

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ МОРФОГЕНЕЗА И ПРОЯВЛЕНИЕ МОДУЛЯРНОСТИ РАЗВИТИЯ У ЮРСКИХ АММОНИТОВ РОДА ARCTICOCERAS SPATH

© 2020 г. Д. Н. Киселев*

Педагогический университет им. К.Д. Ушинского, Ярославль, Россия

**e-mail: dnkiselev@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.01.2019 г.

После доработки 06.02.2019 г.

Принята к публикации 07.02.2019 г.

Высокая изменчивость у аммонитов во многом обусловлена разнообразием сочетаний внутривидовых гетерохроний (брадиморфии, тахиморфии, брадигеронтии и тахигеронтии) и модулярностью развития. На примере рода *Arcticoceras* показано, что гетерохронии разного знака могут сочетаться по любому числу признаков, при этом внутривидовые гетерохронии отличаются от филогенетических меньшей шириной и большим числом сочетаний. Изучение таких сочетаний позволило выделить внутривидовые морфы и провести ревизию пригодных видов *Arcticoceras*. На протяжении раннего и среднего бата эволюция семейства *Cardioceratidae* происходила на основе различных педоморфозов, после чего, при появлении кадоцератин, пошла по пути акселерации.

Ключевые слова: гетерохронии, мозаичность развития, таксономия, аммониты, *Cardioceratidae*, батский хрон

DOI: 10.31857/S0031031X20010067

В последнее время наблюдается очередное возобновление интереса к анализу гетерохроний у современных и ископаемых организмов. Во многом это связано с разработкой концепции модулярности – относительно независимого (мозаичного или диссоциированного) развития в онтогенезе органов, признаков и их сочетаний, которые рассматриваются как модули, определяющих структурную сложность организма (Исаева, 2014). При модулярном развитии гетерохронии по разным признакам формируются с разной скоростью, что существенно усложняет периодизацию морфогенеза (онтогенеза) и диагностику таксонов, как минимум, видового ранга. По этой причине изучение изменчивости скорости развития по комплексу признаков имеет не только теоретическое, но и практическое значение. В основном оно дает возможность осуществить ревизию таксономического разнообразия, определить более объективные границы таксонов и сократить число пригодных видов, если они представляют разного рода морфы или вариации валидных видов.

Неодинаковость темпов изменений различных признаков одного и того же организма в онтогенезе или филогенезе – фундаментальный принцип концепции гетерохроний, который постулировался в большинстве работ теоретического плана на эту тему (Cope, 1868; Северцов, 1921,

1939; Шмальгаузен, 1938; 1939; De Beer, 1940; Gould, 1977; McNamara, 1986 и др.). На основании этого принципа предложено различать общую (или глобальную) гетерохронию, осуществляющуюся в масштабе всего организма, и диссоциированную (локальную, мозаичную) гетерохронию, которая проявляется лишь у отдельных признаков (McKinney, 1984; McKinney, McNamara, 1991). Этот же принцип применяется при анализе других разновидностей гетерохроний. В частности, возможность диссоциированного развития признаков предполагается в большей степени для неотении, постдисплейсмента, акселерации, преддисплейсмента и, в меньшей степени, для прогенеза и гиперморфоза (McNamara, 1986). В крайнем выражении такая мозаичность может привести к ситуации, когда в онтогенезе одного и того же организма по одним признакам происходит задержка развития, а по другим – ускорение (Леонова, 2012; McNamara, 2012).

Аммониты как объект для изучения гетерохроний, рассматриваемых в категориях пераморфоза или педоморфоza или их понятийных аналогов, используются уже более ста лет (Pavlov, 1901; Schindewolf, 1925; Spath, 1932; Иванов, 1945а, б, 1976; Landmann, 1988; Korn, 1992, 1995; Landmann, Geysant, 1993; Леонова, 2012, 2016; Leontova, 2015 и др.). Основным предметом изучения в

таких работах являются гетерохронии, приводящие к филогенетическим изменениям и появлению новых таксонов. Гораздо реже публикуются результаты изучения внутривидовой изменчивости задержек или ускорения развития отдельных признаков или целого комплекса, наблюдаемые в онтогенезе отдельных особей. Такая изменчивость изучалась как у палеозойских аммонитов (Schmidt, 1924; Korn, Vöhringer, 2004), так и у мезозойских (Михальский, 1890; Иванов, 1945а, б, 1976; Dommergues et al., 1986; Landmann, 1988; Митта, 1990; Courville, Stônier, 2003; Киселев, Рогов, 2018).

Явление модулярности лучше проявляется во внутривидовой изменчивости онтогенетических процессов, нежели в филогенезе, где уже виден конечный результат таких изменений. Диссоциированность развития признаков раковины аммонитов можно наблюдать в том случае, когда изучается морфогенез одновременно по нескольким признакам, при условии четкой фиксации измерений параметров признаков к диаметру раковины. Уже А.Н. Ивановым (1945а, 1976) на примере рода *Kepplerites* было показано, что основные признаки, используемые для периодизации морфогенеза [диаметр раковины, при котором: а) исчезают боковые бугорки, б) устьевое отношение равно единице и в) боковые бугорки покрываются последующим оборотом] развиваются разными темпами, вследствие чего у разных особей граница морфогенетических стадий может выделяться по одному признаку или сочетанию двух или трех признаков. Тем не менее, разграничение стадий морфогенеза у *Kepplerites* (субкосмоцеровской и кепплеритовой) Ивановым проводится по сочетанию всех признаков, которые среднестатистически изменяются почти синхронно.

Если различная скорость развития отдельных признаков становится филогенетическим трендом, то эволюция таксонов происходит путем задержки или ускорения развития одного или нескольких модулей. Для процессов филогенетического замедления развития такой вид гетерохронии был назван Ивановым (1969) частичной брадигенией. Впоследствии подобные разновидности, отмеченные и у других гетерохроний, были названы локальными (McKinney, McNamara, 1991).

Одним из следствий модулярности развития раковины у аммонитов может быть появление высокого разнообразия морфологических типов в пределах одного вида. Это создает определенные трудности для систематики, поскольку формы с различным сочетанием развития признаков на разных стадиях морфогенеза могут выделяться в самостоятельные виды. Эту проблему предлагается рассмотреть на примере юрских аммонитов рода *Arcticoceras* Spath, 1924, важнейшего страти-

графического репера для бореального нижнего и среднего бата.

О ВИДОВОМ РАЗНООБРАЗИИ В РОДЕ ARCTICOCERAS

Род *Arcticoceras* Spath, 1924 [тип рода *A. ishmae* (Keyserling, 1846)] является важнейшим стратиграфическим репером для бореального нижнего и среднего бата, поэтому вопросы систематики и оценки видового разнообразия имеют практическое значение. В настоящее время он включает 10 пригодных видов и подвидов, а также 4 непригодных вида и 2 подрода, описанные только в рукописи. В стратиграфической практике эти виды принято использовать как стратиграфические индексы для различных зон или инфразональных подразделений. Между тем, есть веские основания считать, что большинство выделенных видов относятся к морфам внутривидовой изменчивости и, соответственно, являются невалидными. Это требует специальной ревизии систематики рода на основе анализа всех видоспецифических признаков. Вопросы ревизии данной группы аммонитов обстоятельно разобраны в предыдущей статье автора (Киселев, 2020), где показано, что большинство пригодных видов и подвидов — *A. ishmae* (Keyserling), *A. ishmae tenuicostatum* Ropin, *A. kochi* Spath, *A. pseudolamberti* Spath, *A. stepankovi* Tuchkov, *A. excentricum* Voronez, *A. harlandi* Rawson и *A. pseudishmae* (Spath) являются младшими синонимами *A. ishmae*. Внутривидовая изменчивость *A. ishmae* настолько высока, что особи с контрастным морфотипом могут ошибочно рассматриваться как самостоятельные виды. Нами такие разновидности обозначены как морфы, отличающиеся различным сочетанием признаков, в первую очередь формой оборотов и частотой ребер. Предположительно, основной механизм этой изменчивости связан с гетерохрониями, что и будет рассмотрено в настоящей статье.

МЕТОДИКА

Изменчивость скорости развития у *Arcticoceras*, как и у других аммонитов, выражается неодновременным появлением у разных особей характерных признаков, по которым может осуществляться периодизация морфогенеза (онтогенеза). К таким признакам в первую очередь относится конечный диаметр раковины, сглаживание ребристости на конечной жилой камере, изменение показателя ветвления ребер в морфогенезе и плотность первичных ребер. Эти признаки иногда рассматриваются как диагностические для некоторых видов *Arcticoceras* (Меледина, 1973, 1987; Poulton, 1987; Callomon, 1993). Терминальная раковина (конечная жилая камера) у арктикоцерасов легко различается по наличию ряда специфици-

ческих особенностей, к которым относятся следующие: конечное устье с выростом на вентральной стороне; глубокий предустьевой пережим, заметный, в основном, на ядрах; небольшой разворот умбилика и постепенное или резкое сглаживание скульптуры вплоть до полного ее исчезновения.

Для изучения изменчивости в качестве универсального хронометра развития используется диаметр раковины (по: Иванов, 1945б, 1976), относительно которого фиксируется появление или исчезновение того или иного признака. Замедленное развитие признаков приводит к тому, что морфотип, характерный в норме для более ранних оборотов, наблюдается у некоторых особей при большем диаметре раковины (брадиморфия; Schmidt, 1926). В отдельных случаях задержка развития может привести к увеличению терминальных размеров или брадигеронтии (Teisseyre, 1889, emend. Митта, 1990). Ускоренное развитие приводит к появлению характерных признаков при меньшем диаметре [тахиморфия (Schmidt, 1926)] или уменьшению диаметра терминальной раковины [тахигеронтия (Teisseyre, 1889, emend. Митта, 1990)]. Соответственно, в выборке можно различать, с одной стороны, брадигеронтные, нормогеронтные и тахигеронтные экземпляры и, с другой — брадиморфные, нормоморфные и тахиморфные. Норма развития определяется по среднестатистическим показателям.

Остальные признаки раковины (параметры пропорций поперечного сечения, относительный диаметр умбилика и частота ребер) также могут использоваться для периодизации морфогенеза. Тем не менее, анализ гетерохроний по ним затруднен, поскольку имеющийся материал не пригоден для изучения этих признаков на всех оборотах у каждого экземпляра в качественной выборке. В основном, измерения этих признаков удается сделать на одном-двух соседних оборотах.

Для оценки эффекта замедления или ускорения развития используется понятие *широты гетерохронии*. Для внутривидовых гетерохроний она вычисляется как временная или размерная продолжительность морфогенеза (онтогенеза) особи, соответствующая величине гетерохронного сдвига относительно той стадии или момента в морфогенезе, которые характеризуются средними величинами признака для всей выборки. Первоначальное значение широты гетерохронии вычисляется в размерных величинах (диаметр раковины), после чего оно переводится в число оборотов раковины. Для филогенетических гетерохроний широта вычисляется как интервал между теми моментами в морфогенезе предка и потомка, где зафиксированы среднестатистические значения признака.

Материалом для изучения *Arcticoceras* на терминальной стадии развития послужили 23 конеч-

ные жилые камеры, из которых 12 экземпляров происходят из разрезов бассейна р. Печоры. Выборка для измерений признаков на внутренних оборотах составляет 102 экз., из которых около половины происходят из Тимано-Печорской территории, а остальные из различных регионов Арктики (Северная и Восточная Сибирь, Новая Земля, Шпицберген, Восточная Гренландия, Арктическая Канада). Измерения сделаны как на самих экземплярах, так и по фотографиям оригиналов из публикаций.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ МОРФОГЕНЕЗА У *ARCTICOCERAS*

Конечный диаметр раковины (КД), измеряемый вблизи конечного устья, характеризует момент естественного завершения онтогенеза (сенильную стадию). У арктикоцерасов он варьирует в широких пределах, от 110 до 161 мм. Среднее значение, фиксирующее норму, составляет 128 мм. Все экземпляры, имеющие меньший конечный диаметр, следует рассматривать, как быстро стареющие, или тахигеронтные (табл. III, фиг. 4; см. вклейку). Соответственно, экземпляры с большим конечным диаметром являются брадигеронтными (табл. IV, фиг. 1, 5; см. вклейку). Область нормогеронтности (преимущественно нормальных значений вблизи среднего) определяется статистически и для данной выборки соответствует интервалу значений от 123.7 мм до 149.5 мм. В этой области находится 13 экз., из которых 9 происходят из разрезов бассейна р. Печоры (табл. III, фиг. 2, 3), 2 экз. из Северной Сибири, 2 экз. из Восточной Гренландии и один из Юкона (рис. 1). К тахигеронтной области значений (КД меньше 123.7 мм) относятся экземпляры, в основном, из тех же регионов, за исключением Сибири. В брадигеронтной области (КД больше 149.5 мм) печорские экземпляры отсутствуют, но появляются экземпляры из окрестностей Саратова, а также из Северной Сибири и Восточной Гренландии.

В данной картине не наблюдается никакой существенной закономерности, в особенности, если учесть недостаточность выборки по большинству регионов, кроме Тимано-Печорского. Изменчивость печорских арктикоцерасов можно считать умеренной (коэффициент вариации 8.2%). Оценить изменчивость популяций других регионов на имеющемся материале затруднительно. Однако, если принять масштаб изменчивости печорской популяции как естественную для *Arcticoceras*, то диапазон изменчивости арктических популяций должен быть существенно шире.

Сглаживание ребристости на конечной жилой камере. У *Arcticoceras*, как и у большинства арктоцефалитин, на терминальном обороте и конечной жилой камере происходит редукция скульп-

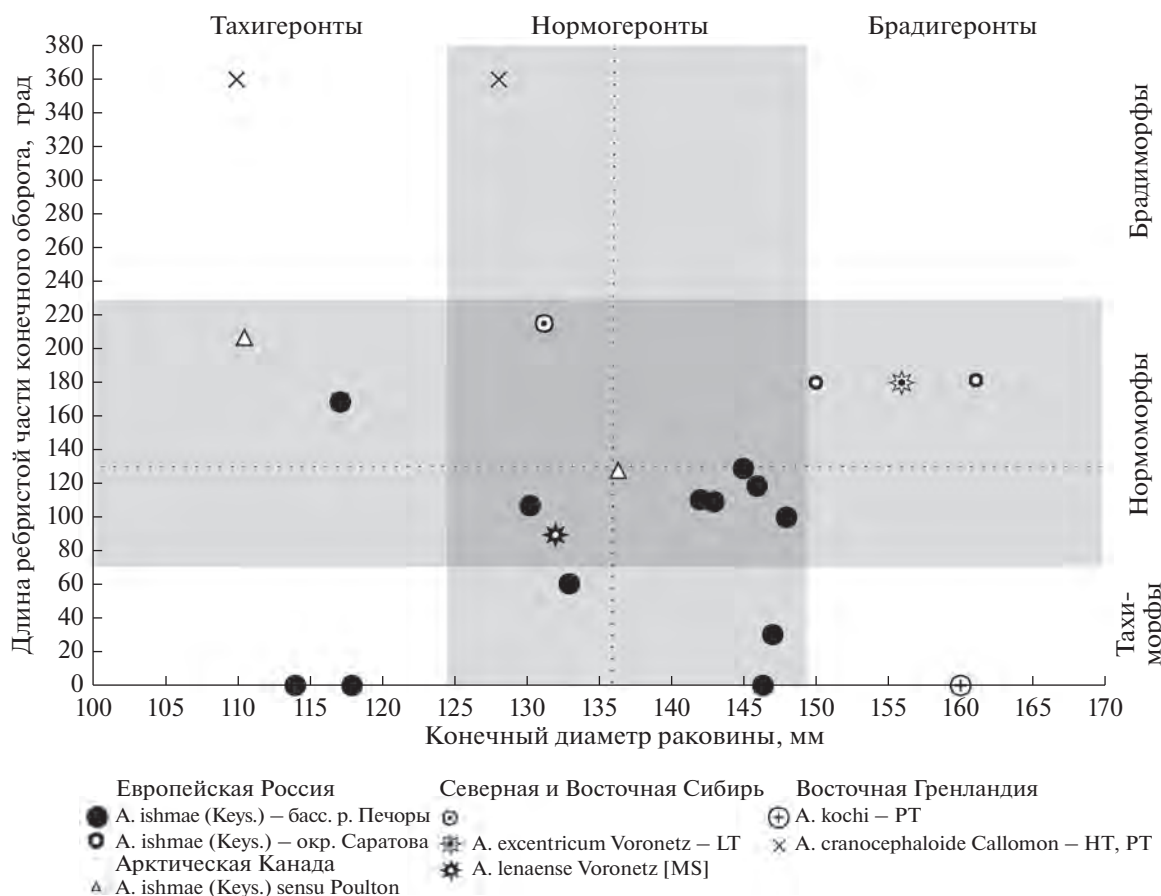


Рис. 1. Распределение экземпляров *Arcticosceras* нижнего и среднего бата по размеру зоны ребристости на терминальном обороте и конечному диаметру раковины. Сплошной заливкой показаны области нормы для конечного диаметра и сохранности ребер.

туры вплоть до полного ее исчезновения, вследствие чего наступает стадия гладкой раковины. При этом область терминального оборота, покрытая скульптурой (L_r), по размеру может отличаться у разных видов, поэтому угловая длина этой области может иметь диагностическое значение. В частности, С.В. Мелединой (1987) предполагалось, что *A. harlandi* отличается от *A. ishmae*, помимо комплекса других отличительных признаков, более поздним сглаживанием ребер. Вероятно, этот признак действительно может быть видоспецифичным при условии стабильности его проявления в морфогенезе, обусловленной низкой изменчивостью.

Для проверки этой гипотезы изучена выборка экземпляров *Arcticosceras* на стадии терминальной раковины, у которых измерена длина гладкой и скульптурированной части в угловых величинах. Наибольшую часть выборки составляют экземпляры из бассейна р. Печоры, на основе которой можно судить о масштабах и диапазоне изменчивости этого признака.

Среди арктикоцеросов печорской выборки встречаются экземпляры совершенно гладкие ($L_r = 0^\circ$, табл. III, фиг. 4, 5) и частично ребристые ($360^\circ > L_r > 0^\circ$, табл. III, фиг. 1–3, 6), при этом отсутствуют экземпляры, полностью покрытые скульптурой ($L_r = 360^\circ$). Длина ребристой части терминального оборота изменяется от 0° до 169° градусов, среднее значение составляет около 77.7° . Изменчивость этого признака очень высока (коэффициент вариации 64%).

Таким образом, положение точки сглаживания скульптуры у печорских *A. ishmae* изменяется в настолько широких пределах, что вряд ли этот признак может рассматриваться как таксономический. Наиболее вероятное объяснение столь существенных колебаний признака связано с изменением скорости морфогенеза. Поскольку ребристость свойственна более ранним стадиям развития (средние обороты), а гладкая раковина – терминальной стадии, то колебание точки сглаживания ребер отражает замедление или ускорение развития. Увеличение размера ребристой части конечного оборота свидетельствует о замед-

лении развития, или брадиморфии, и наоборот, увеличении сектора гладкой раковины является признаком ускоренного развития – тахиморфии.

Диапазон изменчивости всех раннебатских *Arcticoceras*, включая также экземпляры *A. ishmae* из окрестностей Саратова и различных регионов Арктики, несколько превышает таковой печорской популяции: $L_r = 0^\circ - 215^\circ$, между тем коэффициент вариации для всей выборки немного меньше – 53.5%. Это свидетельствует о том, что изменение скорости морфогенеза у всех раннебатских арктикоцерасов происходит примерно в одних и тех же границах.

В отличие от *A. ishmae*, арктикоцерасы среднего бата (*A. spanocera*) отличаются отсутствием стадии гладкой раковины ($L_r = 360^\circ$). Если включить в выборку *Arcticoceras* экземпляры как из раннего, так и среднего бата, то картина изменчивости несколько меняется: повышается среднее значение положения точки сглаживания ребер (129°) и стандартное отклонение (58%). Область нормоморфных экземпляров находится в диапазоне $L_r = 70^\circ - 231.7^\circ$. Более низкие значения, вплоть до $L_r = 0^\circ$, характеризуют область тахиморфных особей, более высокие – область брадиморфных. Раннебатские популяции не переходят в брадиморфную область и преобладают в нормоморфной (63% экземпляров).

Ветвление ребер. У арктикоцерасов ветвление первичных ребер приводит к появлению двураздельных или трехраздельных вторичных ребер, при этом одно из вторичных ребер при неплотном прилегании к точке ветвления может рассматриваться как вставное. На средних оборотах ($D = 30 - 60$ мм) преобладают двойные ребра, иногда чередующиеся с простыми, что выражается низким коэффициентом ветвления (от 1 до 2). На взрослых оборотах (при $D > 50 - 60$ мм), на последнем обороте перед КЖК, простые ребра обычно заменяются двойными, появляются тройные ребра, что увеличивает коэффициент ветвления иногда до 3. Таким образом, низкий показатель ветвления характеризует более молодые стадии развития, а с

возрастом он увеличивается. Соответственно, изменчивость в скорости развития по признаку ветвлению ребер может проявляться или в понижении коэффициента ветвления на взрослых оборотах (брадиморфия), или в повышении коэффициента ветвления на средних и ранних оборотах (тахиморфия).

Для анализа развития стилия ветвления ребер в морфогенезе в данной работе используется специальный показатель – кумулятивный коэффициент ветвления $R_{(i)}^f$. Он вычисляется для каждого ребра как среднее арифметическое коэффициентов ветвления R^f всех предшествующих ребер: $R_{(i)}^f = 1/n(R_{(1)}^f + \dots + R_{(n)}^f)$. Каждый экземпляр представлен морфогенетической кривой, длина которой соответствует числу наблюдаемых ребер. Экземпляры разного морфогенетического возраста могут быть сопоставлены друг с другом по диаметру раковины методом пропорций с возможной ошибкой около 4–5 ребер. Выборка любой популяции представляет совокупность особей с различным уровнем тахиморфии или брадиморфии (рис. 2).

Изменение скорости развития рассматриваемого признака хорошо проявляется на двух последних оборотах перед стадией гладкой раковины. На взрослой стадии (последний оборот перед стадией гладкой раковины) брадиморфные экземпляры характеризуются показателем ветвления меньше 2.1, нормоморфные экземпляры находятся в интервале 2.1–2.6 и тахиморфные – выше 2.6. На средних стадиях развития эти границы определяются меньшими значениями показателя ветвления: брадиморфные особи находятся в области значений меньше 1.2–1.6, нормоморфные – 1.8–2.1, и тахиморфные – более высокими значениями. Распределение морфогенетических кривых показывает следующее:

А. Большинство экземпляров характеризуются индивидуальным трендом развития ветвления, который, в целом, определяется или высокими значениями по всей морфогенетической кривой

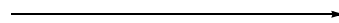


Рис. 2. Изменение кумулятивного коэффициента ветвления $R_{(i)}^f$ в морфогенезе экземпляров *Arcticoceras ishmae* (Keys.) из различных регионов Бореальной области. По горизонтальной оси отложен N_r – порядковый номер ребер, при этом минимальное значение ($N_r = 0$) соответствует последнему ребру перед стадией гладкой раковины. НТ – голотип, ЛГ – лектотип, РТ – паратип. Вертикальными пунктирными линиями показано усредненное положение границ оборотов (КО – конечный оборот). Звездочкой обозначено начало конечной жилой камеры. 1 – Митта, Сельцер, 2002, табл. 3; 2 – экз. ЯрГПУ, № Дг/2-2; 3 – экз. ЯрГПУ, № Дг/2-1; 4 – Mitta et al., 2015, фиг. 6-2; 5 – Mitta et al., 2015, фиг. 6-3; 6 – экз. ЯрГПУ, № Дг/2-4; 7 – Mitta et al., 2015, фиг. 5-1; 8 – Репин и др., 2006, табл. 8, фиг. 5 (= *A. ishmae tenuicostatum* Repin – НТ); 9 – Репин и др., 2006, табл. 13, фиг. 1а–г (= *A. ishmae ishmae* (Keyserling) – НТ); 10 – Mitta et al., 2015, фиг. 5-2; 11 – экз. ЯрГПУ, № Дг/2-5; 12 – экз. ЯрГПУ, № АД3-7; 13 – экз. ЯрГПУ, № АД3-2; 14 – экз. ЯрГПУ № АД3-10; 15 – экз. ЯрГПУ № АД3-13; 16 – экз. ЯрГПУ, № АД3-11; 17 – экз. ЯрГПУ, № АД3-12; 18 – Poulton, 1987, табл. 20, фиг. 1; 19 – Poulton, 1987, табл. 20, фиг. 5–8; 20 – Poulton, 1987, табл. 19, фиг. 5; 21 – Poulton, 1987, табл. 19, фиг. 2; 22 – Poulton, 1987, табл. 20, фиг. 3, 4; 23 – Poulton, 1987, табл. 21, фиг. 5; 24 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 2; 25 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 4 (= *A. harlandi* Rawson – НТ); 26 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 7; 27 – Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 5.

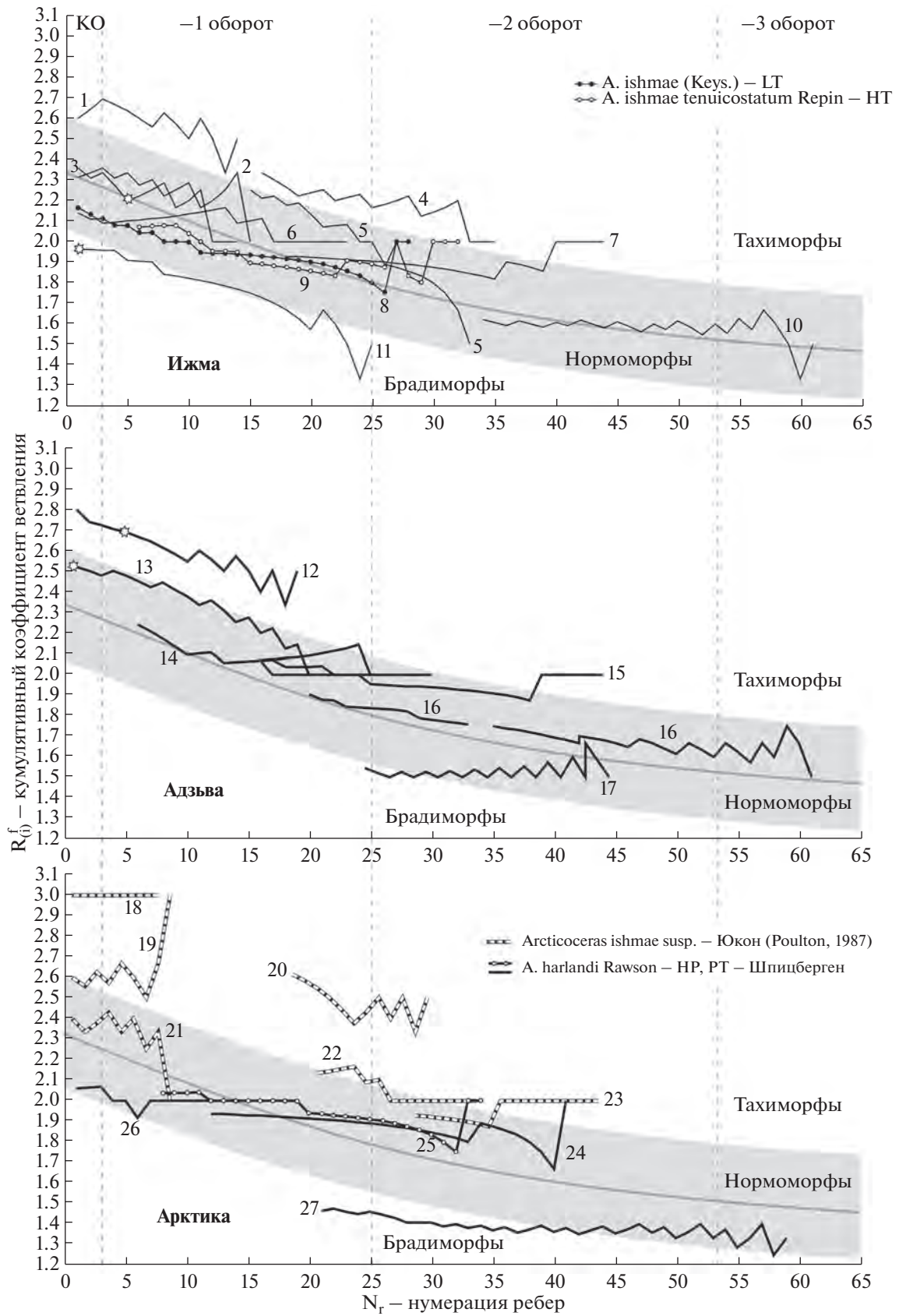


Таблица 1. Сочетания различных модусов изменения скорости развития у *Arcticosceras* по двум признакам – размеру зоны ребристости на конечном обороте (РЗР) и конечному диаметру раковины (ряд сверху). В выборке представлены только экземпляры с полной конечной жилой камерой. Цифрами обозначено число экземпляров в каждом сочетании

	Тахигеронтность	Нормогеронтность	Брадигеронтность	Всего
Тахиморфность по РЗР	2	3	0	5
Нормоморфность по РЗР	2	9	3	14
Брадиморфность по РЗР	1	1	1	3
Всего	5	13	4	22

Таблица 2. Сочетания различных модусов изменения скорости развития у *Arcticosceras* по трем признакам – размеру зоны ребристости на конечном обороте (РЗР), конечному диаметру раковины (КД) и коэффициенту ветвления (КВ). В формуле сочетания первой буквой указан модус по РЗР, второй буквой – по КВ, и третьей – по КД

	Тахигеронтность (КД)			Нормогеронтность (КД)			Брадигеронтность (КД)		
	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ	Тахиморфия по КВ	Нормоморфия по КВ	Брадиморфия по КВ
Тахиморфия по РЗР	ТТТ	ТНТ	ТБТ	ТТН	ТНН	ТБН	ТТБ	ТНБ	ТББ
Нормоморфия по РЗР	НТТ	ННТ	НБТ	НТН	ННН	НБН	НТБ	ННБ	НББ
Брадиморфия по РЗР	БТТ	БНТ	ББТ	БТН	БНН	ББН	БТБ	БНБ	БББ

(для особей с тахиморфным развитием) или низкими значениями (для брадиморфных особей). Это свидетельствует о том, что ускорение или замедление развития по данному признаку присуще для большей части изученного сектора морфогенеза, а не для каких-то отдельных его стадий. Каждая особь характеризуется собственными начальными условиями морфогенеза, определяющими дальнейшее развитие, поэтому относительное положение индивидуальных кривых, практически, не является видоспецифическим признаком.

Б. Выборка из бассейна р. Печоры очень изменчива; тем не менее, большинство изученных экземпляров (78%) относится к нормоморфам. К этой же группе принадлежит и лектотип *A. ishmae* (рис. 2). Остальные группы – брадиморфная и тахиморфная, занимают подчиненное положение (5 и 17%). Различные популяции этого региона несколько отличаются шириной изменчивости: выборка с разрезов Адзвы включает только экземпляры из тахиморфной и нормоморфной групп, в отличие от выборки с р. Ижмы. То же самое относится к выборке арктикоцерасов из окрестностей Саратова. Вероятно, эти различия не отражают реальные провинциальные различия и носят случайный характер, обусловленный небольшим размером выборки.

В. Большинство экземпляров типовой серии *A. harlandi* находятся в нижней области нормо-

морфной группы и почти повторяют морфогенез лектотипа *A. ishmae*. Лишь наименьший экземпляр (Rawson, 1982, табл. 2, фиг. 5) частично относится к брадиморфной группе. Арктикоцерасы с Юкона характеризуются, в основном, значениями тахиморфной группы. В этой группе они занимают высокое положение, мало свойственное *A. ishmae*. Возможно, эти отличия уже можно трактовать как таксономические.

Сочетания внутривидовых гетерохроний. Сопоставление картины изменчивости по трем признакам (конечный диаметр, размер зоны ребристости на КО и параметр ветвления ребер) показывает, что изменение скорости развития протекает неодинаково по разным признакам. По двум признакам можно выделить несколько типов таких сочетаний у различных экземпляров (табл. 1). Наибольшее число экземпляров находятся в области нормы ($N = 9$), однако суммарно выборка из маргинальных областей численно преобладает ($N = 13$). Это означает, что в популяции много уклоняющихся форм, которые можно, в зависимости от субъективных предпочтений, принимать за самостоятельные виды.

Сочетание различных скоростей развития по трем признакам имеет более сложную картину. Можно выделить 27 видов таких сочетаний, от состояния полной тахиморфии до полной брадиморфии (табл. 2).

Определить частотное соотношение этих сочетаний затруднительно, поскольку в полной мере тип сочетания можно диагностировать не у каждой раковины, а только на пригодном для разворачивания экземпляре с конечной жилой камерой или, в отдельных случаях, без КЖК, но с предпоследним оборотом, сохранившим финальные перегородки. К сожалению, имеющийся материал не позволяет это осуществить у большинства экземпляров, поэтому рассмотрим только некоторые примеры сочетаний.

ННБ-морфа: экз. АДЗ-2 из разреза на р. Адзвва [табл. IV, фиг. 4, рис. 2(13)], изучен на двух последних оборотах, включая конечный. Обороты умеренно высокие, ближе к изометрическим, скульптура рельефная.

БТН-морфа: экз. АДЗ-7 из разреза на р. Адзвва [табл. III, фиг. 3; табл. IV, фиг. 1; рис. 2(12)]. Характеризуется изящным морфотипом – высокими оборотами, покрытыми слабо рельефной скульптурой. По $R_{(i)}^f$ этот экземпляр находится на границе нормоморфной и тахиморфной области, а по КД – тахигеронтной и нормогеронтной.

БНБ-морфа: экз. Дг/2-1 из разреза на р. Дрещанка [табл. III, фиг. 6; рис. 2(3)], найденный в нижней части слоя арктикоцерасовых песчаников. Обороты высокие, скульптура умеренно рельефная.

БББ-морфа: экземпляры полностью брадиморфные, иногда рассматриваются как типичские для *A. ishmae*. Предположительно, к этому типу сочетаний может быть отнесен экземпляр из бассейна р. Печоры, изображенный в работе Л. Спэта (Spath, 1932, табл. 15, фиг. 7). Из нашей выборки к этому типу относится экземпляр из разреза на р. Дрещанка Дг/2-5 [табл. IV, фиг. 3, рис. 2(11)], представленный полным фрагментом с последней перегородкой. Лектотип *A. ishmae* весьма близок к этому типу, хотя и относится к нормоморфам по $R_{(i)}^f$ [рис. 2(8)].

БТБ-морфа: экземпляры часто характеризуются весьма грубой скульптурой на взрослых оборотах. Они известны из бассейна р. Ижмы и чаще всего определяются как *A. harlandi* (Меледина, 1987, табл. 29, фиг. 1; Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1) или *A. aff. scanocerphaloides* (Меледина, 1987, табл. 28, фиг. 1).

БНН-морфа: экз. с почти полной КЖК, найденный в окрестностях Саратова (Митта, Сельцер, 2002, табл. 3, фиг. 1).

Как видно, скорость развития по всем трем признакам весьма редко изменяется в одном направлении – в сторону брадиморфии или тахиморфии. Чаще всего развитие морфотипа происходит одновременно по двум признакам.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты показывают, что изменчивость скорости морфогенеза включает не только вариативность развития отдельных признаков (внутривидовая гетерохрония, по Reilly et al., 1997), но и изменчивость сочетаний внутривидовых гетерохроний. Последнее отражает явление модулярности развития. У *Arcticoseras* оно выявлено по немногим признакам, но, вероятно, все признаки раковины в той или иной степени могли развиваться мозаично (диссоциативно). В особенности это касается признаков, изменение которых в морфогенезе происходит по выраженному тренду. У *Arcticoseras* среди остальных признаков раковины таким трендом характеризуется развитие плотности первичных ребер. Она заметно уменьшается по степенной зависимости от средних к поздним оборотам (Киселев, 2020), поэтому брадиморфные экземпляры на взрослых оборотах должны характеризоваться частой ребристостью, а тахиморфные – редкой. В настоящее время эту тенденцию удалось выявить только статистически (в основном, по выборке бассейна р. Печоры), поэтому об изменчивости развития арктикоцерасов по данному признаку можно делать только предварительные выводы. Однако уже сейчас мы можем полагать, что этот признак ведет себя мозаично по отношению к другим. Это хорошо видно на двух экземплярах из бассейна р. Печоры (табл. III, фиг. 3, 6). Они являются брадиморфными по степени сглаживания ребер, но при этом по плотности ребер один из них брадиморфен (табл. III, фиг. 6), а другой тахиморфен (табл. III, фиг. 3). Без учета таких сочетаний изменчивости эти экземпляры можно было бы отнести к разным видам, что часто происходит в биостратиграфической практике.

Бликие результаты были получены и на других группах аммонитов. В частности, мозаичность развития признаков раковины отмечается у двух видов рода *Titanites*, у которых также наблюдаются различные сочетания бради- и тахигеронтности с бради- и тахиморфностью по нескольким признакам (Киселев, Рогов, 2018).

Большие перспективы в изучении гетерохроний у аммонитов дает анализ сложности лопастной линии, который прекрасно себя зарекомендовал в исследовании палеозойских аммонитов. Было показано, что отдельные элементы лопастной линии развиваются мозаично, т.е. с разной скоростью (Леонова, 2012 и др.). Эта особенность рассматривается на основе анализа только филогенетических гетерохроний, но, вероятно, она присутствует и внутривидовым гетерохрониям. К сожалению, у *Arcticoseras* изучению изменчивости формы перегородки на массовом материале препятствует малоприспособная сохранность экземпляров.

Таблица 3. Средняя широта индивидуальных гетерохроний (bm, tm, bt, tt) у *Arcticoceras ishmae* (Keys.) и филогенетических гетерохроний (R1, R) у *Arcticoceras*. Все значения широты даны в количестве оборотов. Отношение широты филогенетических гетерохроний к индивидуальным показана в нижней части таблицы. Штриховкой показаны области невозможных сочетаний

Разновидности гетерохроний	Плотность первичных ребер (ППР)	Конечный диаметр раковины (КД)	Размер зоны ребристости (РЗР)	Коэффициент ветвления (кВ)
Брадиморфоз (bm)	0.31		0.1	0.48
Тахиморфоз (tm)	0.43		0.17	0.43
Брадигеронтия (bt)		0.08		
Тахигеронтия (tt)		0.12		
Частичная ретардация (R1)				0.8
Ретардация (R)	0.41	0.19	0.76	1.16
R/(bm, tm, bt, tt)	1.14	1.9	5.63	2.55

По изученным признакам наиболее надежно можно отличать лишь преимущественно раннебатских арктикоцеросов от преимущественно среднебатских. Так, *A. cranocerhaloide* (средний бат) отличается от стратиграфически предшествующего *A. ishmae* (ранний бат) кардинально, в первую очередь отсутствием стадии гладкой раковины на конечном обороте. Конечная жила камера этого вида покрыта выраженными ребрами, чаще всего с низким коэффициентом ветвления. Вероятно, происхождение *A. cranocerhaloide* обусловлено ретардацией (разновидностью педоморфоза). На это указывает присутствие на терминальной стадии развития признаков, характерных для ранних и средних оборотов раннебатских анцестральных арктикоцеросов – сохранение ребер с низким коэффициентом ветвления по всей длине конечной жилой камеры и большим относительным диаметром умбилика. Широта ретардации для всех изученных признаков превышает широту внутривидовых гетерохроний, но для разных признаков данное превышение неодинаково (табл. 3). В наибольшей степени это характерно для размера зоны сглаживания ребер, величина задержки которой (0.76 оборота) превышает индивидуальные колебания скорости морфогенеза у *A. ishmae* в 5.63 раза. Однако по значению широты задержки среди остальных признаков на первом месте находится коэффициент ветвления – 1.16 оборотов (рис. 3).

Происхождение среднебатских *Arcticoceras* обусловлено ретардацией, в основном, по двум признакам скульптуры (РЗР и кВ). Это свидетельствует о незначительной мозаичности этой гетерохронии. Возможно, ретардация, связанная с появлением *A. cranocerhaloide*, сочетается с прогенетическим гипоморфозом (Шмальгаузен, 1939, sensu Reilly et al., 1997) или предисплейсментом. На это указывает среднестатистическое уменьшение конечного диаметра раковины этого вида, отвечаю-

щее широте 0.19 оборота. Оно превышает колебания индивидуальных задержек и ускорений по этому признаку у предкового вида *A. ishmae* почти в два раза.

Непосредственными потомками арктикоцеросов являются кадоцератины, время появления которых относится к позднему бату. Дальнейшая эволюция этой группы идет за счет изменения морфотипа конечной жилой камеры и очередного появления стадии гладкой раковины. Первые представители кадоцератин [*Cadoceras* (*Catacadoceras*) *variabile* Spath] характеризуются, как и среднебатские арктикоцерасы, сохранением на КЖК ребер. Тем не менее, скульптура на конечном обороте уже несет признаки редукции. Мы видим незначительное филогенетическое ускорение развития, которое не приводит к появлению новой морфологической стадии в конце онтогенеза. Такой тип гетерохронии соответствует частичной акселерации. Дальнейший путь эволюции, уже в раннекембрийском хрононе, когда взрослые обороты у кадоцератин существенно или полностью сглаживаются, происходит за счет надставок, т.е. путем полной акселерации (рис. 4).

Для выборки *Arcticoceras* раннего бата два признака – размер зоны сглаживания ребер на конечном обороте и конечный диаметр раковины, таксономического значения не имеют как для выделения видов, так и для более дробной, подвидовой, дифференциации. По этим признакам отличия между пригодными видами случайны и отражают лишь рандомность выборки. Аналогичные результаты были получены ранее по данным изучения изменчивости других признаков раковины – пропорций поперечного сечения, диаметра умбилика и плотности ребер (Киселев, 2020). Поэтому большинство из этих видов (*A. stepankovi*, *A. kochi*, *A. pseudishmae*, *A. excentricum*, *A. harlandi*) следует считать невалидными. Все вышеперечисленные виды рассматриваются здесь как

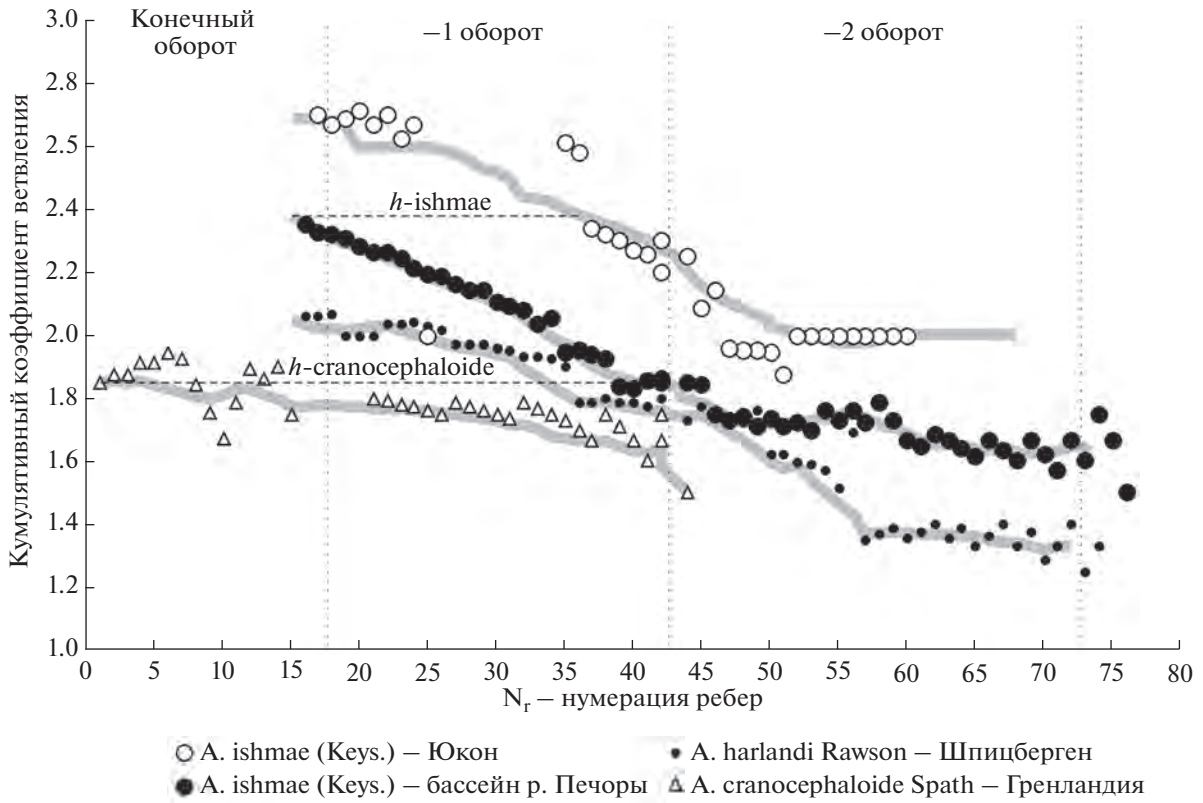


Рис. 3. Изменение усредненного кумулятивного коэффициента ветвления $R_{(i)}^f$ в морфогенезе *Arcticoceras ishmae* бассейна р. Печоры, Юкона, Шпицбергена и *A. cranocephaloide* Восточной Гренландии. Морфогенетические кривые построены по средним значениям $R_{(i)}^f$ каждого ребра всех экземпляров (на рис. 2) выборки соответствующего региона. Серой линией показана линия тренда (линия фильтрации). Вертикальными пунктирными линиями показано усредненное положение границ оборотов, горизонтальными – широта пedomорфоза для *A. ishmae* и *A. cranocephaloide*.

Ярус, подъярус		Подсемейство, род, подрод		Виды	Гетерохронии	
Бак	Ранний	Arctoceratophalitinae	Arcticoceras	<i>A. ishmae</i> (Keys.) subsp.	Частичная ретардация	Педоморфоз
	Средний			<i>A. ishmae ishmae</i> (Keys.)		
	Поздний			<i>A. cranocephaloide</i> Spath		
Келловей	Ранний	Cadoceratinae	Cadoceras (Catacadoceras)	<i>C. variabile</i> Spath	Частичная акселерация	Геронгоморфоз
				<i>C. barnstoni</i> (Meek.)		
			Cadoceras (Paracadoceras)	<i>C. infimum</i> Gul. et Kis.		
				<i>C. breve</i> (Blake)		
				<i>C. frearsi</i> (Orb.)		
Chamoussetia	<i>C. elatmae</i> (Nik.)	Акселерация				
	<i>Cdch. tschernyschewi</i> Sok.					
	<i>Cdch. surensis</i> (Nik.)					
Chamoussetia	<i>Cdch. subpatruus</i> (Nik.)	Геронгоморфоз				
	<i>Ch. chamousseti</i> (Orb.)					

Рис. 4. Роль гетерохроний в филогенезе ранних *Cardioceratidae*. Объяснения см. в тексте.

синонимы вида *A. ishmae*. Его вариации представляют морфы внутривидовой изменчивости, специфика которых в той или иной мере связана с внутривидовыми гетерохрониями. К брадиморфным разновидностям относятся экземпляры с редкорребристой взрослой раковиной, близкие к *A. stepankovi* и *A. excentricum* (*A. ischmae morpha stepankovi*). К тахиморфным вариациям по плотности ребер относятся часторребристые формы, которые иногда рассматриваются как самостоятельный подвид *A. ishmae tenuicostatum* Repin (голотип: Репин и др., 2006, табл. 8, фиг. 5). Эта же форма по коэффициенту ветвления относится к нормоморфной группе.

По особенностям ветвления ребер (рис. 3) среди раннебатских популяций лучше обособляются арктикоцерасы Юкона (Poulton, 1987), в выборке которых преобладают тахиморфные разновидности. Среднестатистически они характеризуются более высоким коэффициентом ветвления на всех изученных стадиях морфогенеза (2.5 последних оборота) по сравнению с *A. ishmae* Тимано-Печорской области. Заметные отличия юконских арктикоцерасов от печорских наблюдаются и по другим признакам (Киселев, 2020), поэтому, вероятно, они таксономически должны различаться на уровне подвидов. Показано (*ibid.*), что юконский подвид древнее, чем *A. ishmae ishmae*, поэтому последний следует рассматривать как филогенетический преемственный. Его происхождение связано с задержкой по коэффициенту ветвления, широта которой составляет 0.8 оборота. Поскольку при этом не происходит выпадение терминальной стадии морфогенеза (гладкой раковины), то такую гетерохронию следует относить к частичной ретардации или брадигении.

Не исключено, что на больших выборках из разных регионов могут быть получены средние величины с устойчивыми статистическими отличиями, но на сегодняшний момент для получения таких данных материала явно недостаточно.

ВЫВОДЫ

Модулярность в индивидуальном морфогенезе раковины аммонитов проявляется в сочетании внутривидовых гетерохроний разного знака, т.е. замедлений и ускорений развития целого комплекса признаков. Критерием таких задержек или ускорений в морфогенезе особи является отклонение развития признаков относительно средних величин, характерных для популяции в целом, а не приуроченность признака к той или иной стадии морфогенеза, как это характерно для филогенетической гетерохронии. Также внутривидовые гетерохронии отличаются от филогенетических существенно меньшей мозаичностью и шириной по отдельным признакам. У *Arcticoceras* внутривидовые гетерохронии отмечены на средней и

поздних стадиях развития, которым присущи видоспецифические признаки. Изменчивость сочетаний внутривидовых гетерохроний является причиной высокого морфологического разнообразия в пределах вида *A. ishmae*, что позволяет свести в синонимику большую часть раннебатских видов арктикоцерасов. Филогенетическое развитие *Arcticoceras* на протяжении раннего и среднего бата происходит по пути ступенчатого педоморфоза, сначала частичной, а затем общей ретардации, что в конечном итоге проявляется в выпадении (аббревиации) стадии гладкой раковины на терминальном обороте у последних представителей данного рода.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 18-05-01070).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов А.Н.* К вопросу о так называемой “профетической фазе” в эволюции *Kosmoceras* // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1945а. Т. 20. С. 11–32.
- Иванов А.Н.* Изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления // Палеонтол. обозрение. 1945б. № 5. С. 3–7.
- Иванов А.Н.* Значение неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов // Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов. Тез. докл. М.: ПИН, 1969. С. 31–33.
- Иванов А.Н.* О колебаниях скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Тр. XIII и XIV сессий ВПО. Л.: Наука, 1976. С. 25–36.
- Исаева В.В.* Модулярность развития: гетерохронии и гетеротопии в эволюционных преобразованиях // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия / Ред. Рожнов С.В. М.: ПИН РАН, 2014. С. 33–48.
- Киселев Д.Н.* Род *Arcticoceras* Spath, 1924 (Ammonoidea) и инфразональная биостратиграфия нижнего бата бо-реальной области // Стратигр. Геол. корреляция. 2020. Т. 28. № 2. В печати.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А.* Аммониты и стратиграфия терминальной части средневожского подъяруса верхней юры (зона *Epirvgatites nikitini* и ее аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 2. *Titanites* и *Glaucolithes* // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 1. С. 34–82.
- Леонова Т.Б.* Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 2. С. 237–248.
- Леонова Т.Б.* Основные направления эволюции пермских аммоноидей // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 26–36.
- Меледина С.В.* Аммониты и зональная стратиграфия байоса–бата Сибири. Новосибирск: Наука; Сиб. отд., 1973. 152 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 153).
- Меледина С.В.* Аммониты и зональная стратиграфия келловая суббореальных районов СССР. Новосибирск: Наука; Сиб. отд., 1987. 182 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 691).

- Mitta V.B.* О внутривидовой изменчивости юрских аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 49–54.
- Mitta V.B., Selyzer V.B.* Первые находки *Arctocerasphalites* (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИ геол. СГУ. Нов. сер. 2002. Т. 10. С. 12–39.
- Михальский А.О.* Аммониты нижнего волжского яруса // Тр. Геол. ком. 1890. Т. 8. № 2. Вып. 1. 330 с.
- Репин Ю.С., Захаров В.А., Меледина С.В., Нальняева Т.И.* Атлас моллюсков Печорской юры // Бюлл. ВНИГРИ. 2006. № 3. 262 с.
- Северцов А.Н.* Этюды по теории эволюции. Берлин, 1921. 312 с.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Соколов Д.Н.* К аммонитовой фауне печорской юры // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1912. Вып. 76. 65 с.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Изд-во АН СССР, 1939. 232 с.
- De Beer G.R.* Embryos and ancestors. Oxford: Clarendon Press, 1940. 197 p.
- Callomon J.H.* The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.
- Cope E. D.* On the origin of genera // Proc. Acad. Natur. Sci. Philad. 1868. V. 20. P. 242–300.
- Courville P., Crônier C.* Les hétérochronies du développement: un outil pour l'étude de la variabilité et des relations phylétiques? Exemple de *Nigericeras*, *Ammonitina* du Crétacé supérieur africain // C. R. Palevol. 2003. V. 2. P. 535–546.
- Dommergues J.L., David B., Marchand D.* Les relations ontogenèse-phylogénèse: Applications paléontologiques // Geobios. 1986. V. 19. № 3. P. 335–356.
- Gould S.J.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Belknap Press, 1977. 487 p.
- Korn D.* Heterochrony in the evolution of Late Devonian ammonoids // Acta Palaeontol. Pol. 1992. V. 37. № 1. P. 21–36.
- Korn D.* Paedomorphosis of ammonoids as a result of sealevel fluctuations in the Late Devonian Wocklumeria Stufe // Lethaia. 1995. V. 28. P. 155–165.
- Korn D., Vöhringer E.* Allometric growth and intraspecific variability in the Basal Carboniferous ammonoid *Gattendorfia crassa* Schmidt, 1924 // Paläontol. Z. 2004. V. 78. P. 425–432.
- Landman N.H.* Heterochrony in ammonites // Heterochrony in evolution / Ed. McKinney N.L. N.Y.: Plenum Press, 1988. P. 159–182.
- Landman N.H., Geysant J.R.* Heterochrony and ecology in Jurassic and Cretaceous ammonites // Geobios. 1993. V. 26. Suppl. 1. P. 247–255.
- Leonova T.B.* Role of heterochronies in the morphogenesis of Paleozoic ammonoids // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 14. P. 1616–1623.
- McKinney M.L.* Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection // Paleobiology. 1984. V. 10. P. 407–419.
- McKinney M.L., McNamara K.J.* Heterochrony: the evolution of ontogeny. N.Y.: Plenum Press, 1991. 437 p.
- McNamara K.J.* A guide to the nomenclature of heterochrony // J. Paleontol. 1986. V. 60. № 1. P. 4–13.
- McNamara K.J.* Heterochrony: the evolution of development // Evo. Edu. Outreach. 2012. V. 5. P. 203–218.
- Mitta V., Glinskikh L., Kostyleva V., Dzyuba O., Shurygin B., Nikitenko B.* Biostratigraphy and sedimentary settings of the Bajocian-Bathonian beds of the Izhma River basin (European North of Russia) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen. 2015. 277/3. P. 307–335.
- Pavlov A.* La Crétacé inférieur de la Russie et sa faune // Nouv. Mém. Soc. Imp. Moscou. 1901. T. 16. V. 3. P. 1–87.
- Poulton T.P.* Zonation and correlation of Middle Boreal Bathonian to Lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine river, Northern Yukon // Bull. Geol. Surv. Can. 1987. № 358. P. 1–155.
- Rawson P.F.* New Arctocerasphalites (Ammonoidea) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land, Svalbard // Geol. Mag. 1982. V. 119. P. 95–100.
- Reilly M.S., Wiley E.O., Meinhardt D.J.* An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena // Biol. J. Linn. Soc. 1997. V. 60. P. 119–143.
- Schindewolf O.* Entwurf einer Systematik der Perisphincten // N. Jb. Miner. Paläontol. Abt. B. 1925. Beil.-Bd 54. S. 309–343.
- Schmidt H.* Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammonen // Paläontol. Z. 1924. Bd 7. № 1. S. 197–205.
- Spath L.F.* The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // Medd. Grønland. 1932. Bd 87. № 7. 158 p.
- Teisseyre L.* Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten // N. Jb. Miner., Geol., Paläontol. 1889. Bd 6. Beil.-Bd 3. S. 570–643.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1–6. *Arcticoceras ishmae* (Keys.): 1 – брадигеронтный нормоморф; экз. ЦНИГР Музей, № 6/1370 [экземпляр, изображенный с противоположной стороны Д.Н. Соколовым (1912, табл. 1, фиг. 1) под названием *Mascoceras ishmae* Milach.]; 2 – нормогеронтный нормоморф; экз. ЯрГПУ, № АДЗ-8; 3 – нормогеронтный брадиморф (БТН-морфа); экз. ЯрГПУ, № АДЗ-7; 4 – тахигеронтный тахиморф; экз. ЯрГПУ, № АДЗ-3; 5 – брадигеронтный тахиморф; экз. ЯрГПУ, № АДЗ-1; 6 – брадигеронтный брадиморф (БНБ-морфа); экз. ЯрГПУ № Др/2-1.

Все экземпляры представлены конечными жилыми камерами с терминальным устьем; фиг. 1–5 – р. Адзва, разрез Никифорова Щелья; фиг. 6 – р. Дрешанка, разрез № 5. Все изображенные экземпляры происходят из нижнего бата, зоны *Arcticoceras ishmae*.

Обозначения: КЖК – конечная жилая камера, ЯрГПУ – Геологический музей им. А.Н. Иванова (Ярославский государственный педагогический ун-т); ЦНИГР Музей – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (С.-Петербург). Звездочкой обозначено начало жилой камеры.

Размер масштабной линейки 10 мм.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–4. *Arcticoceras ishmae* (Keys.): 1 – нормогеронтный брадиморф (БТН-морфа); экз. ЯрГПУ, № АДЗ-7 (с другой стороны изображен на табл. III, фиг. 3); р. Адзъва, разрез Никифорова Щелья; 2 – брадигеронтный брадиморф (БТБ-морфа); экз. ЦНИГР Музей, № 5/274, колл. А.Н. Замятина; р. Ижма, порог Разливной; 3 – брадигеронтный брадиморф (БББ-морфа); экз. ЯрГПУ, № Дг/2-5; р. Дрешанка, разрез №5; 4 – брадигеронтный нормоморф (ННБ-морфа); экз. ЯрГПУ, № АДЗ-2; р. Адзъва, разрез Никифорова Щелья.

Фиг. 1, 4 представлены конечными жилыми камерами с терминальным устьем. Все изображенные экземпляры происходят из нижнего бата, зоны *Arcticoceras ishmae*.

Обозначения см. табл. III. Размер масштабной линейки 10 мм.

Morphogenesis Rate Variability and Modularity of Development in Jurassic Ammonites of the Genus *Arcticoceras* Spath, 1924

D. N. Kiselev

The high variability of ammonites is largely due to the diversity of combinations of individual heterochronies (bradimorphy, tachymorphy, bradygerontie and tachygerontie) and the modularity of development. Using the example of the genus *Arcticoceras*, it was shown that heterochronies of a different sign can be combined according to any number of characters, and individual heterochronies differ from phylogenetic ones by their smaller spread, and large number of combinations. The study of such combinations allowed us to identify intraspecific morphs and conduct a reassessment of *Arcticoceras* species. During the Early and Middle Bathonian, the evolution of the family Cardioceratidae took place on the basis of various paedomorphosis, after which, with the appearance of the Cadoceratinae, followed the acceleration path.

Keywords: heterochronies, mosaic development, taxonomy, ammonites, Cardioceratidae, Bathonian

