ВСЕСОЮЗНЫЙ ЦЕНТР ПЕРЕВОДОВ
НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ И ДОКУМЕНТАЦИИ.

Рег.№

УДК

Перевод № Д-41137

Обата И., Танабе К., Хирано Х., Фукуда И.

ПОСЛЕДНИЕ ДОСТИЖЕНИЯ ПАЛЕОБИОЛОГИИ В ЯПОНИИ

Перевод с английского статьи из журнала

Obata I., Tanabe K., Hirano H., Fukuda Y.
Recent Progress of Ammonite Paleobiology in Japan. - Recent Progress of Natural Sciences in Japan, 1981, v.6, pp. 100-106.

Краткая аннотация. Японские иследователи сделали существенный вклад в развитие палеобиологии аммонитов. Исследования проводились в аспекте экологии, функциональной морфологии, таксономии, эволюции и биогеографии. Литература по пр мету насчитывает несколько десятков названий.

Переводчик С.В.Ан

Кол-во стр. 12

Кол-во илл. 2

Перевод выполнен 24.12.82.

Москва 1982

Последние достижения палеобиологии в Японии

[1]Обата И., [2]Танабе К., [3]Хирано Х., [4]Фукуда И.

Краткое содержание

Японские исследователи сделали существенный вклад в развитие палеобиологии аммонитов. Исследования проводились в аспекте экологии, функциональной морфологии, таксономии, эволюции и биогеографии. Литература по предмету за последние десятилетия насчитывает несколько десятков названий.

Последние достижения в области биологических исследований современных цефалопод (см. напр. Хамада и др. в этом томе в статье об изучении *Nautilus*) в значительной мере способствовали исследованиям аммонитов как живых существ.

1. Отделение палеонтологии Национального научного музея, Токио 160.
2. Отделение землеведения, Университет Эяме, Мацуяма 790.
3. Институт наук о Земле, Образовательная школа, Университет Васеда, Токио 160.
4. Институт здоровья префектуры Чиба, Чиба 280.

Некоторые из серьезных ранних работ по функциональной морфологии и ранней онтогении аммонитов иностранных авторов, опубликованных между 1960 и 1970 годами были внесены Мацумото[14] в японский учебник по палеонтологии. Однако, в последние 10 лет палеобиология аммонитов продвинулась дальше с развитием биологической палеонтологии во всем мире (палеобиологии или геобиологии). К тому же имел место весьма оживленный международный обмен знаниями. Например, всемирный вестник исследователей цефалопод, названный "Вестник по цефалоподам" публиковался с 1972 года, а в августе 1979 года в Йорском университете состоялся симпозиум ассоциации систематиков *Ammonoidea*, в котором приняли участие 57 исследователей из 12 стран, включая 7 исследователей из Японии. Тезисы докладов симпозиума были опубликованы ассоциацией в 1981 году под редакцией Хауза и Сеньера.

Наряду с быстрым развитием палеобиологии аммонитов во всем мире, заметный вклад был сделан в последнее время и японскими учеными. Они охватывают весьма широкий спектр проблем, например экологию аммонитов, функциональную морфологию, таксономию, эволюцию, биогеографию. Настоящая статья является попыткой дать краткий обзор последних работ, являющихся

1. Палеоэкология

Тщательные исследования меловых аммонитов из Хоккайдо, как с точки зрения палеоэкологии индивидов так и сообществ, пролили новый свет на важные аспекты проблемы палеоэкологии аммонитов в Японии. Кани и др.[8], Танабе, Хирано и Кани[34] и Танабе, Фукуда, Кани и Лейманн[33] изучили ротовые аппараты

определенных родов аммонитов в сравнении с современными головоногими. Танабе и др.[32] пришли к заключению, что виды *Gaudryceras, Tetragonites* и *Neophylloceras* были плотоядными, они использовали свой хорошо развитый ротовой аппарат при захватывании *rhyncholites* и *conchorhynchs* (отложения, кальцифицированные спереди), для укуса и разрезания жертвы как у современных *Nautilus*. Танабе, Хирано и Кани[34] попытались осуществить и обсудить биологическую реконструкцию ротового аппарата и его функции при еде у позднемелового гетероморфа *Scaphites nihoensis*, они же предположили, что аммонитам был свойствен плотоядный образ жизни, подобный образу жизни современных колеоидей. В дальнейшем Лейман и др.[9] изучили морфологическую вариацию ротового аппарата мезозойских *Ammonoidea* со специальной ссылкой на основные таксономические категории и их палеоэкологию.

Образ жизни аммонитов в течение долгого времени был предметом споров среди многих специалистов. Некоторые из вышеупомянутых авторов считали его планктонным, в то время как другие указывали на бентосный образ жизни аммонитов. В результате последних исследований функциональной морфологии[30] и палеоэкологии[16, 18, 31, 37] было постулировано, что образ жизни меловых аммонитов должно быть сильно варьировал, начиная от бентосного до нектонного, и что некоторые гетероморфы были на самом деле бентосными по крайней мере во взрослой стадии.

Эмпирически было признано, что фаунистическая структура аммонитовых сообществ в меловом морском бассейне Хоккайдо географически сильно варьирует в отношении био- и литиофаций,[12] несколько характерных аммонитовых биофаций (например фации *Baculites*[19]) были узнаны в выбранных районах или горизонтах. Танабе[31] и Танабе и др.[37] проанализировали аммонитовые сообщества в мелких туронских водах и промежуточных фациях

Хоккайдо, чтобы определить приблизительно батиметрическое распределение местообитаний , а также воздействие посмертного дрифта. На основании количественных данных по распределению, характеру местонахождения и положению захоронения многих видов, наряду с изучением относительной сифонной длины в отобранных образцах, они сделали вывод, что такие группы как тетрагонитиды, филоцератиды и десмоцератиды обитали в средах более глубоких, чем те, в которых обитали гетероморфы и collignoniceratid. Футаками и др.[2] исследовали значение аммонитов как ископаемых фаций.

2. Функциональная морфология

Функциональная морфология является одной из наиболее важных подходов к палеобиологии аммонитов. Танабе[29, 30] исследовал онтогенетические аллометрии различных типов моллюсков в последовательности собранных образцах Scaphites и Otoscaphites из Хоккайдо и Сахалина, обсудив эволюцию их образа жизни . Хорошо известно, что все виды современных и ископаемых камерных головоногих имеют сифонную систему в их фрагмаконе. Последние физиологические исследования на современных головоногих показали, что с онные мембраны или эпителий или то и другое несут важную функцию контроля плавучести живых организмов. Используя таку современную технику как сканнирующий электронный микроск п или дисперсионный Х-лучевой микроанализатор, Обата и друг е[27] изучили ультраструктуру и минералогический состав сифонных .(конхиолин) мембранных стенок и перегородочных шеек в нескольких хорошо сохранившихся образцах меловых аммонитов из Хоккайдо. Они также сравнили сифонную структуру аммонитов с структурой у современных и ископаемых головоногих и предложили интересную модель (см. рис.1)

возможных путей передвижения камерной жидкости. Их сравнительное морфологическое исследование в сифонной трубочке у головоногих сейчас расширяется и включает гистологию сифонных связок современных *Nautilus* и *Sepia*, результаты пока еще не опубликованы. Ожидается, что их дальнейшая работа внесет много нового в понимание не только осмотического механизма передвижения камерной жидкости в этих живых организмах, но также эволюционной истории головоногих в аспекте адаптивной стратегии.

Кроме вышеупомянутых работ, Мацумото и Хирано[17] и Танабе и Кани[35] описали цветные метки, случайно сохранившиеся на некоторых меловых аммонитах из Хоккайдо, и дали краткий комментарий их значения как маскировки. Далее Обата и др.[25] изучили функциональное значение апертурных характеристик (лопастей и клюва) у некоторых меловых аммонитов в смысле их воздействия на плавание.

3. Анализ онтогении и вариации

По мнению Мацумото[15] и Обата [24] первое успешное применение биологической концепции такой как аллометрия к изучению аммонитов было сделано Обата[20, 21, 22, 23] Он показал, что спиральный рост завитков у многих аммонитов может быть аппроксимирован как функция полярных координат с высокой степенью корреляции. Он также показал, что рост двух продолжительных признаков у аммонитов выражается аллометрическим уравнением $Y = bX^{\alpha}$. Таким образом, серии работ Обата указывают направление анализа фило- и онтогенетических взаимоотношений не только у аммонитов, но и удругих ископаемых моллюсков.

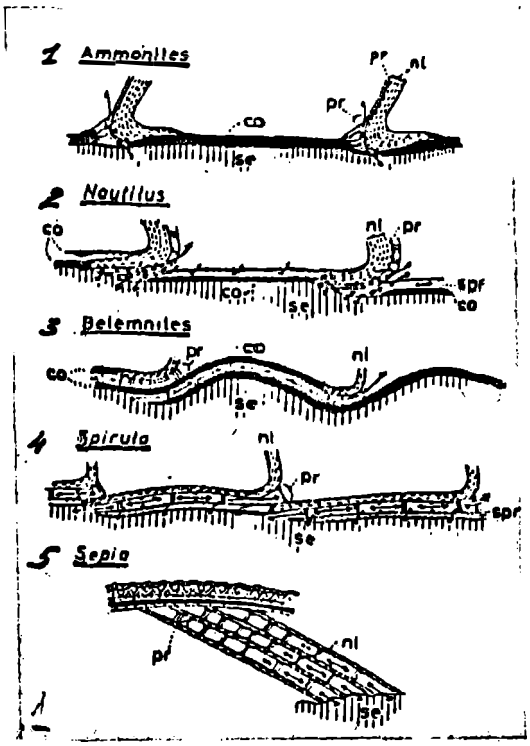

Рис. 1 Гипотетическая модель, показывающая пути (стрелки) движения камерной жидкости через сифанклы в отобранных цефалоподах[27]:

nl - перламутровый слой, *pr* - пористая или призматическая зона или слой, *co* - непроницаемая мембрана конхилиона или стенка ~~сифанкла~~ зона *spr* - сферолитовый призматический слой стенки сифанкла, *se* - эпителий ~~сифанкла~~; сифона

1- аммониты; 2 - наутилус; 3 - белемниты; 4 - спирула; 5 - сепия

Действительно, несколько палеобиологов последовали за ним и далее развили этот метод, внедрив популяционную концепцию в биометрический анализ. Хирано[5,7], Танабе[30], Обата и др.[28] и Обата и Мацукава[26] сделали попытку объединить популяционную концепцию и анализ относительного роста в исследованиях онтогенетической и интерспецифической вариации некоторых меловых аммонитов.

Что касается ранней онтогении, то модели роста стенок раковин, перегородки, швов у *Gaudriceras* были показаны Хирано[5]. Характеристики внутренней структуры постэмбриональных раковин многих видов меловых аммонитов и их место в основной таксономии и филогении прояснились благодаря работам Танабе и др.[36]. Впоследствии Танабе и др.[36] предложили интересную модель, а центирующую прямое развитие рода *Ammonoidea* (см. рис. 2). Модель основана на их анализе микроструктуры и химического содержания отобранных, хорошо сохранившихся образцов меловых аммонитов из Хоккайдо в сравнении с данными по ранней онтогении современных головоногих.

4. Эволюционные исследования.

Как прежде упоминал Мацумото[11] тип временного изменения морфологии раковин аммонитов сильно варьирует в различных группах на уровне надсемейства. Если взять в качестве примера меловые аммониты, то *Acanthocerataceae* с богато украшенными раковинами развились очень быстро в противоположность слабой морфологической трансформации у *Phylloceratacea* и спиральным *Lytoceratacea*

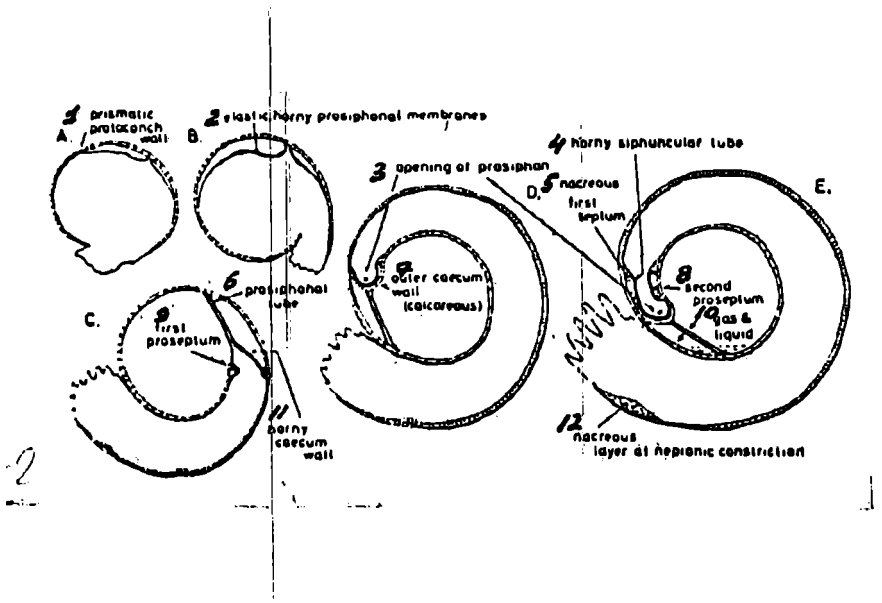

Рис. 2 Диаграммная модель последовательных стадий раннего онтогенетического развития[32] *Ammonoidea*:

А- (1-4) подстадии, Е- переходная фаза от 5 подстадии (эмбриональная стадия) к постэмбриональной стадии; 1-призматическая стенка протоконха; 2-эластичные роговые пресифонные мембраны; 3-вход просифона; 4-роговая сифонная трубка; 5-первая перламутровая перегородка; 6-просифонная трубка; 7- стенка вне цекума (известковая); 8-вторая просепта; 9-первая просепта; 10- газ и жидкость; 11-стенка рогового цекума; 12-перламутровый слой в непионическом сужении

Эта обобщенная идея хронологического изменения морфологии мелового аммонита утвердилась в результате количественных биометрических исследований ископаемых популяций *Gaudryceras*[6], *Scaphites* и *Otoscaphites*[30], *Subprionocyclus*[28].

Изучая связи между ареалами двух родственных видов Мацумото[10] показал несколько различных примеров, основанных на его тщательных полевых исследованиях стратиграфических положений меловых аммонитов на Хоккайдо и Сахалине. Недавно Хаями и Озава[3] изучили продолжительные и непродолжительные вариации в эволюции аммонитов, полагаясь на современные генетические теории и используя данные Мацумото[10] как один из примеров для обсуждения. В этой работе Хаями и Озава пришли к выводу, что некоторые из кажущихся непродолжительными связи между двумя и более чем тремя наследственными "видами", которые наблюдались в ископаемом материале могут быть объяснены неполовыми вариациями (полиморфизм) внутри одного эволюционного вида. Их интересная концептуальная модель была впоследствии подтверждена эволюционным анализом ряда поколений *Gaudryceras denseplicatum*, осуществленным Хирано[6], который объяснил частично сосуществующие связи между тремя связанными типологическими видами как временный и половой диморфизм внутри одного эволюционного вида (см. рис. 3). Далее он обсудил значение временного полиморфизма в систематике *Ammonoidea*. Работы Хирано[6] являются очень важными и новаторскими, поскольку аммониты, хотя они и являются одним из наиболее удобных материалов для эволюционных исследований, еще не были исследованы полно с точки зрения палеогенетики.

В последнее время японские авторы опубликовали большое число материалов по результатам таксономических исследований палеозойских и мезозойских аммонитов. Мы не намерены обсуждать здесь эти работы так как большинство из них были уже обобщены Мацумото[15] и Обата[24].

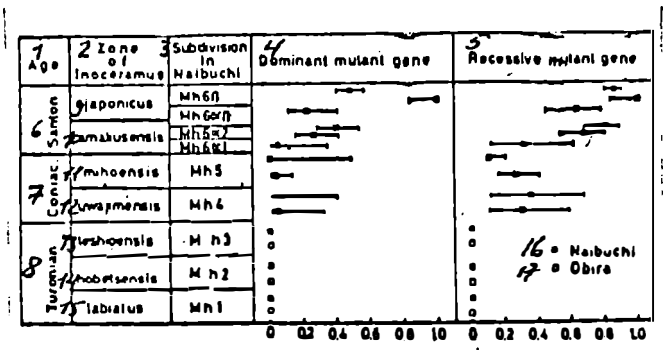

Рис.3 Историческая смена частоты мутантного гена в ряду поколений позднемеловых *Gaudryceras denseplicatum*. 95% Доверительный интервал показан полосами:

1-возраст 2-зона; 3-подразделения в Найбухи; 4-доминантный мутантный ген; 5-рецессивный мутантный ген; 6-Сантон; 7-Коньяк; 8-Турон; 9-японский; 10-амакусен; 11-мигоен; 12-увайи; 13-тешиен; 14-обетсен; 15-лабиат; 16-Найбухи; 17-Обира

6. Палеобиогеография

Мацумото[13] и Бандо[1] обобщили результаты двух интересных работ по фаунистическим провинциям, миграции и эволюции мезозойских *Ammonoidea*.

Мацумото показал географическое распределение многих позднемеловых родов по стадиям, используя современные карты мира на которых были реконструированы палеогеография континентов и океанов. На основании этих карт он также объяс-

нил изменение климата и уровня моря, существование временных барьеров между различными фаунистическими провинциями и экологию аммонитов, т.е. все, что воздействовало на миграцию и эволюцию.

Бандо[1] рассмотрел эволюцию аммонитов пермь-триаса выше родового уровня, показал пути миграции от пермских *Araxoceratidae* и *Otoceratidae* в западной части центрального Тетиса к ранним триасовым *Otoceratidae* (*Otoceras, Ophiceras* и др.) в восточной части центрального Тетиса на реконструированной карте палеоконтинентов и палеоокеанов мира.

Литература

1 Bando, Y., 1980. On the otoceratacean ammonoids in he central Teths, with a note on their evolution and migration, Mem. Fac. Educ., Kagawa Univ. Pt. 2, 30, 23-44.

2 Futakami, M., Tanabe, K., Obata, I. 1980. Characteristics of the megafossil assemblages in the Upper Turonian (Cretaceous) of the Pombets area, central Hokkaido. Bull, Kitakyushu Mus. Nat. Hist. (2), 1–13 (in Japanese with English abstract).

3 Hayami, I., Ozawa, T. 1975. Evolutionary models of lineage zones, Lethaia 8, 1–14.

4 House, M.R., Senior, J.R., eds. 1981. The Ammonoidea: The Evolution, Classification, Mode of Life and Geological Usefulness of a Major Fossil Group. The System. Assoc. Spec. Vol., No. 18, 594 p. Academic Press, London.

5 Hirano, H. 1975. Ontognetic study of late Cretaceous *Gaudryceras tenuiliratum*. Mem. Fac. Sci, Kyushu Univ., Ser. D, Geol. 22, 165–192.

6 Hirano, H., 1978. Phenotypic substitution of *Gaudryceras* (a Cretaceous ammonite). Trans. Proc. Palaeont, Soc. Japan, N.S. (109), 235-258.

7 Hirano, H., 1979. Importance of transient polymorphism in systematics of Ammonoidea. Gakujutsukenkyu, school of Educ., Waseda Univ. (28), 35–43.

8 Kanie, Y., Tanabe, K., Fukuda, Y., Hirano, H., Obata, I. 1978. Preliminary study of jaw apparatus in some late Cretaceous ammonites from Japan and Sakhalin. Jour. Geol. Soc. Japan 84, 629–631 (in Japanese).

9 Lehmann, U., Tanabe, K., Kanie, Y., Fukuda, Y. 1980. Über den Kieferapparat der Lytoceratacea (Ammonoidea). Paläont. Z. 54, 319–329.

10 Matsumoto, T., 1941. A study on the relation between different species, with special reference to the problems on the range of fossil species. Jour. Geol. Soc. Japan 48, 17–37 (in Japanese).

11 Matsumoto, T. 1964. Ontogeny and evolution in some Cretaceous ammonites. Fossils (8), 67–76 (in Japanese).

12 Matsumoto, T. 1965. Faunal changes in Cretaceous cepahlopods. Fossils (9), 24–29 (in Japanese).

13 Matsumoto, T. 1973. Late Cretaceous Ammonoidea. In Hallam, A. (ed.): Atlas of Palaeobiogeography. 421–429. Elsevier.

14 Matsumoto, T. 1974. Ammonoidea. In Matsumoto, T. (ed.): Paleontology, 2: 94–148. Asakura Book Co. (in Japanese).

15 Matsumoto, T. 1975. Ammonitology in Japan – A historical review. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S. (97), 1–6.

16 Matsumoto, T. 1977. Some heteromorph ammonites from the Cretaceous of Hokkaido. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D, Geol. 23, 303–366.

17 Matsumoto, T., Hirano, H. 1976. Colour markings in some Cretaceous ammonites from Hokkaido, Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S. (102), 334–342.

18 Matsumoto, T., Nihongi, M. 1979. An interesting mode of occurrence of *Polyptychoceras* (Cretaceous heteromorph ammonoid). Proc. Japan Acad. 55, Ser. B, 115–119.

19 Matsumoto, T., Obata, I. 1962. On the *Baculites* facies. Fossils (3), 57–63 (in Japanese).

20 Obata, I. 1959. Croissance relative sur quelques Espèces des Desmoceratidae. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D, Geol. 9, 33–45.

21 Obata, I. 1960. Spirale de quelques Ammonites. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D, Geol. 9, 151–163.

22 Obata, I. 1965. Allometry of *Reesidites minimus*, a Cretaceous ammonite species. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S. (58), 39–63.

23 Obata, I. 1966. Paleontology and relative growth. Biol. Sci., Monthly 18(1), 23–32 (in Japanese).

24 Obata, I. 1976. Cephalopods. In Matsumoto, T. et al. (eds.): A concise history of palaeontology in Japan. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S. (100s), 33–37.

25 Obata, I., Futakami, M., Kawashita, Y., Takahashi, T. 1978. Apertural features in some Cretaceous ammonites from Hokkaido. Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. D (Geol.), 6, 61–74.

26 Obata, I., Matsukawa, M. 1980. Ontogeny and variation in *Hypacanthoplites subcornuerianus*, a Lower Cretaceous hoplitid ammonite. Prof. S. Kanno Mem. Vol. 185–211.

27 Obata, I., Tanabe, K., Fukuda, Y. 1980. The ammonite shiphincular wall: its microstructure and functional significance. Bull. Natn. Mus., Tokyo, Ser. C (Geol.), 6, 61–74.

28 Obata, I., Tanabe, K., Futakami, M. 1979. Ontogeny and variation in *Subprionocyclus neptuni*, an Upper Cretaceous collignoniceratid ammonite. Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. C (Geol.), 5, 51–88.

29 Tanabe, K. 1975. Functional morphology of *Otoscaphites puerculus* (Jimbo), an Upper Cretaceous ammonite. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N. S. (99), 109–132.

30 Tanabe, K. 1977. Functional evolution of *Otoscaphites puerculus* (Jimbo) and *Scaphites planus* (Yabe), Upper Cretaceous ammonites. Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D, Geol. 23, 367–407.

31 Tanabe, K. 1979. Palaeoecological analysis of ammonoid assemblages in the Turonian Scaphites facies of Hokkaido, Japan. Palaeontology 22, 609–630.

32 Tanabe, K., Fukuda, Y., Obata, I. 1980. Ontogenetic development and functional morphology in the early growth-stages of three Cretaceous ammonites. Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. C (Geol.), 6 9–26.

33 Tanabe, K., Fukuda, Y., Kanie, Y., Lehmann, U. 1980. Rhyncholites and conchorhynchs as calcified jaw elements in some late Cretaceous ammonites. Lethaia 13, 155–166.

34 Tanabe, K., Hirano, H., Kanie, Y. 1980. The jaw apparatus of *Scalarites mihoensis*, a late Cretaceous ammonite. Prof. S. Kanno Mem. Vol. 159–165.

35 Tanabe, K., Kanie, Y. 1978. Colour markings in two species of tetragonitid ammonites from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. Sci. Rep. Yokosuka City Mus. (25), 1–6.

36 Tanabe, K., Obata, I., Fukuda, Y., Futakami, M. 1979. Early shell growth in some Upper Cretaceous ammonites and its implications to major taxonomy. Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. C (Geol.), 5, 153–176.

37 Tanabe, K., Obata, I., Futakami, M. 1978. Analysis of ammonoid assemblages in the Upper Turonian of the Manji area, central Hokkaido. Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. C (Geol.), 4, 37–62.