

УДК 564.5

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2 – 4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИНРАН. 2015. 138с. (53 илл., 16 фототаблиц).

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза и экогенеза; систематики и номенклатуры; биостратиграфии, биогеографии и тафономии; морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В специальном разделе кратко освещен научный вклад выдающихся русских исследователей цефалопод К.Н. Несиса, А.А. Кейзерлинга, А.О. Михальского и американского палеонтолога Дж. П. Смита.

Сборник предназначен для научных сотрудников, преподавателей ВУЗов, аспирантов, студентов старших курсов, специализирующихся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

Сборник издан при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH: MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION, ECOLOGY AND BIOSTRATYGRAPHY

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Proceeding of conference (Moscow, 2 – 4 April, 2012); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds. T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V.Mitta.

© Коллектив авторов, 2015

© ПИН РАН, 2015

© обложка М.С. Бойко, М.П. Шерстюков

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ КОНЕЧНОГО РОСТА В МОРФОГЕНЕЗЕ АММОНИТОВ ПОДСЕМЕЙСТВА DORSOPLANITINAE ARKELL, 1950 И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

Д.Н. Киселев

Педагогический университет им. К.Д. Ушинского, г. Ярославль
dnkiselev@mail.ru

Аммониты подсемейства Dorsoplanitinae имеют важнейшее значение для стратиграфии средневожского подъяруса в пределах всей Бореальной надобласти (включая Европейскую Россию, Приполярный Урал и арктические территории) и эквивалентного ему портланда Англии и Северо-Западной Франции. Однако в систематике этих аммонитов существует много неопределенностей, которые существенно затрудняют диагностику таксонов как видового, так и родового ранга. К таким проблематичным родам (или, в отдельных трактовках, подродам), чья диагностика является в той или иной степени условной, относятся *Titanites* Buckm., *Galbanites* Buckm., *Briareites* Buckm., *Gigantites* Buckm., *Trophonites* Buckm., *Glottoptychinites* Buckm., *Pleuromegalites* Buckm., *Hippostratites* Buckm., *Polymegalites* Buckm., *Kerberites* Buckm., *Crendonites* Buckm., *Paracraspedites* Swinnerton и другие таксоны, характерные для портланда; *Epivirgatites*, Spath, *Lomonossovella* Povaisky, *Biplicioceras* Ivanov, описанные, в основном, в средневожском подъярусе Европейской России, и *Taimyrosphinctes* Mesezh., типичные для Северной Сибири. Кроме обычных сложностей диагностики: номенклатурные причины, дефицит комплексного изучения, проблема параллелизмов, для дорзопланитин характерна и достаточно специфическая особенность, способствующая ошибкам в систематике - трудность выделения морфологических типов, различающихся по времени появления признаков конечного роста в морфогенезе на конечной жилой камере.

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

Во-первых, конечный диаметр не рассматривается как диагностический признак в этой группе, поэтому в ней не принято выделять диморфные пары наподобие микро- и макроконхов. Вследствие этого признаки раковин небольшого, среднего и крупного диаметра могут считаться в одинаковой мере диагностичными для определения вида или рода. Данная практика особенно характерна при определении вожских аммонитов, например

Epivirgatites и *Lomonossovella* (Иванов и др., 1987; Митта, 1993, и др.), нежели портландских. Между тем, в других семействах, где диморфизм хорошо выражен, микро- и макроконхи, как правило, относятся к разным родам и это является важным эмпирическим правилом в систематике аммонитов (за исключением тех случаев, когда авторы придерживаются гипотезы полового диморфизма для объяснения природы микро- и макроконхов).

Во-вторых, среди дорзопланитин характерны формы с очень крупным диаметром раковины, от 0.3 до 0.9 м, которые предложено относить к особому морфологическому типу – мегаконхам (Иванов, 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 даже и в истинно старческую фазу, когда появляются т.н. «реверсивные» признаки. По работам Иванова не понятно, какое таксономическое значение он придавал признакам этой стадии. Судя по приводимым примерам (*Epivirgatites*, *Lomonossovella* и *Paracraspedites*), он считал стадию мегаконха необязательной в развитии дорзопланитин, у которых онтогенез, в силу непонятных причин, мог быть завершен как на стадии макроконха, так и мегаконха. Это привносит много неясностей в диагностику дорзопланитин, особенно если учесть, что все средневожские виды выделены по номенклатурным типам с небольшим конечным диаметром раковины, в то время как морфогенез внутренних оборотов вожских мегаконхов в литературе практически не описан. У портландских дорзопланитин обратная ситуация: большинство номенклатурных типов представлено мегаконхами, и так же не существует ни одной публикации, где был бы описан их морфогенез.

В этой связи мы не можем достоверно судить, насколько сильно отличаются портландские дорзопланитины от части средневожских, поскольку методическая основа диагностики данных таксонов и их сравнения является в значительной мере неопределенной и не позволяет оценить истинное разнообразие этой группы. Та или иная модель систематики дорзопланитин скорее опирается на презумпции, чем на аргументацию. Одна из концепций подразумевает возможность существования общих родов или видов в портланде и средней волге, другая эту возможность отрицает.

Морфогенез конечной жилой камеры

У дорзопланитин КЖК и конечный оборот (КО) действительно слабо отличаются от предшествующих оборотов, поэтому их распознавание затруднено настолько, что выделение КЖК у данной группы как самостоятельной стадии морфогенеза проблематично. Решить этот вопрос можно лишь количественными методами изучения «сенильных» признаков, с помощью которых можно доказать присутствие или отсутствие КЖК при разном диаметре раковины. В качестве таких признаков было выбрано два: разворот спирали и параметр замедления роста. Остальные признаки не изучались в силу объективной трудности фиксации наблюдений, связанной с недостатком материала, или по причине слабой выраженности этого признака.

А. Разворот спирали. Резкий разворот спирали на КЖК хорошо виден и свойственен многим семействам аммонитов, например космоцератидам и кардиоцератидам. У многих перисфинктацей и, в частности, дорзопланитин, этот признак визуально плохо заметен или не заметен вообще. Поэтому при поверхностном изучении трудно судить, существует разворот спирали или нет. Чтобы решить эту задачу, был измерен показатель ширины умбиликальной спирали всех оборотов, видимых с боковой стороны раковины. На каждом обороте проводилось 6 измерений диаметра пупка в точках, отстоящих друг от друга через 60 градусов. Измерения производились от последнего оборота к внутренним, и, соответственно, число измеренных оборотов зависит от сохранности образца.

У волжских дорзопланитин (рис. 1), резкий перегиб на кривой роста спирали отсутствует, однако заметен плавный перегиб, после которого наблюдается ускоренное разворачивание спирали. Это дает основание считать фазу ускоренного разворачивания как терминальную, примерно соответствующую позднеспелой стадии развития. Точную границу этой фазы можно определить по положению критической точки перегиба кривой, которая может быть вычислена по пересечению линий тренда двух ее участков, находящихся по обе стороны перегиба. Положение критической точки может занимать различное место, но оно всегда находится внутри оборота, предшествующего конечному. В крайнем случае она находится перед началом конечного оборота, но никогда не переходит эту границу, и, тем более, не находится внутри КЖК. Последняя, как правило, не превышает длину конечного оборота. Таким образом, фаза разворачивания спирали превышает длину КЖК.

В целом, признаки завершения онтогенеза у дорзопланитин начинаются на предпоследнем обороте. Эта закономерность свойственна в одинаковой степени макроконхам (рис. 1а) и мегаконхам (рис. 1б), причем как у волжских, так и у портландских дорзопланитин.

Б. Замедление роста раковины. Относительная скорость роста раковины аммонитов обычно измеряется по межсептальному расстоянию или, реже, по ширине

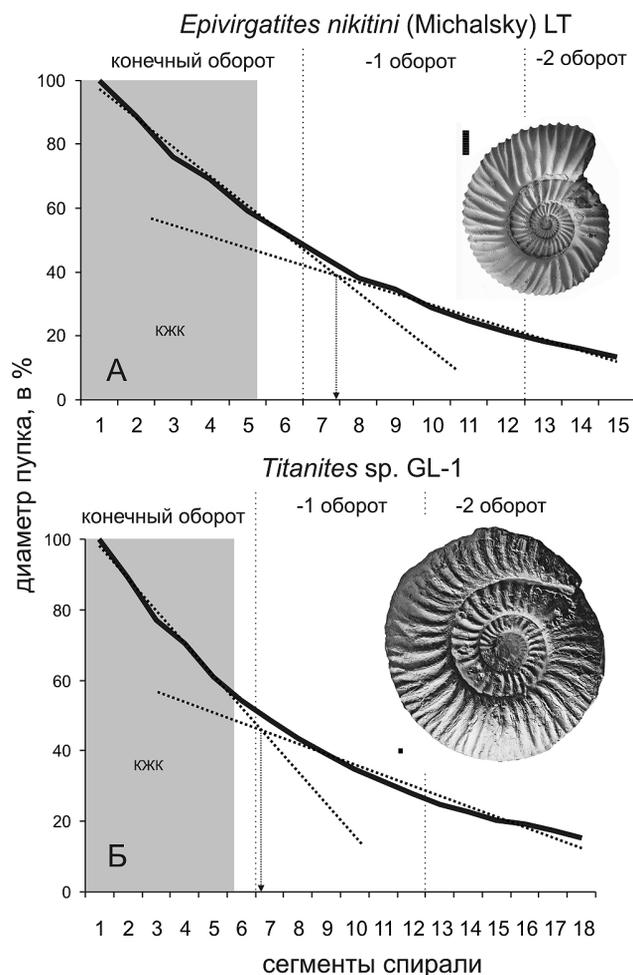


Рис. 1. Изменение умбиликального диаметра в онтогенезе средневожских (зона Nikitini) макро- и мегаконховых дорзопланитин. А – *Epivirgatites nikitini* (Michalsky), лектотип (пос. Кашпир), Б – *Titanites sp.*, экз. № GL-1 (с. Глебово). Значения умбиликального диаметра даны в процентах по отношению к максимальному Ду. Отсчет номеров сегментов спирали производится от устья в сторону протоконха. Жирной пунктирной линией обозначены линии тренда двух участков кривой, дающие на пересечении критическую точку (она указана стрелочкой). Серой заливкой показана область конечной жилой камеры (КЖК). Значение масштабной линейки рядом с изображениями раковин равно 1 см.

струек нарастания. В данном исследовании предлагается измерять этот параметр по межреберному расстоянию или плотности первичных ребер, основываясь на допущении, что ребра у аммонитов, за редким исключением, откладываются через равные промежутки времени.

В качестве параметра, характеризующего межреберное расстояние, в данной работе применяется показатель плотности скульптуры (ППС) – длина промежутка между 10 первичными ребрами, измеренная в области пупкового перегиба. ППС измеряется как в метрических единицах (миллиметрах), так и в угловых (градусах). Первый способ дает картину абсолютной динамики роста, второй – относительной, характери-

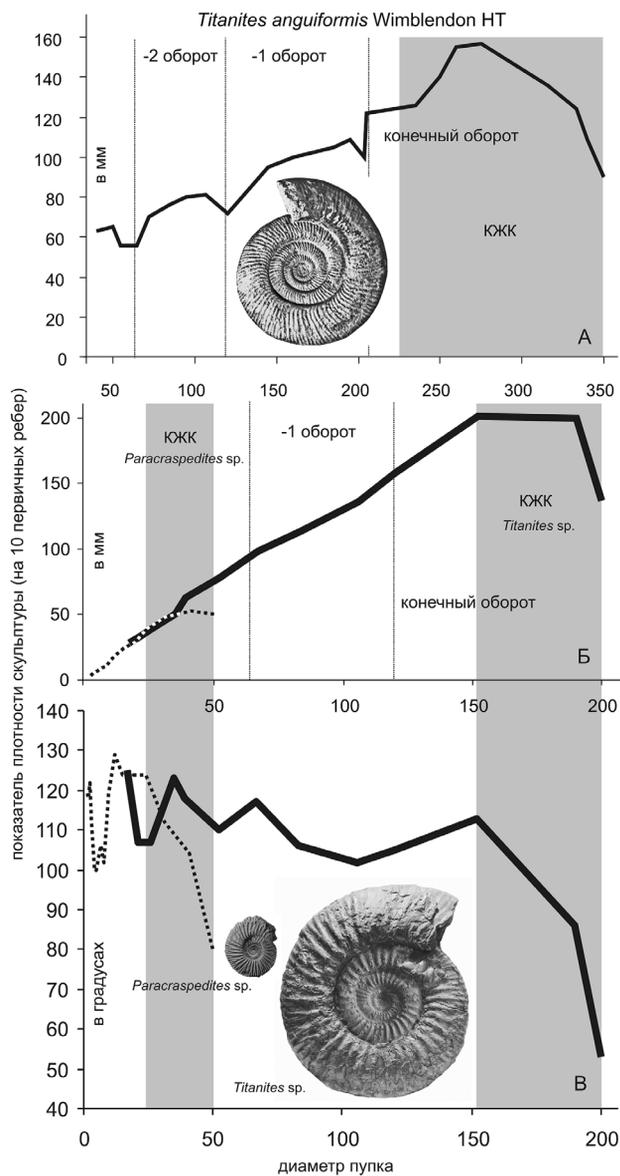


Рис. 2. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в онтогенезе трех видов дорзопланитин в миллиметрах (А, Б) и в градусах (В). Все измерения ППС соотнесены с диаметром пупка, который является, в данном случае, возрастным параметром. А – мегаконх *Titanites anguiformis* Wimblendon, голотип, средний портланд, зона *Anguiformis*; Б, В – мегаконх *Titanites sp.* (обозначен жирной сплошной линией) и макроконх *Paracraspedites sp.* (обозначен пунктирной линией) – оба из разреза у с. Глебово, зоны *Nikitini*.

зующей темпы роста (рис. 2). Результаты этих измерений можно свести к следующему:

1. У большинства дорзопланитин наблюдается заметное и прогрессирующее понижение ППС в конце морфогенеза, что позволяет фиксировать терминальную фазу онтогенеза, после которой рост прекращается полностью. На основании этой закономерности мы можем уверенно выделять конечный оборот у дорзопланитин.

2. Снижение темпов роста начинается примерно в средней части конечного оборота, где фиксируется мак-

симальное ППС за весь онтогенез, после чего этот показатель прогрессирующе уменьшается. Обычный интервал замедления роста включает зону 20-30 последних ребер перед устьем, как у волжских, так и у портландских дорзопланитин. То же самое свойственно макро- и мегаконхам. Рекордное значение этого интервала наблюдается у мегаконха *Titanites anguiformis* – 60 конечных ребер.

3. Конечный оборот одинаково четко выделяется как у макроконхов (рис. 2, *Paracraspedites sp.*), так и у мегаконхов (рис. 2, *Titanites anguiformis* и *Titanites sp.*). Это свидетельствует о том, что мегаконхи принципиально не отличаются от макроконхов. Данное наблюдение несколько противоречит идее А.Н. Иванова (1975), согласно которой мегаконхи росли постоянно, с одной и той же интенсивностью в течение всей жизни. Напротив, представленные данные позволяют считать, что мегаконхи определенно формировали нормальную КЖК, после чего рост прекращался. У мегаконхов это происходило лишь при более крупном размере, чем у макроконхов.

Терминальное замедление роста, выраженное в ППС, нередко сопровождается финальным сближением перегородок на фрагмоне непосредственно перед началом КЖК. В частности, это можно наблюдать на лектотипе *Epivirgatites nikitini* (Mich.), что позволяет установить у него конечный оборот. При конечном диаметре около 70 мм лектотип соответствует макроконху. Поэтому данный вид следует понимать как макроконховый мелкоразмерный таксон, несмотря на то, что в литературе нередко вид понимается гораздо шире, вплоть до включения в синонимику мегаконховых таксонов (Иванов и др., 1987).

Диморфизм и систематика дорзопланитин

Портландские и средневолжские дорзопланитины отчетливо подразделяются на две морфологические группы, резко отличающиеся по конечным размерам (рис. 3). Это позволяет установить среди аммонитов данного подсемейства диморфизм, который в известном смысле может быть соотнесен с делением аммонитов на микроконхи (мелкораковинные формы) и макроконхи (крупнораковинные формы). Первая попытка выделить диморфные группы у портландских аммонитов принадлежит Б. Уимблдону (Wimbleton, 1974), который относил *Titanites* к макроконхам, а *Kerberites* и *Crendonites* к микроконхам. При широком понимании концепции микро- и макроконхового диморфизма это решение достаточно обоснованно, между тем, в узком смысле, этот тип диморфизма к дорзопланитинам не применим, поскольку истинные микроконхи у них отсутствуют. Согласно авторской трактовке (Callomon, 1955), конечное устье микроконхов имеет сложную форму, благодаря выступающим структурам – ушкам или вентральному роstrу. У дорзопланитин такой апертуры нет, форма устья простая в обеих морфологических группах. Разница между ними состоит, прежде всего, в конечных размерах, которые устанавливаются по присутствию сенильных признаков на конечном обороте.

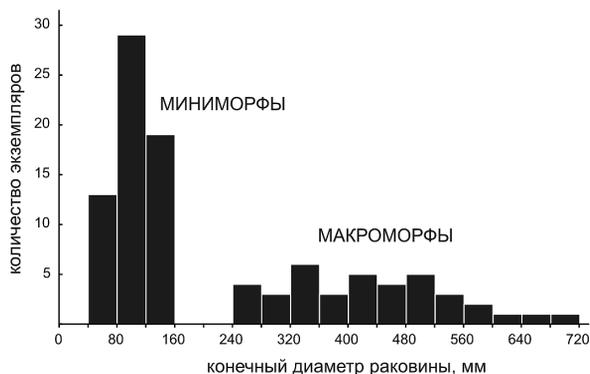


Рис. 3. Распределение волжских (зона Nikitini) дорзопланитин по конечному диаметру раковины. Выборка состоит из 97 образцов с КЖК, среди которых есть все возможные номенклатурные типы, топотипы и экземпляры из различных коллекций.

Мелкоразмерные формы уступают крупноразмерным по конечному диаметру в 2–9 раз. По всему комплексу признаков первая группа относится к макроконхам в трактовке Дж. Калломона, а вторая – к мегаконхам А.Н. Иванова. В данном случае макроконхи дорзопланитин аналогичны микроконхам других аммонитовых семейств, а мегаконхи аналогичны макроконхам. Налицо два проявления диморфизма, сущность которого и в том и в другом случае одинакова. Чтобы не возникло путаницы в понимании разнообразия этих нюансов, предлагается все мелкоразмерные группы называть *миниморфами*, а крупноразмерные – *макроморфами*. Соответственно, диморфизм у аммонитов может быть представлен в следующем виде:

аммониты	миниморфы	макроморфы
Dorsoplanitinae	макроконхи	мегаконхи
Cardioceratidae, Kosmoceratidae и др.	микроконхи и миниконхи	макроконхи

Миниморфы и макроморфы – это дискретные группы, независимо от биологической природы диморфизма, поэтому принадлежность к той или иной диморфной группе представляется важным таксономическим признаком.

К макроморфам относятся следующие роды, чьи типовые виды по номенклатурным типам относятся

к мегаконхам: *Titanites*, *Galbanites*, *Briareites*, *Gigantites*, *Trophonites*, *Glottoptychinites*, *Pleuromegalites*, *Hippostratites*, *Polymegalites*.

Миниморфными являются роды, чьи типовые виды по номенклатурным типам относятся к макроконхам: *Kerberites*, *Crendonites*, *Paracraspedites*, *Neopavlovia*, *Epivirgatites*, *Lomonossovella*, *Biplicioceras* и *Taimyrosphinctes* (частично).

Характерно, что у средневожских дорзопланитин на сегодняшний день выделены только микроморфные таксоны, несмотря на то, что мегаконхи встречаются довольно часто в разрезах зоны Nikitini Европейской России (в первую очередь в стратотипических разрезах волжского яруса). Детальное изучение волжских макроморфов, показало, что они очень близки или идентичны португальским титаноидным родам, т.е. *Titanites sensu lato*. Данная тема будет более подробно изложена в отдельной публикации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-05-03149а.

Список литературы

Иванов А.Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Сб. науч. тр. Ярославль: ЯПИ. 1975. С. 5-57.

Иванов А. Н., Баранов В. Н., Муравин Е. С. Памятники природы в изучении летописи Земли (с. Глебово и его окрестности). Ярославль. 1987. 84 с.

Mumma B. B. Аммониты и зональная стратиграфия средневожских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз. 1993. 132 с.

Callomon J.H. The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kelloways Beds of Kidlington, Oxfordshire and the zones of the Callovian stage // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. Biol. Sci. 1955. V. 239. P. 215-264.

Wimbledon W.B. The Stratigraphy and Ammonite Faunas of the Portland Stone of England and Northern France. PhD thesis, unpublished. 1974. 252 p.

TAXONOMIC VALUE OF THE FINAL SIGNS OF GROWTH IN THE MORPHOGENESIS OF THE AMMONITE SUBFAMILY DORSOPLANITINAE ARKELL, 1950 AND ITS CONTRIBUTION TO THE FAMILY SYSTEMATICS

D.N. Kiselev

A new approach to the systematics of the ammonite subfamily Dorsoplanitinae is proposed. Data on late shell ontogeny of ammonites allow demarcation of dimorphic groups: macroconchs and megaconchs. Microconchs are absent in Dorsoplanitinae, but the type of dimorphism in this group of ammonites is not fundamentally different from other families with macroconchs and microconchs. To denote this unity, a more general systematic concept where dimorphic groups are called minimorphs and macromorphs is proposed. The genera *Titanites*, *Galbanites*, *Briareites*, *Gigantites*, *Trophonites*, *Glottoptychinites*, *Pleuromegalites*, *Hippostratites*, and *Polymegalites* are macromorphs. The other group, minimorphs, include the genera *Kerberites*, *Crendonites*, *Paracraspedites*, *Neopavlovia*, *Epivirgatites*, *Lomonossovella*, *Biplicioceras* and *Taimyrosphinctes* (partially).