



## Диморфизм и полиморфизм у бореальных и суббореальных волжских аммонитов (*Dorsoplanitidae*, *Craspeditidae*, *Virgatitidae*)

Рогов М.А.

Геологический институт РАН, Москва, Россия; [russianjurassic@gmail.com](mailto:russianjurassic@gmail.com)

## Dimorphism and polymorphism of the Boreal and Subboreal Volgian ammonites (*Dorsoplanitidae*, *Craspeditidae*, *Virgatitidae*)

Rogov M.A.

Geological Institute of RAS, Moscow, Russia

Прежде чем перейти к рассмотрению особенностей диморфизма и полиморфизма у суббореальных и бореальных волжских аммонитов, следует кратко остановиться на рассмотрении диморфизма и полиморфизма, наблюдаемых у современных головоногих моллюсков. Во внешнем строении современных колеоидей половой диморфизм обычно выражен слабо, и только для некоторых специализированных осьминогов (*Argonautidae*) характерны сильные различия в размере между самцами и самками. У современного наутилуса самцы в целом более крупные, чем самки, но эти различия сравнительно невелики. Немного различается и форма поперечного сечения раковин у самцов и самок наутилуса (Saunders, Landman, 2010). У кальмаров более крупными могут быть как самцы, так и самки (Зуев, Несис, 1971). Иногда даже в пределах вида в одних популяциях более крупными являются самцы, в других – самки. Кроме полового диморфизма, для многих головоногих характерно наличие нескольких (от двух до четырёх) нерестовых группировок (обычно летней и зимней, к которым иногда добавляется весенняя и/или осенняя), при этом размеры кальмаров, принадлежащих к разным нерестовым группировкам, могут заметно различаться. Соотношение полов у головоногих различно; у некоторых видов оно резко неравное – так, у *Todarodes sagittatus* самки многочисленнее самцов от 2-3 до 100 раз в разных популяциях (Зуев, Несис, 1971). Наконец, совсем недавно (Нигматуллин, 2012) была продемонстрирована возможность присутствия у современных кальмаров дискретных адаптивных норм – специфического проявления адаптивных модификаций, возникающих в ответ на изменение контролирующих факторов среды, при

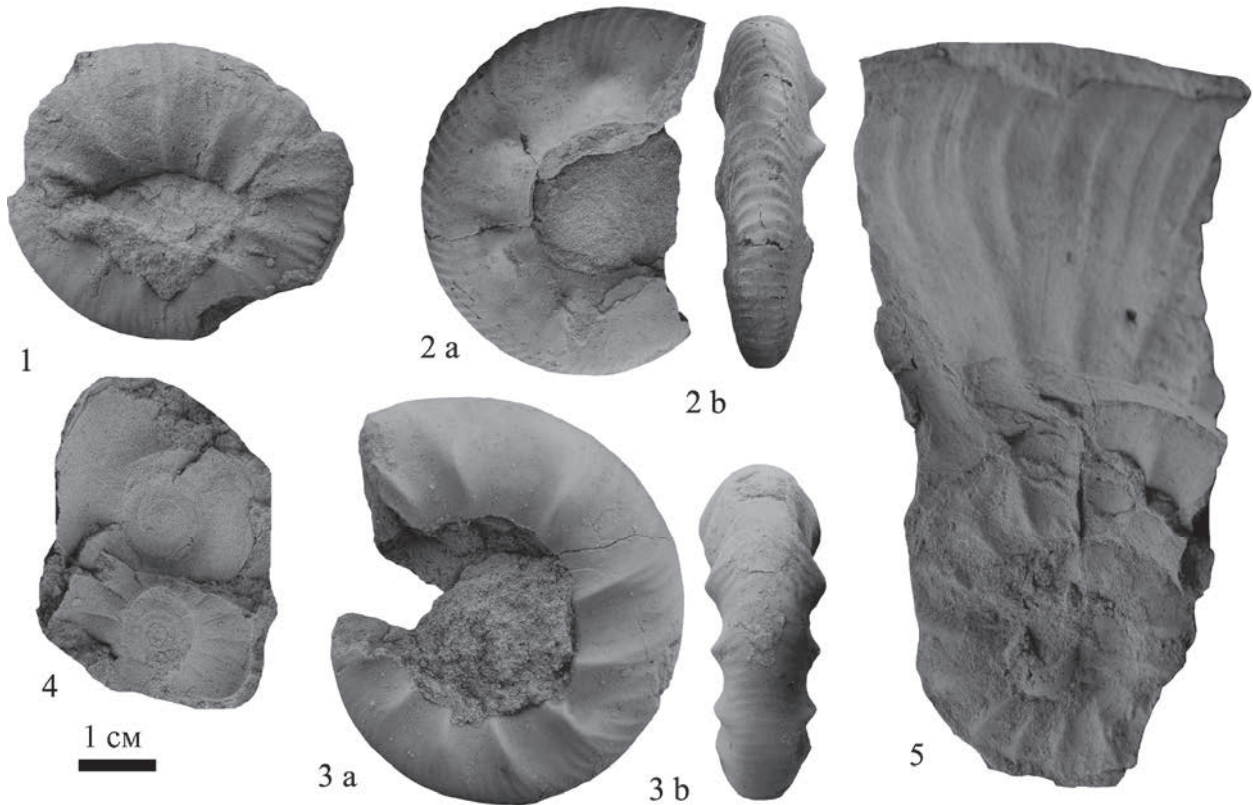
этом каждое изменение приспособлено к определенному воздействию среды и последующему ее варианту состояния. На примере кальмародозидикуса *Dosidicus gigas* было продемонстрировано, что существующие в пределах вида экологические группировки (мелкая с длиной мантии взрослых кальмаров 13–34 см, среднеразмерная (24–60 см) и крупная (40–120 см)) имеют фенотипическую природу и представляют дискретные адаптивные нормы в пределах единого генетического пула в каждом полушарии (Нигматуллин, 2012).

Проявление полового диморфизма у суббореальных и бореальных родов волжских аммонитов предполагалось уже в первых обобщающих работах по диморфизму у аммонитов (Makowski, 1962 - *Virgatites*, *Kachpurites*, *Craspedites*; Callomon, 1963 - *Sphinctoceras* [M] - *Subdichotomoceras* [m], *Dorsoplanites*, *Epipallasiceras praecox* [M] - *E. pseudaperturnum* [m], *Titanites* [M] - *Crendonites* [m], *Virgatites*). Однако, отсутствие характерных устьевых модификаций у волжских аммонитов (кроме ранних виргатитид и дорзопланитид) затрудняло однозначное отнесение тех или иных морфотипов к микро- или макроконхам и по существу единственным критерием для распознавания морф служила разница в размере совместно встреченных аммонитов. Вскоре диморфизм такого же типа был установлен у нижеволжских (Cope, 1967) и средневолжских (Cope, 1978; Callomon, Birkelund, 1982) дорзопланитид. А.Н. Ивановым (1975) у средневолжских аммонитов в дополнение к микро- и макроконхам была выделены мегаконхи, к которым были отнесены крупные (как правило, более 20 см в диаметре) раковины, для которых в отличие от макроконхов

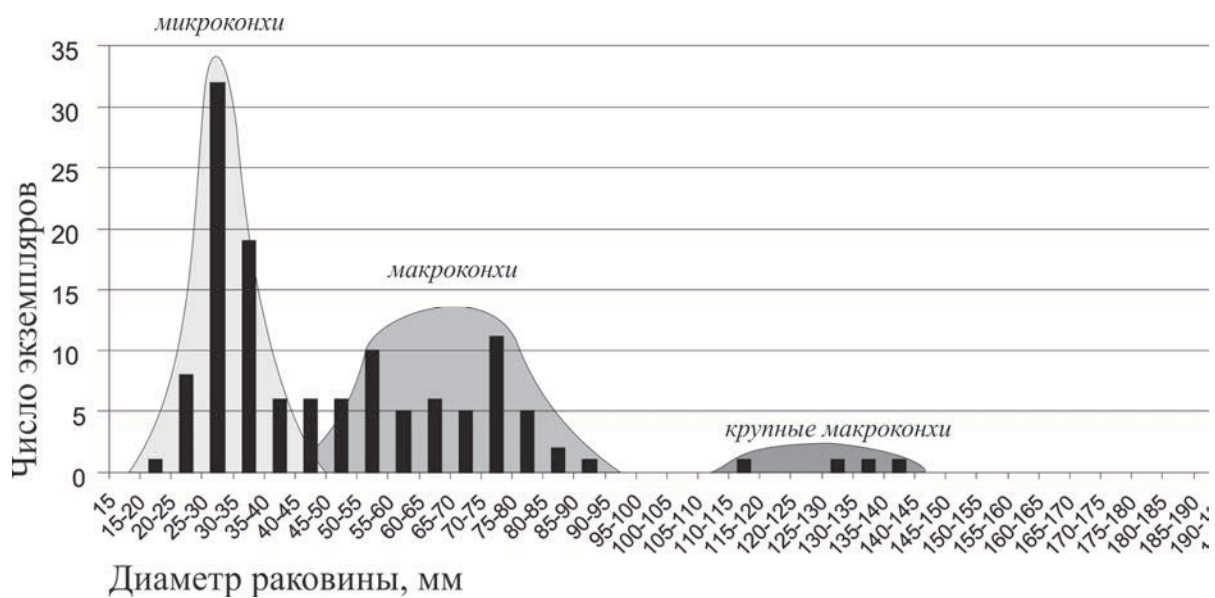
не характерны изменения формы раковины и скульптуры на конечной жилой камере (КЖК). Неясным оставалось наличие диморфизма у верхневожских краспедитид. Хотя его присутствие предполагалось у *Kachpurites* (Герасимов, 1969), а позднее – у *Shulginites* (Месежников и др., 1983), долгое время считалось, что в целом дифференциация по размеру для верхневожских аммонитов не характерна (Месежников и др., 1989). Впрочем, позднее микро- и макроконхи (хотя и не всегда обоснованно) были намечены у *Garniericeras*, *Swinertonia*, *Subcraspedites*, *Volgidiscus* (Wright et al., 1996; Abbinck et al., 2001; Киселев, 2003) и *Kachpurites* (Митта, 2010). Кроме полиморфизма по размеру раковин у средневожских дорзопланитид и виргатитид с Русской платформы были установлены также диморфизм по относительной ширине оборота и типу скульптуры (Митта, 1990). При этом В.В. Митта (loc. cit., Безносков, Митта, 1995 и более поздние работы) не считал дифференциацию раковин виргатитид по размеру достаточным критерием для установления полового диморфизма и рассматривал аномально крупные и мелкие раковины как проявления тахи- и брадигеронтности. Впрочем, другими исследователями (Dzik, 1994; Kutek, 1994) предполагалось, что для средневожских виргатитид выделение микро- и макроконхов по размеру вполне возможно.

По наблюдениям автора, для ниже- и средневожских виргатитид и дорзопланитид характерно присутствие двух (в некоторых случаях, возможно, трёх) чётко выделяемых размерных групп, причём экземпляры промежуточных размеров редки или отсутствуют. Интересно, что начало вожского века ознаменовалось приблизительно одновременными изменениями в диморфизме виргатитид, дорзопланитид и суббореальных атаксиоцератид - *Gravesia*. Во всех этих случаях у микроконхов в филогенезе наблюдается быстрая редукция ушек, которые у вожских форм или слабо выражены (ранние *Ilowaiskyia*, некоторые *Gravesia*) или (у подавляющего большинства форм) отсутствуют. Микроконхи виргатитид, как правило, имеют диаметр 8-15 см и характеризуются или сохранением на конечной жилой камере скульптуры того же типа, что и на внутренних оборотах или (преимущественно у *Zaraiskites*) резким изменением коэффициента ветвления рёбер на жилой камере. Для макроконхов, чей размер может достигать от примерно 30 см до полуметра и более в диаметре, типично присутствие двураздельных рёбер или сглаживание скульптуры на внешнем обороте. Как правило, макроконхи виргатитид сравнительно немногочисленны. Сходным образом диморфизм проявляется у дорзопланитид, однако рёбра внешних оборотов макроконхов у них чаще имеют более высокий коэффициент ветвления по сравнению с внутренними

оборотами. Для поздних дорзопланитид (*Laugeiteinae*) характерно постепенное уменьшение размеров макроконхов, «краспедитизация» лопастной линии и отсутствие скульптуры на внешних оборотах. В разрезах Восточно-Европейской платформы соотношение микро- и макроконхов у дорзопланитид заметно изменяется в пространстве и времени. В зоне Panderi макроконхи повсеместно сравнительно редки, тогда как в вышележащей зоне *Virgatus* достоверные микроконхи неизвестны и комплекс состоит только из макроконхов. В зоне Nikitini могут присутствовать три морфотипа *Laugeites*, существенно различающиеся по размерам (подзона Lahusenii, разрез Глебово), один морфотип среднего размера (подзона Nikitini, разрез Городищи) или единичные ювенильные формы (подзона Lahusenii, разрезы Москвы). Диморфизм по размеру может также быть намечен у средневожских дорзопланитид (*Praechetaites* и *Chetaites*). Присутствие трёх размерных групп характерно для средневожских *Garniericeratinae* (у средневожских *Kachpurites* диморфизм или полиморфизм по размеру пока не выявлен). Ранние средневожские представители подсемейства (*Kachpurites*), как правило, представлены микроконхами (~3-4 см в диаметре), мелкими макроконхами (5-8 см) и крупными макроконхами (до 11-15, редко до 20-25 см – рис. 1, 2). Отмеченное у кашпуритесов увеличение размеров макроконхов во времени (Митта, 2010), по-видимому, во многом отражает особенности соотношения макроконхов разного размера в различных географических популяциях (крупные макроконхи единичны в разрезах Москвы и Подмосковья, но встречаются более часто в Ярославском Поволжье), тогда как увеличение размеров во времени в пределах каждой морфы, судя по всему, было незначительным. У потомков кашпуритесов (*Garniericeras*) могут быть выделены те же три размерные группы, но совместно в разных популяциях встречаются только две из них (микроконхи и мелкие или крупные макроконхи). Для подсемейства *Subcraspeditinae* Rogov, in msc. в основном характерно присутствие двух морфотипов, отвечающих микро- и макроконхам, но данные по ранним представителям подсемейства (*Swinertonia* и *Subcraspedites*) пока немногочисленны. У субкраспедитид из терминальной части вожского яруса могут присутствовать как три морфы (*Shulginites*, микроконхи и мелкие макроконхи - Месежников и др., 1983; крупные макроконхи – Алифинов, 2009, табл. I, фиг. 8) так и две (микро- и макроконхи *Volgidiscus* (*Volgidiscus*) и *V. (Anivanovia)*, см. Киселев, 2003). У *Craspeditinae* также могут быть намечены микро- (5-6 см в диаметре) и макроконхи (10-20 см). Остаётся неясной интерпретация микроконхов из группы “С.” *ivanovi*, которые появились в средней части средневожского времени, на полторы фазы рань-



**Рис. 1.** Проявление полиморфизма у поздневоложских *Kachpurites*. Макроконхи *Kachpurites tenuicostatum* Trojan (фиг. 1-3), микроконхи *K. fulgens* (Trd.) (фиг. 4) и крупный макроконх *K. aff. tenuicostatum* Trojan (фиг. 5) из биогоризонта *tenuicostatum* зоны *Fulgens* разреза Кашпир (сл. 22). 1 – МК4651, сбоку; 2 – МК4619, а – сбоку, б – с вентральной стороны; 3 – МК4621, а – сбоку, б – с вентральной стороны; 4 – МК4625, сбоку; 5 – МК4658, сбоку



**Рис. 2.** Распределение числа находок аммонитов рода *Kachpurites* по размеру в двух нижних биогоризонтах зоны *Fulgens* (объединены данные по разрезам Мнёвники, Еганово, Кашпир)

ше крупных *Craspedites* s.str., и позднее встречались в Среднерусском море совместно с *Craspedites* (*Craspedites*). Не исключено, что они представляют собой специализированных потомков дорзоплатид, чьё сходство с настоящими краспедитидами обусловлено гомеоморфией.

Интерпретация диморфизма и полиморфизма, наблюдаемого у волжских аммонитов пока неясна. По всей видимости, частично это могут быть проявления полового диморфизма («классические» микро- и макроконхи), а частично – полиморфизма, связанного с сезонными нерестовыми группировками или дискретными адаптивными нормами. Кроме диморфизма и полиморфизма, наблюдаемых внутри палеопопуляций, у волжских аммонитов в некоторых случаях (например, для зоны Fulgens) можно предполагать наличие межпопуляционной изменчивости по размеру, подобной описанной у валанжинских аммонитов юго-восточной Франции (Reboulet, 2001).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 12-05-00380 и Программы Президиума РАН №28.

#### Литература

Алифинов А.С. Аммонитовая шкала волжского яруса Западной Сибири и её палеонтологическое обоснование // Стратигр. Геол. корр. 2009. Т.17. №6. С.77-89.

Безносос Н.В., Митта В.В. Полиморфизм юрских аммонитов // Палеонт. журн. 1995. №2. С. 41-51.

Герасимов П.А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М.: Наука, 1969. 144 с.

Зуев Г.В., Несис К.Н. Кальмары (биология и промысел). М.: Пищевая промышленность, 1971. 360 с.

Иванов А.Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро- макро- и мегаконхов // Сб. науч. Тр. ЯГПИ им. Ушинского. 1975. Вып. 142. С. 5-57.

Киселев Д.Н. Сельцо-Воскресенское // в: Киселев Д.Н., и др. (ред.) Атлас геологических памятников Ярославской области. Ярославль: ЯГПУ, 2003. С.58-62.

Месежников М.С., Алексеев С.Н., Климова И.Г. и др. О развитии некоторых *Craspeditidae* на рубеже юры и мела // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1983. Вып.555. С.103-125

Месежников М.С., Калачева Е.Д., Ротките Л.М. Описание аммонитов // Тр. МСК. 1989. Т.19. С.69-108.

Митта В.В. О внутривидовой изменчивости юрских аммонитов // Палеонт. Журнал. 1990. №1. С. 49-54.

Митта В.В. Поздневолжские *Kachpurites* *Spath* (*Craspeditidae*, *Ammonoidea*) Русской платформы // Палеонт. журн. 2010. №6. С.25-33.

Нигматуллин Ч.М. О дискретных адаптивных нормах головоногих моллюсков на примере гигантского кальмара-дозидикуса *Dosidicus gigas* (Ommastrephidae) Восточной Пацифики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания. М.: ПИН РАН, 2012. С.42-44.

Abbink O.A., Callomon J.H., Riding J.B. et al Biostratigraphy of Jurassic-Cretaceous boundary strata in the Terschelling Basin, the Netherlands // Proc. Yorkshire Geol. Soc. 2001. V.53. Pt.4. P.275-302.

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 // Mem. Canad. Soc. Petrol. Geol. 1982. no.8. P.349-369.

Cope J.C.W. The palaeontology and stratigraphy of the lower part of the Upper Kimmeridge Clay of Dorset // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.) 1967. V.15. P.1-79.

Cope J.C.W. The ammonite fauna and stratigraphy of the upper part of the Upper Kimmeridge Clay of Dorset // Palaeontology. 1978. V. 21. Pt. 3. P. 469-533.

Dzik J. Sexual dimorphism in the virgatitid ammonites // Paleopelagos Spec. Publ. 1994. no.1. P.129-141.

Kutek J. The Scythicus Zone (Middle Volgian) in Poland: its ammonites and biostratigraphic subdivisions // Acta geol. Polon. 1994. V. 44. no.1-2. P.1-33.

Makowski H. Problem of sexual dimorphism in ammonites // Paleont. Polonica. 1962. no.12. 92 p.

Reboulet S. Limiting factors on shell growth, mode of life and segregation of Valanginian ammonoid populations: evidence from adult-size variations // Geobios. 2001. Vol. 34. P.423-435.

Saunders W.B., Landman N.H. (Eds) Nautilus. The biology and paleobiology of a living fossil. Springer, 2010. 632 p.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Cretaceous Ammonoidea // Treatise of Invertebrate Paleontology. Pt. L. Mollusca 4. Revised. V. 4. Geol. Soc. Amer., Univ. Kansas. 1996. 362 p.