

Поволжская ассоциация территориального и экологического развития «Мастер-план»
Общественная организация «Самарское палеонтологическое общество»
Самарский государственный технический университет
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН
Геологический институт РАН
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Институт Океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Самарский областной историко-краеведческий музей им. П.В. Алабина
Ундоровский палеонтологический музей
Вятский палеонтологический музей
при поддержке Фонда президентских грантов

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКИЙ ФОРУМ «ПАНГЕЯ»

Научно-практический форум
(г. Самара - г. Тольятти, 15 - 21 июня 2026 г.)
Сборник научных трудов

Тольятти
Институт экологии Волжского бассейна РАН - филиал Самарского федерального исследовательского центра РАН
2026

© 2026 А.А. МIRONENKO¹, Е.А. ЕЛИСеева²¹Геологический институт РАН (г. Москва), paleometro@yandex.ru²Самарское палеонтологическое общество (г. Самара)

Аннотация: Среди двустворчатых моллюсков, как современных, так и вымерших, немало таких, которые всю жизнь (за исключением личиночной стадии) проводят прикрепившись к какому-либо субстрату. Немало и свободноживущих форм, раковины которых лежат на дне или зарываются в осадок. Двустворки *Gryphaea* из отряда Ostreida, процветавшие в юрском и меловом периодах совмещали оба образа жизни: на ранних стадиях развития были прикрепленными, а затем свободно лежавшими на илистом дне. На их раковинах сохранялся отпечаток субстрата, к которому они были прикреплены – так называемая ксеноморфная площадка. Однако, сравнение этих площадок у разных особей приводит к неожиданным результатам: их размеры могут различаться на порядок, у некоторых особей они вообще не видны, а типы субстрата, к которому могли прикрепляться грифеи крайне разнообразны. До сих пор остаются дискуссионными вопросы, были ли у грифей какие-либо предпочтения в отношении структуры и размера субстрата, с чем связано отсутствие прикрепительной площадки у части особей и чем определялся процент таких особей в популяции. В данной работе на основании изучения обширных сборов келловейских и оксфордских грифей мы отвечаем на эти вопросы.

Ключевые слова: юрский период, *Gryphaea*, двустворки, палеоэкология, ксеноморфизм, аммониты

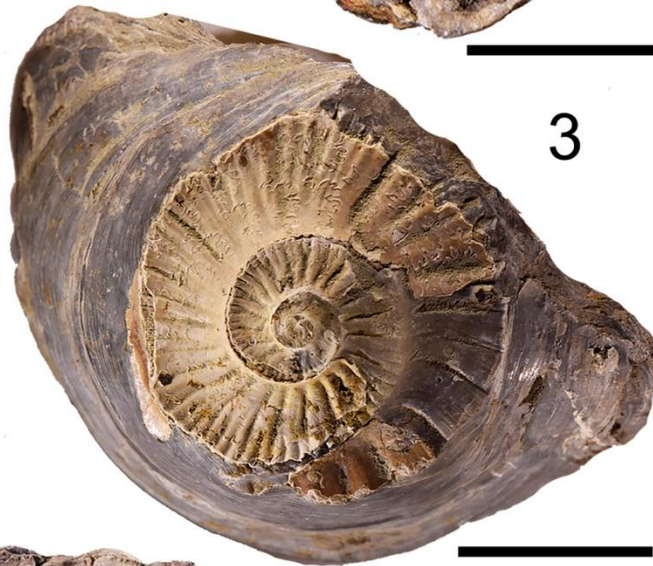
Введение

Двустворчатые моллюски рода *Gryphaea* Lamarck, 1801 существовали в морях более 150 миллионов лет – с конца триаса по середину палеогена – и были адаптированы к обитанию на илистом дне. Их раковины имели резко асимметричную форму: левая створка – крупная и выпуклая, в нормальном положении располагалась снизу, частично погружившись в донный осадок, а правая створка превратилась в уплощенную крышечку. Широкая левая створка предотвращала погружение раковины в ил и позволяла грифеям осваивать обширные пространства, малодоступные другим двустворчатым моллюскам. Однако на ранних стадиях онтогенеза многие особи грифей прикреплялись к твердому субстрату: раковинам аммонитов и двустворчатых моллюсков, включая других грифей, рострам белемнитов и т.д. Об этом свидетельствуют сохраняющиеся на левых створках их раковин ксеноморфные площадки, повторяющие форму субстрата. На поверхности правой створки в таких случаях также сохраняется отображение объекта прикрепления ([4; 5]). Наиболее рельефными и заметными являются ксеноморфные площадки тех особей, которые крепились к раковинам аммонитов (фототабл. 1).

Однако далеко не все особи грифей демонстрируют выраженную прикрепительную площадку, а у тех, у кого она есть, ее размеры могут различаться на порядок. Причины этого явления ранее подробно не изучались. До сих пор остаются дискуссионными вопросы, были ли у грифей какие-либо предпочтения в отношении структуры и размера субстрата, с чем связано отсутствие прикрепительной площадки у части особей и чем определялся процент таких особей в популяции. Важно отметить, что процент особей, у которых исследователям не удавалось различить ксеноморфную площадку, варьирует в широких пределах: от 16% до 46% ([1] и [2] соответственно).

Обсуждение результатов

В поисках ответов на эти вопросы нами были изучены 350 экземпляров грифей из 20 юрских местонахождений Центральной России и Поволжья. В это число вошли как собственные сборы авторов и их коллег, так и коллекции, хранящиеся в ПИН РАН, ВНИГНИ и ГГМ РАН. Стратиграфический диапазон изученных образцов полностью охватывает келловейский и оксфордский ярусы, однако большинство экземпляров происходят из среднего келловейского и среднего оксфорда.



При первом осмотре грифей нами было обнаружено, что среди келловейских образцов только 36% имеют выраженные ксеноморфные площадки, а в среднем оксфорде процент раковин с заметными площадками значительно выше: 91%. Возрастает и частота прикрепления к раковинам аммонитов: с 31% от числа всех площадок в келловее до 49% в оксфорде. Однако последующее более детальное исследование тех же грифей позволило нам установить, что почти 94% келловейских левых створок грифей на самом деле имеют ксеноморфные площадки, просто у абсолютного большинства образцов они очень маленькие: диаметром 1-3 мм. В оксфорде тоже встречаются грифеи с маленькими площадками, но их не так много, как в келловее.

Также было установлено, что среди келловейских образцов больше половины имеют ксеноморфные площадки, по которым очень сложно сказать, что именно на них отпечатались: они могли возникнуть в ходе прикрепления к каким-либо конкрециям, песчинкам, водорослям или обломкам раковин. Большинство из них имеют крайне малые размеры. В оксфорде таких небольших и трудноопределимых площадок существенно меньше и площадки в среднем заметно крупнее.

Мы не можем утверждать, что наблюдающиеся изменения отражают эволюционный тренд: вполне вероятно, что дело в изменении условий в придонном слое воды. Также на оксфордских *Gryphaea* были обнаружены многочисленные следы прикрепления ножек брахиопод отряда Terebratulida. Такие следы отно-

сят к ихнороду *Podichnus* Bromley et Surlyk, 1973. Подихнусы часто встречаются на раковинах самих брахиопод, на рострах белемнитов, изредка даже на аммонитах ([3; 6]), но их находки на грифеях ранее никогда не упоминались в литературе. Они расположены преимущественно на ксеноморфной площадке (и на застрявших в ней фрагментах раковинного вещества субстрата) либо вокруг нее, на участках, не погружавшихся в ил при жизни моллюска, что говорит о прижизненном для грифей характере поселений большинства брахиопод. Все *Podichnus* расположены исключительно на левой (выпуклой) створке. На плоских правых створках их следов нет. Можно предположить, что ювенильным брахиоподам не нравилась подвижность субстрата, поэтому они не селились на постоянно поднимающихся и опускающихся верхних створках. На грифеях келловейского возраста *Podichnus* не обнаружены. Скорее всего, и поселение брахиопод на грифеях, и рост доли прикрепленных грифей в оксфорде были вызваны одними и теми же причинами: увеличением топкости ила либо, что вероятнее, усилением придонных течений, вынуждавших личинки бентосных животных крепче закрепляться на каком-либо надежном субстрате.

В некоторых случаях грифеи, закрепившиеся на одном и то же субстрате, представляли опасность друг для друга. Так, нами была найдена ксеноморфная площадка грифеи, жившей на белемните. В нее были замурованы несколько маленьких грифей, незадолго до своей гибели поселившихся на том же субстрате.

Фототаблица 1. Ксеноморфные площадки в форме аммонитов у келловейских и оксфордских *Gryphaea*.

1. *Gryphaea dilatata*, верхний келловей, колл. П.А. Герасимова. Левая створка с отпечатком аммонита.
2. *Gryphaea dilatata*, средний оксфорд, Михаленино. Костромская обл. Левая створка с фрагментом раковины аммонита *Cardioceras* sp.
3. *Gryphaea dilatata*, верхний келловей, разрез Дубки, Саратовская обл. Левая створка с фрагментом аммонита *Quesntedtoceras* sp.
4. *Gryphaea* sp. средний оксфорд, Михаленино. Костромская обл. Правая створка с отпечатком аммонита *Cardioceras* sp.
5. *Gryphaea dilatata*, верхний келловей, колл. Герасимова, ПИН РАН, № 703. Левая створка с отпечатком аммонита.
6. *Gryphaea* cf. *russiensis*, средний келловей, колл. Герасимова, ПИН РАН. Обе створки с ксеноморфными площадками, повторяющими форму аммонита.
7. *Gryphaea dilatata*, средний оксфорд, Михаленино. Костромская обл. Левая створка с выпуклой ксеноморфной площадкой с отпечатком аммонита *Dichotomosphinctes*.

Масштабный отрезок для всех фото = 1 см.

Стоит отметить, что при поселении грифеи на крупном субстрате личинка моллюска всегда выбирала наиболее защищенное место. Так, на других грифеях они предпочитали селиться внутри пустой створки поближе к ее узкому завернутому концу. На целых раковинах аммонитов, за редким исключением, они прикреплялись в середине пупковой части раковины, защищенной стенками последующих оборотов, а на обломках раковин чаще всего селились на внутренней, вогнутой части оборота. Такое прикрепление к вогнутому рельефу приводило к формированию ранее не упоминавшихся в литературе выпуклых, а не вогнутых ксеноморфных площадок на левой створке раковины грифеи. Какого-то специального механизма отделения от субстрата у грифей не было, об этом свидетельствуют находки перламутра аммонитов (и даже фрагментов раковин с перегородками фрагмокона) на ксеноморфных площадках левой створки.

Заключение

Значительная разница в размерах ксеноморфных площадок между келловейскими и оксфордскими грифеями позволяет предположить, что более естественным и удобным с точки зрения выживания особи состоянием было прикрепление к небольшому субстрату, который не мешал моллюску впоследствии принять типичную для него горизонтальную

позицию на илистом дне. Прикрепление к крупным объектам, скорее всего, было вынужденной мерой в условиях отсутствия или нестабильности миниатюрного субстрата (который мог, к примеру, вымываться сильными течениями). Прикрепление к крупным объектам создавало определенные риски: если грифея не могла по мере роста перевесить свой субстрат и лечь в ил, то повышалась ее заметность для хищников, которым было легче распознать торчавшую над дном раковину. Еще один риск использования крупных объектов связан с конкуренцией поселившихся там личинок между собой. А преимущественное расположение следов *Podichnus* на включенных в ксеноморфные площадки участках аммонитового перламутра говорит о том, что крупный размер площадки, тем более с оставшимся на ней относительно мягким арагонитом, облегчал прикрепление обрастателям грифей. Это тоже было одним из факторов риска, так как большое количество обрастателей могло нарушить баланс лежащей в иле раковины. Исходя из вышесказанного, логично предположить, что в благоприятных условиях грифеи предпочитали небольшие островки субстрата и быстро переходили к свободноживущему образу жизни, и лишь за отсутствием такой возможности они были вынуждены осваивать большие тяжелые объекты, такие как раковины аммонитов или крупных двустворок.

Исследование поддержано грантом РНФ «Среднерусское море в средней и поздней юре: биота, стратиграфия, палеогеография и климат», № 25-17-00210.

Список литературы

1. **Васина А.П., Голинец Е.С., Комаров В.Н.** О площадках прикрепления у *Gryphaea dilatata* Sowerby (Dysodonta, Bivalvia) из оксфордских отложений Нижних Мневников (г. Москва) // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2015. № 6. С. 8-13.
2. **Сельцер В.Б., Иванов А.В.** Результаты анализа прикрепления келловейских *Gryphaea* Поволжья / Вопр. палеонтол. и стратигр.: Нов. серия. Вып. 1. Саратов: Колледж, 1998. С. 35-41.
3. **Bromley R.G., Surlyk F.** Borings produced by brachiopod pedicles, fossil and Recent // *Lethaia*. 1973. No. 6. P. 349-365.
4. **Courville P.** Huîtres, moules, escargots et autres mollusques // *Fossiles*. 2013. P. 69-71.
5. **Duff K.L.** Bivalvia from the English Lower Oxford clay (Middle Jurassic). London: PalSoc, 1978. P. 1-137.
6. **Mironenko A.A., Parkhomenko E.A.** Ventral bite marks (ichnospecies *Bicrescomanducator rollei*): Lethal injuries on the shells of Jurassic ammonites // *Paleontol. J.* 2025. Vol. 59. No. 8. P. 80-101.

XENOMORPHIC AREAS OF JURASSIC *GRYPHAEA* (BIVALVIA, OSTREIDA)

© 2026 A.A. Mironenko¹, E.A. Eliseeva²

¹ Geological Institute RAS (Moscow), paleometro@yandex.ru

² Samara Paleontological Society (Samara)

Annotation: Among bivalve mollusks, both extant and extinct, there are many that spend their entire lives (except for the larval stage) attached to some substrate. There are also many free-living forms, whose shells lie on the bottom or burrow into the sediment. Bivalves of the genus *Gryphaea* from the order Ostreida, which were thriving in the Jurassic and Cretaceous periods, combined both lifestyles: in the early stages of development they were attached, but later lay freely on the muddy bottom. Their shells retained an imprint of the substrate to which they were attached: the so-called xenomorphic area. However, comparing these areas in different individuals yields unexpected results: their sizes can greatly vary, in some specimens they are completely invisible, and the types of substrate to which *Gryphaea* could attach themselves are extremely diverse. Whether *Gryphaea* had any preferences regarding substrate structure and size, the reason for the absence of an attachment area in some individuals, and the factors that determine the percentage of such individuals in the population remain controversial. In this paper, we examine extensive Callovian and Oxfordian collections of *Gryphaea* shells to answer all these questions.

Keywords: Jurassic, *Gryphaea*, bivalves, paleoecology, xenomorphism, ammonites