

УДК 551.762.33(564.534.7)

АММОНИТЫ И СТРАТИГРАФИЯ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕВОЛЖСКОГО ПОДЪЯРУСА ВЕРХНЕЙ ЮРЫ (ЗОНА EPIVIRGATITES NIKITINI И ЕЕ АНАЛОГИ) ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ. СТАТЬЯ 1. ПОЗДНИЙ МОРФОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИКА DORSOPLANITINAE

© 2017 г. Д. Н. Киселев

Педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль

e-mail: dnkiselev@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2016 г.

Получена после доработки 16.05.2016 г.

Сложности сопоставления верхней части средневолжских отложений Европейской России и Арктики с портландом Англии и Северной Франции во многом связаны с существующими неопределенностями в систематике аммонитов подсемейства *Dorsoplanitinae*. Недостаточная изученность морфогенеза этой группы препятствует созданию устойчивой систематики, распознаванию параллелизмов, что, как следствие, снижает ее корреляционно-биостратиграфические качества. Диморфизм у дорзопланитин проявляется в различиях конечного диаметра раковин и в меньшей степени в особенностях скульптуры, тогда как характерные для многих перисфинктоидей устьевые модификации у представителей данной группы не выражены. У средневолжских дорзопланитин выделяются миниморфы и макроморфы, таксономически различающиеся на видовом или родовом уровне. Волжские миниморфы в основном представлены родами *Epirvirgatites* и *Lomonossovella*, а макроморфы – *Titanites* s.l.; в роде *Taimyrosphinctes* мини- и макроморфы относятся к разным под родам. Все морфологические типы волжских дорзопланитин имеют викарирующие аналоги в портланде, что может быть использовано для межрегиональной корреляции.

Ключевые слова: волжский ярус, портланд, аммониты, морфогенез, диморфизм, систематика

DOI: 10.7868/S0869592X17020041

ВВЕДЕНИЕ

За последние годы получено много новых данных о составе аммонитовых комплексов и инфразональном подразделении зоны *Epirvirgatites nikitini* Европейской России (Киселев, Рогов, 2005; Киселев и др., 2012) и ее эквивалентов в Арктике (Захаров, Рогов, 2008; Rogov, Zakharov, 2009; Рогов, 2010). Аммониты этого стратиграфического интервала, распространенные в бореальных разрезах, относятся к подсемействам *Dorsoplanitinae* и *Laugeitinae* семейства *Dorsoplanitidae*, а также к подсемействам *Garniericeratinae* и *Subcraspeditinae* семейства *Craspeditidae*. В разрезах Европейской России средневолжские отложения, кроме эудемических видов, охарактеризованы также находками таксонов, первоначально описанных из портланда Северо-Западной Европы, а также из волжского яруса Северной Сибири.

Среди аммонитов зоны *Nikitini* наиболее разнообразны и важны для решения стратиграфических задач дорзопланитины (для верхней подзоны – лаугейтины и субкраспедитины), но диагно-

стика этих аммонитов во многом является условной. В первую очередь это касается так называемых “гигантов” – аммонитов с большим диаметром раковины, часто более полуметра, выделенных в особый размерный класс мегаконхов (Иванов, 1971) или мегаломорфов (Buckman, 1919, p. 6). Они близки к известным из Северо-Западной Европы родам, в первую очередь таким как *Titanites* и *Galbanites*, раковины которых также достигают 0,5–1 м в диаметре. Сходство этих аммонитов настолько велико, что крупный специалист по юрским аммонитам Джон Калломон утверждал (в личной переписке), что не может отличить портландских гигантов рода *Titanites* от волжских мегаконхов из разреза у с. Глебово. Между тем другие специалисты определяли аммонитов из Глебово иначе, относя их преимущественно к родам *Epirvirgatites*, *Lomonossovella* или *Dorsoplanites*. Данный пример показывает, что диагностика дорзопланитин из терминальной части средневолжского подъяруса весьма неустойчива. Сложность систематики этих родов опреде-

ляется целым комплексом причин объективного и субъективного плана:

1. Номенклатурные причины. Название *Dorsoplanitinae* было предложено У. Аркеллом (Arkell, 1950) вместо названия *Polytosphinctinae* Schindewolf, 1925, поскольку типовой род *Polytosphinctes* Schindewolf, 1925 является младшим объективным синонимом рода *Dorsoplanites* Semenov, 1898.

Объем подсемейства *Polytosphinctinae* в трактовке Шиндевольфа гораздо шире, чем *Dorsoplanitinae* Аркелла, и включает, по Аркеллу, представителей четырех подсемейств семейства *Perisphinctidae* Steinmann, 1890 (*Dorsoplanitinae* Arkell, 1950; *Virgatitinae* Spath, 1923; *Virgatosphinctinae* Spath, 1923; *Ataxioceratinae* Buckman, 1921) и двух подсемейств семейства *Berriassellidae* Spath, 1922 — номинативного и *Himalayitinae* Spath, 1925. Боральные и суббореальные роды, относимые О. Шиндевольфом к *Polytosphinctinae*, Л.Ф. Спэт (Spath, 1931, 1936) предложил поместить в отдельное подсемейство *Pavloviinae*. Именно в таком объеме понимал Аркелл (Arkell et al., 1957) подсемейство *Dorsoplanitinae*. Соответственно, подсемейство *Pavloviinae* он рассматривал как младший объективный синоним дорзопланитин. При этом волжские и портландские роды рассматривались Аркеллом как близкие таксоны. Однако подобная система не стала общепринятой. В работах российских авторов подсемейство *Dorsoplanitinae* включало в основном волжские роды, а портландские исключались полностью (Химшиашвили и др., 1958) или частично (Муравин, 1989; Митта, 1993). В работе У. Уимблдона (Wimbledon, 1974) все портландские роды помещены в подсемейство *Pavloviinae*, в то время как характерные для волжских отложений таксоны не упоминаются вообще (табл. 1).

Впоследствии система, предложенная Аркеллом, была подвергнута ревизии европейскими специалистами (Dopovan et al., 1981), которые предложили выделять семейство *Dorsoplanitidae* Arkell, 1950, включающее три подсемейства: *Dorsoplanitinae* Arkell, 1950, объединяющее преимущественно волжские роды; *Pavloviinae* Spath, 1931, в которое входят в основном портландские таксоны; *Pectinatitinae* Zeiss, 1968, состоящее из нижневолжских родов, которые ранее помещались в подсемейство *Ataxioceratinae*. Несколькими годами позже Т.А. Ломинадзе и И.В. Кванталиани выделили подсемейство *Laugeitinae*, к которому они отнесли *Laugeites*, *Epilaugeites* и *Chetates*.

Систематика родовых и подродовых таксонов также осложнена рядом проблем номенклатурного характера. В основном это касается портландских аммонитов, среди которых большинство пригодных видов и родов было установлено С. Бакменом (Buckman, 1918–1927). Валидность многих таксонов Бакмена до сих пор находится под вопросом по ряду причин. Образцы, по кото-

рым он выделял свои типы, чаще всего происходили из вторых рук (Wimbledon, 1974). Стратиграфическая привязка этих образцов весьма неопределенна, вследствие чего предложенная Бакменом последовательность аммонитовых гемер для портланды оказалась малоприменимой и вызвала справедливую и даже жесткую критику У. Аркелла (Arkell, 1933). Большинство таксонов Бакмена выделены по одному экземпляру, голотипу, реже по типовой серии, состоящей из двух образцов. Многие из них, в первую очередь “гиганты” титаноидной группы, имеют неудовлетворительную сохранность, что создает почву для бесконечного обсуждения интерпретации таких таксонов. Современные находки “титаноидных” дорзопланитин могут быть соотнесены с видами Бакмена достаточно условно, поэтому здесь допускается неизбежный произвол, часто в пользу наиболее простого и практичного решения. В разных работах большая часть выделенных Бакменом родов сводятся в синонимы родов *Titanites*, *Galbanites* и *Glaucolithites*, а некоторые сохраняются в качестве подродов (Arkell et al., 1957; Wimbledon, 1974). Уимблдоном в неопубликованной диссертационной работе (Wimbledon, 1974) также были установлены новые подроды, однако они не были описаны по правилам МКЗН (Международного кодекса зоологической номенклатуры). Несмотря на имеющиеся попытки ревизии портландских аммонитов, типы Бакмена до сих пор остаются главной проблемой систематики этой группы.

Можно констатировать, что система дорзопланитин к настоящему времени не доведена до того уровня стабильности, который позволил бы решать достаточно тонкие диагностические задачи. Различные версии систематики можно рассматривать лишь как точки зрения, не подкрепленные серьезной аргументацией. Основные противоречия между разными моделями сводятся к различному пониманию близости портландских и волжских аммонитов. Соответственно, это препятствует решению корреляционных задач.

2. Дефицит комплексного изучения. Несмотря на то что уже более ста лет дорзопланитины активно используются при расчленении средневолжских отложений, специальное монографическое изучение этой группы аммонитов почти не проводилось. Портландские дорзопланитины монографически переизучались после Бакмена сравнительно редко (Spath, 1936; Wimbledon, 1974), причем результаты ревизии У. Уимблдона не были опубликованы, за исключением небольших статей в основном стратиграфического плана (Wimbledon, Cope, 1978; Wimbledon, 1984). Волжские дорзопланитины после работ С.Н. Никитина (1881), Н.П. Вишнякова (Vischniakoff, 1878, 1882), А.О. Михальского (1890) и А.П. Павлова (Pavlow, 1890) изучались более системно и чаще, чем портландские (Михайлов, 1966; Захаров, Месежников, 1974; Месежников, 1984; Иванов, 1975, 1979;

Таблица 1. Родовой состав подсемейства Dorsoplanitinae в различных публикациях

Пригодные роды дорзопланитин	Spath, 1931, 1936, как Pavloviinae	Agkell et al., 1957	Химшиашвили и др., 1958	Wimbleton, 1974, как Pavloviinae	Митта, 1993	Муравин, 1989
Dorsoplanites Semenov, 1898	*	*	*		*	*
Acuticostites Semenov, 1898	*	*	*			*
Pavlovia Povaisky, 1917	*	*	*		*	*
Titanites Buckman, 1921	*	*		*		*
Galbanites Buckman, 1921	?Titanites	Titanites		*		*
Briareites Buckman, 1921	Titanites	Titanites		Titanites		
Gigantites Buckman, 1921	Titanites	Titanites		Titanites		
Trophonites Buckman, 1922	Titanites	Titanites		Titanites		
Behemoth Buckman, 1922	*	Glaucolithites		Glaucolithites		*
Leucopetrites Buckman, 1922	Behemoth	Glaucolithites		Glaucolithites		
Glaucolithites Buckman, 1922	Behemoth	*		*		*
Lydistratites Buckman, 1922	*	Pavlovia		Glaucolithites	*	*
Paravirgatites Buckman, 1922	*	*			*	*
Gloftoptychinites Buckman, 1923	?Titanites	*		*		*
Crendonites Buckman, 1923	*	Glaucolithites		*	*	*
Pallasiceras Spath, 1923	*	Pavlovia			Pavlovia	
Pleuromegalites Buckman, 1924	?Titanites	Titanites		Galbanites		
Hippostratites Buckman, 1924	Titanites	Titanites				
Aquistratites Buckman, 1924	Titanites	Glaucolithites		Glaucolithites		
Vaumegalites Buckman, 1924	?Titanites	?Kerberites				
Kerberites Buckman, 1924	*	*		*	*	*
Epivirgatites Spath, 1924	Lydistratites	*			*	*
Holcostephanoides Spath, 1924		Acuticostites	Acuticostites			
Polytosphinctes Schind., 1924		Dorsoplanites			Dorsoplanites	
Polymegalites Buckman, 1925	Titanites	Glaucolithites		*		
Shotoverites Buckman, 1925		Paravirgatites				
Gyromegalites Buckman, 1925	?Crendonites	Glaucolithites		Glaucolithites		
Crendomina Buckman, 1925		Glaucolithites		Glaucolithites		

Таблица 1. Окончание

Пригодные роды дорзопланитин	Spath, 1931, 1936, как Pavloviinae	Arkell et al., 1957	Химшиашвили и др., 1958	Wimbledon, 1974, как Pavloviinae	Митта, 1993	Муравин, 1989
Holosphinctes Neaverson, 1925		Pavlovia			Pavlovia	
Arosphinctoceras Neav., 1925		Pavlovia			Pavlovia	
Episphinctoceras Neav., 1925		Pavlovia				
Hydrostratites Buckman, 1926	Behemoth	Glaucolithites				
Paracraspedites Swinn., 1935				*	Epivirgatites (p.)	*
Epipallasiceras Spath, 1936	*	*			*	*
Laugaites Spath, 1936		*	*		*	*
Kochina Spath, 1936	*	Laugaites	Laugaites		Laugaites	
Progalbanites Spath, 1936	*					
Lomonossovella Ilovaisky, 1937		*	*		*	*
Pavlovella Ilov. et Flor., 1941		Pavlovia			Pavlovia	
Sischurovskaya Ilov. et Flor., 1941		Laugaites	Laugaites		Laugaites	
Nikitinella Ilov. et Flor., 1941		Epivirgatites			Epivirgatites	Epivirgatites
Oxupleurites Ilov. et Flor., 1941		Acuticosites	Acuticosites			
Michalskia Ilov. et Flor., 1941					*	
Prokachpurites Breistroffer, 1947		Laugaites				
Progeronia Arkell, 1953			*			
Strajevskaya Michailov, 1962					*	*
Chetaites Schulgina, 1962					*	*
Taimyrosphinctes Mesezh., 1974					*	
Epilaugeites Mesezhnikov, 1974					*	*
Biplicioceras Ivanov, 1986					Epivirgatites	
Serbarinovella Mitta, 1988					*	*
ВСЕГО валидных родов	13	12	6	9	16	21
Портландские/волжские роды	9	6	0	9	5	11
	4	6	6	0	11	10

Примечание. Звездочками обозначены валидные роды, принимаемые авторами указанных публикаций. Названия приведены для родов, входящих в синонимику других родов. Жирным шрифтом выделены названия родов из портланда (зоны Glaucolithus, Okusensis, Kerberus, Anguliformis) и средневолжского подъяруса (преимущественно зона Nikitini), являющихся объектом изучения в данной работе. Роды Acuticosites и Progeronia в настоящее время относятся к другим семействам перисфинктоидей.

Муравин, 1979, 1989; Иванов и др., 1987; Митта, 1993), но на присущий дорзопланитинам диморфизм по размеру раковин при этом внимание почти не обращалось. Только в работах А.Н. Иванова и В.В. Митты обсуждалась размерная дифференциация дорзопланитин, но обоими этими авторами подобные морфы рассматривались как внутривидовые, и гигантские раковины относились к тем же видам, что раковины небольшого размера.

Общей особенностью перечисленных публикаций является использование в основном описательной диагностики таксонов. Сравнительное изучение морфогенеза признаков раковины вышеупомянутых родов на количественной основе при этом не проводилось. Остается мало изученным строение лопастной линии дорзопланитид, а данные по ее изменению в онтогенезе раковины имеются только для некоторых *Pavlovia* и *Dorsoplanites*. Для некоторых портландских таксонов не изучена даже лопастная линия взрослых форм. Подобный подход чреват существенными ошибками в систематике, поскольку черты параллельного сходства между разными родами дорзопланитин настолько заметны, что зачастую это не позволяет уверенно провести демаркацию между ними.

3. Проблема параллелизмов. Волжские и портландские дорзопланитины имеют в основном стереотипный и маловыразительный набор признаков. Эти аммониты характеризуются эволютным или полуэволютным навиванием раковины, покрытой дву-, трех- и иногда многоветвистыми ребрами. Реже присутствуют одиночные ребра, в большинстве своем связанные с пережимами. Набор и диапазон признаков формы и скульптуры весьма ограничены, поэтому все возможные вариации можно описать небольшим числом коротких рефренов. Различия между разными родами состоят в основном в иной комбинации соседних звеньев рефрена, т.е. имеют масштаб нюанса. Столь ограниченные возможности комбинации признаков создают благоприятную основу для многократных параллелизмов у портландских и волжских таксонов. Иногда сходство между ними настолько велико, что его проще было бы объяснить с позиции родства и филогенетической преемственности. Однако единственным возможным путем расселения “портландских” дорзопланитин является Гренландско-Норвежский пролив, средневожские фауны которого (Восточная Гренландия) очень близки к волжским фаунам других районов Арктики. Классические “портландские таксоны” за пределами Северо-Западной Европы практически неизвестны, и уже в Восточной Гренландии они представлены единственным родом *Glaucolithes*, тогда как распространённые в Арктике *Crendonites*, судя по всему, должны относиться к другому подроду (или даже роду), в отличие от крендонитесов Англии и Северной

Франции, на что впервые указал У. Уимблдон (Wimbledon, 1984, p. 545).

Данная ситуация осложняется также тем, что в развитии дорзопланитин на протяжении средневожского времени не наблюдается выраженного филогенетического тренда. Новые таксоны отличаются от предшествующих сочетаниями рефренных звеньев, и эти сочетания принципиально не отличаются у более древних таксонов.

Широкое проявление параллелизма у дорзопланитин впервые было отмечено А.О. Михальским (1890), который рассматривал его как серьезное препятствие для создания устойчивой систематики группы. Как показала практика, Михальский оказался прав, а история изучения дорзопланитин представляет равномерное чередование двух альтернативных идей в систематике: а) таксономической дискретности портландских и волжских аммонитов или б) относительного единства обеих групп.

Сходство между портландскими и средневожскими дорзопланитинами было впервые замечено Г. Траутшольдом (Trautschold, 1876) после выхода монографии П. Лориоля и Е. Пелля (Loriol, Pellat, 1874), где были впервые изображены булонские аммониты, во многом напоминающие средневожские таксоны. Несмотря на это, С.Н. Никитин (1881), выделивший волжский ярус, отрицал упомянутое сходство, причем указал конкретные отличия от булонских форм при описании видов *Perisph. lahuseni* Nik. и *Perisph. bipliciformis* Nik. Он рассматривал волжских аммонитов как эндемичную среднерусскую группу, не имеющую аналогов в портланде. Собственно, волжская формация им была выделена как раз на этом основании.

Через несколько лет, после изучения западноевропейских коллекций, Никитин (1889) изменил свое первоначальное мнение. Он откровенно признался, что не может отличить булонские образцы *Am. boidini* и *Am. bleicheri* из монографии Лориоля от ряда среднерусских аммонитов из “горизонта с *Perisph. nikitini*”. Данный комплекс среднерусских аммонитов он назвал типично портландским.

Впоследствии А.П. Павлов (Pavlow, 1890) указал, что часть волжского яруса, относимая им к зоне *Olcostephanus triplicatus* и *O. blaki* (= зона *E. nikitini* в современном понимании), содержит характерные для английского и французского портланда виды *Olcostephanus triplicatus*, *Perisphinctes devillei*, *P. boidini*, *P. gigas*, часть из которых сейчас относятся к родам *Kerberites*, *Crendonites* и *Titanites*. К таким выводам он пришел во время изучения английских разрезов и местных коллекций аммонитов.

Позднее, после посещения разрезов французского портланда, А.П. Павлов пришел к заключению, что не только портландские таксоны присутствуют в аммонитовых комплексах волжского яруса, но и, наоборот, волжские таксоны могут

быть встречены в портланде. В своей новой статье (Pavlow, Lamplugh, 1892 в Павлов, 1965) он выделил род *Virgatites*, к которому отнес не только аммонитов из группы *virgatus*, но и такие виды (в современной трактовке), как *Lomonossovella blakei* (Pavl.), *Epivirgatites nikitini* (Mich.) и *Kerberites triplicatus* (Blake). Все эти виды Павлов определил в булонских разрезах и коллекциях, что позволило провести прямую корреляцию волжского яруса и портланда (Pavlow, 1896 в Павлов, 1965, с. 163–168).

На этикетках к слепкам английских и булонских аммонитов портланда, находящихся в коллекции А.П. Павлова, а также Н.П. Вишнякова (Государственный геологический музей им. Вернадского), сохранились рабочие определения Павлова, сделанные карандашом или чернилами, такие как *A. bipliciformis*, *A. lahuseni* и *A. nikitini* (часть из них обозначена как *Perisphinctes* и *Virgatites*). Это означает, что практически весь комплекс средневожских аммонитов, описанных к тому времени, уверенно распознавался Павловым среди аммонитов классического портланда.

Этот подход вызвал возражение со стороны А.О. Михальского (1890), который портландские и волжские фауны считал достаточно дискретными. В ответ на это Павлов писал следующее (Pavlow, Lamplugh, 1892 в Павлов, 1965): “При таком положении вещей по крайней мере странно слышать отрицание родства между *Virgatites* и портландскими аммонитами Запада, причем такое отрицание основывается некоторыми на том, что проведенное нами сопоставление портландских аммонитов этих двух стран не исходит из изучения всех стадий развития каждого из них. Особенно странно это слышать от того, кто первый занялся изучением онтогенетического развития *virgati*. По этому вопросу я позволю себе возразить, что при современном состоянии наших знаний указанное нами поразительное сходство между некоторыми портландскими аммонитами Англии или Франции и русскими формами той же величины является фактом, заслуживающим вдумчивого объяснения, а не простого отрицания родства между формами и произвольного предположения, что сходство могло быть чисто внешним и совершенно случайным. Подобный способ обработки и аргументации разрушает всю научную ценность палеонтологических сопоставлений в статье А. Михальского об аммонитах группы *virgati*, работе, в других отношениях представляющей несомненную ценность”.

В дальнейших работах (Pavlow, 1896, 1901 в Павлов, 1965) Павлов развивает те же самые идеи, но в несколько новой форме. Он отказывается от названия зоны *O. blaki* и заменяет ее на *Perisphinctes giganteus*. Выделение этой зоны обосновывается находками “огромных аммонитов типа *giganteus*” (род *Titanites* в современном понимании) в слоях с *P. nikitini* и *P. triplicatus* разрезов Сызрани, Симбирска и Москвы. Все эти слои, а также ни-

жеležащие “виргатовые” слои были отнесены Павловым к портланду, а не к волжскому ярусу.

За пределами России точка зрения Павлова первое время поддерживалась французскими палеонтологами. Так, в среднем портланде Г. Соваж (Sauvage, 1911) описал и изобразил шесть волжских видов, в том числе и дорзопланитин *Per. nikitini* и *Olc. lomonosovi*. Эти названия оставлены и в работе П. Пруво (Pruvost, 1925), однако авторство видов оставляется за Соважем. Тем самым подчеркивается, что эти формы близки, но не тождественны волжским видам. Тем не менее оба вида выбраны Пруво в качестве индексов зон среднего портланда.

Английские специалисты к обсуждаемой проблеме относились по-разному. У. Аркелл с концепцией Павлова согласился почти по всем пунктам. В своей схеме верхней юры Центральной России (Arkell, 1946, table 4) он сохраняет зону *Blaki* (как *Blakei*) и дает следующий перечень видов зонального комплекса: *Titanites blakei* (Pavl.), *Kerberites portlandensis* Cox (= *O. triplicatus sensu Pavlow non Blake*), “giant cf. *gigas*” и “*Epivirgatites nikitini* (Mich.)”. Таким образом, он устанавливает в волжском ярусе портландские роды и виды и выделяет зону *Titanites blakei*, которая прямо сопоставляется с тремя английскими зонами, выделенными Аркеллом (*Gorei*, *Okusensis* и *Giganteus*), отвечающими большей части портланда.

В “*Treatise on Invertebrate Paleontology*” (Arkell et al., 1957) сохраняется аналогичное понимание аммонитов зоны *Epivirgatites nikitini*. Род *Epivirgatites* рассматривается как эквивалент рода *Glaucolithites* или *Crendonites*, а *Lomonossovella* — как эквивалент *Titanites* (*Kerberites*).

Л.Ф. Спэт (Spath, 1936) допускал присутствие общих родов подсемейства *Pavloviinae* в английском портланде и волжском ярусе, но, в отличие от Аркелла, отнеся скептически к находкам аммонитов портландского типа в волжской зоне *O. blaki*. В частности, Спэт выразил уверенность (Spath, 1936, p. 169), что крупные экземпляры *Titanites*, которые Павлов определял как *P. giganteus*, могут быть гигантскими разновидностями *E. nikitini*, т.е. относятся к чисто волжской группе.

Единственным общим таксоном в портланде и волжском ярусе, по мнению Спэта, был род *Epivirgatites*, который в работе (Spath, 1936, p. 30) рассматривался как *Pavlovia* (*Lydistratites?*), представленный в портланде и волжском ярусе разными видами-викариатами: *P. (L.?) worthensis* Spath, *P. (L.?) vulgaris* Spath — Portland Sand, Дорсет; *P. (L.?) nikitini* (Mich.), *P. (L.?) bipliciformis* (Nik.) — волжский ярус.

Идеи Спэта получили дальнейшее развитие у английских специалистов. Р. Кейси (Casey, 1967) причислил вышеуказанные новые виды Спэта к роду *Epivirgatites* и уточнил их стратиграфическое положение. По Кейси, *E. worthensis* и *E. vulgaris*

происходят из зоны “*Provirgatites*” *albanii*, занимающей нижнюю часть портландских песков. Данное заключение, впоследствии принимаемое многими английскими исследователями (Wimbledon, Cope, 1978; Wimbledon, 1984; Callomon, Cope, 1995), привело к широкому распространению мнения о наличии в средневожском подъярусе Русской платформы многочисленных перерывов. Однако отнесение аммонитов из зоны *Albanii* к *Epirvirgatites* строилось фактически на единственном признаке — присутствии четырехраздельных ребер, связанных с пережимами. Но подобные ребра, с одной стороны, достаточно широко распространены у других дорзоплантин, а с другой стороны, редко встречаются у настоящих *Epirvirgatites*, и английских “эпивиригатитесов”, по всей видимости, следует сблизить с *Eripallasicerias* (Rogov, Zakharov, 2009).

Присутствие портландских аммонитов в средневожском подъярусе (в современном понимании) после А.П. Павлова отрицалось российскими специалистами около полувека (Розанов, 1913, 1918, 1919; Зонов, 1934, 1939; Сазонов, 1957), несмотря на то что волжские отложения, видимо по инерции, иногда продолжали относить к портланду. После этого периода вновь начались сообщения о находках портландских аммонитов. В частности, Н.П. Михайлов (1957) отнес новые формы, найденные в окрестностях Москвы, к типично портландским родам *Kerberites*, *Crendonites* и *Behemoth*. Эти определения впоследствии были отвергнуты рядом специалистов (Casey, 1967; Wimbledon, 1974, 1984; Митта, 1993, 1994 и др.). Из зоны *Nikitini* рыбинской юры указывались также находки *Perisphinctes bononiensis* (Lor.) (Герасимов и др., 1962) — вида, в настоящее время относимого к роду *Titanites*.

Впоследствии Р. Кейси (Casey, 1968, 1973; Кейси, Месежников, 1986) сделал вывод о присутствии портландского рода *Paracraspedites* в зоне *Nikitini* Среднего Поволжья (д. Городищи, Кашпир), а М.С. Месежников (в Кейси и др., 1977) определил в зоне *Oppressus* Англии типичный для верхней части средневожского подъяруса Приполярного Урала род *Epiraugeites*. В дальнейшем находки *Paracraspedites* неоднократно указывались также из Верхнего Поволжья (с. Глебово) А.Н. Ивановым и другими авторами (Иванов, 1979; Иванов и др., 1987; Киселев и др., 2003, 2012; Киселев, Рогов, 2005). Из Среднего Поволжья И.Г. и Н.Т. Сазоновы (Sazonova, Sazonov, 1979) определяли представителей родов *Titanites* и *Paracraspedites*, а Р. Кейси и М.С. Месежников (1986) по материалам из Восточной Англии и Среднего Поволжья установили новый подрод *Crendonites* (*Neopavlovina*). Калломон и Биркелунд (Callomon, Birkelund, 1982) отмечали очень большое сходство *Lomonossovella* и *Kerberites* и считали, что *Kerberites* может быть определен из средневожских отложений европейской части России.

При этом некоторые исследователи продолжали настаивать на отсутствии в средневожском подъярусе европейской части России таксонов, характерных для портланда Северо-Западной Европы (Wimbledon, 1974, 1984; Митта, 1993, 1994). В.В. Митта (1993) всех аммонитов, относимых другими специалистами к *Paracraspedites* и *Crendonites* (*Neopavlovina*), рассматривал в качестве синонимов *Epirvirgatites nikitini* или *E. bipliciformis*, а У. Уимблдон (Wimbledon, 1984) лишь указал, что, по его мнению, *Paracraspedites* из Городищ и Англии должны относиться к разным видам. Перспектива обнаружения портландских таксонов в волжском ярусе этими авторами воспринимается скептически. В крайнем выражении эта точка зрения присуща У. Уимблдону, который полагает маловероятным обнаружение в будущем каких бы то ни было портландских аммонитов в волжском ярусе (Wimbledon, устное сообщение).

Как видно из истории изучения средневожских аммонитов, в среде специалистов с момента выделения волжского яруса параллельно сосуществовали два альтернативных подхода в диагностике — на основе общности или различий портландской и волжской аммонитовых фаун (рис. 1). Ни один из этих подходов не вытеснил друг друга со временем, что указывает на то, что оба они отражают реальные сущности, т.е. взаимодополнительны (эпистемологический принцип дополнительности). Между рассматриваемыми группами, несмотря на определенные различия, действительно имеется большое и неслучайное сходство. А.О. Михальский (1890, с. 267) объяснял это сходство как проявление параллелизмов, из-за которого, по его словам, иногда невозможно распознавать виды, принадлежащие разным “генетическим группам”. Это сходство усугубляется и тем, что в разных группах наблюдается один и тот же вариационный ряд изменчивости (А.О. Михальский, 1890), т.е. гомологические ряды. Распознавание таксонов в таких условиях требует особенно тонких методов анализа. Поэтому существующая тенденция параллельного развития двух идей в систематике указывает на то, что методическая проблема в исследовании данных аммонитов явно не решена.

4. Проблема выделения морфологических типов.

Данная проблема была в общих чертах рассмотрена ранее (Киселев, 2015). Одной из характерных черт морфологии раковины большинства мезозойских аммонитов является присутствие признаков финальной или поздней стадии онтогенеза (по Иванов, 1971), на которой морфогенез и дальнейший рост раковины прекращается естественным путем. Такие “геронтические” или “сенильные” признаки позволяют выделять так называемую конечную жилую камеру (КЖК) (Михальский, 1890, 1898) или терминальную раковину (Руженцев, 1962), резко отличающуюся от предыдущих взрослых оборотов. Конечные жи-

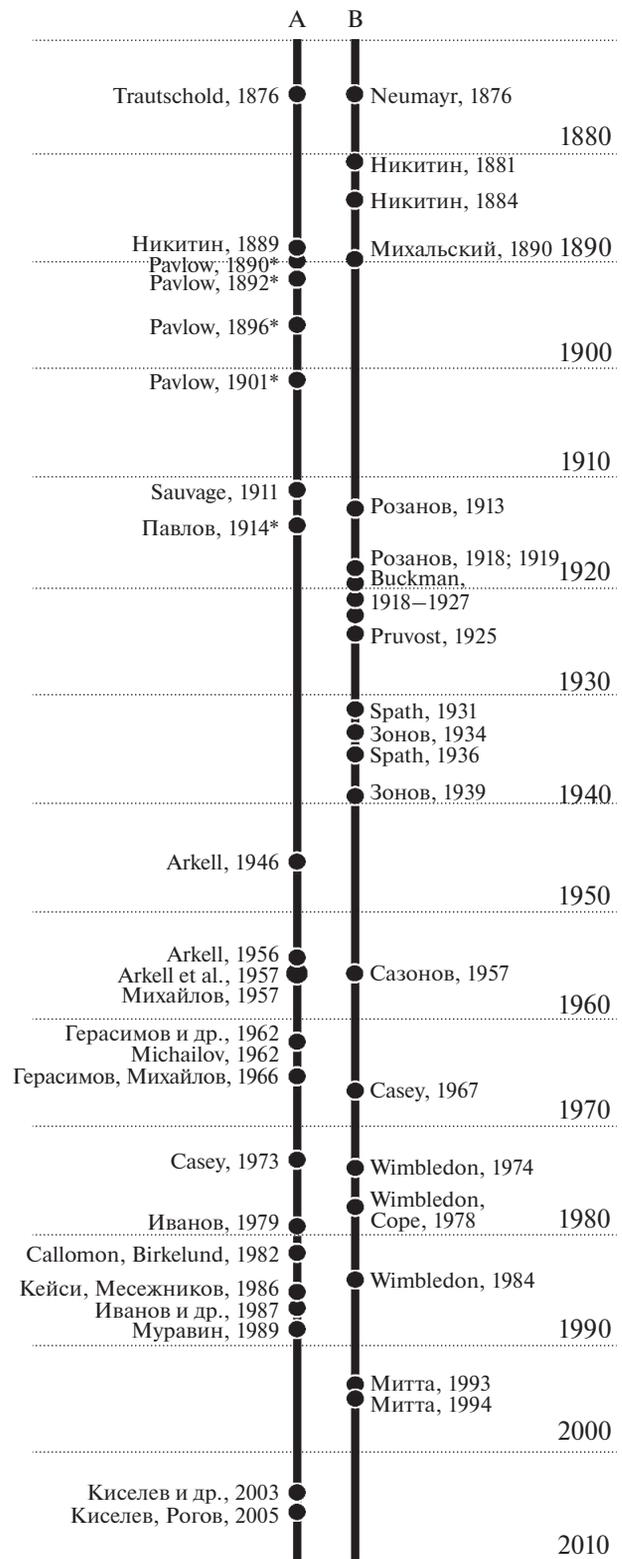
Рис. 1. Хронологическая последовательность публикаций, в которых рассматриваются два альтернативных подхода в систематике волжских аммонитов и корреляции средневожского подъяруса и портланда. А – прямая корреляция средневожского подъяруса и портланда по общим таксонам аммонитов возможна; В – корреляция средневожского подъяруса и портланда по аммонитам невозможна из-за отсутствия общих таксонов. Звездочкой отмечены работы А.П. Павлова, опубликованные вторично в (Павлов, 1965).

лые камеры различаются у разных таксонов размером, формой и приустьевыми придатками, вследствие чего наблюдается определенное разнообразие, которое можно свести к двум, реже трем и более типам.

Выделение и диагностика аммонитовых таксонов де-факто проводится в основном по признакам КЖК, поэтому надежность таксономических определений во многом зависит от выраженности “сенильных” признаков, к которым относятся, согласно (Makowski, 1962; Callomon, 1963; Руженцев, 1962; Иванов, 1975 и др.): а) разворот спирали; б) форма конечного устья и приустьевых образований; в) признаки финального замедления роста (приустьевое сгущение ребер и уменьшение расстояния между последними септами); г) предустьевой пережим; д) изменение формы и скульптуры раковины во всех частях КЖК и ряд иных признаков.

У средневожских и портландских дорзопланитин признаки КЖК выражены весьма слабо, поэтому морфологическая разница между зрелой (средние и поздние обороты) и позднезрелой (где формируется КЖК) стадиями развития еле проявлена или не заметна вообще. В связи с этим в диагностике данных аммонитов есть своя устоявшаяся специфика.

Во-первых, у средневожских дорзопланитин конечный диаметр раковины обычно не рассматривается как диагностический признак, поэтому при их изучении редко выделяются диморфные пары. Вследствие этого признаки раковин небольшого, среднего и крупного диаметра, как правило, считались в одинаковой мере диагностичными для определения вида или рода. Данная практика особенно характерна при определении таких аммонитов, как *Epivirgatites* и *Lomonossovella* (Михальский, 1890; Иванов и др., 1987; Митта, 1994 и др.). Между тем в других семействах, где диморфизм хорошо выражен, микро- и макроконхи, как правило, относятся к разным родам или под родам. Впрочем, таксономически ранг микро- и макроконхов в разных семействах аммонитов в значительной мере определяется, с одной стороны, резкостью различий между диморфами, а с другой стороны – традицией исследования той или иной группы, причем подобный подход применяется зачастую вне за-



висимости от того, связывают ли исследователи природу микро- и макроконхов с половым диморфизмом или нет.

Исключение из общего числа работ представляет статья М.А. Рогова (2013), где производится

анализ полиморфизма по конечному размеру раковины бореальных волжских аммонитов, но из дорзопланитин в этой работе были рассмотрены только *Chetaites* и *Praechetaites*.

Существует опыт выделения диморфных групп у средневожских дорзопланитин по другим признакам раковины — поперечному сечению раковины и типу скульптуры (Митта, 1990, 1993), тогда как конечный диаметр раковины при таком подходе рассматривается не как таксономически значимый признак, а как отражающий лишь внутрипопуляционную изменчивость по скорости роста. В соответствии с этим мелкогабаритные “карлики” предлагалось относить к микрогеронтам, по Хельдеру (Hölder, 1952), а быстрорастущие особи большего размера — к макрогеронтам.

Диморфизм и полиморфизм портландских аммонитов недостаточно изучен. Известны немногочисленные работы, где предлагается гипотетическая разбивка родов на микро- и макроконхи. Так, Дж. Калломон (Callomon, 1963, p. 41) относил к макроконхам *Titanites*, а к микроконхам *Crendonites*. У. Уимблдон посвятил диморфизму небольшой раздел в диссертации (Wimbledon, 1974, p. 194), где он предложил свою версию разделения родов *Titanites*, *Galbanites*, *Glaucolithites* и *Crendonites* по диморфным группам. Следует отметить, что выделяемые у дорзопланитид размерные группы не могут быть однозначно сопоставлены с “классическими” микро- и макроконхами, поскольку выраженные различия в строении устья раковины и скульптуре КЖК у этих групп отсутствуют. При этом для средневожских дорзопланитин европейской части России нередко характерно присутствие трех дискретных размерных групп, характеризующихся раковинами диаметром соответственно до 5–7, 10–15 см и более 0.3 м. На практике в конкретных разрезах на тех или иных стратиграфических уровнях могут встречаться представители одной, двух или трех размерных групп. В настоящей работе две первые группы объединены под общим названием макроконхов, а “гигантские” дорзопланитины отнесены к мегаконхам (см. раздел “Типология диморфизма и систематика”).

Во-вторых, для дорзопланитин характерны формы с очень крупным диаметром раковины, от 0.3 до 1 м, которые было предложено относить к особому морфологическому типу — мегаконхам (Иванов, 1971, 1975). Под мегаконхами А.Н. Иванов понимал вариации вида, которые, в отличие от обычных макроконхов, не останавливаются в росте на стадии зрелости, а продолжают свой рост на неопределенное время, в том числе и в истинно старческую фазу, когда появляются так называемые “реверсивные” признаки. По работам Иванова не понятно, какое таксономическое значение он придавал признакам этой стадии. Судя по приводимым примерам (*Epirigatites*, *Lomonossovella* и *Paracraspedites*), он считал стадию мегаконха необязательной в развитии дорзопла-

нитин, у которых онтогенез, в силу непонятных причин, мог быть завершён на стадии как макроконха, так и мегаконха.

Подобное понимание природы мегаконхов как необязательной стадии развития, а не морфологического типа, малопонятно и весьма противоречиво. Размеры тела — важнейший признак, определяющий положение организма в той или иной адаптивной зоне, которая для головоногих представляет область хищников среднего и крупного размерного класса. Поэтому размер тела и, соответственно, раковины у аммонитов не может быть случайным признаком и должен эволюционировать. Например, современные головоногие достигают крупного размера исключительно за счет задержки зрелости, вследствие чего размножаются поздно (Wood, O’Dog, 2000). Они жертвуют скороспелостью ради возможности оказаться в адаптивной зоне крупных хищников, что, несомненно, есть следствие направленной эволюции.

Точка зрения А.Н. Иванова на сущность мегаконхов привносит много неясностей и в диагностику данных аммонитов, особенно если учесть, что все средневожские виды дорзопланитин выделены по номенклатурным типам с небольшим конечным диаметром раковины, в то время как морфогенез внутренних оборотов волжских мегаконхов в литературе практически не описан. У портландских дорзопланитин обратная ситуация: большинство номенклатурных типов представлено мегаконхами, при этом не существует ни одной публикации, где был бы описан их морфогенез.

В этой связи мы не можем на данный момент достоверно судить, насколько сильно отличаются портландские дорзопланитины от эквивалентных им средневожских, поскольку методическая основа диагностики данных таксонов является в значительной мере неопределенной и не позволяет оценить истинное разнообразие этой группы. Поэтому та или иная модель систематики дорзопланитин опирается скорее на презумпции, чем на аргументацию. Одна из презумпций подразумевает возможность существования общих родов или видов в портланде и средневожском подъярсе, другая эту возможность отрицает.

Данная статья посвящена изучению морфогенеза взрослой стадии некоторых дорзопланитин портланда (преимущественно зон *Okusensis*, *Kerberus* и *Anguiformis*) и зоны *Nikitini* волжского яруса, что позволит уточнить систематику этой важнейшей для биостратиграфии группы.

Материал данного исследования включает номенклатурные типы большинства видов средневожских и портландских дорзопланитин, все пригодные для измерения топотипы, изображенные в литературе и хранящиеся в музейных и частных коллекциях (табл. 2), и экземпляры, собранные автором в разрезах зоны *Epirigatites nititini* Европейской России.

МОРФОГЕНЕЗ РАКОВИНЫ НА ЗРЕЛОЙ И ПОЗДНЕЗРЕЛОЙ СТАДИЯХ

Основные изменения скульптуры и формы раковины у аммонитов происходят на конечном обороте или конечной жилой камере. У дорзопланин КЖК и конечный оборот (КО) слабо отличаются от предшествующих оборотов, поэтому их распознавание затруднено настолько, что выделение КЖК у данной группы как самостоятельной стадии морфогенеза находится под вопросом. Количественное изучение “сенильных” признаков позволяет доказать присутствие или отсутствие КЖК при разном диаметре раковины либо установить существование одних лишь временных жилых камер, одинаковых на разных стадиях развития. Из признаков КЖК, перечисленных выше, было выбрано два: разворот спирали и замедление скорости роста. Другие признаки, в первую очередь такие, как форма конечного устья и приустьевых образований, не рассматривались, поскольку у дорзопланин различия в строении устья у разных морфологических групп не выражены.

Разворот спирали

Резкий разворот спирали на КЖК хорошо виден визуально и свойствен многим семействам аммонитов, обладающим на внутренних оборотах инволютной или полуинволютной раковинной (например, космоцератидам и кардиоцератидам). При раскручивании спирали сильно объемлющая раковина меняет форму поперечного сечения оборота. По всей видимости, это могло иметь адаптивное значение на позднезрелой стадии развития, когда у аммонитов происходило размножение. У аммонитов с эволютивной раковинной поперечное сечение оборотов всегда примерно одинаковое и простое по форме, и заметный разворот спирали у них не выражен. У перисфинктоидей, и в частности у дорзопланин, имеющих эволютивную раковину, этот признак визуально плохо заметен или вообще не различим. Поэтому разворот спирали у этой группы может быть установлен на количественной основе путем измерения ширины умбиликальной спирали всех оборотов, видимых с боковой стороны раковины. Предварительные итоги этого исследования были опубликованы ранее (Киселев, 2015). Ниже дается более развернутое описание принципов и результатов исследования.

Методика изучения. Количественное изучение разворота спирали включает в себя несколько операций:

1. Измерение диаметра умбиликуса каждого оборота в 6 точках, отстоящих друг от друга на 60° . Эти точки делят каждый оборот на 6 сегментов (рис. 2). Измерения производятся от последнего оборота к внутренним, и, соответственно, число измеренных оборотов зависит от сохранности образца. По этому принципу было измерено 44 образ-

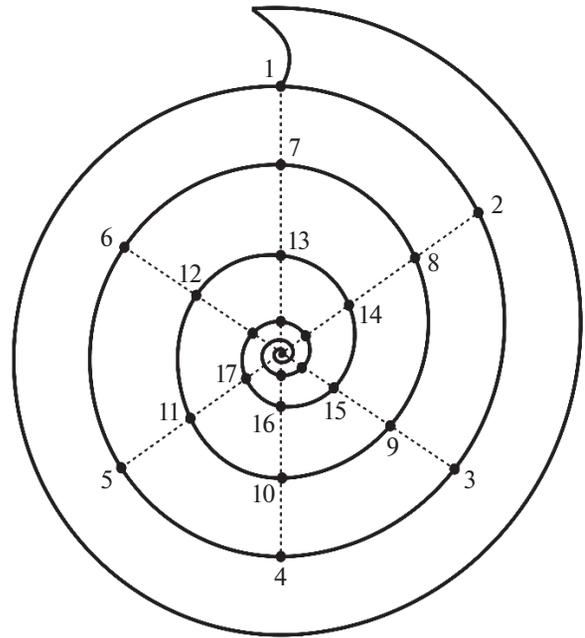


Рис. 2. Схема измерения радиуса умбиликальной спирали.

Точками обозначены места замеров, разделяющие спираль на сегменты. Каждый оборот содержит по 6 сегментов, отделенных шестьдесятю градусами от соседнего. Номер обозначает последовательность измерения.

ца, принадлежащих к 30 видам. Из них 12 экземпляров относятся к номенклатурным типам, 14 образцов происходят из портланда, остальные — из зоны *E. nikitini* Европейской России и зон *E. variabilis* и *T. excentricum* Северной Сибири. Также для сравнительных задач были измерены около десятка образцов из других семейств аммонитов. Все измерения проведены по фотографиям с помощью графических редакторов.

2. Унификационные преобразования — обработка первичных измерений, после которой можно проводить сравнительное изучение всего разнообразия образцов в едином модельном пространстве. Эти преобразования призваны исключить влияние вариабельности образцов по размерам и сохранности. К ним относятся следующие операции:

а) Вычисление параметра ширины спирали — все измерения умбиликального диаметра переводятся в процентный формат по отношению к умбиликальному диаметру, измеренному на ближайшем расстоянии от конечного устья (измерение по линии 1–4, рис. 2). После такого преобразования конечный умбиликальный диаметр у всех образцов, независимо от метрических размеров, равен 100%, за счет чего все остальные измерения унифицируются. На основе унификации возможно объективное сравнение величины кривых разворота спирали у разных образцов.

Таблица 2. Разнообразие признаков разворота спирали изученных экземпляров дорзопланитин

Таксономическое определение	Номенклатура	МДР	Число дополнительных критических точек				Положение главной критической точки (сегмент спирали)		
			0	1	2	3	11	12	13
Мегаконхи портланда									
Titanites (Ophiolithites) ingens Wimbl. MS	HT, Wimbleton, 1974, p. 13	790			+			+	
T. (Ophiolithites) anguiformis Wimbl.	HT, Wimbleton, Cope, 1978, p. 3	665		+				+	
T. (Titanites) sp.	77.30G.29, NMW	466	+					+	
T. (Briareites) polymeles Buckman	HT, Buckman, 1921, p. 257	635	+				+		
T. (Briareites) polymeles Buckman	C.C.9, Wimbleton, 1974, p. 4	625				+		+	
T. (Hippostratites) hippocephaliticus Buckman	HT, Buckman, 1924, p. 495	515		+				+	
Gigantites giganteus (Sowerby)	ST, C77765, NHM	254		+				+	
Galbanites galbanus Buckman	HT, Buckman, 1922, p. 355	270		+				+	
Galbanites galbanus Buckman	N5, Wimbleton, 1974, p. 18	320		+			+		
Galbanites cretarius Buckman	HT, Buckman, 1925, p. 621	315	+					+	
Gigantites zeta Buckman	HT, Buckman, 1923, p. 452	275	+					+	
Galbanites reniformis Wimbleton MS	HT, Wimbleton, 1974, p. 26	145	+				+		
Glaucolithites polygyralis (Buckman)	HT, Buckman, 1925, p. 620	360	+					+	
Макроконхи портланда									
Crendonites leptolobatus Buckman	TT, Wimbleton, 1974, p. 28	133		+			+		
Crendonites gorei (Salfeld)	II-94/203, ГГМ, Булонь	122	+				+		
Crendonites gorei (Salfeld)	14K7, NHM, Суиндон, Уилтшир	93		+			+		
Kerberiteskerberus Buckman	HT-PT, Buckman, 1924, p. 520, 1926, p. 520a	145				+	+		
Мегаконхи. Средневожский подъярус, зона Epirvirgatites nikitini, Европейская Россия									
Titanites sp. A	GL-3, ЯПУ, с. Глебово	478.5			+			+	
Titanites sp. A	GL-5, ЯПУ, с. Глебово	484.3		+				+	
Titanites sp. A	0570, ЧКД. Буева, с. Глебово	488	+				+		
Titanites sp. B	ЧК М. Шиханова, с. Глебово	450	+					+	
Titanites sp. B	GL-10, ЯПУ, с. Глебово	270.9		+				+	
Titanites sp. C	GL-19, ЯПУ, с. Глебово	424.2				+		+	
Titanites sp. D	ГГМ-0868-1/БП-08070, Ульяновская обл.	487.8			+				+

Таблица 2. Окончание

Таксономическое определение	Номенклатура	МДР	Число дополнительных критических точек				Положение главной критической точки (сегмент спирали)		
			0	1	2	3	11	12	13
<i>Titanites</i> sp. E	УПМ, д. Городищи	700	+					+	
Макроконхи. Средневолжский подъярус, зона <i>Epirvirgatites nikitini</i> , Европейская Россия									
? <i>Crendonites anguinus</i> Spath	НТ, Spath, 1936, p. 21, pl. 2	84		+				+	
<i>Epirvirgatites nikitini</i> (Michalsky)	ЛТ, Михальский, 1890, т. 12, фототабл. 7	72.9	+					+	
<i>Epirvirgatites nikitini</i> (Michalsky)	РТ, Михальский, 1890, т. 12, фототабл. 5	74.3	+					+	
<i>Epirvirgatites</i> sp. A	GL-64, ЯПУ, с. Глебово	93			+				+
<i>Epirvirgatites</i> sp. A	GL-68, ЯПУ, с. Глебово	123		+					+
<i>Epirvirgatites</i> sp. A	GL-59, ЯПУ, с. Глебово	62.5	+					+	
<i>Epirvirgatites</i> sp. A	GL-29, ЯПУ, с. Глебово	107.5			+				+
<i>Epirvirgatites</i> sp. A	GL-30, ЯПУ, с. Глебово	111			+			+	
<i>Epirvirgatites</i> sp. A	GL-31, ЯПУ, с. Глебово	123.4			+				+
<i>Lomonossovellasp.</i> A	GL-67, ЯПУ, с. Глебово	98.3			+				+
<i>Lomonossovellasp.</i> B	GL-60, ЯПУ, с. Глебово	142		+					+
<i>Paracraspedites</i> sp. A	GL-22, ЯПУ, с. Глебово	131				+			+
<i>Paracraspedites</i> sp. A	GL-23, ЯПУ, с. Глебово	129.2				+			+
<i>Paracraspedites</i> sp. B	GL-33, ЯПУ, с. Глебово	136.3				+			+
<i>Paracraspedites</i> sp. B	GL-34, ЯПУ, с. Глебово	138.4			+				+
<i>Paracraspedites</i> sp. B	GL-70, ЯПУ, с. Глебово	135.4				+			+
Макроконхи. Средневолжский подъярус, Северная Сибирь									
<i>Taimyrosphinctes evolutus</i> Mesezhnikov	НТ, Месежников, 1984, т. 48, фототабл. 1	114			+				+
<i>Epirvirgatites variabilis</i> Schulgina	МК2744, ГИН	52.8	+						+
<i>Epirvirgatites variabilis</i> Schulgina	МК2751, ГИН	69.4			+				+
ВСЕГО	Номинально		14	12	11	7	13	30	1
	в % от общего числа образцов		31.8	27.2	25	15.9	29.5	68.1	2.2

Примечание. Обозначения номенклатурных типов: НТ – голотип; РТ – паратип; СТ – синтип; ТТ – топотип; ЛТ – лектотип; MS – название в рукописи, неопубликованное; МДР – максимальный диаметр раковины на конечной жилой камере, в мм. Местонахождения коллекций: ГГМ – Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского; ГИН – Геологический институт РАН; УПМ – Ундорский палеонтологический музей; ЯПУ – Геологический музей Ярославского педагогического университета; ЧК – частная коллекция; ННМ – Национальный музей естественной истории, Лондон; NMW – Национальный музей Уэльса. Измерения *Kerberites kerberus* Vuckman сделаны по голотипу, не имеющему КЖК, и паратипу, у которого есть КЖК, как по одному образцу. Эти измерения объединены в один график, как для одного образца, поэтому полученная картина является приблизительной.

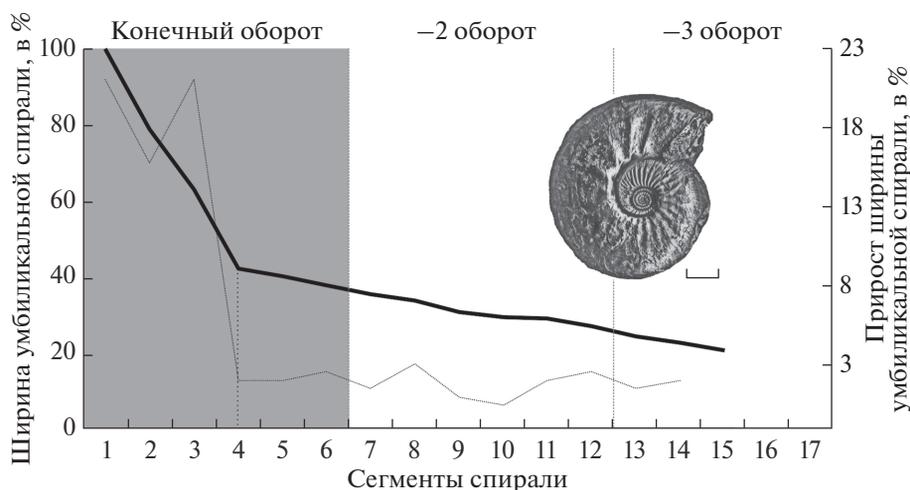


Рис. 3. Особенности разворота умбиликальной спирали в позднем морфогенезе *Kosmoceras (Catasigaloceras) enodatum* aecta Kiselev (голотип).

Жирной линией показана кривая изменения ширины умбиликальной спирали, в процентах от ширины на первом сегменте; тонкой пунктирной линией – прирост ширины умбиликальной спирали, в процентах. Серой заливкой показана область конечного оборота.

б) Вычисление теоретических значений параметров ширины спирали. Эмпирические значения, переведенные в процентный формат (пункт “а”), не являются унифицированными по отношению к образцам различной сохранности. Поскольку умбиликус у многих экземпляров бывает частично закрыт, количество измерений, которые удастся провести, как правило, различно. Большинство образцов удалось измерить по 15 сегментам спирали (2.5 оборота), а максимальное значение в выборке составило 26 сегментов (4.3 оборота). Соответственно, для всех образцов необходимо вычислить теоретические значения для спирали, разделенной на 26 сегментов. Без этих преобразований последующие вычисления отразят не столько разнообразие типов разворота спирали, сколько вариацию сохранности образцов. Теоретические значения ширины спирали вычислялись по формуле экспоненциальной регрессии, коэффициенты которой для каждого образца всегда разные. Этот тип регрессии соответствует кривой параметра ширины спирали с коэффициентом корреляции от 0.93 до 0.98.

3. Вычисление критических точек (КТ) разворота спирали. Поскольку, как было показано ранее (Киселев, 2015), в эволютивной раковине разворот спирали всегда плавный, для финального разворота спирали необходимо вычисление критической точки, после которой начинается более резкое разворачивание спирали. Эта точка вычисляется только по теоретическим значениям параметра ширины спирали. Среди множества способов вычисления КТ, в данном случае используется метод вычисления отклонений значений линейной регрессии от экспоненциальной, при этом максимальные отклонения отвечают КТ.

Анализ динамики навивания. Чтобы понять особенности навивания раковины дорзопланитин, для которых свойственно медленное разворачивание оборотов, необходимо предварительно изучить таксон, для которого был бы характерен быстрый разворот спирали на КЖК. В качестве такового был выбран вид из другого семейства – *Kosmoceras (Catasigaloceras) enodatum* (Nik.), характеризующийся в целом полуинволютной раковиной и сильным разворотом на КЖК. На протяжении средних и поздних оборотов у экземпляров данного вида изменение параметра ширины спирали происходит *линейно*. Эти участки разделяет четкий перегиб кривой (рис. 3). Он характеризуется выраженным углом, который определяет стремительное расширение умбиликуса на конечном обороте. Разворот происходит за счет значительного прироста параметра ширины спирали на первом сегменте сразу после перегиба, что видно по наличию пика прироста на 3-м сегменте. Вследствие этого морфогенез трех последних оборотов четко делится на две стадии – до перегиба и после. Критическая точка, определяемая по перегибу, приходится на середину 4-го сегмента. Она расположена сразу после начала КЖК, которая заметно короче конечного оборота, примерно на 1/3.

У дорзопланитин резкий перегиб на кривой роста спирали отсутствует, однако рост ширины спирали происходит нелинейно. Кривая изменения ширины спирали представляет собой слабо изогнутую линию экспоненты, и, соответственно, в морфогенезе могут быть выделены две стадии – с замедленным ростом ширины спирали и ускоренным. Во вторую, более позднюю стадию происходит более быстрый разворот спирали. Граница между этими стадиями может быть вы-

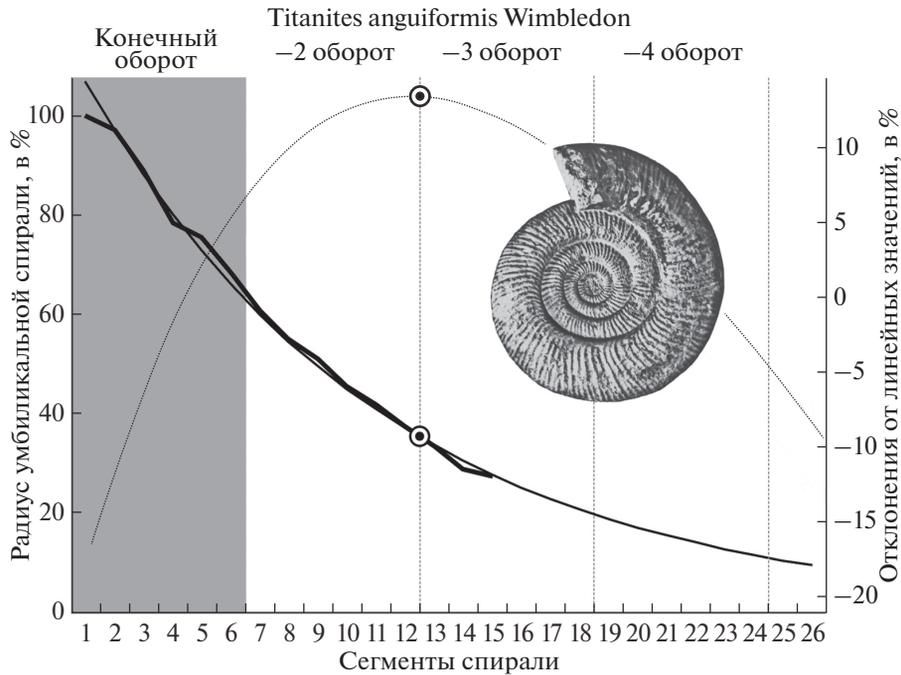


Рис. 4. Особенности разворота умбиликальной спирали в позднем морфогенезе мегаконха *Titanites anguiformis* Wimbledon, голотип, средний портланд, зона *Anguiformis* (Wimbledon, Core, 1978).

Жирной линией показана кривая изменения эмпирической ширины умбиликальной спирали, в процентах от ширины на первом сегменте; тонкой линией — кривая изменения теоретической ширины умбиликальной спирали, в процентах от ширины на первом сегменте; тонкой пунктирной линией — отклонения от линейных значений, по которым определяется критическая точка разворота спирали (обозначена кружком). Серой заливкой показана область конечного оборота.

числена только теоретически, как критическая точка перегиба. Например, у *Titanites anguiformis* (рис. 4) она приходится на 12-й сегмент спирали, что соответствует границе второго и третьего оборота, если отсчитывать со стороны устьевого края. КЖК данного вида (по голотипу) занимает 340° , т.е. по длине не превышает длину конечного оборота. Таким образом, разворот спирали у *T. anguiformis* начинается за 380° до начала КЖК. Это коренным образом отличает дорзопланитин от аммонитов с резким разворотом спирали, типа космоцератид, у которых критическая точка перегиба находится внутри или в самом начале КЖК.

Изучение других перисфинктоидей (*Okaites mosquensis* (Fisch.), *Perisphinctes* spp.) показало, что такой тип изменения ширины умбиликальной спирали на поздних оборотах свойствен всем представителям данного надсемейства, обладающим эволютивной раковиной. Однако, несмотря на общность типа развития, существуют вариации конкретного хода навивания, присущие не только разным особям, но и разным таксонам. У дорзопланитин эти вариации имеют вид закономерного распределения (рис. 5).

Среди изученных родов наиболее четко выделяются две группы — с относительно медленным разворачиванием спирали и с относительно быстрым (в пределах данной выборки). К первой груп-

пе относятся роды и подроды *Glaucolithites*, *Titanites* s.str. и *Titanites* (*Ophiolithites*), т.е. исключительно портландские мегаконхи, обладающие наиболее эволютивной раковиной в подсемействе. Критическая точка разворота спирали у большинства видов приходится на 12-й сегмент, и только у одного экземпляра на 13-й сегмент.

Вторая группа, с более быстрым разворачиванием спирали, представлена как портландскими, так и волжскими макроконховыми таксонами с раковинами меньшего или наименьшего конечного размера — *Epivirgatites*, *Paracraspedites*, *Crenodonites* и *Kerberites*, при этом критическая точка разворота спирали приходится у большинства экземпляров на 11-й сегмент и лишь у одного образца — на 12-й сегмент. Данная закономерность не случайна и указывает на то, что макроконховые таксоны имеют тенденцию переходить к чуть более резкому изменению навивания, чем мегаконховые, с небольшим смещением критической точки разворота в сторону устья.

Не менее отчетливо выделяется третья группа, занимающая промежуточное положение между таксонами с быстрым и медленным разворачиванием спирали. К ней относится большинство умеренных экземпляров, а общее распределение приближается к нормальному (рис. 6). Это макроконхи, представленные родами *Epivirgatites*,

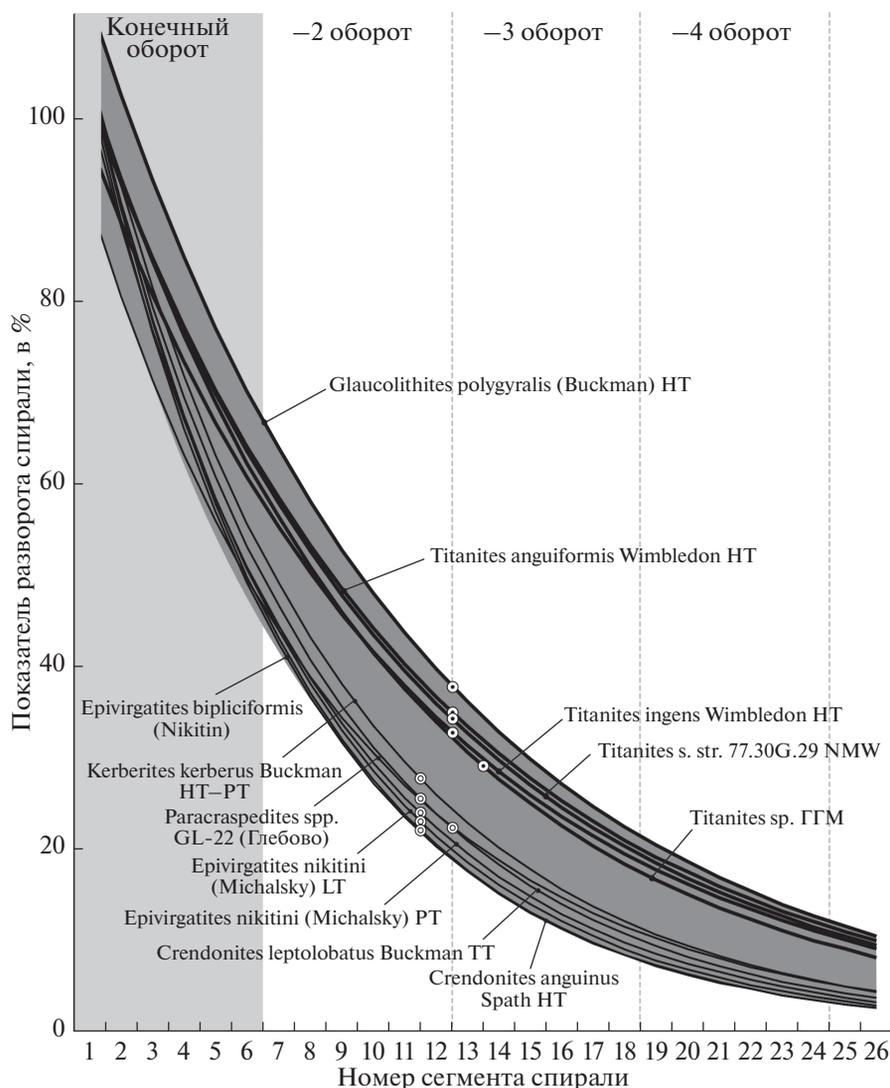


Рис. 5. Распределение краевых групп волжских и портландских дорзопланитин по параметрам разворота умбиликальной спирали.

Линиями обозначены кривые изменения теоретических значений ширины спирали (показатель разворота спирали). Каждая линия соответствует индивидуальному образцу аммонита. Жирная линия соответствует группе преимущественно портландских мегаконхов (роды *Titanites* и *Glaucolithites*); тонкая линия — группе макроконхов. В каждой группе кружками обозначены критические точки разворота спирали. Серой заливкой показана область конечного оборота, темно-серой заливкой — область распределения дорзопланитин по навиванию. После названий таксонов приведены обозначения номенклатурных типов (HT — голотип, LT — лектотип, PT — паратип, TT — топотип), номера образцов или места их хранения (см. Примечание к табл. 2).

Paracraspedites и *Lomonossovella*, а также портландские мегаконхи *Titanites* (*Gigantites*), *T.* (*Hiprostratites*), *Galbanites* и средневожские мегаконхи, определяемые здесь как *Titanites* s.l. Критическая точка разворота спирали у всех представителей третьей группы приурочена к 12-му сегменту.

Распределение кривых навивания показывает еще одну особенность морфогенеза умбиликальной спирали дорзопланитин: тип разворота спирали, определяющий принадлежность таксона к одной из трех групп, закладывается на ранних стадиях онтогенеза. Вероятно, начальные условия навивания формируют весь даль-

нейший тип развития — чем шире умбиликальный диаметр в начале онтогенеза, тем шире он будет и в конце. Это приводит к тому, что большинство кривых навивания разных видов расположено параллельно или субпараллельно друг другу. Из этой закономерности можно сделать вывод, что тип навивания предопределяется генетически и может иметь таксономическое значение.

Степень параллельности кривых навивания изученных аммонитов (рис. 6) достаточно высока на большей части четырех последних оборотов, что дает высокий коэффициент корреляции меж-

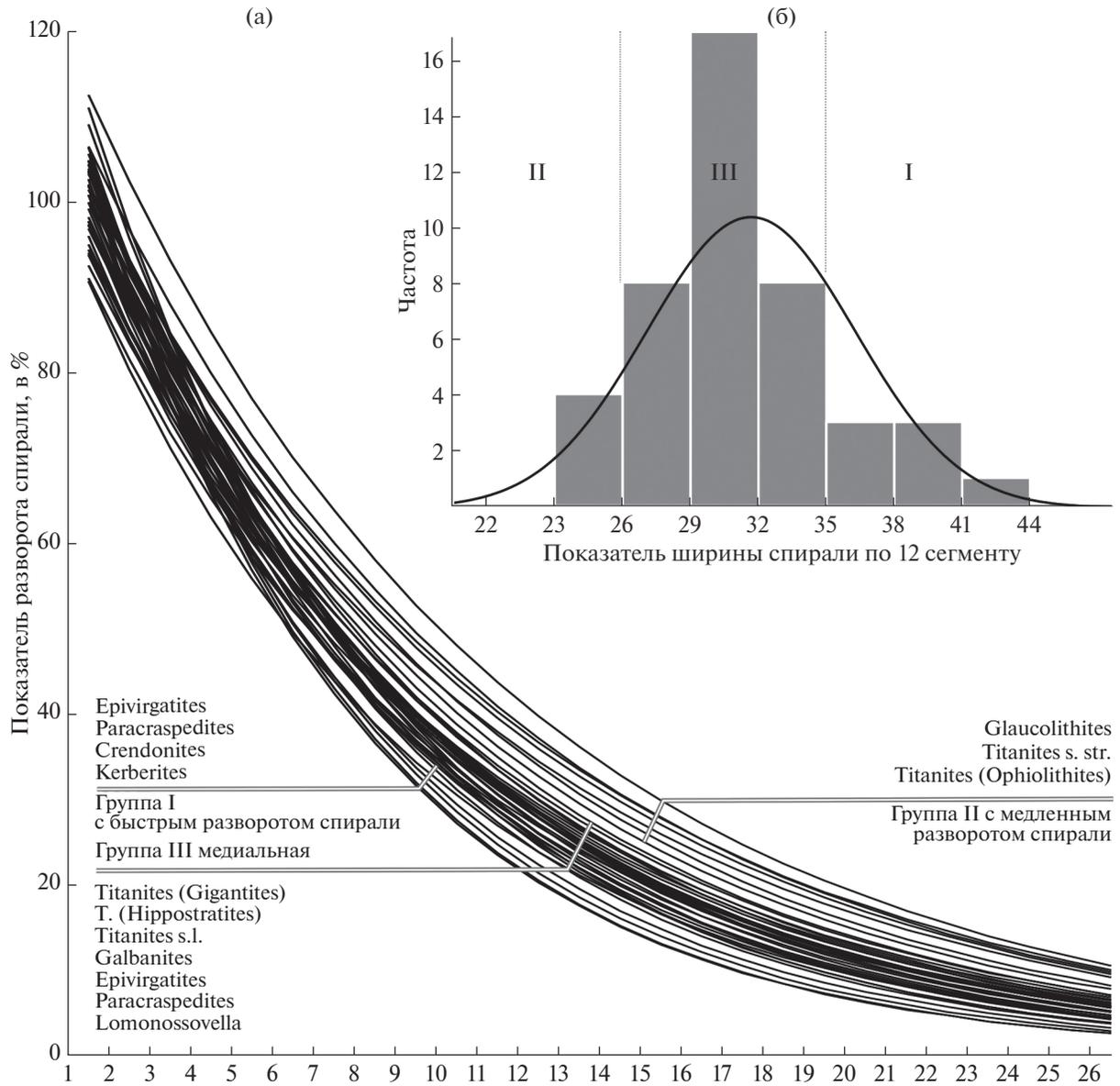


Рис. 6. Распределение волжских и портландских дорзопланитин по параметрам разворота умбиликальной спирали. (а) – кривые изменения теоретических значений ширины спирали (показатель разворота спирали) всех изученных экземпляров. Каждая линия соответствует индивидуальному образцу аммонита. (б) – частотная диаграмма распределения дорзопланитин по ширине спирали на 12-м сегменте – в критической точке перегиба у большинства экземпляров. Линией показана теоретическая кривая нормального распределения. Римскими цифрами отмечены группы дорзопланитин (объяснения см. в тексте).

ду значениями ширины спирали на удаленных сегментах в середине (21-й сегмент) и в конце онтогенеза (6-й сегмент) (рис. 7). Вблизи устьевого края кривые сближаются в области значения 100%, но это происходит не раньше 3-го сегмента (рис. 5, 6).

В распределении по навиванию, кроме таксономической дифференциации, наблюдается биохорологическая дифференциация дорзопланитин. Строго она проявляется только среди макроконхов (рис. 7в, 7г). Так, волжские макроконховые таксоны в целом расположены выше в морфо-

логическом поле, чем портландские, т.е. имеют тенденцию к более плавному разворачиванию спирали. При этом арктические волжские таксоны образуют самостоятельную группу с более плавным навиванием спирали, чем среднерусские (рис. 7в). Однако и внутри среднерусской группы также наблюдается дифференциация: Epivirgatites из Верхнего Поволжья (Глебово) четко отделяются от представителей этого рода из разрезов Среднего Поволжья (Городищи, Кашпир). Это позволяет предполагать, что изученные Epivirgatites из этих разрезов могут относиться к разным видам

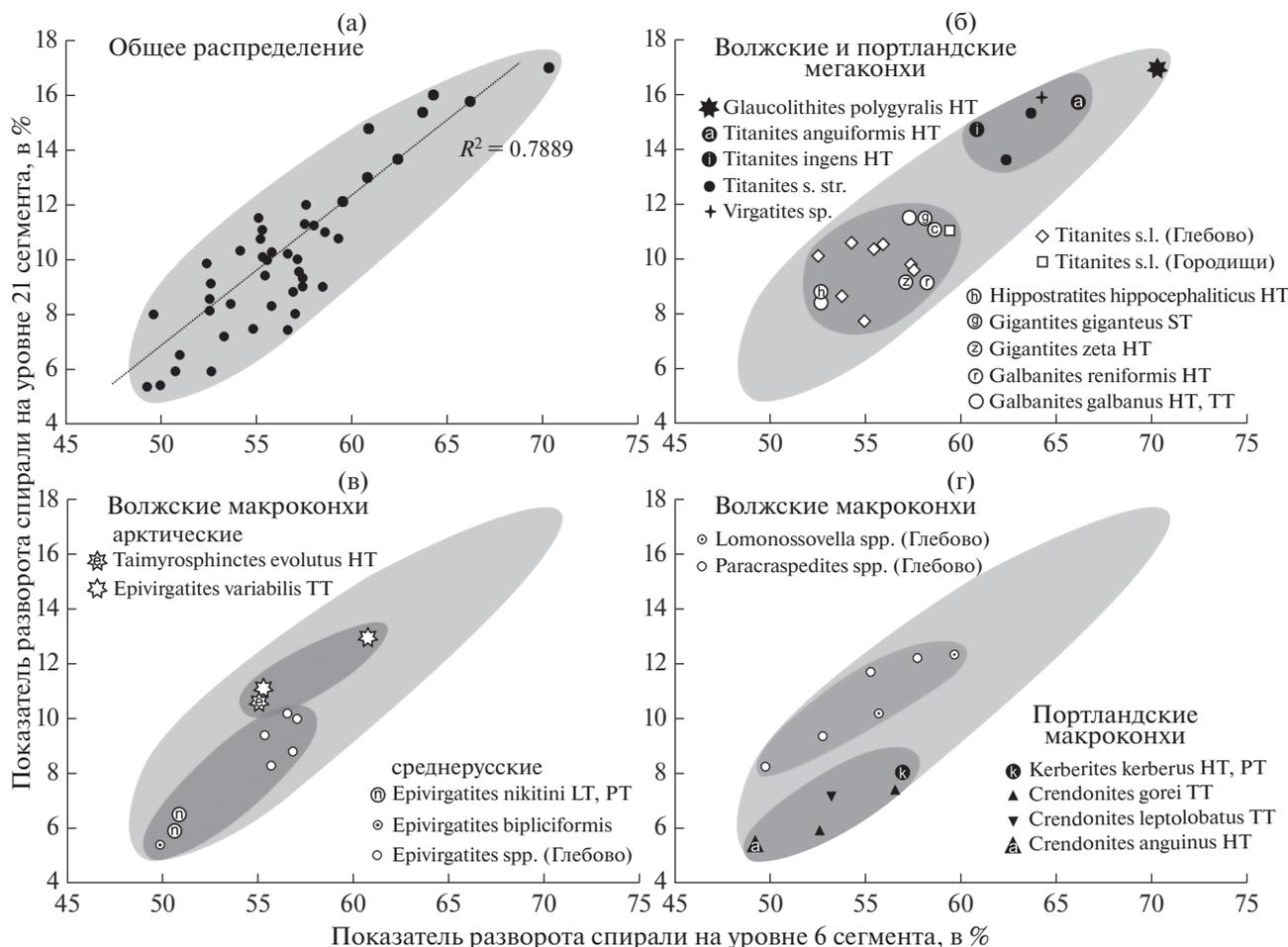


Рис. 7. Распределение волжских и портландских дорзопланитин по относительной ширине умбиликальной спирали в двух точках — на 6-м и 21-м сегменте.

Обозначения номенклатурных типов: НТ — голотип, РТ — паратип, СТ — синтип, ТТ — топотип, ЛТ — лектотип. Светло-серой заливкой обозначена область полного распределения, темно-серой — область распределения отдельных групп.

(или подвидам) и что они происходят из разных стратиграфических интервалов зоны Nikitini (на инфразональном уровне).

Помимо основной критической точки, находящейся в начале предпоследнего оборота у всех дорзопланитин, у многих экземпляров наблюдаются дополнительные точки разворота, которые фиксируются по моментам резкого прироста ширины умбиликальной спирали. Эти точки чаще всего расположены на конечном обороте, где можно выделить фазу быстрого раскручивания спирали (ФР) (рис. 8). Они присутствуют лишь у тех экземпляров, у которых эмпирические значения ширины спирали на последних сегментах (со стороны конечного устья) превышают теоретические. Среди изученных экземпляров 19, т.е. около половины, обладают такими особенностями, у других же эмпирическая кривая совпадает с теоретической или даже опускается чуть ниже.

Среди изученных образцов дополнительные критические точки чаще всего присутствуют у мак-

роконхов. У голотипа *Crendonites anguinus* (рис. 8а) фаза раскручивания на КЖК определяется одной дополнительной точкой. Она расположена в средней части КЖК в области 3-го и 4-го сегментов спирали. Перед самым устьем темпы разворота тормозятся, поэтому ФР занимает лишь узкий фрагмент конечного оборота.

У *Epivirgatites variabilis* (рис. 8б) финальный разворот на КЖК определяется двумя дополнительными критическими точками, а фаза быстрого раскручивания занимает вторую половину КЖК. Аналогичная картина наблюдается у волжских макро- и мегаконхов из зоны Nikitini (рис. 8в, 8г), у которых финальный разворот формируется двумя или даже тремя дополнительными критическими точками. В случае если две критические точки следуют одна за другой, это приводит к особенно сильному разворачиванию спирали (рис. 8г).

Число и положение дополнительных критических точек весьма вариабельно (табл. 2). В отдельных случаях у одного и того же вида можно наблю-

дать две-три критических точки или не наблюдать ни одной. Например, у голотипа *Titanites polymeles* (Buckman) дополнительных критических точек нами не обнаружено, в то время как у экземпляра, изображенного в работе У. Уимблдона (Wimbleton, 1974, p. 4), присутствует три критические точки. Такое разнообразие можно объяснить как проявлением внутривидовой изменчивости, так и различной сохранностью образцов, особенно в тех случаях, когда КЖК присутствует не полностью. В отдельных случаях на точность измерений может влиять и диагенетическая деформация образца, искажающая первоначальную форму спирали. Во всяком случае, в настоящее время судить о таксономическом значении дополнительных критических точек преждевременно. Однако характерно, что около трети всех экземпляров не имеют дополнительных точек, а экземпляры с тремя критическими точками находятся в меньшинстве.

Комплексный анализ морфогенеза умбиликальной спирали у дорзопланитин позволяет сделать следующие выводы:

1. На финальной стадии морфогенеза дорзопланитин, а вероятно и у всех перисфинктоидей с эволютивной раковиной, происходит разворачивание спирали. Оно начинается до начала конечного оборота и КЖК, в отличие от аммонитов с резким разворотом спирали на конечном обороте.

2. На конечном обороте разворачивание спирали происходит не у всех дорзопланитин, а в основном у тех, кто принадлежит к группе с более быстрым раскручиванием.

3. Начало разворота спирали для всех дорзопланитин связано с главной критической точкой в начале предпоследнего оборота и необязательными дополнительными критическими точками. В последнем случае разворот спирали выражен сильнее.

4. Дополнительные критические точки присутствуют только на КЖК. Основная критическая точка предположительно соответствует началу позднерелой стадии, которая у перисфинктоидей включает не только КЖК, но и два последних оборота. Возможно, такой тип развития свойствен большинству аммонитов с эволютивной раковиной.

5. Тип навивания, определяемый морфогенезом умбиликальной спирали, имеет таксономическое значение для диагностики некоторых волжских и портландских таксонов, как на уровне родов, так и, в отдельных случаях, на уровне видов.

Финальное замедление роста раковины

Относительная скорость роста раковины аммонитов может быть изучена по любым признакам с ритмичным чередованием параметров. К таким признакам относится расстояние между септами и ширина струек нарастания на внешней

стенке раковины. Оба признака используются в основном для палеобиологических исследований на специально подготовленных образцах. Однако они менее пригодны для диагностических и таксономических задач, успешность решения которых во многом зависит от изучения номенклатурных типов. В данном случае более удобно исследовать динамику относительного роста раковины по частотным характеристикам ребристости — межреберному расстоянию или плотности первичных ребер, которые можно наблюдать на образцах разной сохранности. Предполагается, что ребра у аммонитов могут откладываться через примерно равные промежутки времени. Теоретически соседние ребра могут быть образованы через разное время, но вряд ли эта разница велика настолько, чтобы межреберное расстояние нельзя было бы рассматривать как проявление ритма с одинаковым периодом. В особенности это справедливо для эвико-статной скульптуры, которая присуща аммонитам с формодоминантной раковиной (Киселев, 1996). Такая скульптура сохраняет единый стиль ребристости на всей раковине и, в отличие от скульптуродоминантной ребристости, не сильно влияет на форму оборотов. Данный тип скульптуры свойствен большинству перисфинктоидей, в том числе и дорзопланитинам. Исходя из презумпции ритмичности процесса образования ребер, относительное увеличение межреберного расстояния свидетельствует об ускорении роста раковины, а уменьшение — о замедлении.

Методика изучения. В качестве параметра, характеризующего межреберное расстояние, в данной работе применяется показатель плотности скульптуры (ППС) — длина промежутка между пятью или десятью первичными ребрами, измеренная в области умбиликального ребрига. Измерение ППС в метрических единицах (миллиметрах) дает картину абсолютной динамики роста. Измерение межреберного расстояния в градусах отражает темпы роста, т.е. относительную динамику, при которой исключается влияние на картину роста линейных размеров. При анализе измерений за основу бралась следующая методическая предпосылка: *если скорость роста раковины аммонита на протяжении данной длины раковинной спирали не меняется, то ППС в метрических единицах линейно увеличивается, а ППС в угловых единицах остается неизменным.* Эта презумпция справедлива лишь в том случае, если ребра образуются через равные промежутки времени. Из нее можно вывести два следствия:

1. Если значение ППС в метрических единицах увеличивается относительно значений линейного тренда, то скорость роста раковины повышается. При противоположной тенденции скорость роста понижается. Следовательно, показателями меняющейся скорости роста являются *отклонения* от линии тренда метрических ППС.

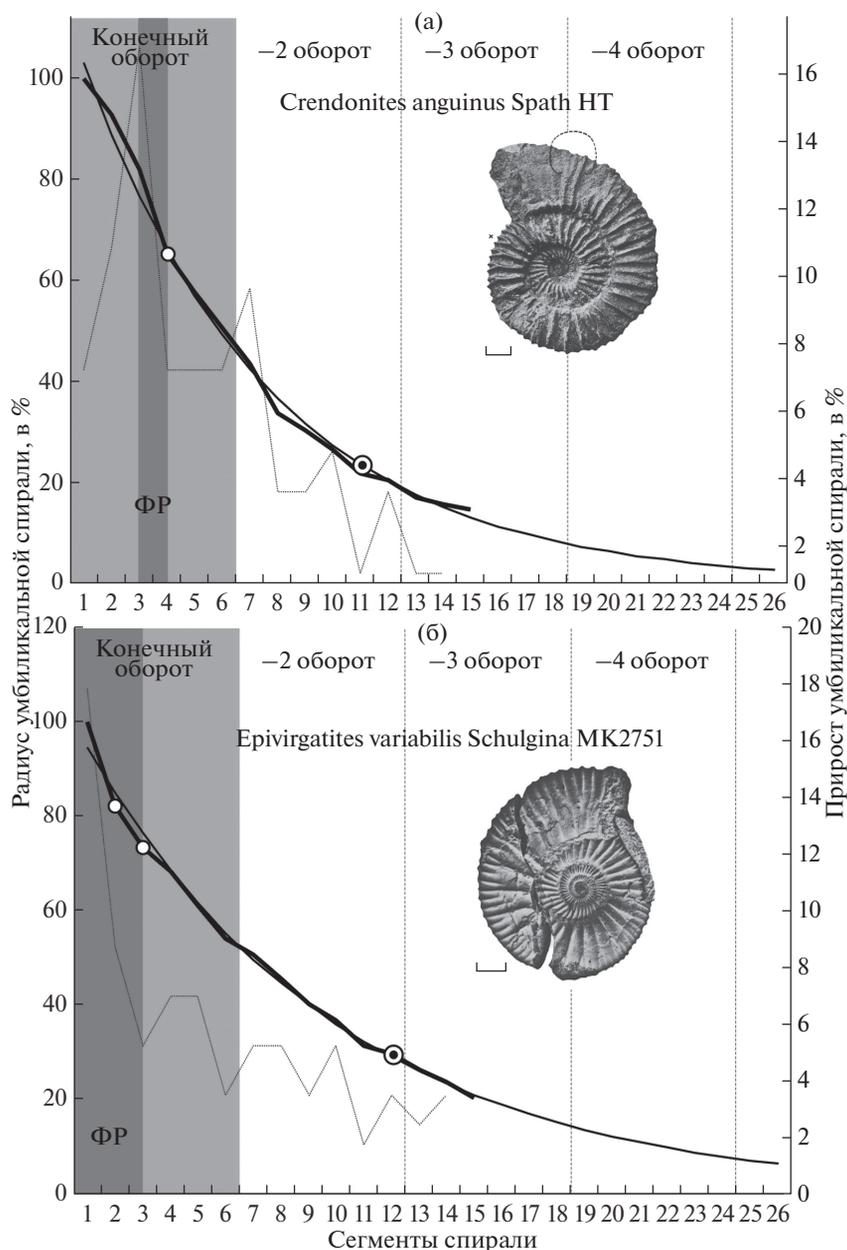


Рис. 8. Особенности разворота умбиликальной спирали в позднем морфогенезе четырех дорзопланитин с дополнительным разворотом на КЖК.

(а) – *Crendonites anguinus* Spath, 1936 (голотип; В. Гренландия, мыс Лесли, зона Anguinus); (б) – *Epivirgatices variabilis* Schulgina (ГИН РАН, МК2751; р. Боярка, зона *E. variabilis*); (в) – *Titanites* sp. (GL-3, ЯПУ; с. Глебово, зона *E. nikitini*); (г) – *Paracraspedites* sp. (GL-22, ЯПУ; с. Глебово, зона *E. nikitini*).

Жирной линией показана кривая изменения эмпирической ширины умбиликальной спирали (в процентах от ширины на первом сегменте); тонкой линией – кривая изменения теоретической ширины умбиликальной спирали (в процентах от ширины на первом сегменте); тонкой пунктирной линией – прирост умбиликальной спирали. Кружком с точкой в центре обозначена основная критическая точка разворота спирали, незалитыми кружками – дополнительные точки. Серой заливкой показана область конечного оборота, темно-серой заливкой – фаза быстрого раскручивания спирали (ФР).

2. Любое повышение значений ППС в угловых единицах, независимо от существующего тренда, означает увеличение скорости роста раковины, а соответственно, уменьшение ППС свидетельствует об уменьшении скорости роста раковины.

Выбор размерности единицы измерения ППС зависит от количества ребер на обороте и подобран опытным путем. При низкой размерности (5 ребер) повышается разрешающая способность метода, но увеличивается и влияние случайных

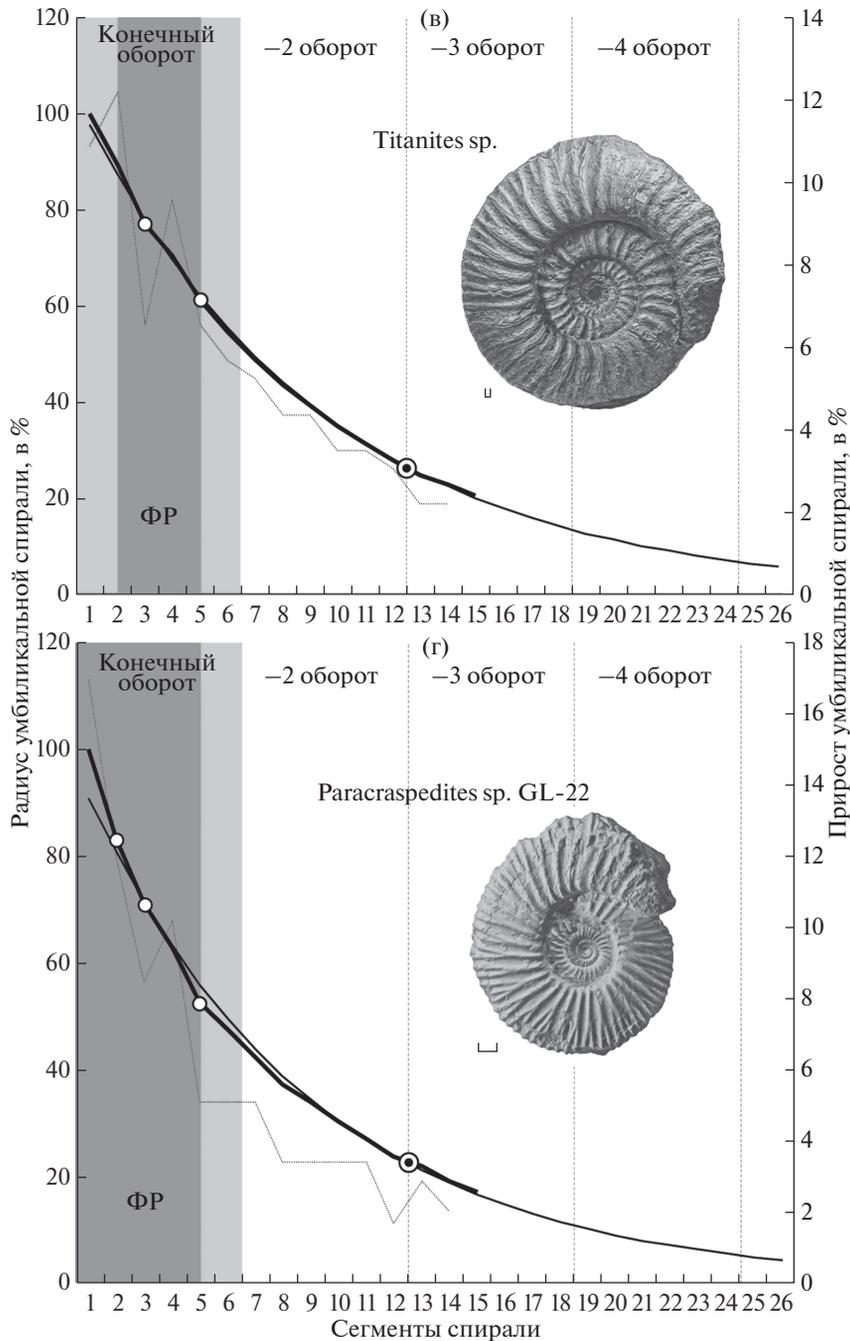


Рис. 8. (Окончание.)

флуктуаций. Поэтому для изучения раковин с большой плотностью скульптуры (больше 30 ребер на оборот) измерения проводились через каждые 10 ребер. Измерения производились по фотографиям образцов в графических редакторах. По данной методике было изучено 76 экземпляров дорзопланитин, из которых 31 происходит из портланда.

Анализ динамики роста раковины. Характер роста разных дорзопланитин имеет как общие, так и

специфические черты. Общие особенности свойственны большинству изученных образцов и проявляются в сходном поведении метрических или угловых ППС в морфогенезе, на основании чего можно установить следующие закономерности:

1. Значения угловых ППС максимальны на внутренних оборотах и минимальны на внешних. Это означает, что скорость роста раковины закономерно уменьшается от ранних к поздним стадиям онтогенеза. У дорзопланитин-мегаконовх макси-

мальные значения угловых ППС приходится на диаметр умбиликуса от 30 до 100 мм (рис. 9, 10), в то время как у макроконхов они приурочены к диаметру 5–10 мм (рис. 11, 12). Это свидетельствует о том, что данная стадия у макроконхов сдвигается на более ранние обороты, а онтогенетические стадии присутствуют в сжатом по сравнению с мегаконхами виде.

Резкое уменьшение скорости роста у большинства изученных мегаконхов начинается в начале или в середине третьего оборота со стороны устья. Этот момент можно рассматривать как начало взрослой стадии. В отдельных случаях (рис. 9а) взрослая стадия начинается на минус 4-м обороте или раньше. Можно считать, что у мегаконхов она примерно составляет три последних оборота, включая КЖК. Не исключено, что взрослая стадия может начинаться еще раньше, поскольку у мегаконхов скульптура зачастую не просматривается в центральной части умбиликуса в силу сохранности.

У макроконхов взрослая стадия обычно включает два последних оборота (рис. 11а, 11б, 12а, 12в), реже три (рис. 11в, 12б). Это свидетельствует о сокращении продолжительности взрослой стадии на 1–2 оборота у макроконхов по сравнению с мегаконхами.

Из наблюдаемой закономерности выпадают арктические таксоны, такие как *Epirigatites variabilis* Shulg. (рис. 12б) и различные виды *Taimyrosphinctes*, в первую очередь *T. pavloviformis* Mes. и *T. evolutus* Mes. (по голотипам). На взрослой стадии у этих аммонитов происходит возрастание значений углового ППС вплоть до середины последнего оборота. Аналогичная тенденция может проявляться у *Srendonites* (рис. 11а), но в меньшей степени, чем у арктических таксонов.

2. У большинства дорзопланитин наблюдается заметное и часто прогрессирующее понижение ППС в конце последнего оборота, что позволяет фиксировать терминальную фазу онтогенеза, после которой рост прекращается полностью. Это понижение происходит достаточно резко на фоне общего понижения угловых значений ППС, что приводит к уменьшению и метрического показателя, который до этого момента лишь неуклонно повышался. На основании данной закономерности у дорзопланитин можно уверенно фиксировать конечный оборот.

Финальное сгущение ребристости может занимать различный интервал КЖК у разных экземпляров: 5 ребер (рис. 9в, 11а, 12б), 10 ребер (рис. 9б, 10б, 11б, 12а), 15 ребер (рис. 10), 40 ребер (рис. 9а, 10а). В последнем случае уплотнение ребер начинается в средней части КЖК, что замечено только у мегаконхов типа *Titanites*.

Между тем нередки случаи, когда данная фаза на КЖК отсутствует или слабо выражена. В выборке измерений у 27.5% образцов стадия фи-

нального учащения ребер не обнаружена (табл. 3, стадия III), причем у мегаконхов доля таких образцов меньше – 17%, тогда как среди макроконхов их 37%. Возможно, эта стадия отсутствует в силу случайных причин – преждевременной смерти особи, посмертной и диагенетической деформации раковины, плохой сохранности образца и потери части оборота при извлечении раковины из слоя. Однако не исключено, что отсутствие финального уплотнения ребер может иметь таксономическое значение.

3. Кроме процесса финального сгущения ребер на конечном обороте наблюдается закономерное изменение ППС, позволяющее выделить фазы развития скульптуры, предшествующие финальному сгущению.

I. Фаза ускорения – интервал активного увеличения межреберного расстояния, которое связано с финальным повышением скорости роста раковины. Это приводит к синхронному увеличению углового и метрического значения ППС и, в конечном итоге, к состоянию, когда межреберные промежутки максимальны за все время морфогенеза. Эта фаза наблюдается у 58.8% изученных образцов (табл. 3). Положение этой фазы на конечном обороте вариабельно. В основном она расположена внутри конечного оборота (рис. 9а, 9б, 10б, 11, 12), но иногда, у мегаконхов, начинается за его пределами (рис. 9в, 10а, 10в). Эта стадия занимает 5–10 ребер, реже 15 ребер.

II. Фаза межреберного максимума – интервал, при котором на конечном обороте формируется область с рекордно широкими межреберными расстояниями. Эта фаза фиксируется понижением значений угловых ППС, при этом метрические значения ППС выходят на плато, иногда с незначительными флуктуациями. Длина этой стадии обычно составляет 5–10 межреберных промежутков (рис. 9а, 9б, 10а, 11б, 11в, 12а, 12в), иногда больше (рис. 9в, 10б, 10в, 11а). Данная фаза найдена у 66.6% образцов. Она отсутствует в том случае, если фаза ускорения сразу же переходит в стадию финального сгущения ребер, как это видно на примере *Epirigatites variabilis* (рис. 12б).

Обе фазы конечного оборота, I и II, наблюдаются совместно у 39% образцов, а вместе с III фазой (финального сгущения ребер) – в 35% случаев. Это означает, что совместное сочетание всех трех фаз необязательно. Таксономическое значение такой комбинации также неопределенно. Тем не менее на уровне подсемейства или семейства эти комбинации существенно различаются. Например, мегаконхи виргатитин могут иметь раковину, очень близкую по морфотипу к раковинам *T. (Titanites)* и *T. (Ophiolithites)*, иногда до состояния тождества. Изучение динамики ППС раковин *Virgatites* и *Zaraiskites* (на материале 6 экземпляров мегаконхов с конечным оборотом) показало, что суммарный объем зон I, II и III у них

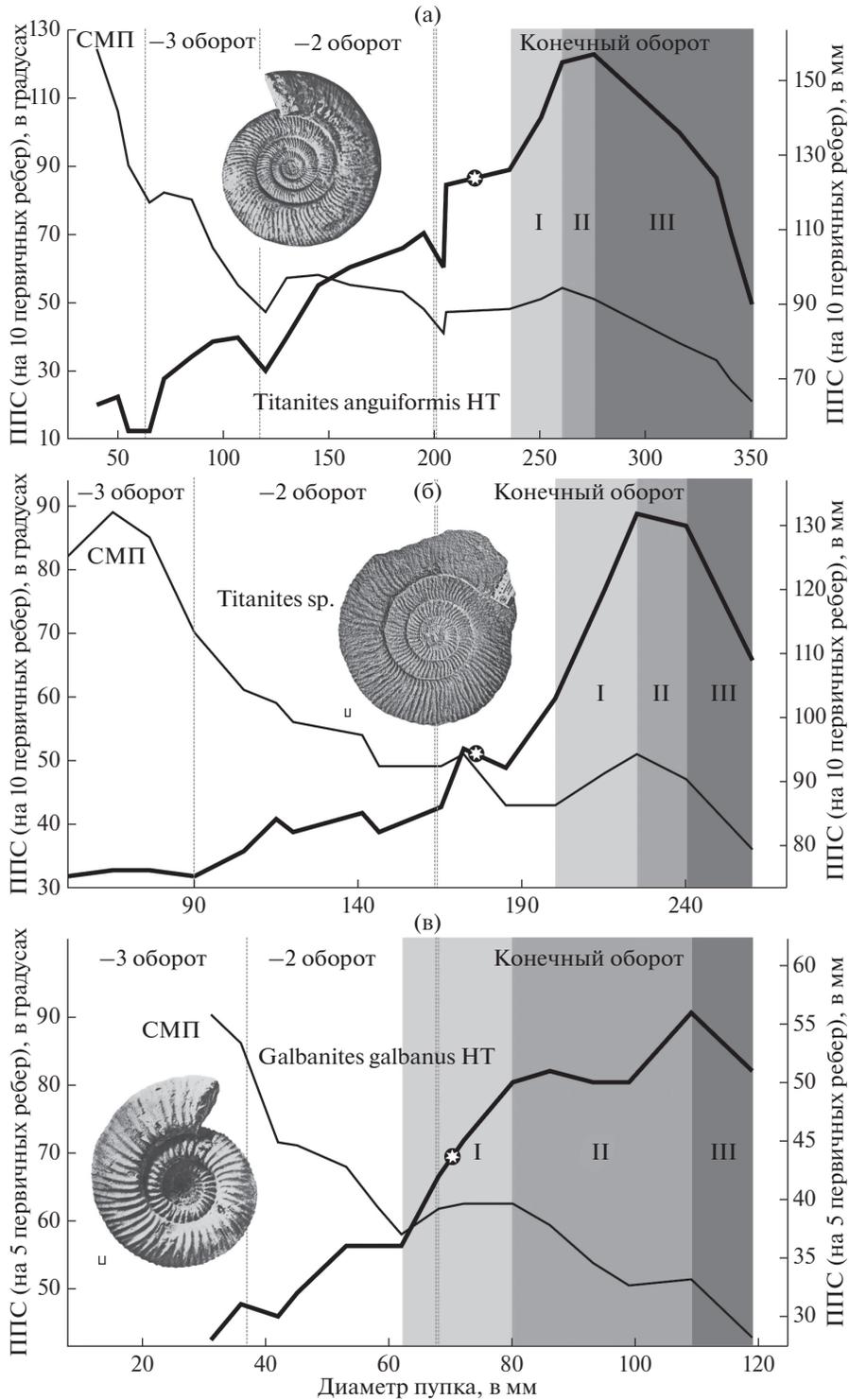


Рис. 9. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в морфогенезе 3 видов портландских дорзопланитин-меконхов.

(а) – *Titanites anguiformis* Wimblendon (голотип; Англия, средний портланд, зона *Anguiformis*); (б) – *Titanites* sp. (77.30G.29, NMW; Англия, о. Пурбек, Portland Stone, Portland Freestone Member); (в) – *Galbanites galbanus* Buckman (голотип, Buckman, 1922, р. 355; Англия, Portland Stone). Все измерения ППС соотнесены с диаметром пупка, который является в данном случае возрастным параметром. Жирной линией показана кривая изменения метрических ППС, тонкой линией – кривая изменения угловых ППС. Серой заливкой разной тональности обозначены фазы I (ускорения), II (межреберного максимума) и III (финального сгущения). Двойной пунктирной линией обозначена граница конечного оборота, простым пунктиром – граница остальных оборотов. Звездочкой отмечено положение начала КЖК. Размер конечного оборота на всех диаграммах приведен к одному масштабу. СМП – стадия максимальной плотности скульптуры.

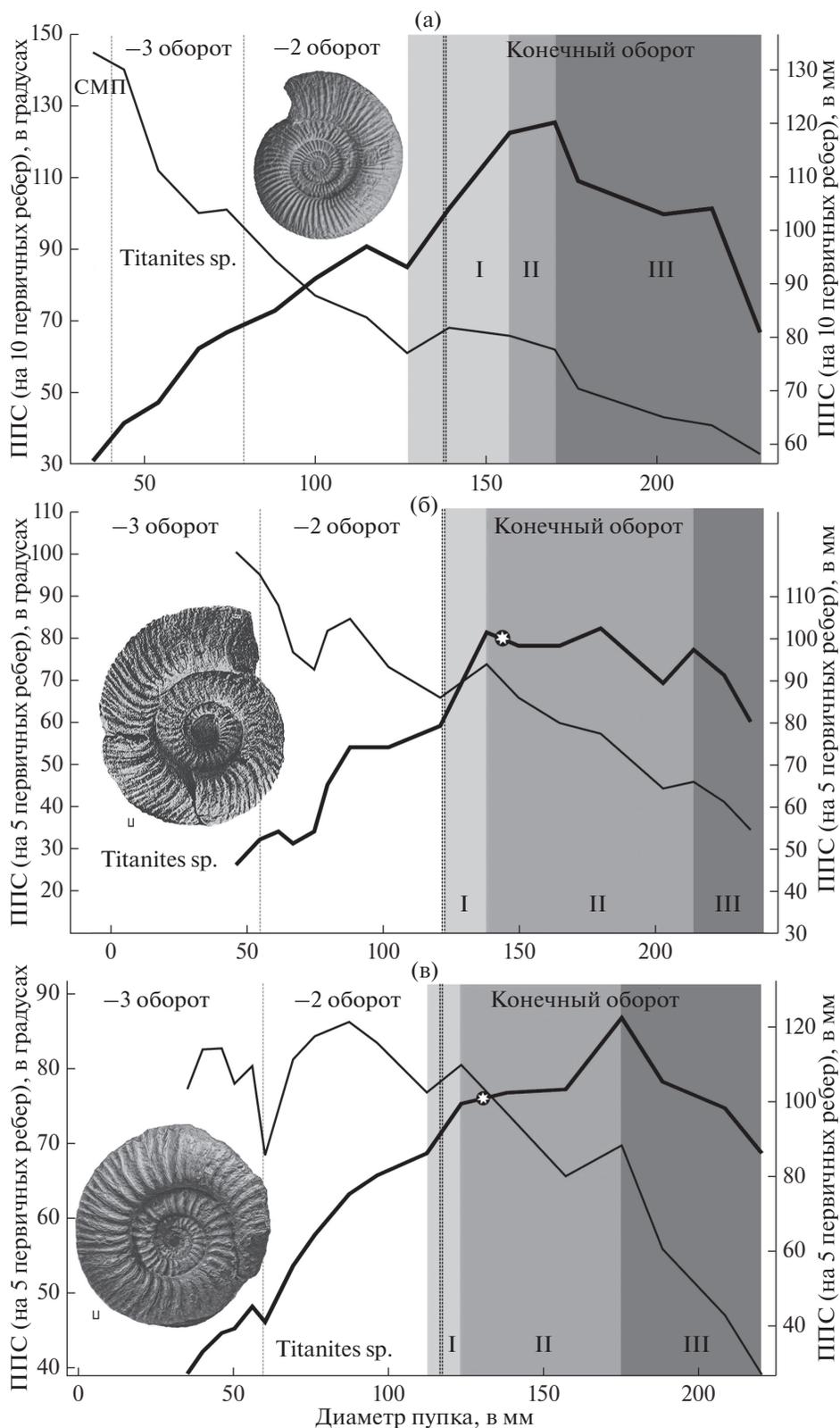


Рис. 10. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в морфогенезе 3 видов волжских дорзопланитин-мега-конхов.

(а) – *Titanites* sp. (ГГМ-0868-1/БП-08070, Ульяновская обл.); (б) – *Titanites* sp. (56/2; с. Глебово, зона *E. nikitini*); (в) – *Titanites* sp. (GL-3, ЯПУ; с. Глебово, зона *E. nikitini*). Остальные обозначения см. на рис. 9.

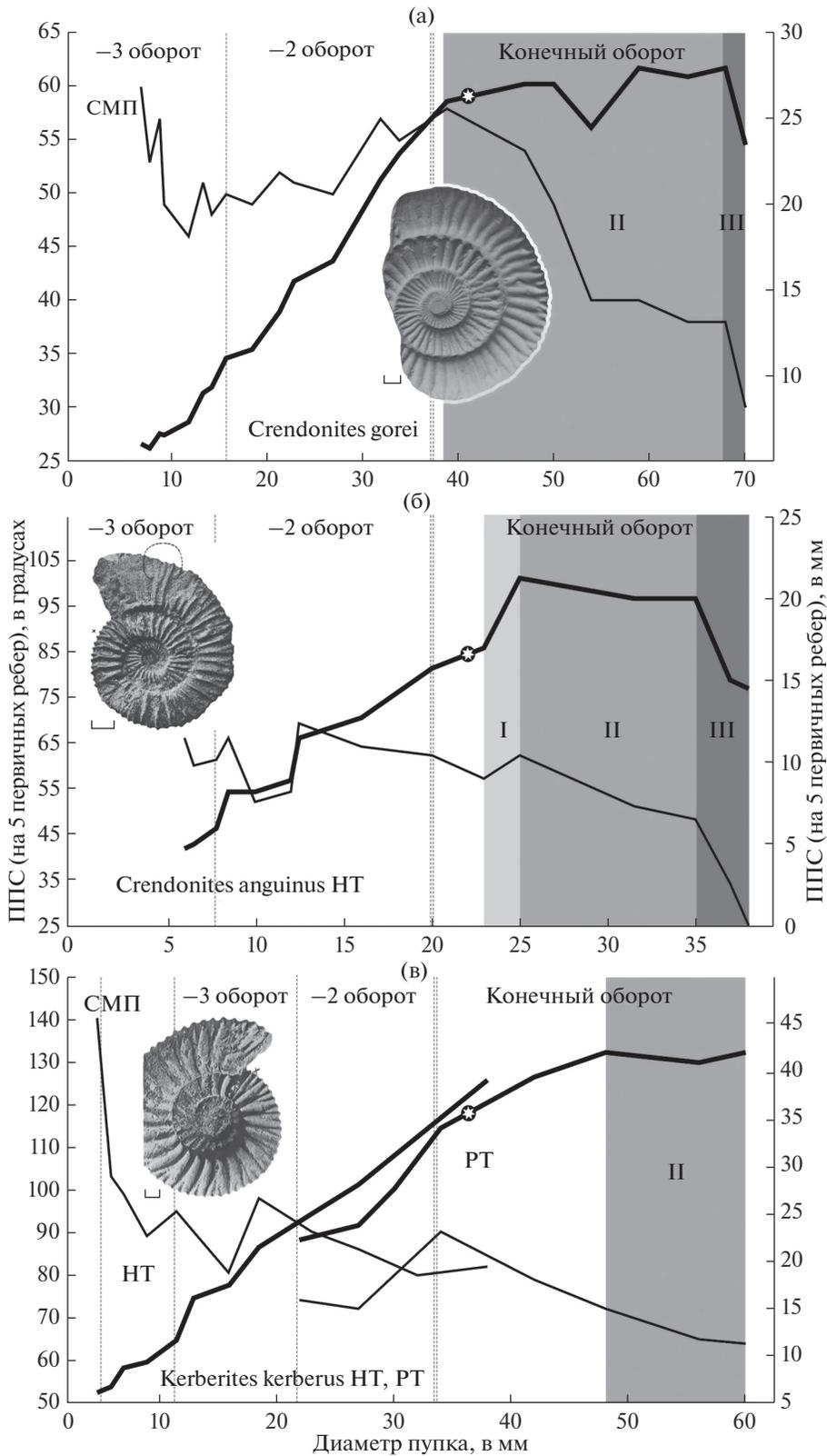


Рис. 11. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в морфогенезе 3 видов портландских дорзопланитин-макроконхов.

(а) – *Crendonites gorei* (Salfeld) (П-94/203, ГМ; Франция, Булонь); (б) – *Crendonites anguinus* Spath, 1936 (голотип; В. Гренландия, мыс Лесли); (в) – *Kerberites kerberus* Buckman (голотип, паратип, Buckman, 1924, р. 520, 1926, р. 520а; измерения сделаны по двум образцам, как по одному образцу). Остальные обозначения см. на рис. 9.

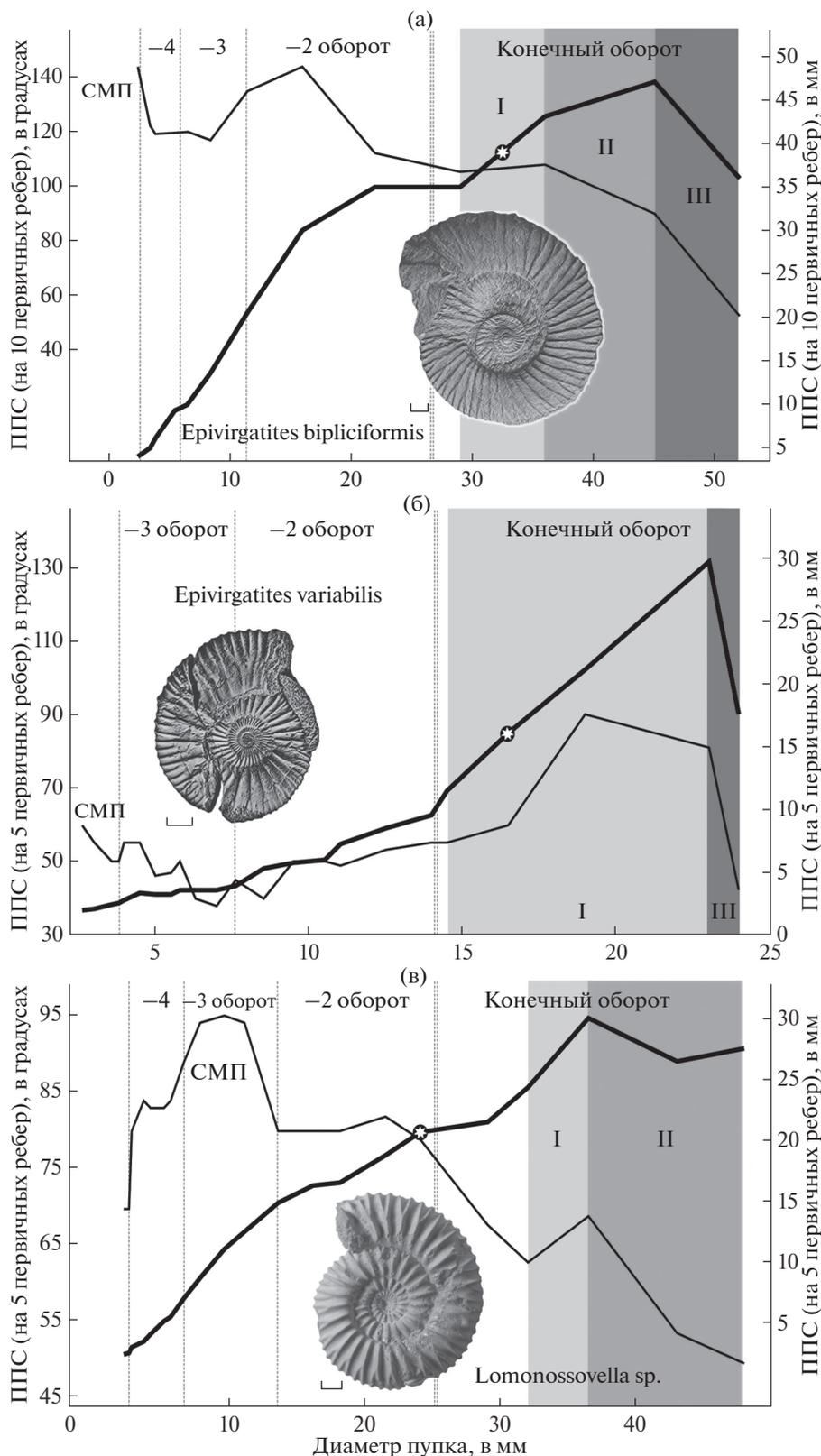


Рис. 12. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в морфогенезе 3 видов волжских дорзопланитин-макроконхов.

(а) – *Epirvgatites bipliciformis* (Nikitin) (203-300, ЦНИГР; Михальский, 1890, т. 13, фототабл. 1; д. Городищи); (б) – *Epirvgatites variabilis* Schulgina (ГИН РАН, МК2751; р. Боярка, зона *E. variabilis*); (в) – *Lomonossovella sp.* (GL-67, ЯПУ; с. Глебово, зона *E. nikitini*). Остальные обозначения см. на рис. 9.

значительно больше, чем у дорзопланитин, и включает не только последний оборот, но и предыдущий, иногда в полном объеме (рис. 13). Фаза финального сгущения ребристости у них начинается рано, иногда в начале конечного оборота. Там же расположена точка максимального межреберного расстояния (рис. 13а), которая иногда может переходить даже на предыдущий оборот (рис. 13б). У дорзопланитин она приурочена в основном к середине конечного оборота (табл. 3, последняя колонка справа). Получается, что позднезрелая стадия развития, которая у дорзопланитин включает только конечный оборот, у виргатитин сильно растянута и занимает 1.5–2 оборота.

Вышерассмотренные закономерности позволяют существенно изменить понимание позднезрелой стадии развития у аммонитов, которая, по А.Н. Иванову (1971), включала фазу формирования исключительно конечной жилой камеры. Новые данные показывают, что формирование некоторых признаков КЖК (разворот спирали и финальное сгущение ребер) может быть сильно растянуто в морфогенезе, так что область их проявления распространяется и за пределы КЖК.

Периодическое понижение ППС наблюдается и в средней части онтогенеза, но заметно оно не всегда, в основном у форм с высокой плотностью ребристости. В отличие от финального замедления роста, промежуточные фазы характеризуются меньшей амплитудой, кратковременностью и этапом компенсационного ускорения (по Иванов, Стумбур, 1975), который следует сразу за моментом понижения скорости.

У *Titanites anguiformis* (рис. 9а) видны три момента кратковременного понижения скорости роста на границах трех оборотов, предшествующих конечному. Возможно, они соответствуют сезонным ритмам или моментам размножения. У современных головоногих неравномерность роста и понижение значений регистрирующих признаков раковины, как правило, строго приурочены к сезонным событиям (Denton, Taylor, 1964; Le Goff et al., 1998). В изученной выборке дорзопланитин ритмические понижения зафиксированы у десяти экземпляров, и в каждом случае расстояние между ними примерно составляет один оборот. Возможно, время образования одного оборота у этих аммонитов составляло один год, хотя в литературе оценки этого периода для разных аммонитовых групп различаются (Захаров, Кривошапкина, 1976).

ПЕРИОДИЗАЦИЯ МОРФОГЕНЕЗА И ОНТОГЕНЕЗА

Общий стиль изменений параметров навивания и плотности скульптуры у различных дорзопланитин позволяет разработать единую морфогенетическую периодизацию развития для внешних и средних оборотов у данной группы. Это создает ос-

нову для установления онтогенетических стадий (рис. 14).

В развитии данной группы аммонитов можно выделить следующие наблюдаемые на средних и поздних оборотах стадии:

А. Стадия минимальной плотности (СМП) скульптуры. Характеризуется наименьшим числом ребер в морфогенезе и, как следствие, рекордно большим угловым значением ППС. Это означает, что в данную стадию рост раковины происходил с максимальной скоростью, после чего она неуклонно уменьшалась к поздним стадиям онтогенеза. Увеличение плотности ребристости в морфогенезе характерно для большинства изученных экземпляров, однако у разных таксонов оно проявляется в разной степени. У портландских *Titanites* максимальное число ребер на конечном обороте превышает минимальное на ранних стадиях в 2–3 раза, у *Galbanites* это различие составляет 1.5–2 раза, а у волжских мегаконхов не превышает 1.7. Такое же низкое значение характерно и для портландских и волжских макроконхов. Несомненно, эта разница имеет таксономическое значение.

Высокая скорость роста свойственна всем многоклеточным животным на ювенильной стадии развития (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976), в том числе и головоногим (Акимущин, 1963). После нее наступает взрослая стадия, характеризующаяся снижением скорости роста или прекращением роста как такового. Поэтому морфогенетическая стадия минимальной плотности скульптуры у дорзопланитин может быть соотнесена с ювенильной (неанической) стадией. Выделение ювенильной стадии в онтогенезе у аммонитов проводилось неоднократно и по разным параметрам роста — по угловой величине межсептального расстояния у тоарских аммонитов (Mingot, 1992), темпам роста параметров формы оборота кадоцератин (Киселев, 1996) и, наконец, по совокупности признаков формы и скульптуры (Meister, 1988). По мнению А.Н. Иванова (1971), ювенильная стадия включает два-три оборота до появления видовых признаков. У кадоцератин объем составляет 1–1.5 оборотов (микроконхи) и 2–2.5 оборотов (макроконхи) (Киселев, 1996).

У дорзопланитин границы этой стадии можно определить с некоторой уверенностью лишь у экземпляров пригодной сохранности (рис. 9–12, СМП), у которых скульптура прослеживается при диаметре умбиликуса меньше 20–50 мм (у мегаконхов) и меньше 10 мм (у макроконхов). Стадия начинается с момента появления первых ребер и заканчивается в момент максимальной скорости роста (максимального значения углового ППС). Полный объем этой стадии прослежен у единичных экземпляров, а у большинства можно наблюдать лишь позднюю границу, после которой происходит спад значений угловых ППС. Напри-

Таблица 3. Вариации плотности скульптуры на конечном обороте у дорзопланитин

Таксономическое определение	Номенклатура	МДР	Фазы изменения скульптуры на конечном обороте			Положение точки максимального межреберного расстояния, в % от длины КО
			I	II	III	
Мегаконхи портланда						
Titanites (Ophiolithites) ingens Wimbl. MS	HT, Wimbledon, 1974, p. 13	790	–	–	+	13.3
T. (Ophiolithites) anguiformis Wimbl.	HT, Wimbledon, Cope, 1978, p. 3	665	+	+	+	55.5
T. (Ophiolithites) astrictispira Wimbl. MS	HT, Wimbledon, 1974, p. 14	600	+	–	+	15
T. (Titanites) sp.	77.30G.29, NMW	466	+	+	+	37.5
T. (Titanites) sp.	77.30G.22, NMW	660	+	+	+	54.7
T. (Briareites) polymeles Buckman	HT, Buckman, 1921, p. 257	635	+	+	+	72.7
T. (Briareites) polymeles Buckman	C.C.9, Wimbledon, 1974, p. 4	625	–	+	–	28.5
T. (Hippostratites) hippocephaliticus Buckman	HT, Buckman, 1924, p. 495	515	+	+	+	44.4
T. (Trophonites) imperator (Buckman)	HT, Buckman, 1922, p. 343	625	+	+	+	38.4
Gigantites giganteus (Sowerby)	ST, C77765, NHM	254	+	+	–	93
Galbanites galbanus Buckman	HT, Buckman, 1922, p. 355	270	+	+	+	47.6
Galbanites galbanus Buckman	N5, Wimbledon, 1974, p. 18	320	+	+	+	75
Galbanites cretarius Buckman	HT, Buckman, 1925, p. 621	315	+	+	+	60
Galbanites cf. pseudogigas (Blake)	24302, NHM	225	+	–	+	21
Gigantites zeta Buckman	HT, Buckman, 1923, p. 452	275	–	–	–	
Glaucolithites polygyralis (Buckman)	HT, Buckman, 1925, p. 620	360	–	+	+	36
Макроконхи портланда						
Crendonites leptolobatus Buckman	TT, Wimbledon, 1974, p. 28	133	–	+	+	87.5
Crendonites gorei (Salfeld)	II-94/203, ГГМ, Булонь	122	–	+	+	47.6
Crendonites gorei (Salfeld)	14K7, NHM, Суиндон, Уилтшир	93	–	+	+	89
Kerberites kerberus Buckman*	HT-PT, Buckman, 1924, p. 520, 1926, p. 520a	145	–	+	–	60
Мегаконхи. Средневожский подъярус, зона Epirvirgatites nikitini, Европейская Россия						
Titanites sp. A	GL-1, ЯПУ, с. Глебово	361	–	+	+	50
Titanites sp. A	GL-3, ЯПУ, с. Глебово	478	+	+	+	54
Titanites sp. A	GL-4, ЯПУ, с. Глебово	348	–	+	+	61
Titanites sp. A	GL-5, ЯПУ, с. Глебово	484	–	+	+	50

Таблица 3. Окончание

Таксономическое определение	Номенклатура	МДР	Фазы изменения скульптуры на конечном обороте			Положение точки максимального межреберного расстояния, в % от длины КО
			I	II	III	
Titanites sp. A	GL-7, ЯПУ, с. Глебово	337	–	–	+	57.1
Titanites sp. A	GL-8, ЯПУ, с. Глебово	312	+	–	–	27.7
Titanites sp. A	0570, ЧКД.Буева, с. Глебово	488	+	+	+	81
Titanites sp. B	ЧК М.Шиханова, с. Глебово	450	+	+	+	78
Titanites sp. B	GL-10, ЯПУ, с. Глебово	271	–	+	+	44.4
Titanites sp. C	GL-19, ЯПУ, с. Глебово	424	–	+	–	25
Titanites sp. D	ГГМ-0868-1/БП-08070, Ульяновская обл.	488	+	+	+	
Titanites sp. E	236, УПМ, д. Городищи	700	+	+	+	68.9
Макроконхи. Средневожский подъярус, зона <i>Epirvirgatites nikitini</i> , Европейская Россия						
?Crendonites anguinus Spath	НТ, Spath, 1936, p. 21, pl. 2	84	+	+	+	71
Epirvirgatites nikitini (Michalsky)	ЛТ, Михальский, 1890, т.12, фототабл. 7	72.9	–	–	–	
Epirvirgatites nikitini (Michalsky)	ТТ, К22, ЯПУ	74.3	+	–	+	30.3
Epirvirgatites bipliciformis (Nikitin)	Михальский, 1890, т.13, фототабл. 1	134	+	+	+	22
Epirvirgatites bipliciformis (Nikitin)	G2-1, ЯПУ, д. Городищи	150	+	–	+	37.5
Epirvirgatites sp. A	GL-64, ЯПУ, с. Глебово	93	+	–	+	50
Epirvirgatites sp. A	GL-68, ЯПУ, с. Глебово	123	–	–	–	
Epirvirgatites sp. A	GL-59, ЯПУ, с. Глебово	62.5	–	–	+	42.8
Lomonossovellasp. A	GL-67, ЯПУ, с. Глебово	98.3	+	+	–	42
Lomonossovellasp. B	GL-24, ЯПУ, с. Глебово	142	+	–	+	71.4
Lomonossovellasp. B	GL-60, ЯПУ, с. Глебово	131	–	–	–	
Paracraspedites sp. A	GL-22, ЯПУ, с. Глебово	129	–	+	+	57.1
Paracraspedites sp. B	GL-33, ЯПУ, с. Глебово	136	+	+	–	18.5
Paracraspedites sp. B	GL-70, ЯПУ, с. Глебово	135	–	–	–	
Макроконхи. Средневожский подъярус, Северная Сибирь						
Taimyrosphinctes evolutus Mesezh.	НТ, Месежников, 1984, т. 48, фототабл. 1	114	–	+	–	33
Epirvirgatites variabilis Schulgina	МК2744, ГИН	52	+	–	–	14.3
Epirvirgatites variabilis Schulgina	МК2751, ГИН	69	+	–	+	16
ВСЕГО	номинально		30	34	37	
	в % от общего числа образцов		58.8	66.6	72.5	

Примечание. Обозначения номенклатурных типов см. в табл. 1.

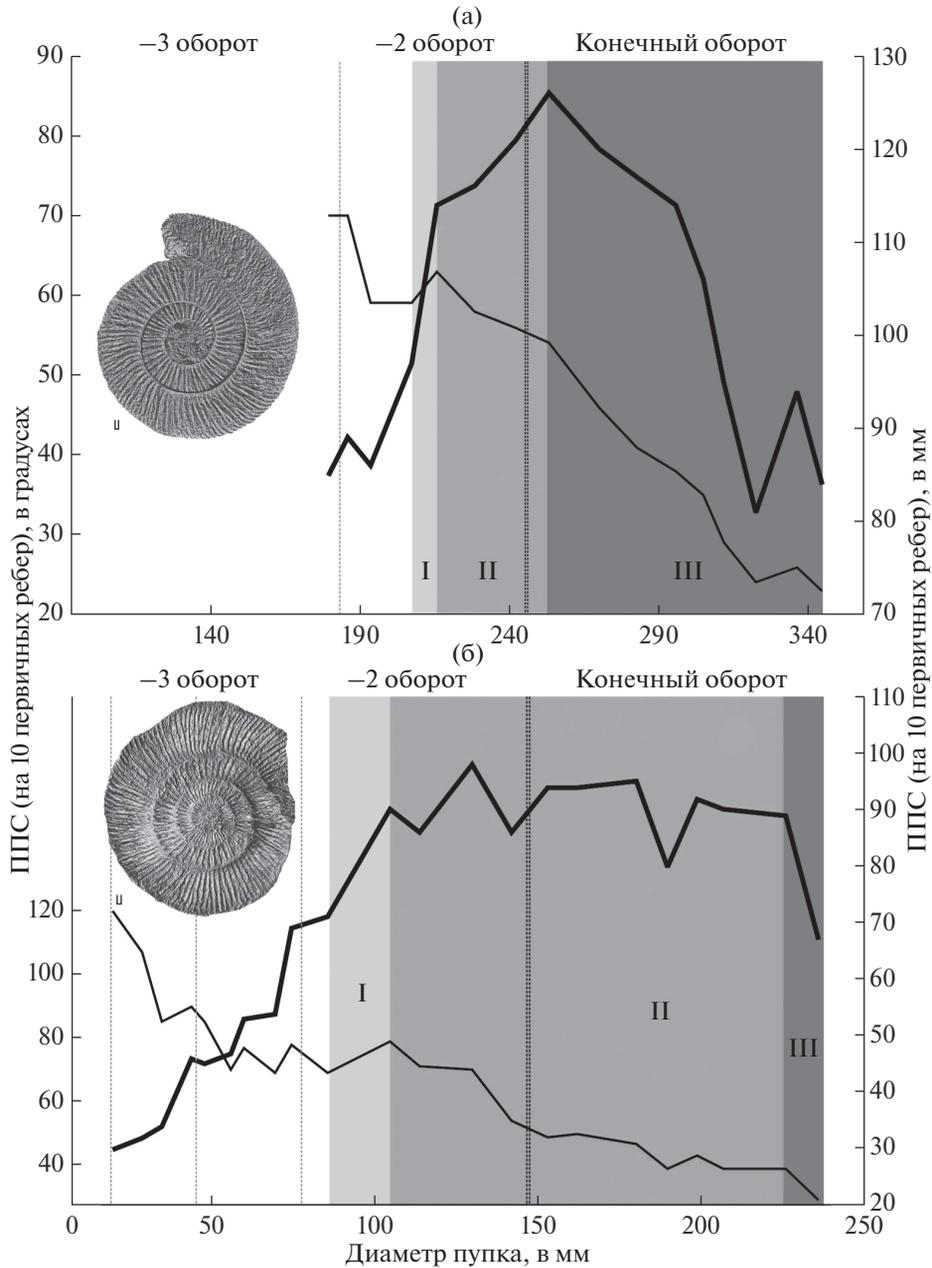


Рис. 13. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в морфогенезе мегаконхов *Virgatites* sp.

(а) – Пугачевский музей, Саратов, пос. Горный, Краснопартизанский район; (б) – фонды СОИКМ (Самарский областной историко-краеведческий музей имени П.В. Алабина), Большечерниговский район, Самарская область. Остальные обозначения см. на рис. 9.

мер, у *Lomonossovella* данная стадия составляет 1.6–2 оборота (рис. 12в), она начинается при диаметре раковины около 6–8 мм и заканчивается при диаметре 20 мм.

В. Субтерминальная стадия. Располагается перед конечным оборотом и характеризуется постепенным повышением плотности ребристости на оборот и понижением углового ППС. При этом последний показатель зачастую стабилизируется

и выходит на плато. По тому же принципу выделяется “предвзрослая стадия” в работе Я. Минью (Mignot, 1992). Объем стадии включает 2–3 оборота, предшествующих конечному, у мегаконхов и 1–2 оборота у макроконхов. Эта морфогенетическая стадия соответствует первой половине взрослой стадии, которая в статье А.Н. Иванова (1971) обозначена как зрелая. Специфическая особенность зрелой стадии дорзопланитин – начало процесса разворачивания спирали, фиксирующе-

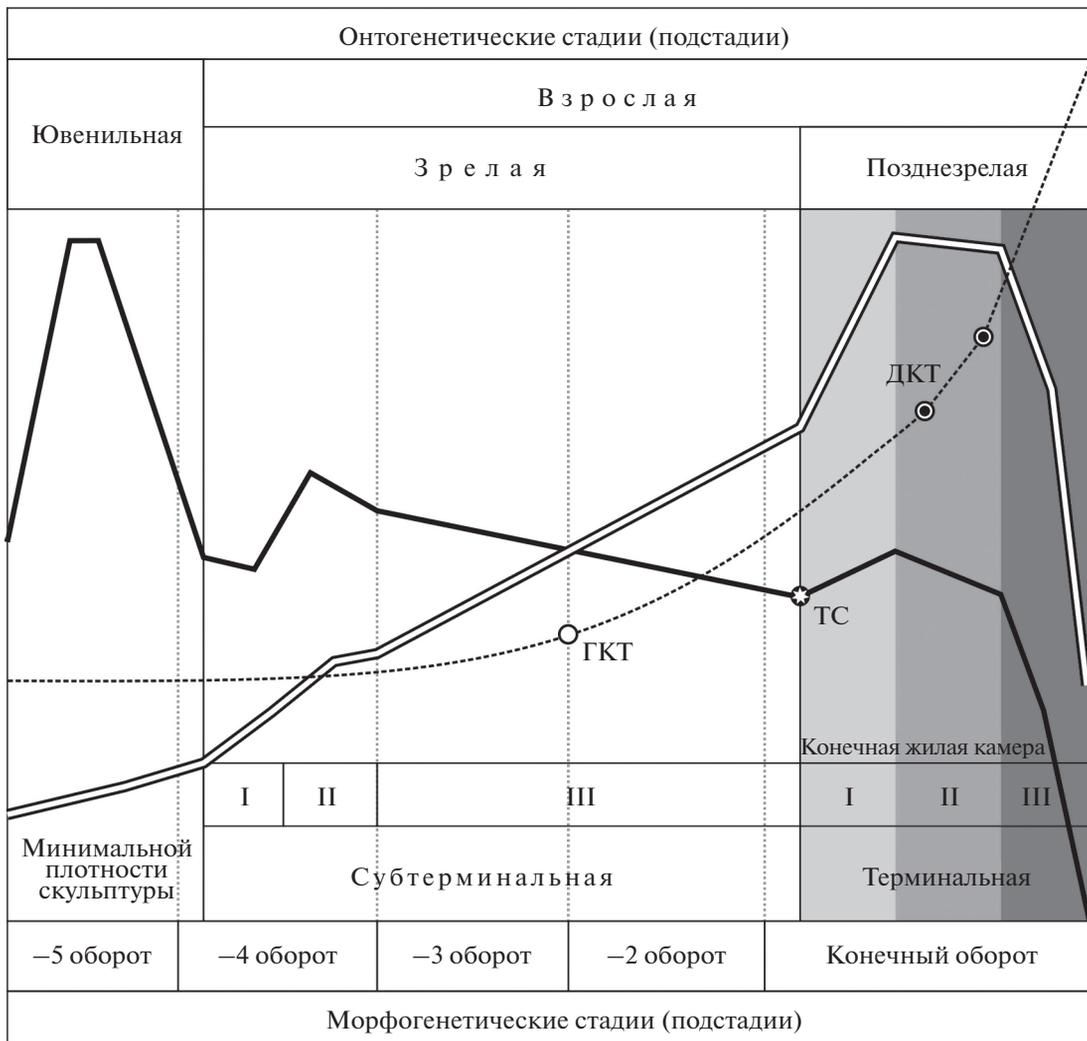


Рис. 14. Схема периодизации архетипического морфогенеза дорзопланитин. Жирной линией показана кривая угловых значений ППС; двойной линией – кривая метрических значений ППС; пунктиром – кривая разворота спирали. ГКТ – главная критическая точка разворота спирали; ДКТ – дополнительная критическая точка разворота спирали; ТС – терминальная септа. Остальные объяснения см. в тексте.

гося общей критической точкой разворота в начале предпоследнего оборота, до появления КЖК.

У большинства изученных экземпляров дорзопланитин субтерминальная стадия имеет однотипную структуру поведения признаков, поэтому может быть разделена на подстадии:

В.І. Фаза временного уплотнения ребристости. Выражается резким и часто глубоким понижением углового значения ППС. Занимает 0.5–1 оборот раковины.

В.ІІ. Фаза компенсации. Характеризуется разуплотнением ребристости и кратковременным повышением скорости роста. Причем чем сильнее было уплотнение ребристости в фазу І, тем выше значения угловых ППС в фазу ІІ. Такую закономерность можно связать с явлением компенсационного роста, впервые замеченного при изучении скорости роста *Nautilus* (Иванов, Стум-

бур, 1975). Продолжительность фазы компенсации не превышает одного оборота.

В.ІІІ. Фаза раскручивания. Занимает около двух оборотов. В течение этой фазы происходит плавный разворот спирали, что приводит к появлению главной критической точки разворота. Одновременно происходит плавное понижение скорости роста, выраженное в спокойном понижении значений углового ППС. Исключения составляют арктические *Taimyrosphinctes* и *Epirvirgatites*, у которых наблюдается рост углового ППС (рис. 126) в данную фазу.

Фазы І и ІІ наблюдаются среди 60% изученной выборки дорзопланитин. Фаза ІІІ присутствует почти во всех случаях.

С. Терминальная стадия морфогенеза. Включает конечную жилую камеру, а в некоторых случаях часть фрагмокона на конечном обороте и да-

же на предыдущем обороте. Объем стадии определяется чередованием трех вышеописанных подстадий (фаз):

С.І. Фаза ускорения.

С.ІІ. Фаза межреберного максимума.

С.ІІІ. Фаза финального сгущения ребер.

Как показано выше, все три подстадии формируют “геронтический” морфотип раковины и обычно не распространяются за пределы КЖК. Поэтому данная стадия соответствует поздней стадии онтогенеза (по Иванов, 1971) или зрелой стадии (по Mignot, 1992). В эту стадию продолжается разворачивание спирали за счет дополнительных точек разворота.

Изложенная выше модель по форме близка к морфогенетической периодизации онтогенеза аммонитов, предложенной Ю.Д. Захаровым (Захаров, Кривошапкина, 1976) и построенной по динамическим кривым межсептальных расстояний, во многом повторяющим форму кривых метрических ППС у дорзопланитин. Согласно модели Захарова, постэмбриональный морфогенез аммонитов можно разделить на три периода: торпидальный (медленного роста), фреквентальный (быстрого роста) и иррегулярный (неустойчивого роста). Первый период соответствует стадии минимальной плотности скульптуры и субтерминальной стадии нашей модели, для которых свойственны минимальные значения метрических ППС. Онтогенетически первый период относится к ювенильной стадии и зрелой фазе. Возможно, торпидальный период отвечает лишь ювенильной стадии.

Фреквентальный период по сходству резкого подъема кривых близок к фазе ускорения терминальной стадии. И, наконец, иррегулярный период отвечает двум последним фазам терминальной стадии. В этот момент межсептальные расстояния и метрические ППС достигают максимума и в дальнейшем испытывают “хаотичные” колебания. В случае ППС это особенно заметно при измерении межреберных расстояний с более высоким разрешением (табл. 4).

Несмотря на наблюдаемое сходство, предложенная Ю.Д. Захаровым модель является не только формальной, но и противоречивой: она основана на изменении скорости роста раковины по признаку, который не является показателем скорости роста — по метрическим межсептальным расстояниям. Истинный рост раковины отражают угловые величины или коэффициенты относительного прироста, поскольку они независимы от абсолютных размеров. Названия морфогенетических периодов Захарова заведомо ошибочны, так как не отражают истинные характеристики роста.

Неоднократно показано со времен классических работ по теории роста животных (Шмальгаузен, 1935), что все морфогенетические кривые

по метрическим показателям принципиально одинаковы у большинства животных и подчиняются экспоненциальному или логистическому закону. Поэтому по ним можно выделять всегда “торпидальную” и “фреквентальную” стадии, а в отдельных случаях и “иррегулярную”. Иногда это сходство настолько велико, что морфогенетические кривые аммонитов практически не отличаются от кривых других таксонов, построенных по другим признакам, например мягкого тела. С другой стороны, подобное сходство может дать ключ к биологической трактовке отдельных стадий. Например, морфогенетическая кривая по массе и длине мягкого тела современного брюхоногого *Anadenus altivagus* полностью повторяет архетипическую кривую метрических ППС (рис. 14), вплоть до конца терминальной стадии, когда происходит резкое падение значений кривых (Gupta, Oli, 1998, text-fig. 3). Это падение у *Anadenus* происходит сразу же после первого размножения. Возможно, биологическая трактовка терминальной стадии у аммонитов по аналогии с этим примером является допустимой, но обсуждение этого вопроса не входит в предмет данной работы.

Признаки завершения морфогенеза и прекращения роста одинаково выражены в обеих морфологических группах, поэтому поздняя стадия одинаково четко выделяется как у макроконхов, так и у мегаконхов дорзопланитин, причем по одной и той же совокупности признаков. Это свидетельствует о том, что мегаконхи принципиально не отличаются от макроконхов по особенностям роста. Согласно представлениям А.Н. Иванова (1975), мегаконхи росли постоянно, с примерно одной и той же интенсивностью в течение всей жизни. С этой точки зрения мегаконхи, как и макроконхи, — это внутривидовые вариации по продолжительности онтогенеза и скорости роста, не имеющие специального таксономического статуса. Между тем есть все основания считать, что конечный диаметр раковины (в пределах определенного диапазона изменчивости) является таксономическим признаком, поэтому макроконхи и мегаконхи являются не вариациями, а жизненными формами различных таксонов, которые формировали полноценную КЖК при различном диаметре.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ И СИСТЕМАТИКА

Как было показано выше, все без исключения дорзопланитины обладают признаками терминальной стадии и формируют в конце морфогенеза конечную жилую камеру. При этом формы с наибольшим конечным диаметром (макроконхи) принципиально не отличаются от экземпляров с большим конечным диаметром (мегаконхи). И те и другие на терминальной стадии формируют КЖК по одному и тому же принципу — с медлен-

Таблица 4. Периодизация и ключевые особенности морфогенеза и онтогенеза дорзоплантин

Морфогенетическая стадия (подстадия)	Онтогенетическая стадия (подстадия) (Иванов, 1971)	Морфогенетические периоды (Захаров, Кривошапкина, 1976)	Скорость роста раковины	Совпадение с КЖК	Критические точки разворота спирали			
А. Стадия минимальной плотности скульптуры	ювенильная	торпидалый	максимальная	нет	нет			
			В. Субтерминальная стадия	взрослая	зрелая	очень низкая	нет	основная (всегда)
						повышенная		
III	низкая							
С. Терминальная стадия	взрослая	фреквентальный	повышенная	иногда	нет			
			II. Фаза межреберного максимума	позднезрелая	иррегулярный	низкая	часто	дополнительные
						III. Фаза финального ступенчатости ребер	минимальная	всегда

ным раскручиванием спирали и финальным уплотнением ребристости. При этом морфогенез у макроконхов и мегаконхов имеет сходную структуру, выраженную одинаковой последовательностью стадий.

Дифференциация дорзопланитин по конечному размеру раковины де-факто отражается в таксономических построениях в первую очередь у портландских таксонов, у которых макроконхи и мегаконхи относятся к разным родам. Среди российских исследователей средневожских аммонитов преобладает тенденция (или даже традиция) относить представителей разных морфологических типов к одному и тому же роду (и, обычно, виду). Подобные расхождения позволяют предполагать недостаточную разработанность теоретических основ использования особенности диморфизма в систематике рассматриваемой группы.

Систематика диморфных групп должна учитывать, как минимум, структуру распределения аммонитов по конечному диаметру и сравнительный анализ морфогенеза.

Распределение морфологических типов

Выделение морфогрупп на основе частотного распределения по конечному диаметру раковины нередко используется при изучении аммонитов. В основном это практикуется для анализа диморфизма (Callomon, 1963; Palframan, 1969; Ziegler, 1974; Mignot, 1992; Рогов, 2013) или полиморфизма, связанного с диморфизмом (Charpy, Thierry, 1977; Marchand, 1977). Распределение считается неоднородным, если оно сильно отклоняется от гауссова (нормального) по критерию хи-квадрат или Колмогорова–Смирнова. Неоднородность выборки по конечному диаметру раковины показывает, что изучаемая совокупность аммонитов включает, как минимум, две морфологические группы, обладающие различной биологической сущностью. Выделение морфогрупп методами оценки неоднородности может проводиться до тех пор, пока каждая морфогруппа не перестанет отклоняться от нормального распределения.

При изучении распределения дорзопланитин использовалась выборка из 268 экземпляров с конечной жилой камерой, из которых 171 экземпляр происходит из портланда английских и булонских разрезов, а 97 экземпляров из волжского яруса — из зоны *E. nikitini* Европейской России и зон *E. variabilis* и *T. excentricum* Северной Сибири. В выборку включены все возможные номенклатурные типы с признаками терминальной стадии, изображенные в различных работах.

Распределение волжских дорзопланитин значительно отклоняется от гауссова закона (рис. 15а), что дает основание для выделения двух морфологических групп. Между ними наблюдается широкая диастема размером в два интервальных класса. Это означает, что по конечному диаметру ра-

ковины обе группы не перекрываются. К первой морфогруппе (макроконхи) со средним диаметром 106 мм (по моде) относятся представители *Epivirgatites*, *Lomonossovella*, *Paracraspedites* и, частично, *Taimyrosphinctes*. Вторая морфогруппа (мегаконхи) со средним диаметром 450 мм представлена формами, близкими к портландским мегаконховым родам *Titanites* и *Galbanites*, поэтому в данном случае они определяются как *Titanites s.l.* Их описание будет дано в другой статье. Обе группы различаются по ширине распределения — три интервала диапазоном 180 мм у макроконхов и 12 интервалов диапазоном 720 мм у мегаконхов. При этом распределение мегаконхов весьма сложное, с выскакивающими интервальными классами. Это свидетельствует о том, что группа мегаконхов неоднородна и может состоять из разных таксонов.

Портландские дорзопланитины имеют сходное распределение (рис. 15б) — в целом бимодальное, но без диастемы, разделяющей область распределения макро- и мегаконхов. В интервале 160–240 мм, где у волжских групп находится диастема, в данном случае наблюдается небольшое перекрытие.

Область макроконхов образуют роды *Crendonites*, *Kerberites* и *Paracraspedites*. Мегаконхи, относящиеся ко второй группе, представлены по номенклатурным типам родами *Titanites*, *Galbanites*, *Briareites*, *Gigantites*, *Trophonites*, *Glottoptychinites*, *Pleuromegalites*, *Hippostratites*, *Polymegalites*, *Behemoth* и *Glaucolithites*. В настоящее время эти роды принято объединять в 3–4 рода, преимущественно *Titanites*, *Galbanites* и *Glaucolithites* (табл. 1).

Аналогичное разделение портландских родов на диморфные группы предложено У. Уимблдоном (Wimbledon, 1974), который относил *Titanites* и, частично, *Galbanites* к макроконхам, а *Kerberites* и *Crendonites* к микроконхам.

Распределение портландских мегаконхов достаточно сложное и имеет явные признаки бимодальности или даже тримодальности по выскакивающим интервальным классам α , β , γ . Это означает, что портландские мегаконхи — неоднородная группа, и модальные классы возможных подгрупп могут отвечать самостоятельным таксонам. Данное предположение подтверждается, если для родов *Titanites* и *Galbanites* провести самостоятельное распределение (рис. 16). Оба рода различаются большим модальным расстоянием и небольшим перекрытием: *Titanites* (включая синонимичные *Briareites*, *Gigantites*, *Trophonites*, *Glottoptychinites*, *Hippostratites*) характеризуется модой 540 мм и соответствует β - и γ -интервальным классам, а *Galbanites* (вместе с *Pleuromegalites*) — модой 300 мм (α -интервальный класс).

Как видно, разные роды и группы портландских мегаконхов отличаются друг от друга по конечным размерам на таксономическом уровне,

при этом группа *Galbanites* занимает промежуточное положение между областями распределения макроконхов и *Titanites*. В этой связи У. Уимблдон (Wimbledon, 1974) предположил, что *Galbanites* с равной вероятностью может относиться к группе как мелкоразмерных дорзопланитин (микроконхов в его понимании), так и крупноразмерных (макроконхов). Картина распределения показывает, что область перекрытия между *Galbanites* и *Titanites* составляет 38.6% от области *Galbanites*, в то время как область перекрытия между *Galbanites* и мелкоразмерными таксонами существенно меньше – 6.6%. Это означает, что *Galbanites* почти в 6 раз ближе к *Titanites*, чем к мелкоразмерной группе, т.е. является мегаконховым таксоном. То же самое подтверждает анализ совокупностей по критерию хи-квадрат (рис. 17): совокупность *Galbanites* + макроконховая группа попадает в область неоднородности со значительным превышением статистической нормы (–142%). Альтернативное сочетание *Galbanites* + мегаконховая группа, наоборот, попадает в область однородности (+28%). Это единство подтверждают и другие признаки, присущие мегаконхам – стиль ребристости, характерный для формодоминантных таксонов, форма оборотов и др. Волжские мегаконхи по распределению занимают промежуточное положение между *Galbanites* и *Titanites*, но по моде (450 мм) и размеру области перекрытия (88.5% против 44.2%) ближе к *Titanites*.

Волжские и португальские макроконхи по распределению совпадают почти полностью (рис. 16). Это свидетельствует о том, что они могут обладать значительной таксономической близостью. Во всяком случае, можно предполагать наличие близких викарирующих аналогов для разных родов. В частности, в различных работах *Kerberites* и *Lomonossovella* рассматриваются как аналоги, а иногда почти как синонимы, или на уровне отдельных видов (Pavlov, 1890), или самих родов (Arkell et al., 1957), хотя диапазон стратиграфического распространения этих родов и характер их лопастной линии заметно различаются. Достаточно близким морфотипом характеризуются *Viplicioceras* и *Srenodonites*, которые тоже могут рассматриваться как возможные изохронные викариаты (несмотря на то, что различия в лопастной линии и типе скульптуры у них существуют).

Общее распределение португальских и волжских дорзопланитин сохраняет выраженную дискретность между макроконхами и мегаконхами (рис. 15в) и свидетельствует о самостоятельности обеих морфологических групп. Статистический анализ доказывает, что у дорзопланитин размерный диморфизм существует – все общие совокупности португальских, волжских и всех вместе взятых таксонов попадают в область неоднородности, в то время как группы макроконхов, мегаконхов и подчиненных им таксонов являются однородными (рис. 17). Систематика дорзопланитин

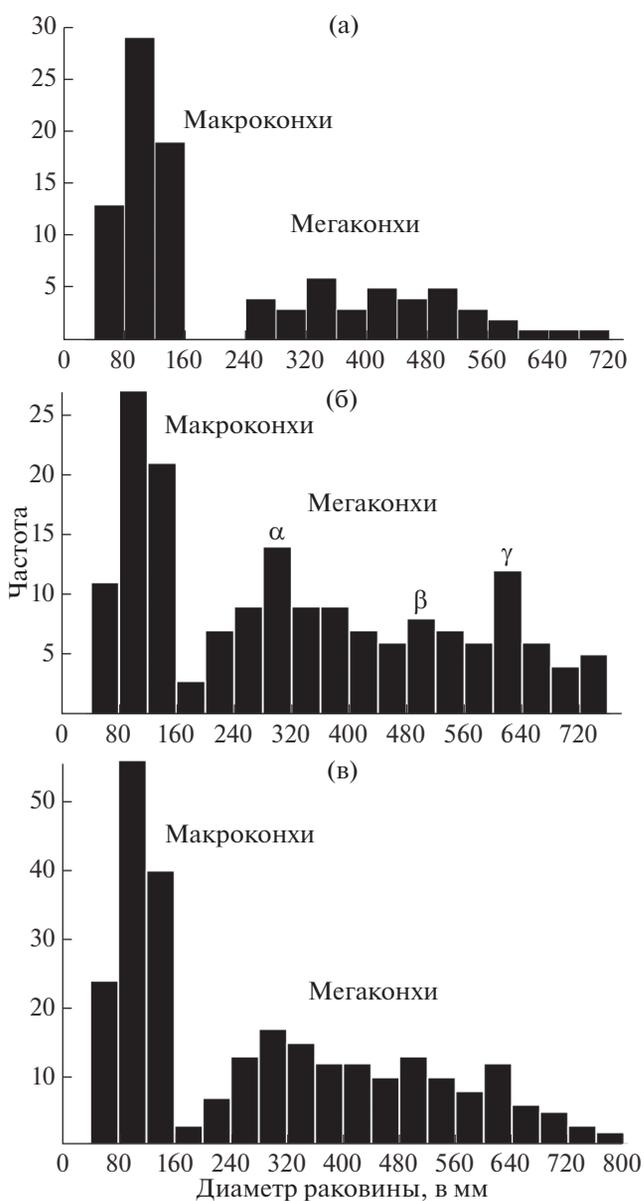


Рис. 15. Распределение дорзопланитин по конечному диаметру раковины.

(а) – волжские дорзопланитины; объем выборки 97 экземпляров из зон *E. nikitini* Европейской России, *E. variabilis* и *T. excentricum* Северной Сибири. (б) – португальские дорзопланитины, объем выборки 171 экземпляр из среднего португальского Англии и Франции. (в) – волжские и португальские дорзопланитины, объем выборки 268 экземпляров.

должна учитывать и отражать это распределение, независимо от того, какая биологическая природа подразумевается под сущностью обеих морфогрупп – макроконхов и мегаконхов.

Сравнительный анализ морфогенеза

Диморфизм у макро- и мегаконхов, как было показано выше, проявляется не только в различии

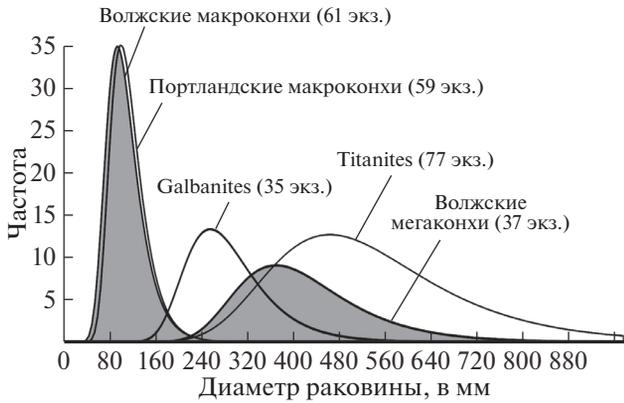


Рис. 16. Дискретное распределение волжских (штриховка) и портландских (серая заливка) дорзопланитин по конечному диаметру раковины. Кривые построены по теоретическим частотам Gumbel-распределения. Объем выборки 268 экземпляров.

ях конечного диаметра раковины, но и в относительной длительности разных стадий онтогенеза. Априори понятно, что в целом морфогенез мегаконхов должен быть более растянут во времени, чем у макроконхов. Ранее это было показано на примере кадоцератин (Киселев, 1996), чьи макроконхи отличаются, в первую очередь, продолжительностью взрослой стадии, которая у них в 6–8 раз длиннее (по количеству полуоборотов), чем у микроконхов. Остальные, более ранние, стадии могут отличаться не более чем на один оборот.

У дорзопланитин морфогенез в разных размерных группах имеет иные различия. Рассмотрим их на примере двух экземпляров волжских

макроконха и мегаконха, происходящих из одного слоя и биогоризонта (зона Nikitini разреза у с. Глебово). Оба экземпляра имеют признаки терминальной стадии, т.е. содержат конечную жилую камеру. Мегаконх, обозначаемый здесь как Titanites sp., закончил морфогенез при конечном диаметре раковины 484 мм и диаметре умбиликуса 200 мм (рис. 18). Конечный диаметр макроконха Paracraspedites sp. составляет 131 мм и умбиликуса – 50 мм. У каждого из них изучен морфогенез скульптуры и умбиликальной спирали на последних оборотах – четырех у мегаконха и пяти у макроконха.

Поведение скульптурных параметров в морфогенезе обоих аммонитов очень близко, почти идентично, и различия видны преимущественно в том, что одни и те же стадии наступают и заканчиваются при разном диаметре (рис. 18). Если перевести абсолютные размеры диаметра умбиликуса в процентный формат, то возможно сравнение истинных пропорций различных стадий у макро- и мегаконха (рис. 19). Анализ этой картины можно свести к следующему:

1. В развитии макро- и мегаконха наблюдается одна и та же последовательность морфогенетических стадий и подстадий (фаз) – стадия минимальной плотности скульптуры (А), субтерминальная стадия (В) с тремя ее подфазами и терминальная стадия (С) с полным объемом фаз (I, II, III).
2. Продолжительность морфогенетических стадий и фаз у макро- и мегаконха примерно одинакова на протяжении 4 последних оборотов. Терминальная стадия занимает один оборот (конечный), субтерминальная – 2.6 оборота, стадия А –

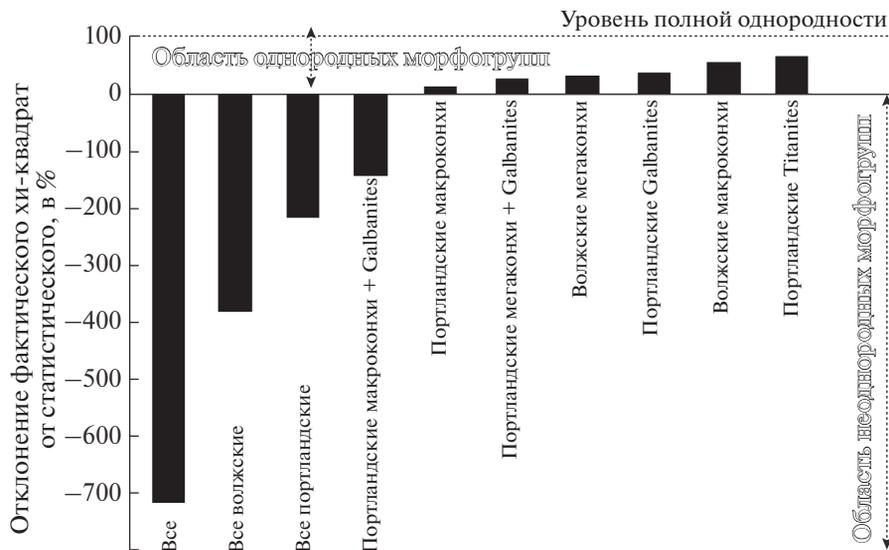


Рис. 17. Оценка однородности морфогрупп волжских и портландских дорзопланитин по критерию хи-квадрат (при $k = 14$).

При значениях отклонений выше нуля все морфогруппы являются однородными, а при значениях 100% распределение становится полностью нормальным (гауссовым), т.е. абсолютно однородным. Все отклонения в интервале 0–100% считаются статистически случайными и не противоречащими нормальному распределению.

0.5–1.5 оборота, однако полный ее объем не известен, поскольку не прослежена начальная граница. Положение начала КЖК также совпадает. Таким образом, морфогенез на взрослой стадии и, частично, ювенильной у обеих морф происходит с примерно одинаковой продолжительностью и едиными пропорциями.

3. Отличия в позднем морфогенезе незначительны и имеют вид флуктуаций, т.е. случайных колебаний.

Таким образом, поздний онтогенез у макро- и мегаконха происходил одинаково, с одной и той же продолжительностью независимо от конечного диаметра (при условии, что каждый оборот был образован примерно за один и тот же промежуток времени). Однако у макроконха первое измерение, относящееся к ювенильной стадии, сделано при диаметре умбиликуса 1.4 мм, что примерно соответствует диаметру раковины 5 мм. Этот диаметр наступает у различных дорзопланитин в начале 4-го оборота. У *Eprivirgatites* третий оборот заканчивается при статистическом диаметре 4.6 мм со стандартным отклонением 0.58 мм (Муравин, 1989). Соответственно, конец ювенильной стадии у макроконха (рис. 18, 19) приходится примерно на 4–4.2 оборота при диаметре раковины около 7–10 мм.

У мегаконха конец ювенильной стадии фиксируется при диаметре умбиликуса 21 мм, что отвечает среднестатистическому диаметру раковины 50–55 мм. Это означает, что у мегаконхов ювенильная стадия сильно (на несколько оборотов) растянута по сравнению с макроконхами. Вероятно, ее структура более сложная, чем у макроконхов, и включает в себя несколько фаз.

Соотношение стадий морфогенеза макроконхов и мегаконхов дорзопланитин отличается от таковых у макро- и микроконхов других семейств. Это свидетельствует о том, что диморфизм у всех аммонитов не может быть сведен к одной модели.

Типология диморфизма и систематика

После выхода классической работы Дж. Калломона (Callomon, 1963), посвященной половому диморфизму у аммонитов, в литературе все мелко- и крупноразмерные формы обычно принято относить к микроконхам, а крупноразмерные к макроконхам. Между тем авторская трактовка микро- и макроконхов имеет вполне конкретные ограничения. Во-первых, истинные микро- и макроконхи имеют отличия в форме конечной апертуры (перистома) (Callomon, 1963, p. 28, step 4a). У микроконхов апертура имеет сложную форму: в одних семействах аммонитов она представлена ушками (например, *Kosmoseratidae*, *Oppeliidae*), в других – вентральным ростром (*Cardioceratidae*). У макроконхов конечное устье всегда простое. Таким образом, первое ограничение связано с *устье-*

вым критерием. Во-вторых, у микро- и макроконхов основные различия наступают на стадии зрелости, а морфогенез ранних стадий проходит одинаково (Callomon, 1963, p. 28, step 5a) – *морфогенетический критерий*. На примере оппелиид (Palframan, 1969) и кадоцератин (Иванов, 1960; Киселев, 1996) неоднократно показано, что этот критерий для микро- и макроконхов действительно выполняется.

Несмотря на то что Калломон рассматривал проявление диморфизма у аммонитов с биологических позиций, как половой диморфизм, его концепция является исключительно морфологической, что отражено в названиях морф.

При широком понимании размерного диморфизма устьевого и морфогенетического критерии не учитываются, и различие между микро- и макроконхами сводится в основном к конечному диаметру. Сам Калломон придерживался широкой трактовки диморфизма. Между тем выявленное разнообразие диморфизма по конечному диаметру раковины уже не вписывается в границы первоначальной концепции. В частности, во многих аммонитовых семействах, в том числе и у дорзопланитин, вышеуказанные диагностические критерии не работают (Brohwicz-Lewinski, Rozak, 1976). Поэтому микро- и макроконхи следует рассматривать не как диморфные группы, а как морфологические типы, входящие в состав диморфных групп наряду с другими морфологическими типами.

К настоящему времени выделено несколько морфотипов аммонитов, различающихся по конечному диаметру раковины и (или) продолжительности морфогенеза:

1. Четыре типа морф, различающиеся по числу оборотов, на основе которых установлено два типа диморфизма: А и В (Makowski, 1962). Соответственно, могут быть выделены два морфотипа с крупной раковинной (A^1 и B^1) и два с мелкой (A^2 и B^2).

2. Макроконхи и микроконхи Дж. Калломона.

3. Мегаконхи А.Н. Иванова.

4. Интерморфы – модифицированные микро- и макроконхи, характеризующиеся смешанным набором признаков обеих морф: макроконхи, обладающие микроконховым устьем, и, наоборот, микроконхи с простым устьем, свойственным макроконхам (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, 1976; Enay, 1977). Оба модифицированных типа могут “обмениваться” друг с другом и другими признаками, например особенностями ребристости.

5. Полиморфные разновидности микро- и макроконхов, различающиеся не только по конечным размерам, но и по другим признакам – по форме оборотов и скульптуре (Tintant, 1977; Marchand, 1977; Charpy, Thierry, 1977).

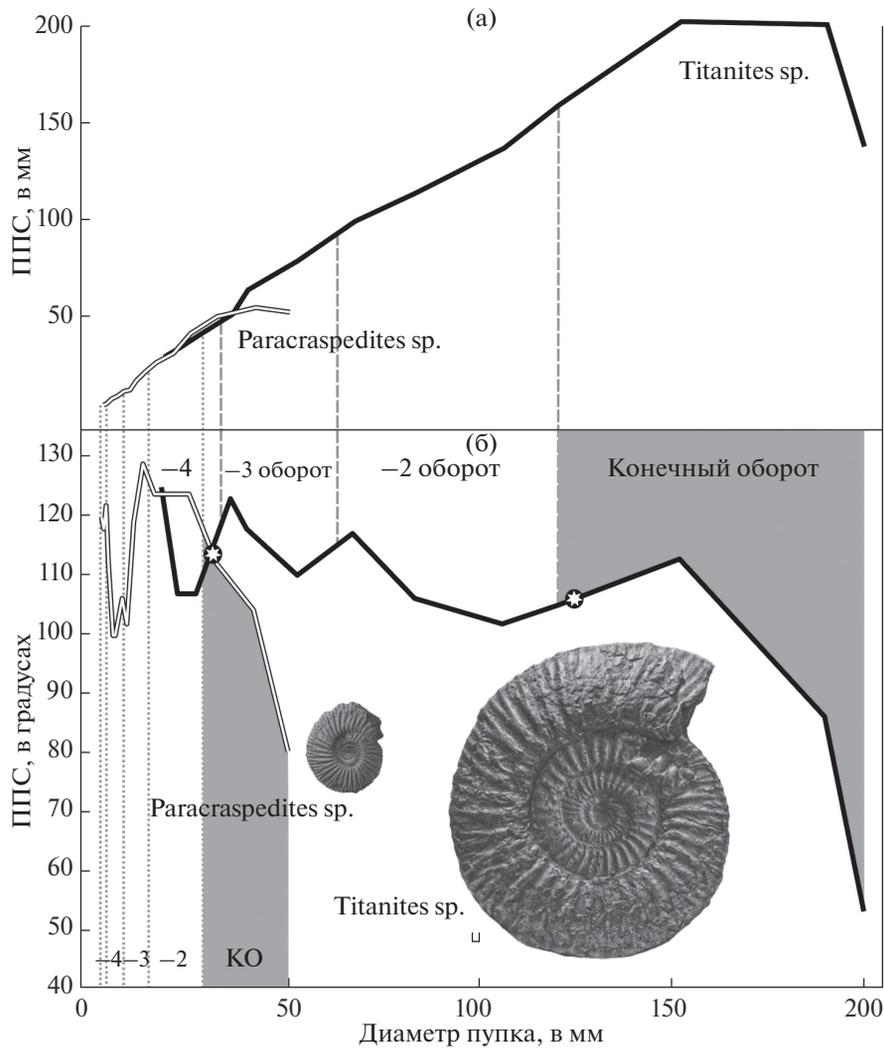


Рис. 18. Сравнительный морфогенез раковины макроконха (двойная линия) и мегаконха (жирная линия) по показателю плотности скульптуры (ППС) в абсолютном масштабе.

(а) – диаграмма по метрическому ППС, (б) – диаграмма по угловым ППС. *Paracraspedites* sp. – GL-22, ЯПУ; *Titanites* sp. – GL-8, ЯПУ. Оба происходят из разреза у с. Глебово, зона *E. nikitini*. Серой заливкой обозначен конечный оборот (КО). Звездочкой отмечено положение начала КЖК.

6. Миниконхи – разновидность микроконхов с меньшим конечным диаметром, выделенная Б.А. Матыем (Matyja, 1986).

Все это разнообразие вписывается в дуалистическую концепцию морфотипов, которая подразумевает существование двух форм аммонитов – крупноразмерных и мелкоразмерных. Разница между ними по конечному диаметру составляет 2–9 раз, хотя в некоторых случаях размеры морф почти неотличимы и в существенной степени перекрываются (Baer, 1972). Различные морфотипы, принадлежащие к одной и той же морфологической группе, различаются по целому комплексу признаков, поэтому ранее (Киселев, 2015) было предложено все мелкоразмерные морфы называть *миниморфами*, а крупноразмерные – *макроморфами*.

К миниморфам относятся микроконхи, миниконхи, морфотипы A^2 и B^2 и, в отдельных случаях, макроконхи.

Группа макроморфов объединяет макроконхи (частично), мегаконхи и морфотипы A^1 и B^1 .

В каждую группу могут входить различные инторморфные разновидности.

Миниморфы и макроморфы – это не морфологические типы, а диморфные группы, которые объединяют морфологические типы на дуалистической основе.

У дорзопланитин макроморфы представлены мегаконхами, а миниморфы – макроконхами (и в некоторых случаях – микроконхами), в то время как в других семействах макроморфы могут быть представлены макроконхами, а миниморфы – микро- и миниконхами (табл. 5).

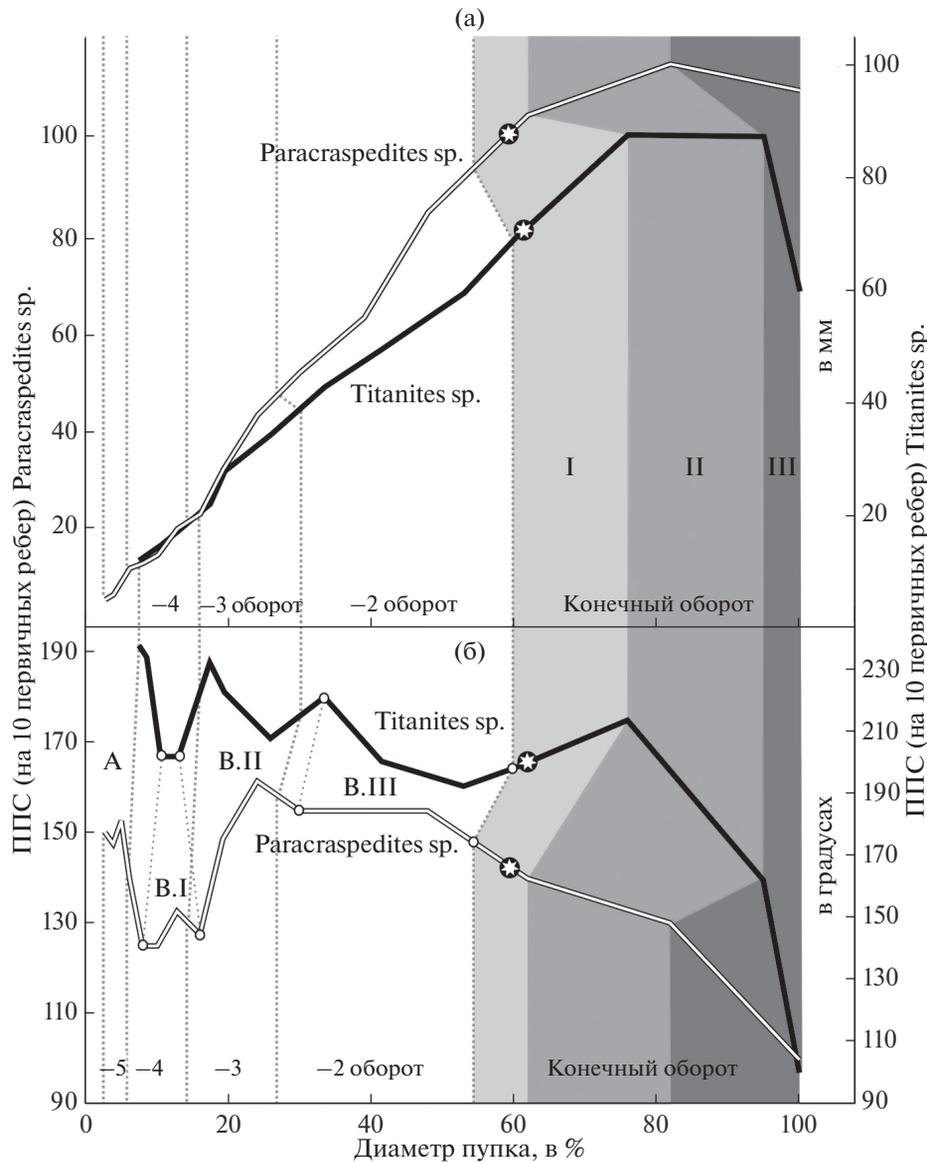


Рис. 19. Сравнительный морфогенез раковины макроконха (двойная линия) и мегаконха (жирная линия) по показателю плотности скульптуры (ППС) в относительном масштабе.

Диаметр пупка переведен в проценты по отношению к последнему измерению диаметра пупка (перед устьевым краем). (а) – диаграмма по метрическим ППС, (б) – диаграмма по угловым ППС. *Paracraspedites sp.* – GL-22, ЯПУ; *Titanites sp.* – GL-8, ЯПУ. Оба происходят из разреза у с. Глебово, зона E. nikitini. Серой заливкой разной тональности обозначены фазы I (ускорения), II (межреберного максимума) и III (финального сгущения). VI, VII и VIII – фазы субтерминальной стадии. Звездочкой отмечено положение начала КЖК.

Макроморфы дорзопланитин (мегаконхи), как принадлежащие к одной диморфной группе, аналогичны макроморфам кардиоцератид (макроконхам), но относятся к различным морфологическим типам. Они различаются не только по конечным размерам и строению устья. В частности, у дорзопланитин макроморфы растягивают начальные стадии морфогенеза, а у кардиоцератид надстраивают взрослую стадию. С другой стороны, макроконхи кардиоцератид в отношении диморфизма не аналогичны макроконхам дорзопланитин, хотя и относятся к той же морфологической

группе – у них сходная продолжительность онтогенетических стадий, но различный диморфный статус. И, наконец, миниморфы кадоцератин и дорзопланитин диморфно аналогичны, но морфологически не подобны.

У различных семейств морфотипы, принадлежащие к одной и той же диморфной группе, могут быть одновременно диморфно аналогичны и морфологически подобны (например, макроконхи *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae*).

Таким образом, различные морфотипы в одной и той же диморфной группе всегда аналогич-

Таблица 5. Соотношение диморфных групп и морфологических типов на примере дорзопланитин (неклассический диморфизм) и кардиоцератид (классический диморфизм)

Морфологические типы	Диморфные группы	
	миниморфы	макроморфы
Макроконхи	Dorsoplanitinae	Cardioceratidae
Микроконхи	Cardioceratidae	
Миниконхи	Cardioceratidae	
Мегаконхи		Dorsoplanitinae
A ¹		Cardioceratidae
A ²	Cardioceratidae	
B ¹		Perisphinctidae
B ²	Perisphinctidae	

ны, но не всегда относятся к одному и тому же морфологическому типу, в то время как морфологически подобные морфотипы могут относиться к разным диморфным группам. При этом разновидности одного и того же морфотипа всегда морфологически подобны, к какой бы диморфной группе он ни принадлежал. Именно поэтому система понятий Дж. Калломона не может применяться универсально, для всех случаев, поскольку под одним названием могут объединяться не аналогичные в диморфном отношении морфотипы, что приводит к путанице. Она рассматривает частный морфологический случай, который удобнее приводить к более общей системе понятий.

Филогенез любой диморфной группы может сопровождаться сменой морфологических типов. Например, у волжских атаксиоцератид и дорзопланитин наблюдается смена микроконхов классического типа (с ушками) на микроконхи не классического типа (без ушек) (Рогов, 2013). Последние, в узком смысле, соответствуют макроконхам. Таким образом, микроконхи могут переходить в макроконхи, оставаясь при этом миниморфами.

Предполагается и более радикальный переход морф друг в друга: из микроконхов в классические макроконхи-макроморфы (т.е. различающиеся не только типом конечного устья, но и размером), с постепенной редукцией сложной апертуры (например, уменьшение длины ушек) при возрастании конечного диаметра (Brochwic-Lewinski, Rozak, 1975, 1976). Возможны и обратные переходы. Например, среди характерных оксфордских макроконховых перисфинктин рода *Kranaosphinctes* отмечаются карликовые формы (конечный диаметр около 200 мм) со сложным строением устья, как у микроконхов (Brochwic-Lewinski, Rozak, 1975, p. 56).

Не исключено, что разнообразие морфологических типов, связанных с конечными размерами,

превышает перечень, известный к настоящему времени, и переходы между разными морфологическими группами могут оказаться сложнее. Например, редукция сложного устья наблюдается у микроконховых перисфинктин при повышении инволютности раковины, без увеличения конечного диаметра (Brochwic-Lewinski, Rozak, 1975, p. 56). Также известна филогенетическая смена микроконхов с переходом на другой тип сложного конечного устья. Это можно видеть на примере рода *Propectinatites*, у которого в филогенезе наблюдается смена микроконхов с ушками на микроконхи с вентральным ростром, при этом промежуточное состояние (*P. primitivus*) характеризуется микроконхом без ушек и без роstra, который может напоминать макроконхи (Dzik, 1994).

Обе диморфные группы характеризуются достаточно широким диапазоном изменчивости по конечному диаметру, однако их распределение по тому же признаку отличается крайне незначительным перекрытием. Хорошо известно, что среди настоящих мегаконхов встречаются карликовые вариации, у которых при небольшом размере присутствуют признаки завершения онтогенеза. Применительно к дорзопланитинам такой пример был описан у рода *Laugeites*, для которого нормальный размер мегаконха составляет 230–300 мм, а карликовые образцы *Laugeites* с КЖК могут иметь диаметр раковины около 130 мм (Иванов, 1975; Рогов, 2013). Подобные брадиморфные вариации макроморфов напоминают нормально развитые миниморфы, поэтому иногда их принимают за переходные вариации между макроморфами и миниморфами. Такая ошибка приводит исследователя к неоправданно широкой концепции вида и рода. Например, важнейший зональный вид-индекс *Epirvirgatites nikitini* (Mich.) неоднократно включался в синонимику мегаконховых таксонов (Иванов и др., 1987; Муравин, 1989). Однако лектотип, как и паратип

Таблица 6. Список родов макроморфов и миниморфов дорзопланитин портланда и средневожского подъяруса (преимущественно зона *Epivirgatites nikitini*)

Диморфные группы	Портландский ярус по (Wimbledon, 1974) (частично)	Волжский ярус	
Макроморфы	Titanites (<i>Ophiolithites</i>) Wimbledon, 1974*	Titanites (<i>Titanites</i>) Buckman, 1921	
	Titanites (<i>Briareites</i>) Buckman, 1921		Titanites Subgen nov. A
	Titanites (<i>Portlandia</i>) Wimbledon, 1974*	Titanites Subgen nov. B	
	Titanites (<i>Glottoptychinites</i>) Buckman, 1921		
	Galbanites (<i>Galbanites</i>) Buckman, 1921		
	Galbanites (<i>Crassicostites</i>) Wimbledon, 1974*		
		Glaucolithites Buckman, 1922	
			Taimyrosphinctes Mesezh., 1974 (pars.)
	Миниморфы	?	Epivirgatites (<i>Epivirgatites</i>) Spath, 1924
Crendonites Buckman, 1923		Epivirgatites (<i>Biplicioceras</i>) Ivanov, 1986	
Kerberites Buckman, 1924		Lomonossovella Plovaisky, 1937	
		Paracraspedites Swinnerton, 1925	
			Taimyrosphinctes Mesezh., 1974 (pars.)

Примечание. Общие таксоны показаны в единой строке, викарирующие аналоги – справа и слева, эндемичные формы – отдельно. Звездочкой отмечены непригодные таксоны, описанные не по правилам МКЗН.

(а также большинство образцов из типовой местности), этого вида при диаметре около 70 мм содержит конечную жилую камеру, которая устанавливается по комплексу признаков, в том числе и по финальному сближению последних перегородок на фрагмоконе. Поэтому данный вид следует понимать как макроконховый миниморфный таксон.

Брадиморфные карлики макроморфных таксонов отличаются от близких по размеру взрослых миниморф, в первую очередь, различным стилем скульптуры. Взрослые обороты титаноидных мегаконхов при различном диаметре выглядят примерно одинаково: эволютная формодоминантная раковина с эквикостатной, малорельефной скульптурой. У миниморфных таксонов скульптура конечного оборота, как правило, более рельефна и груба, вплоть до того, что раковина может быть скульптуродоминантной (*Kerberites*, *Lomonossovella*).

Систематика аммонитов должна учитывать разнообразие морфологических типов и диморфных групп. Поскольку биологическая природа диморфизма у вымерших таксонов может только предполагаться, но не может быть доказана, представляется более правильным помещать мини- и макроморфы в разные роды, хотя традиционно для разных групп аммонитов диморфы могут относиться к разным родам/подродам или даже объединяться внутри видов, причем нередко оба варианта систематики сосуществуют. Например, у большинства среднеюрских кардиоцератид

микро- и макроконхи, как правило, относятся к разным родам или подродам, а у верхнеоксфордских–кимериджских кардиоцератид чаще всего объединяются в пределах одного вида, или, во всяком случае, здесь не выделяются микро- и макроконховые таксоны родового ранга. У портландских дорзопланитин такое разделение де-факто существует, и это, видимо, сложилось исторически.

У средневожских дорзопланитин на сегодняшний день выделены только миниморфные таксоны. Мегаконхи, встречающиеся в разрезах зоны *Nikitini* Европейской России, в основном описывались как разновидности миниморфных родов (*Lomonossovella*, *Epivirgatites*, *Paracraspedites*). Детальное изучение волжских макроморфов показало, что они весьма разнообразны и близки к портландским родам, особенно *Titanites sensu lato*. В настоящей работе намечаются лишь возможные контуры систематики волжских макроморфов (табл. 6), а их описание будет дано во второй статье.

ВЫВОДЫ

1. Средневожские аммониты семейства *Dorsoplanitidae*, такие как *Epivirgatites*, *Lomonossovella* и мегаконхи титаноидного типа, морфологически и морфогенетически близки к портландским дорзопланитидам. Различия между ними носят провинциальный характер, поэтому большин-

ство португальских родов может быть представлено изохронными викарирующими аналогами на уровне родов или видов в волжских аммонитовых комплексах. В настоящее время нет достаточных оснований относить португальские и волжские таксоны к разным подсемействам (*Dorsoplanitinae* и *Pavloviinae*), поэтому более приемлемо рассматривать их как близкородственные таксоны, в составе одного подсемейства *Dorsoplanitinae*.

2. Конечный диаметр раковины у португальских и волжских дорзопланитин является признаком как таксономическим, так и морфогенетическим, определяющим принадлежность таксона к диморфной группе. Поэтому макроконхи и мегаконхи у дорзопланитин – дискретные морфологические типы в различных диморфных группах и, как следствие, должны быть самостоятельными таксонами.

3. Миниморфы дорзопланитин представлены макроконхами, а макроморфы – мегаконхами. Микроконхи в данном подсемействе не обнаружены.

4. Мегаконхи зоны *Ervirgatites nikitini* следует рассматривать в виде самостоятельного таксона, который в той или иной степени близок роду *Titanites* s.l.

Благодарности. Автор выражает благодарность М.А. Рогову (ГИН РАН), оказавшему неоценимую помощь в работе с материалом, литературой и в редактировании рукописи; В.А. Захарову (ГИН РАН), сделавшему ряд ценных замечаний; У. Уимблону (Бристоль) за консультации по диагностике португальских аммонитов; И.А. Стародубцевой (Москва), оказавшей поддержку при изучении монографических коллекций волжских аммонитов, хранящихся в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского, а также коллекционерам Д. Буеву (Москва), М. Шиханову, Е. Спиридонову (Ярославль), предоставившим для исследования образцы или изображения волжских аммонитов из своей коллекции.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 15-05-03149 и 15-05-06183.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимущин И.И.* Головоногие моллюски морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 238 с.
- Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Найдин Д.П., Стерлин Б.П.* Юрские и меловые отложения Русской платформы // Очерки региональной геологии СССР. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1962. 195 с.
- Герасимов П.А., Михайлов Н.П.* Волжский ярус и единая стратиграфическая шкала верхнего отдела юрской системы // Изв. АН СССР. сер. геол. 1966. № 2. С. 118–138.
- Захаров В.А., Месежников М.С.* Волжский ярус Приполярного Урала. Новосибирск: Наука, 1974. 214 с.
- Захаров В.А., Рогов М.А.* Верхневолжский подъярус на севере Восточной Сибири (п-ов Нордвик) и его панбореальная корреляция по аммонитам // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 4. С. 81–94.
- Захаров Ю.Д., Кривошаткина В.С.* Особенности роста и продолжительность формирования раковины свернутых аммоноидей // Палеозоологический сборник. Труды Биолого-почвенного ин-та. 1976. Т. 38 (141). С. 34–72.
- Зонов Н.Т.* Геологический обзор юрских и меловых фосфоритовых отложений бассейна р. Волги от г. Мышкина до г. Рыбинска (Геологопоисковые работы НИУ в 1929 г.) // Труды Научного института по удобрениям им. Я.В. Самойлова. 1934. Вып. 119. 36 с.
- Зонов Н.Т.* Юрские и меловые отложения Татарской республики // Геология Татарской ССР и прилегающей территории в пределах 109 листа. Часть 1. Вып. 30. М.-Л.: ГОНТИ, 1939. С. 151–220.
- Иванов А.Н.* О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* // Сборник трудов по геологии и палеонтологии. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1960. С. 378–394.
- Иванов А.Н.* Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов // Ученые записки Ярославского педагогического ин-та. 1971. Вып. 87. Геология и палеонтология. С. 76–119.
- Иванов А.Н.* Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Ярославль: Ярославский педагогический ин-т, 1975. С. 5–57.
- Иванов А.Н.* О результатах ревизии вида *Laugeites stschurowskii* (Nikitin) // Позднемезозойские головоногие моллюски Верхнего Поволжья. Ярославль: Ярославский педагогический ин-т, 1979. С. 3–16.
- Иванов А.Н., Стумбур Х.А.* О стадиях роста раковины у современного наутилуса // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Ярославль: ЯГПИ им. К.Д. Ушинского, 1975. С. 58–69.
- Иванов А.Н., Баранов В.Н., Муравин Е.С.* Памятники природы в изучении летописи Земли (с. Глебово и его окрестности). Ярославль: ЯГПИ им. К.Д. Ушинского, 1987. 84 с.
- Кейси Р., Месежников М.С., Шульгина Н.И.* Сопоставление пограничных отложений юры и мела Англии, Русской платформы, Приполярного Урала и Сибири // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1977. № 7. С. 14–33.
- Кейси Р., Месежников М.С.* Верхние горизонты средне-волжского подъяруса и их английские эквиваленты // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1986. № 10. С. 69–81.
- Киселев Д.Н.* Морфогенез и систематика рода *Pseudocadoceras* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1996. № 3. С. 15–27.
- Киселев Д.Н.* Таксономическое значение признаков конечного роста в морфогенезе аммонитов подсемейства *Dorsoplanitinae* Arkell, 1950 и вопросы систематики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология, биостратиграфия. Материалы научн. конф. Москва: ПИН РАН, 2015. С. 55–58.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А.* Инфразональная стратиграфия и аммониты пограничных средне-верхневолжских отложений Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Москва: ГИН РАН, 2005. С. 135–139.
- Киселев Д.Н., Баранов В.Н., Муравин Е.С. и др.* (ред.). Атлас геологических памятников Ярославской области. Ярославль: Ярославский государственный педагогический университет, 2003. 121 с.

- Киселев Д.Н., Баранов В.Н., Муравин Е.С. и др.* Объекты геологического наследия Ярославской области: стратиграфия, палеонтология и палеогеография. М.: “ЗАО Издательский Дом “Юстицинформ”, 2012. 304 с.
- Месечников М.С.* Кимериджский и волжский ярусы севера СССР. Л.: Наука, 1984. 224 с.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* Рост животных. М.: Наука, 1976. 255 с.
- Митта В.В.* О внутривидовой изменчивости юрских аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 49–54.
- Митта В.В.* Аммониты и зональная стратиграфия средневожских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.
- Митта В.В.* О систематическом составе средневожских *Dorsoplanitidae* (Ammonoidea) Центральной России // Палеонтол. журн. 1994. № 1. С. 27–37.
- Михайлов Н.П.* Зоны подмосковного портланда // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отд. геологии. 1957. Т. 32 (5). С. 143–159.
- Михайлов Н.П.* Зональное расчленение нижнего волжского яруса и его аналогов // Доклады советских геологов к I Международному коллоквиуму по юрской системе. Тбилиси: Изд-во АН Груз. ССР, 1962. С. 185–199.
- Михайлов Н.П.* Борейальные юрские аммониты (*Dorsoplanitinae*) и зональное расчленение волжского яруса // Труды ГИН АН СССР. 1966. Вып. 151. С. 5–116.
- Михальский А.О.* Аммониты нижнего волжского яруса // Труды Геол. комитета 1890. Т. VIII. № 2. Вып. 1. 330 с.
- Михальский А.О.* Заметка об аммонитах. 1. О действительной форме параболических устьев у *Perisphinctes* и об эквивалентности параболических бугров с настоящими шипами, свойственными *Aspidoceras* и другим аммонитам // Труды Геол. комитета. 1898. Т. 17. № 2. С. 67–132.
- Муравин Е.С.* Аммониты рода *Lomonossovella* из средневожских слоев у с. Глебово Ярославской области // Позднемезозойские головоногие моллюски Верхнего Поволжья. Ярославль: ЯГПИ им. К.Д. Ушинского, 1979. С. 17–28.
- Муравин Е.С.* Волжские аммониты Ярославской области. Аврореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М.: МГУ, 1989. 221 с.
- Никитин С.Н.* Юрские образования между Рыбинском, Мологой и Мышкиным // Материалы Геол. комитета. 1881. Т. 1. № 2. 131 с.
- Никитин С.Н.* Общая геологическая карта России. Лист 56. Ярославль // Труды Геол. комитета. 1884. Т. 1. № 2. 153 с.
- Никитин С.Н.* Из поездок по Западной Европе // Изв. Геол. комитета. 1889. Т. 7. С. 361–408.
- Павлов А.П.* Сравнительная стратиграфия борейального мезозоя. М.: Наука, 1965. 296 с.
- Рогов М.А.* Новые данные по аммонитам и стратиграфии волжского яруса Шпицбергена // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 5. С. 42–69.
- Рогов М.А.* Диморфизм и полиморфизм у борейальных и субборейальных волжских аммонитов (*Dorsoplanitidae*, *Craspeditidae*, *Virgatitidae*) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание, 23–27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы. Екатеринбург: ООО “Издательский дом “ИздатНаукаСервис”, 2013. С. 187–190.
- Розанов А.Н.* О зонах подмосковного портланда и о вероятном происхождении португальских фосфоритовых слоев под Москвой // Материалы к познанию геологического строения Российской Империи. 1913. Вып. 4. С. 17–103.
- Розанов А.Н.* Геологические исследования в южной части 90 листа (предварительный отчет) // Изв. Геол. комитета. 1918. Т. XXXVII. № 2. С. 441–456.
- Розанов А.Н.* О зональной классификации отложений нижнего волжского яруса Симбирской губернии // Изв. Московского отделения Геол. комитета. 1919. Т. 1. С. 193–204.
- Руженцев В.Е.* Надотряд Ammonoidea. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. I. Ред. Руженцев В.Е. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 243–333.
- Сазонов Н.Т.* Юрские отложения центральных областей Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 154 с.
- Химишашвили Н.Г., Камышева-Елпатьевская В.Г., Бодылевский В.И. и др.* Надсемейство *Perisphinctaceae* // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. II. Аммоноидеи (цератиты и аммониты), внутрэннераквинные. Ред. Луппов Н.П., Друиц В.В. М.: Гос. научно-технич. изд-во лит-ры по геол. и охране недр, 1958. С. 85–96.
- Шмальгаузен И.И.* Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1935. С. 8–60.
- Arkell W.J.* The Jurassic system in Great Britain. Oxford: Clarendon press, 1933. 681 p.
- Arkell W.J.* Standard of the European Jurassic // Geol. Soc. Am. Bull. 1946. V. 57. № 1. P. 1–34.
- Arkell W.J.* A classification of the Jurassic Ammonites // J. Paleontol. 1950. V. 24. № 3. P. 354–364.
- Arkell W.J.* Jurassic Geology of the World. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1956. 806 p.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W.* Mesozoic Ammonoidea // Treatise on Invertebrate Paleontology, Part L, Mollusca 4. Lawrence, Kansas: Geological Society of America and University of Kansas Press, 1957.
- Bayer J.* Zur Ontogenie und Variabilität des jurassischen Ammoniten *Leioceras opalinum* // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 1972. Bd. 140. Hft. 3. S. 306–327
- Brochwicz-Lewinski W., Rozak Z.* Peristomal modifications of Upper Jurassic perisphinctids (Ammonoidea) // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Terre. 1975. V. 22. P. 53–58.
- Brochwicz-Lewinski W., Rozak Z.* Some difficulties in recognition of sexual dimorphism in Jurassic perisphinctids (Ammonoidea) // Acta Geol. Polon. 1976. V. 21. № 1. P. 116–127.
- Buckman S.S.* Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley, 1909–1930. V. 1–7. 790 p.
- Callomon J.H.* Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // Trans. Leicester Liter. Philos. Soc. 1963. V. LVII. P. 21–56.
- Callomon J.H., Birkelund T.* The ammonite zones of the Boreal Volgian (Upper Jurassic) in East Greenland // Arctic Geology and Geophysics. Eds. Embry A.F., Balkwill H.R. Mem. Can. Soc. Petrol. Geol. 1982. № 8. P. 349–369.
- Callomon J.H., Cope J.C.W.* The Jurassic geology of Dorset // Field geology of the British Jurassic. Ed. Taylor P.D. Geol. Soc. London, 1995. P. 51–103.
- Casey R.* The position of the Middle Volgian in the English Jurassic // Proc. Geol. Soc. London. 1967. № 1640. P. 246–247.
- Casey R.* The type section of the Volgian stage (Upper Jurassic) at Gorodishche, near Ulyanovsk, U.S.S.R // Proc. Geol. Soc. London. 1968. № 1648. P. 74–75.
- Casey R.* The ammonite succession at the Jurassic–Cretaceous boundary in eastern England // The Boreal Lower

- Cretaceous. Ed. Casey R., Rawson P.F. Geol. J. Spec. Iss. 1973. № 5. P. 193–266.
- Charpy N., Thierry J. Dimorphisme et polymorphisme chez Pachyceras Bayle (Ammonitina, Stephanocerataceae) du Callovien Supérieur (Jurassique Moyen) // *Haliotis*. 1977. V. 6. P. 185–218.
- Denton E.J., Taylor D.W. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia officinalis* // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1964. V. 44. № 1. P. 203–207.
- Donovan D.T., Callomon J.H., Howarth M.K. Classification of the Jurassic Ammonitina // *The Ammonoidea*. Eds. House H.R., Senior J.R. Syst. Assoc. Spec. Pap. 1981. V. 18. P. 101–155.
- Dzik J. Sexual dimorphism in the virgatitid ammonites // *Proc. 3rd Pergola Int. Symp., Pergola, October 25–30, 1990. Paleopelagos Spec. Publ.* 1994. V. 1. P. 129–141.
- Enay R. A propos du dimorphisme chez les ammonites jurassiques. Quelques réflexions // *Haliotis*. 1977. V. 6. P. 97–118.
- Gupta P.K., Oli B.P. The life cycle and growth of the slug, *Anadenus altivagus* (Theobald) from Kumaon Himalayan forests, India // *J. Moll. Stud.* 1998. V. 64. P. 250–253.
- Hölder H. Über Gehäusebau, insbesondere Hohlkiel jurassischer Ammoniten // *Palaeontographica. Abt. A. Bd. 102. Lief 1-2.* 1952. S. 18–48.
- Le Goff R., Gauvrit E., Pinczon Du Sel G., Daguzan J. Determination by analysis of the cuttlebone of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. in reproduction in the bay of Biscay // *J. Moll. Stud.* 1998. V. 64. P. 183–193.
- Loriol P. de, Pellat E. Monographie paléontologique et géologique des étages supérieurs de la formation jurassique des environs de Boulogne-sur-Mer // *Mém. de la Société de physique et de l'histoire naturelle de Genève. Extrait du T. XXIII.* 1874. 156 p.
- Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites // *Paleont. Polon.* 1962. № 12. 92 p.
- Marchand D. Quelques précisions sur le polymorphisme dans la famille des Cardioceratidae Douville (Ammonoidea) // *Haliotis*. 1977. V. 6. P. 119–140.
- Matyja B.A. Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites // *Acta Geol. Polon.* 1986. V. 36. № 1–3. P. 37–68.
- Meister C. Ontogenese et evolution des Amaltheidae (Ammonoidea) // *Eclogae Geol. Helv.* 1988. V. 81. № 3. P. 763–841.
- Michailov N.P. Zonal sequence of the Lower Volgian stage and its equivalents // *Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1962. C. R. et Mém. Inst. grand-ducal, Sect. Sci. Nat., Phys. et Math. Luxembourg.* P. 381–390.
- Mignot Y. Un problème de paleobiologie chez les ammonoides (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements. PhD Thesis, unpublished. 1992. 98 p.
- Neumayr M. Die Ornatenthone von Tschulkowo und des stelling des Russischen Jura // *Geognostische-paläontologische Beiträge. Bd. II. Text. Dr. W.E. Benecke, München.* 1876. S. 321–368.
- Palframan D.F.B. Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in *Hecticoceras brightii* (Pratt) // *Int. Union Geol. Sci. Ser. A.* 1969. № 1. P. 126–154.
- Pavlov A. Etudes sur les couches jurassiques et crétacées de la Russie. 1. Jurassique supérieur et crétacé inférieur de la Russie et d'Angleterre // *Bull. Soc. Natur. Moscow. N. Ser.* 1890. T. 3. P. 61–127.
- Pruvost P. Les subdivisions du Portlandien boulonnais d'après les ammonites // *Annales Soc. Geol. Nord.* 1925. T. 49. P. 187–215.
- Rogov M., Zakharov V. Ammonite- and bivalve-based biostratigraphy and Panboreal correlation of the Volgian Stage // *Science in China Series D, Earth Sciences.* 2009. V. 52. № 12. P. 1890–1909.
- Sasonova I.G., Sasonov N.T. The Jurassic–Cretaceous boundary in the East European Platform // *Aspekte der Kreide Europas. Int. Union Geol. Sci. Ser. A.* 1979. № 6. P. 487–496.
- Sauvage H.E. Sur quelques du Jurassique Supérieur du Boulonnais // *Bull. Soc. Géol. France. Sér. 4.* 1911. T. XI. P. 454–464.
- Spath L.F. Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of the Kachh (Cutch). Pt. IV. // *Paleont. Indica. N.S.* 1931. V. IX. Mem. 2. P. 279–550.
- Spath L.F. The Upper Jurassic invertebrates faunas of Cape Leslie, Milne Lands, Upper Kimmeridgian and Portlandian // *Meddelelser om Gronland.* 1936. Bd. XCIX. Nr. 3. 180 p.
- Tintant H. Le polymorphisme intraspécifique en paléontologie (exemples pris chez les ammonites) // *Haliotis*. 1977. V. 6. P. 49–69.
- Trautschold G. Der französische Kimmeridge und Portland verglichen mit den gleichaltrigen Moskauer Schichten // *Bull. Soc. Nat. Moscou.* 1876. 73 s.
- Vischniakoff N.P. Observations sur la dernière loge de quelques ammonites de Russie // *Bull. Soc. Nat. Moscou.* 1878. T. 53. Pt. 1. № 1. P. 39–55.
- Vischniakoff N.P. Description des Planulati (Perisphinctes) jurassiques de Moscou // Pt. 1 (Atlas), Moscou. 1882. 8 pl.
- Wimbledon W.A. The Stratigraphy and Ammonite Faunas of the Portland Stone of England and Northern France. PhD Thesis, unpublished. 1974. 252 p.
- Wimbledon W.A. The Portlandian, the terminal Jurassic Stage in the Boreal Realm // *Int. Symp. on Jurassic Stratigraphy. Erlangen, September 1–8, 1984.* V. 2. P. 534–549.
- Wimbledon W.A., Cope J.C.W. The ammonite faunas of the English Portland Beds and the zones of the Portlandian stage // *J. Geol. Soc. London.* 1978. V. 135. Pt. 2. P. 183–190.
- Wood J.B., O'Dor R.K. Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity // *Mar. Biol.* 2000. V. 136. P. 91–99.
- Ziegler B. Ober Dimorphismus und Verwandtschaftsbeziehungen bei „Oppelien“ des oberen Juras (Ammonoidea: Haploceratidae) // *Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B.* 1974. Nr. 11. 42 p.

Рецензенты М.А. Рогов, В.А. Захаров