gemmellaro; *л* – отр. Ceratitida, *Phyllocladiscites acheshbokensis* Shevyurev, средний триас, анизий; *м* – отр. Ammonitida, *Amaltheus pseudamaltheus* Frebold, нижняя юра, плинсбах.

Сетчатая скульптура: *н* – отр. Goniatitida, *п*/отр. Goniatitina, *Chumazites primus* Ruzhencev et Bogoslovskaya, нижний карбон, башкир; *о* – п/отр. Adrianitina, *Adrianites elegans* Gemmellaro, средняя перм, ворд.



Рис. 4. Параллелизмы в усложнении лопастной линии у представителей разных отрядов аммоноидей: *a* – отр. Goniatitida, *Timorites siggillarius* Ruzhencev, средняя пермь, кэпитен; *b* – отр. Ceratitida, *Joannites johannisaustriacae* (Klipstein), средний триас, анизий; *c* – отр. Ammonitida, *Forbesiceras largilliertianum* (d'Orbigny), верхний мел, сеноман.

Рораносератидае немногочисленные лопасти имеют по несколько зубцов в основании (рис. б). Однотипное деление наружной боковой лопасти на три глубоких цельнокрайных, близких по форме параллельно возникло в двух надсемействах аммоноидей Agathiceratoidea и Adrianitoidea, относящихся к разным подотрядам. Подобных примеров можно привести очень много практически во всех группах аммоноидей.

Относительно мало изученным проявлением параллелизма является однотипное изменение внутреннего участка лопастной линии. Нужно заметить, что этой части сутуры большинством исследователей уделяется недостаточно внимания, несмотря на высокую таксономическую значимость. Последняя обусловлена высокой консервативностью структур, расположенных внутри спирали и практически не подверженных внешним воздействиям. По-видимому, в связи с необходимостью дополнительных усилий и затрат времени на столь кропотливую работу очень немногие палеонтологи исследуют этот признак, даже обладая необходимым материалом. Следует отметить, что результаты таких работ позволяют решить многие вопросы систематики. Например, только изучение внутренней части лопастной линии позволило нашим американским коллегам (Miller, Furnish, 1939) разделить представителей двух надсемейств Agathiceratoidea и Adrianitoidea, в то время как наружная часть сутуры их представителей очень похожа.

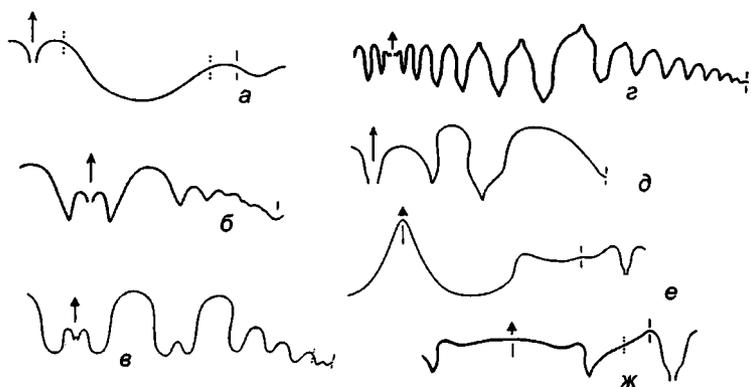
Сложные поперечные валки: *n* – отр. Tornoceratida, *Sangzhites aberrans* Zhao et Zheng, средняя пермь, ворд; *p* – отр. Goniatitida, *Nodogastrioceras discum* Ma et Li, средняя пермь, роуд; *c* – отр. Ceratitida, *Kellnerites bosnensis* (Hauer), средний триас, анизий; *m* – отр. Ammonitida, *Douvilleiceras mammilatum* (Schloth.), нижний мел, альб.

Бугорки: *y* – отр. Tornoceratida, *Elephantoceras nodosum* Zhao et Zheng, средняя пермь, роуд; *φ* – отр. Ammonitida, *Phlycticeras pustulatum* (Rein.), средняя юра, келловей; *x* – отр. Ceratitida, *Tretidites huxleyi* Mojsosovics, верхний триас, норий; *u* – отр. Lytoceratida, *Anisoceras saussureanum* (Pictet), нижний мел, альб.

Лепестки: *ч* – отр. Ceratitida, *Leconteiceras californicum* (Hyatt), верхний триас, карний; *ш* – отр. Ammonitida, *Pulchellia galeata* (Buch), нижний мел, баррем.

Шипы: *щ* – отр. Clymeida, *Spinoclymenia aculeata* Bogoslovsky, верхний девон, фамен; *ы* – отр. Goniatitida, *Pseudagathiceras spinosum* Miller, средняя пермь, ворд; *э* – отр. Ammonitida, *Eoderoceras bispinigerum* (Buck.), юра, синемюр; *ю* – отр. Ammonitida, *Neocosmoceras sayni* (Simionescu), нижний мел, берриас; *я* – отр. Lytoceratida, *Idiohamites spiniger* (J.Sow.), нижний мел, альб.

Источники иллюстраций: Treatise on invertebrate paleontology, 1957; Богословский, 1969; 1971; Ружнецев, Богословская, 1971; Николаева, Богословский, 2005; Furnish et al., 2009.



**Рис. 5.** Разнообразие лопастных линий девонских аммоноидей: *a* – *Teicherticeras pyshmensense* Bogoslovsky, эмс (отр. Anarcestida, Agoniatitina); *б* – *Komiceras stuckenbergi* (Holz.), фран (отр. Anarcestida, Gephuroceratina); *в* – *Devonopronorites ruzhencevi* Bogoslovsky, фран (отр. Anarcestida, Gephuroceratina); *г* – *Beloceras sagittarium* (Sandb. et Sandb.), фран (отр. Anarcestida, Gephuroceratina); *д* – *Sporadoceras inflexum* Wedekind, фамен (отр. Tornoceratida) и *е* – *Falcicylmenia akutissima* Nikolaeva et Bogoslovsky, *ж* – *Lissocylmenia wocklumeri* (Wedekind), фамен (отр. Clymeiida).

Источники иллюстраций: Богословский, 1969; 1971; Николаева, Богословский, 2005.

Другим примером может служить параллельное развитие внутреннего участка лопастной линии в двух достаточно далеких филогенетических группах – семействах Perrinitidae и Ropanoceratidae. Наружная часть лопастной линии развивалась одинаково в каждом из двух подсемейств каждого семейства: путем увеличения числа лопастей и усиления их рассеченности, а внутренний отрезок изменялся в разных филолиниях по-разному (Leonova, 2002). У перринитид в подсемействе Perrinitinae



**Рис. 6.** Однотипное расчленение лопастей у представителей: *a* – сем. Maratonitidae, *Kargalites basarensis* (Toumanskaya), *б* – сем. Vidrioceratidae, *Prostacheoceras oshense* (Toumanskaya), *в* – сем. Ropanoceratidae, *Patiropopanoceras meridionale* Leonova, нижняя пермь, кунгур.

число внутренних боковых лопастей оставалось неизменным. В подсемействе Paraperrinitinae третья внутренняя боковая лопасть в ходе онтогенеза полностью разделилась на две самостоятельных, а у поздних представителей и четвертая внутренняя боковая лопасть в дальнейшем разделилась на три (рис. 7, *a, б*). Эти ветви отличались не только морфологически, но и были разделены биогеографически: представители одной из них населяли бассейны Западного полушария, а другой – тетические. Во втором семействе Ropanoceratidae в первой

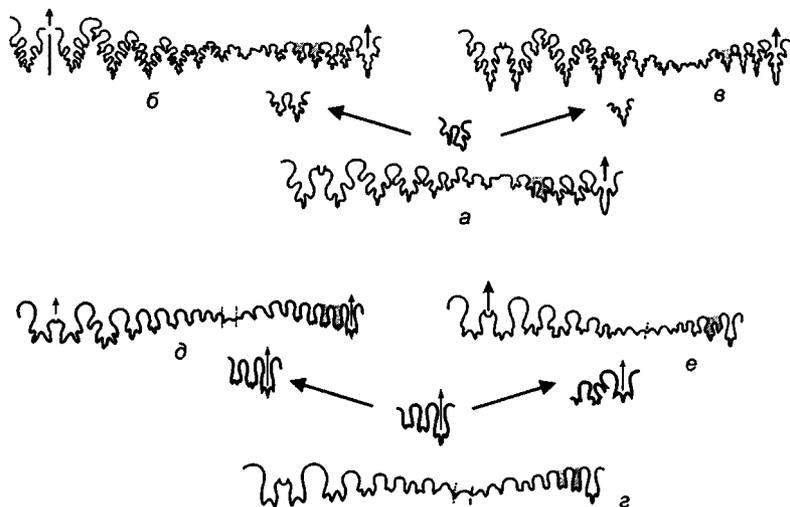


Рис. 7. Параллелизмы в развитии внутреннего участка лопастной линии у Perrinitidae: а – *Properrinites*, б – *Perrimetanites*, в – *Perrinites* и Popanoceratidae: з – *Propopanoceras*, д – *Epitauroceras*, е – *Popanoceras*; выделена модифицирующаяся внутренняя боковая лопасть.

филолинии (подсем. Popanoceratinae) – первая и вторая внутренние боковые лопасти сливаются в одну, причем этот признак прогрессирует в процессе филогенеза. У конечного члена ряда *Propopanoceras* → *Popanoceras* → *Neopopanoceras* первая внутренняя боковая лопасть представляет собой лишь небольшой зубец в верхней части второй внутренней боковой лопасти (рис. 7, в, з). Во втором подсемействе Ramiropanoceratinae они сохраняют свое раздельное положение на всем протяжении существования группы (Леонова и др., 2005).

Как уже указывалось, наиболее общим проявлением параллельного развития многочисленных, не связанных родством групп является усложнение структуры лопастной линии, которое сопровождается увеличением размеров раковины, уменьшением ее относительной ширины, что говорит о прогрессивном направлении развития таксона. При этом особым случаем является выявленный среди нескольких филогенетически разобщенных групп аммоноидей параллелизм пedomорфных изменений, связанный не только с упрощением лопастной линии, но и с дегенеративными изменениями раковины (уменьшение размеров, увеличение относительной ширины оборота и др.), например, у *Propinacoceras* → *Difuntites* и *Almites* → *Pseudovidrioceras* (рис. 8). Подобное параллельное развитие может служить показателем внешних воздействий, вызывающих регрессивные тенденции. Скорее всего, сокращение предкового онтогенеза, с фиксацией ювенильных состояний признаков на дефинитивной стадии, происходило в условиях стресса во время экологических кризисов.

По времени проявления параллелизмы делятся на синхронные и асинхронные. Одним из примеров синхронных параллелизмов может служить возник-

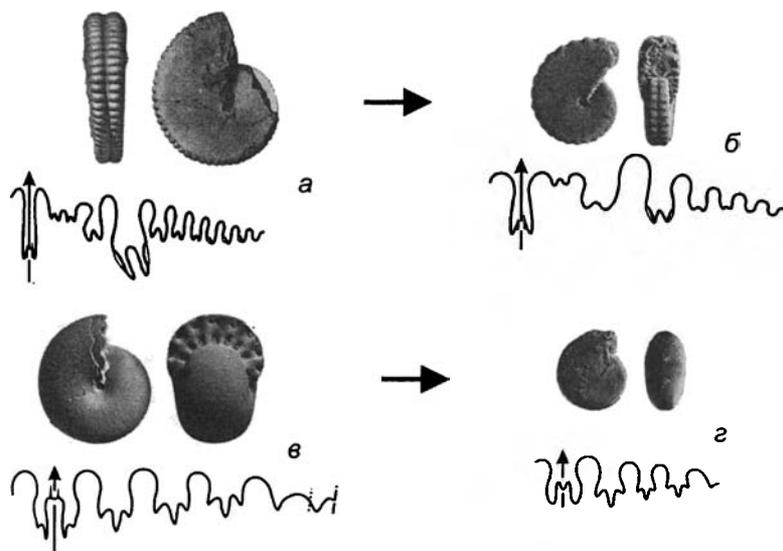


Рис. 8. Параллелизм педоморфных изменений: а – *Propinacoceras* → *Difuntites* (отр. Prolecanitida), б – *Almites* → *Pseudovidrioceras* (отр. Goniatitida).

новение регрессивных филогенетических линий. Примером может служить развитие подсемейств Neopronoritidae (конечный член ряда *Neopronorites*), Marathonitinae (конечный член ряда *Pseudovidrioceras*) в конце кунгура, Pamiritellinae (конечный член ряда *Doryceras*) и Aristoceratinae (конечный член ряда *Aristoceratoides*) в конце ворда. В ряде случаев это наблюдение перекликается с выводом Богословского и Шиманского (1990) о массовом проявлении конвергенции перед крупными кризисами. Но в данном случае, мы говорим не об отдельных сходных признаках, а об общем направлении в развитии нескольких филогенетических линий.

Примером общего проявления асинхронного параллелизма может служить возникновение гетероморфных раковин у аммоноидей. Настоящие гетероморфы появлялись трижды в истории подкласса: в конце триаса (граница нория и рэта), в средней юре (поздний байос – средний келловей) и на границе мела. Разные авторы объясняют их появление либо как свидетельство филогенетической деградация перед вымиранием, либо как экологическое приспособление к изменяющейся среде (Shevyurev, 2005). Возникновение настоящих гетероморф (т. е. связанных с частичным или полным разворачиванием раковины, отклонением от планоспирального навивания и приобретением самых разнообразных форм) известно у представителей отрядов Ceratitida (конец триаса) и Lytoceratida (средняя юра – мел). Некоторые искажения в планоспиральном навивании (на ранних оборотах или на последнем) зафиксированы у редких представителей отрядов Cluemenia (конец девона), Goniatitida (карбон, пермь) и Ammonitida (юра – мел). Причиной появления подобных форм, скорее всего, был целый комплекс причин, как биотических (латентные возможности отдаленно родственных групп), так и абиотических, связанных с критическими изменениями условий среды.

Более узким примером асинхронного параллелизма в двух группах, не связанных близким родством может служить разделение умбиликальной лопасти на три самостоятельных у представителей в семействах *Metalegoceratidae* и *Spirolegoceratidae* (рис. 9). Это увеличение числа лопастей путем деления произошло в первой группе в сакмарском веке ранней перми, а во второй повторилось в роудском веке средней перми. По нашим представлениям это связано с наличием у этих семейств общих предковых форм, принадлежащих одному надсемейству *Neococeratoidea* (род *Eoasianites* для первого и род *Tumaroceras* для второго, также связанные между собой как предок и потомок). К сожалению, даже в последнем ревизованном издании Третиза (Furnish et al., 2009) авторы не признают фактора независимого параллельного развития, а рассматривают спиroleгоцератид в составе семейства *Metalegoceratidae*.

Подводя итог, можно сделать следующие заключения.

1. Параллелизмы у аммоноидей проявляются как в сходстве отдельных признаков, так и в конкретных направлениях и общих тенденциях развития, т. е. на всех уровнях системы.
2. Параллелизмы усложняют восприятие общей картины развития и затрудняют построение классификации, особенно это касается сходства отдельных признаков. С другой стороны, они являются свидетельствами общности происхождения нескольких, более или менее отдаленно родственных групп.
3. Как синхронное, так и асинхронное параллельное развитие целых групп или филолиний вызвано латентными потенциями и стимулировано сходными внешними воздействиями.

Статья подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», Подпрограмма 2.

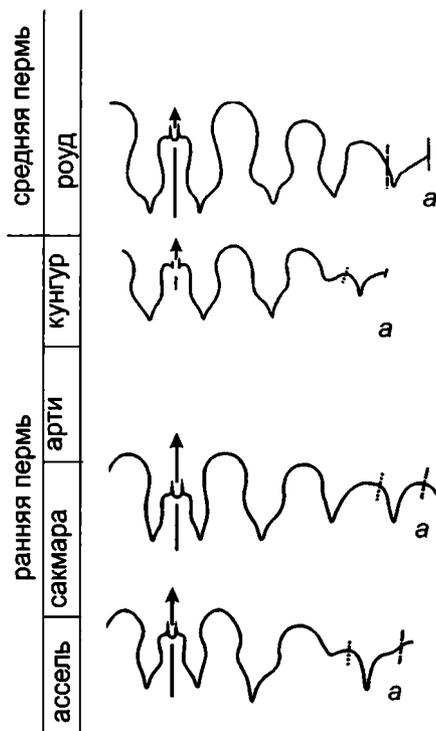


Рис. 9. Асинхронный параллелизм в развитии лопастной линии сем. *Metalegoceratidae*: а – *Juresanites primitivus* Maximova, б – *Metalegoceras evolutum* (Haniel) и сем. *Spirolegoceratidae*: в – *Epijuresanites vaigachensis* Bogoslovskaya, з – *Sverdrupites harkeri* Ruzhencev.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты. М.: Наука. 1969. Тр. ПИН АН СССР. Т. 124. 341 с.
- Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. II. Гониатиты. М.: Наука. 1971. Тр. ПИН АН СССР. Т. 127. 228 с.
- Богословский Б.И., Шиманский В.Н.* Роль конвергенции в историческом развитии наutilus-оидей и аммоноидей // Ископаемые цефалоподы / Ред. А.А. Шевырев, В.Н. Шиманский. М.: Наука. 1990. Тр. ПИН РАН. Т. 243. С. 5–15.
- Бойко М.С., Леонова Т.Б., Линь Му.* Развитие пермского семейства *Metalegoceratidae* (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 15–25
- Леонова Т.Б.* Гетерохронии в эволюции палеозойских аммоноидей. Сб. мат. конф. «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия». М.: ПИН РАН. 2014. С. 164–177.
- Леонова Т.Б.* Основные направления эволюции пермских аммоноидей // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 26–36.
- Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П.* Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства *Ropancocerataceae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.
- Леонова Т.Б., Шиловский О.П.* Развитие пермского семейства *Spirolegoceratidae* (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 27–36.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. Тр. ПИН РАН. Т. 273. М.: ГЕОС. 1998. 318 с.
- Николаева С.В., Богословский Б.И.* Девонские аммоноидеи. IV. Климении (подотряд *Clumeniina*). М.: Наука. 2005 (Тр. ПИН РАН. Т. 287). 220 с.
- Расницын А.П.* Проблема ранга в таксономии // Систематика и филогения беспозвоночных / Ред. В.В. Меннер. М.: Наука. 1990. С. 5–9.
- Руженцев В.Е.* Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // М.: Наука. 1960 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 33). 331 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи // М.: Наука. 1971 (Тр. ПИН АН СССР. Т. 133). 382 с.
- Татаринов Л.П.* Параллелизмы и их эволюционное значение // Очерки по теории эволюции. М.: Наука. 1987. С. 44–88.
- Черных В.В.* Проблема целостности высших таксонов. Точка зрения палеонтолога. М.: Наука. 1986. 143 с.
- Шевырев А.А.* Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и основные проблемы. 3. Классификация бактриитоидей и аммоноидей // Палеонтол. журн. 2006. № 2. С. 34–46.
- Шиманский В.Н.* К проблеме высших таксонов. Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука. 1990. С. 13–19.
- Leonova T.B.* Permian ammonoids: classification and phylogeny // *Paleontol. j.* V. 36, suppl. 1. 2002. P. S1-S114.
- Leonova T.B.* Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids // *Paleontol. j.* 2015. V. 49. No 14. P. 1616–1623.
- Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Cephalopoda. Ammonoidea / Eds W.J. Arkell, W.M. Furnish, B. Kummel, A.K. Miller, R.C. Moore, O.H. Schindewolf, P.C. Silvester-Bradley, C.W. Wright. Geol. soc. Amer., univ. Kansas press. Lawrence, Kansas. 1957. 490 p.*
- Furnish W.M., Glenister B.F., Kullmann J., Zhou Z.* Treatise on invertebrate paleontology, Pt L: Mollusca 4, Revised. V. 2: Carboniferous and Permian Ammonoidea (Goniatitida and Prolecanitida) / Ed. P.A. Seldon. Lawrence: Geol. soc. Amer., univ. Kansas press. 2009. P. 1–258.
- Shevyrev A.A.* Heteromorph Ammonoids of the Triassic: a review // *Paleontol. j.* V. 39, suppl. 5. 2005. P. S614–S628.

**The problems of ammonoid systematics: role of parallel development****T.B. Leonova**

The paper discusses different variants of parallel development in the subclass Ammonoidea according to three main groups of morphological features: shape of shell, sculpture and structure of lobe line. Various types of parallel development of structures in orthogenetic or pedomorphic phylogenetic lines are analysed, as well as the cases of synchronous and asynchronous parallelism. The role of these processes in the ammonoid classification is discussed.

*Key words:* ammonoids, evolution, parallelism, morphogenesis, systematics.