

УДК 56(116.2):564.53

© 1995 г. БЕЗНОСОВ Н. В., МИТТА В. В.

ПОЛИМОРФИЗМ ЮРСКИХ АММОНОИДЕЙ¹

Рассмотрен полиморфизм юрских аммоноидей. Выделяются бради- и тахиморфные и бради- и тахигеронтные раковины и половые диморфы. Определенные типы половых диморф характеризуют крупные таксоны.

На изменчивость раковин у юрских аммоноидей, предположительно интерпретируемую как проявление полового диморфизма, указывали еще М. де Бленвиль [7] и А. д'Орбиньи [13]. Специальные исследования этой проблеме посвятили Г. Маковский [11] и Дж. Калломон [8, 9], после публикаций которых проблема широко обсуждалась. В настоящее время наличие полового диморфизма у юрских аммоноидей широко принято, и в описательных монографиях многие морфы, виды или подроды смело относятся к самцам и самкам.

Реже обсуждаются другие формы стабильной внутривидовой изменчивости (тахи- и брадиморфия, тахи- и брадигеронтность). Им в последние десятилетия посвящены в основном отечественные публикации [3—6].

Целью сообщения является обсуждение типов полиморфизма раковин юрских аммоноидей и их возможная интерпретация. Излагаемые данные получены при изучении в основном среднеюрских и отчасти позднеюрских аммонитид Кавказа, Средней Азии и Центральной России.

Полиморфизм у юрских аммоноидей выражается в изменении многих признаков: размеров конечных раковин (или раковин, состоящих из одинакового количества оборотов), длины жилой камеры, формы устья, степени рассеченности лопастей и седел, стадийности развития скульптуры и др. (рис. 1). Отдельные признаки, отличающие морфы, обычно коррелятивно связаны друг с другом. При этом данная корреляция не всегда и не обязательно имеет характер обратной связи. При оценке значения полиморфных признаков также первостепенное значение приобретает характер их распределения — наличие или отсутствие переходных форм.

По характеру распределения признаков выделяются следующие три типа внутривидовых различий.

Бради- и тахиморфия. Изменчивость с нормальным распределением признаков, выражающаяся в варьировании скорости морфогенеза раковины. В результате при одинаковых размерах раковин крайние члены выборки несут признаки, свойственные обычно более ранним оборотам (брадиморфные) либо, напротив, более поздним стадиям развития (тахиморфные), чем у средних (нормоморфных) членов ряда изменчивости. Обычно проявляется в продолжительности той или иной стадии развития скульптуры. На выделение диморфных пар не влияет.

Бради- и тахигеронтность. Изменчивость, также характеризующаяся нормальным распределением признаков. Выражается в наличии изредка

¹ Содержание статьи было доложено на семинаре, посвященном полиморфизму у ископаемых организмов и проведенном Московским обществом испытателей природы совместно с Палеонтологическим институтом РАН.

встречающихся, резко отличающихся по размерам от остальных (нормогеронтных) вдвое-втрое меньших (с признаками конечных) раковин — тахигеронтных или во столько же раз больших — брадигеронтных. Вероятно, связана с патологией. Признаки диморфизма из-за единичности находок или по другой причине у бради- и тахигеронтных экземпляров не выявлены.

Половой диморфизм. Устойчивое бимодальное распределение признаков при отсутствии переходных форм взрослых раковин. Именно этот тип полиморфизма является наиболее распространенным, вызывает наибольший интерес при таксономических исследованиях и представляет собой предмет дальнейшего обсуждения.

У юрских аммонойд выделяются следующие типы половых диморфов (рис. 2).

1. Диморфы различаются размерами раковин². Такой тип указывается для *Phylloceratida* (*Juraphyllitidae*) и *Ammonitida* (*Perisphinctina*). Этот тип диморфизма является наиболее часто цитируемым, наиболее трудно доказуемым и, по-видимому, наименее распространенным в чистом виде. Обычно размеры раковин зависят от количества оборотов вкупе со степенью их объемлемости; при выделении диморфных пар чаще всего имеет значение и скульптура (*Ammonitina*, *Macrocephalitidae* [14]).

2. Диморфы отличаются формой сечения оборотов и коррелятивно связанными деталями скульптуры и степенью инволютности. Известны у некоторых *Dorsoplanitidae*, *Virgatitidae* и *Craspeditidae*, предки которых обладали более резко выраженным диморфизмом.

3. Диморфы отличаются только формой устья (коррелятивно струйчатостью нарастания и наклоном ребер). Известны среди *Phylloceratida* — *Holcophiloceratidae*, *Holcophiloceras zignodianum* (d'Orbigny) [1].

4. Диморфы различаются в основном размерами раковины и формой устья, иногда формой навивания жилой камеры. Макроконхи обладают устьем со слабыми боковыми выступами и вентральным ростром, конфигурация устьевого края повторяет ребристость и струи роста. Микроконхи обладают длинными боковыми выступами, направленными вперед, иногда слабо сходящимися. Следы выступов в сглаженной форме повторяют струи роста. Иногда возникает спиральная боковая полоса, отвечающая боковым выступам, т. е. последние по мере нарастания раковины включаются в состав ее боковой стенки. Также микроконхи нередко приобретают форму эллиптика. Такой тип диморфизма присущ большинству родов юрских *Harloceratina*. Диморфы на видовом уровне не отождествляются (за редким исключением по совместному нахождению) и обычно объединяются в составе подродов (*Oppelia* — *Oecotraustes*, *Oxycerites* — *Paroecotraustes*, *Lissoceras* — *Microlissoceras*, *Strigoceras* — *Cadomoceras*).

5. Диморфы отличаются размером раковины, формой устья, длиной жилой камеры и не всегда степенью развития скульптуры, рассеченностью лопастной линии. Макроконхи обладают устьем с прямыми краями, длинной жилой камерой, сильнее рассеченными лопастями и седлами, сильнее модифицирующейся в онтогенезе скульптурой. Боковые ушки возникают периодически и не включаются в стенку раковины, от которой отличаются скульптурой. Боковые ушки нередко расширяются на концах, которые сближаются, почти полностью закрывая устьевое отверстие, так что последнее образует Т-образную щель, и охватывают вентральную сторону предшествующего оборота. Диморфы этого типа широко представлены среди *Perisphinctina* (*Otoitidae*, *Stephanoceratidae*, *Parkinsoniidae*, *Perisphinctidae* и др.). На видовом уровне они не отождествляются и группируются обычно в подроды или роды.

6. Диморфы отличаются размером раковины, формой устья, рассеченностью лопастей и седел и формой навивания оборотов, вплоть до образования у макро-

² Не следует путать с выделением видов с крупнорослыми («мегаконхи» [2, 3]) и очень мелкими («миниконхи» [12]) раковинами, являющимся чисто условным и отражающим разнообразие жизненных форм аммонойд.


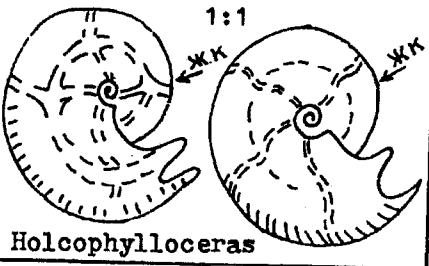
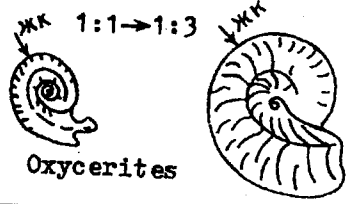
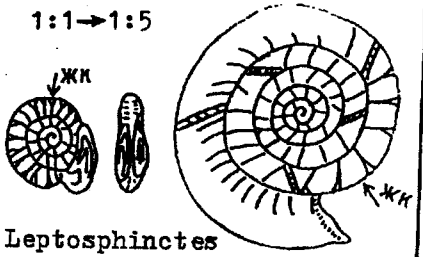
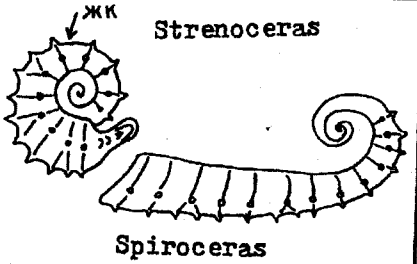
Различия диморф	Распределение по таксонам	Примечания и иллюстрации
В размерах раковин	Juraphyllitidae Perisphinctina	наиболее часто указываемый и наименее доказуемый тип диморфизма
В форме сечения, деталях скульптуры, степени инволютности	Virgatitidae Dorsoplanitidae Craspeditidae	 <p>1:1 Lomonossovella</p>
В форме устья	Holcophylloceratinae	 <p>1:1 Holcophylloceras</p>
В форме устья и размерах раковин, степени эволютности жилой камеры	Opeeliidae Strigoceratidae Lissoceratidae Naploceratidae	 <p>1:1 → 1:3 Oxycerites</p>
В форме устья, размерах раковин, развитии скульптуры, рассеченности лопастной линии, длине жилой камеры	Otoitidae Stephanoceratidae Kosmoceratidae Parkinsoniidae Reineckiidae Aspidoceratidae	 <p>1:1 → 1:5 Leptosphinctes</p>
В форме устья; одна из диморф приобретает гетероморфную раковину	Spiroceratidae	 <p>Strenoceras Spiroceras</p>

Рис. 2. Типы морфогенеза юрских аммонойд. Обозначения: жк — жилая камера. Стрелкой показано ее начало

конхов гетероморфных раковин. Диморфы этого типа представлены среди Perisphinctina (Spiroceratidae, Morphoceratidae, Tullitidae), рассматриваются как самостоятельные роды или подроды.

Из перечня различий диморф следует, что ни один из отдельно взятых

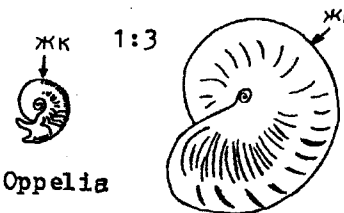
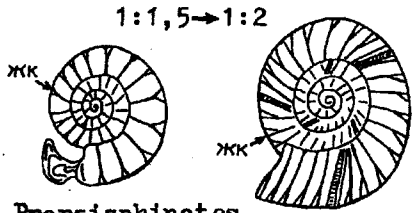
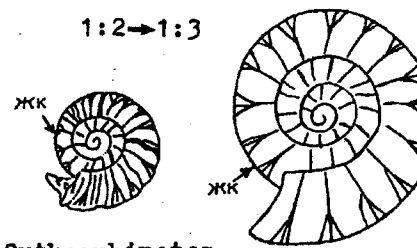
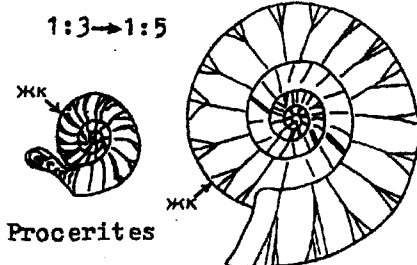
Особенности диморфных признаков	Иллюстрации и соотношения диморф
<p>выступы устьевого края врастают в раковину и фиксируются струйками роста и изменениями толщины стенки</p>	<p style="text-align: center;">1:3</p>  <p style="text-align: center;">Oppeia</p>
<p>следы боковых ушек микроконхов не наблюдаются</p>	<p style="text-align: center;">1:1,5 → 1:2</p>  <p style="text-align: center;">Prosisphinctes</p>
<p>следы боковых ушек микроконхов выражены пережимами, параболическими ребрами и бугорками на внутренних оборотах</p>	<p style="text-align: center;">1:2 → 1:3</p>  <p style="text-align: center;">Orthosphinctes</p>
<p>пережимы, следы боковых ушек в форме параболических ребер на внутренних оборотах микроконхов и макроконхов</p>	<p style="text-align: center;">1:3 → 1:5</p>  <p style="text-align: center;">Procerites</p>

Рис. 3. Развитие диморфных признаков в онтогенезе. Обозначения те же, что на рис. 2

признаков, включая размеры раковин, не является определяющим для выявления диморфизма. У разных групп амmonoидей диморфизм проявляется по-разному, хотя наиболее часто он выражен в различиях строения устья.

Нередко считается, что признаки диморфизма проявляются у раковин, достигших конечного размера. Однако они могут проявляться в онтогенезе на весьма ранних стадиях начиная с 3-го оборота. Естественно, что признаки, которые могут проявляться в онтогенезе, ограничены: размеры раковины, выступы устья, врастающие в стенку, стадийность развития скульптуры, степень рассеченности лопастной линии (рис. 3)— и могут также маскироваться нормальным развитием их в онтогенезе. Иное дело выступы периодических устоев, не врастающие в стенку раковины. Следы их в виде так называемых параболических ребер и бугорков могут наблюдаться в онтогенезе, начиная с разных стадий. При раннем

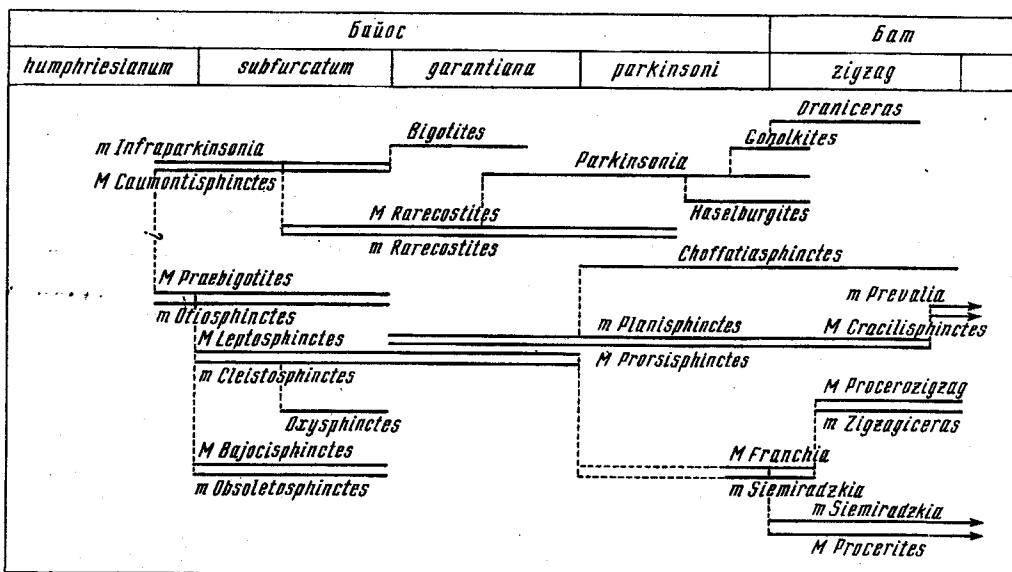


Рис. 4. Эволюция некоторых среднеюрских Perisphinctina

появлении парабол (3-й оборот) они присутствуют не только у микроконхов, но и у макроконхов (*Zigzagiceratinae*), при позднем появлении (конец фрагмента) — только у микроконхов.

По крупным таксонам аммоноидей диморфизм распределен крайне неравномерно.

У предковой группы всех юрских аммоноидей (отряда *Phylloceratidae*) четкий диморфизм установлен только у представителей рода *Holcophylloceras* (*Holcophylloceratinae*). Диморфизм только по размерам раковин устанавливается также для некоторых *Juraphyllitidae* [10].

У отряда *Litoceratida* диморфизм не известен, если не считать попыток волевого объединения некоторых видов тоарских *Pachylitoceras* в диморфные пары. Для представителей филлоцератид и литоцератид характерна крайне слабая внутривидовая изменчивость. Раковины как бы отлиты с одной матрицы. Вероятно, это можно связать с преобладанием среди них форм глубоководных и отчасти планктонных. Все случаи диморфизма, как установленные, так и предполагаемые, у этих отрядов относятся к боковым ветвям, адаптированным к более активной гидродинамической среде.

У наиболее древних *Ammonitida* (подотряд *Ammonitina*) диморфизм развит слабо и проявляется в основном в относительных размерах раковин. Устье с боковыми выступами начинает формироваться у семейства *Hildoceratidae*, дающего начало более позднему подотряду *Haploceratina*. Диморфизм наиболее характерен для двух подотрядов *Ammonitida*: у *Haploceratina* микроконхи несут боковые выступы, растущие в стенку раковины, у *Perisphinctina* — периодические боковые ушки.

Развитие диморфизма в филогенезе коротких цепей происходит неодинаково. У представителей подотряда *Haploceratina*, по крайней мере юрских, диморфизм является постоянным признаком, а формы его выражения достаточно стабильны и легко выводятся из предковых мономорфных раковин. У представителей подотряда *Perisphinctina* диморфизм может исчезать в коротких эволюционных рядах (*Parkinsoniidae*) (рис. 4) или существенно модифицироваться. Форма устья с боковыми ушками не выводится от предковых форм, а появляется как бы внезапно.

Вероятно, можно говорить об определенной корреляции между типами проявления диморфизма и типами аптихов.

Аптихи присущи таксонам, у которых диморфизм или не проявляется, или

проявляется только в размерах раковин (Lytocerotida и древние Ammonitina: Psiloceratidae, Arietidae, Liparoceratidae, Amaltheidae).

Диаптихи типа Cornaptychus, Lamellaptychus, Laevilamellaptychus и Punctaptychus присущи поздним Ammonitina с устьем, обладающим слабыми боковыми выступами (Hildoceratidae), и подотряду Harploceratina с микроконхами, имеющими устья с длинными боковыми выступами, врастающими в стенку раковин.

Диаптихи типа Granulaptychus, Praestiriaptychus и Laeviaptychus принадлежат Perisphinctina. Важно отметить, что перекрытия признаков по типам диморфизма и типам аптихов нет.

Различные типы диморфизма с микроконхами, обладающими устьем с боковыми выступами, тоже коррелируются с жизненными формами раковин. Боковые выступы, врастающие в стенку раковин, присущи преимущественно гладким и слабоскульптурированным оксиконам, эллиптикам и платиконам, т. е. традиционно рассматриваемым как пелагические формы. Периодические боковые ушки несут сильноскульптурированные серпентиконы и формы, переходные от серпентиконов к кадиконам, включая эксцентрические, с известными основаниями рассматриваемые как придонные обитатели мелководий.

Различные морфологические типы диморфизма, вероятно, могут иметь различную интерпретацию его биологической функции и принадлежности к тому или иному полу. Во всяком случае, единодушное отнесение макроконхов к самкам, а микроконхов к самцам вряд ли может быть поддержано, так как размер раковины не всегда отображал размер организма, а вопросов о функциональном значении различных форм устья больше, чем ответов на них.

Очевидно, что боковые выступы устья, врастающие в раковину и формируемые подобно ей передним краем и наружной поверхностью мантии, были относительно тела наружными и несли функцию опоры каких-то органов тела, выступавших за устье раковины. При одинаковых длине жилой камеры и размерах раковин, как у *Holcophylloceras*, организм с признаками микроконха по устью был крупнее. У *Harploceratina* относительная (в долях оборота) длина жилой камеры макро- и микроконхов примерно одинакова, но макро- и микроконхи существенно отличаются абсолютными размерами раковин (1 : 3). Длина боковых ушек у них может достигать 1/5 оборота, т. е. это приращение не компенсирует разницы в размерах. В то же время большая протяженность ушек, превышающая иногда половину длины жилой камеры, показывает, что значительная часть тела микроконхов находилась вне раковины и вряд ли в нее втягивалась.

Боковые ушки микроконхов *Perisphinctina* (рис. 5) по длине могли достигать 1/4 оборота, охватывать предшествующий оборот с боков почти полностью (при эволютных в целом раковинах), перекрывать устьевое отверстие, и резко отличаются по скульптуре от стенок раковины (скульптура боковых ушек *Perisphinctina* наиболее близка к струйчатой скульптуре аптихов, однако микроструктура ушек не исследована). Существенно также, что края наружных концов ушек могут выступать далеко за общий контур сечения раковин.

Для чего могли служить ушки подобного типа? Будучи поджаты концами к вентральной стороне предшествующего оборота, они не могли служить опорой для органов, размещаемых внутри раковины. Образую узкое, нередко щелевидное отверстие, они вряд ли могли служить постоянным обрамлением прижизненного устья.

Таким образом, алогизм боковых ушек *Perisphinctina* как элементов наружной раковины налицо. Альтернатива (ушки как элемент внутреннего скелета) кажется предпочтительней, но также вызывает вопросы. Хотя сходство с аптихами по скульптуре и окраске достаточно выражено, рассматривать их как элемент буккального аппарата вряд ли возможно, так как известны (хоть и не многочисленные) случаи нахождения аптихов в жилых камерах микроконхов с ушками (*Strenoceras*, *Normannites*).

Если боковые ушки были опорой для мускулатуры, то какой? У экземпляра *Otiosphinctes irganajensis* с хорошо развитыми ушками имеются на ядре жилой

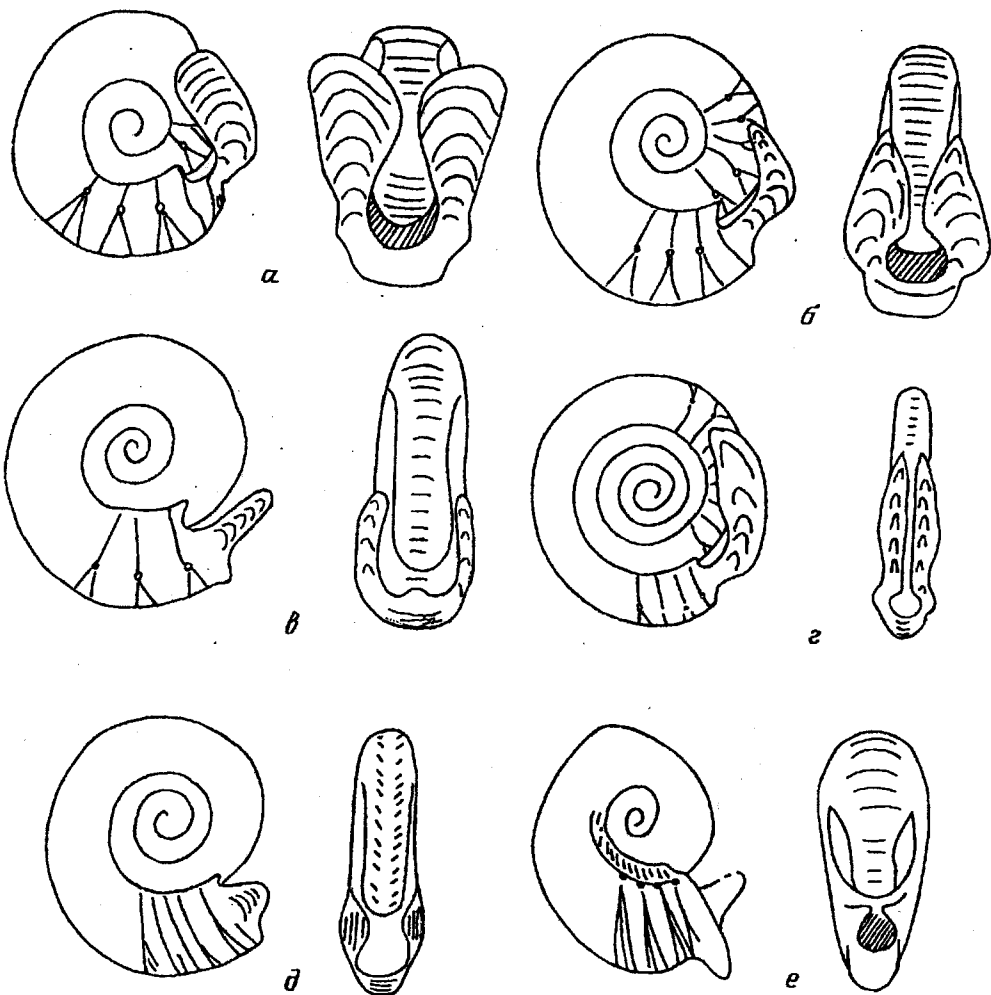


Рис. 5. Различная форма устьев микроконхов *Perisphinctina*: а — *Itinsaites* (ранний байос), б — *Normannites* (ранний байос), в — *Poryplectites* (поздний байос — бат), г — *Leptosphinctes*, *Praebigotites*, *Procerites* (поздний байос — бат), д — *Rarecostitex* (поздний байос), е — *Bullatimorphites* (средний — поздний бат)

камеры отпечатки ретракторов, приближенные к вентральной части боков, а обязательное вентральное расхождение ушек скорее всего служило отверстием для выхода воронки, т. е. опорные функции этих ушек могли относиться только к головной части тела.

В пользу внутреннего положения ушек микроконхов *Perisphinctina* косвенно может свидетельствовать и четко наблюдаемый факт значительно меньшего разнообразия раковин микроконхов по сравнению с параллелизуемыми макроконхами (если принять микроконхи за самцов, это противоречит известной закономерности, соответственно которой самки в отношении изменчивости более консервативны; при допущении наружного положения части тела микроконхового аммонита это противоречие может быть снято: микроконх представляет собой квазирудимент раковины, с одинаковой степенью вероятности могущий принадлежать как самцам, так и самкам).

Наконец, следует отметить, что при потере боковых ушек в ходе филогенеза наблюдается их редукция, а не обрыв от раковины, т. е. они не превращаются в самостоятельный элемент скелета.

Из изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Полиморфизм юрских аммоноидей выражается в трех основных типах внутривидовых различий: бради- и тахиморфии, бради- и тахигеронтности, половом диморфизме.

2. Диморфизм раковин широко распространен у юрских аммоноидей. Формы его проявления и выраженность различий диморфных пар весьма варьируют, но характерны для таксонов крупного ранга. В отрядах *Lytocerotida* и *Phyllocerotida* диморфизма нет или он проявляется в размерах и только у одного семейства филлоцератид в форме устья. В подотряде *Ammonitina* тоже диморфизма нет или он проявляется в размерах (у поздних *Niodocerotidae* — подобно диморфизму у потомков). В подотряде *Narloceratina* диморфизм почти постоянный, проявляется в размерах и образовании у микроконхов наружных боковых ушек, растающих в стенку раковины. В подотряде *Perisphinctina* диморфизм первичен, может исчезать в ходе филогенеза отдельных ветвей, проявляется в размерах раковины, длине жилой камеры и образовании у микроконхов внутренних боковых ушек, не растающих в стенку раковин.

3. Различия в форме проявления диморфизма, вероятно, отражали различные функции признаков диморф. Хотя по своей природе диморфизм в том виде, как он проявляется у юрских аммоноидей, может рассматриваться только как половой, отнесение диморф к определенному полу носит условный характер. Это отнесение может быть произведено при условии определения функций диморфных признаков.

4. Признание и принятие диморфизма порождает некоторые номенклатурные проблемы, впрочем, успешно решаемые. Не нужно только стремиться к обязательному объединению таксонов видового и родового ранга, при котором будут теряться их диагнозы, т. е. диморфизм должен отражаться и в номенклатуре. При этом в зависимости от степени проявления диморфизма возможны следующие варианты:

а) объединение на уровне видов с указанием морф в тех случаях, когда при отсутствии сохранившихся признаков диморф раковины становятся плохо различимыми (пример — *Rarecostites*, а также диморфы, различаемые только по размерам). Этот вариант применяется также в случаях, когда диморфные признаки не оказывают существенного влияния на диагноз таксонов видового и более высокого ранга (волжские *Virgatitidae*, *Dorsoplanitidae*, *Craspeditidae*);

б) группировки диморф в подроды и их объединение в составе одного рода в тех случаях, когда члены диморфных пар образуют параллельные эволюционные ряды. Однако при этом возникают некоторые затруднения, связанные с различным типом появления новых признаков у макро- и микроконхов в одной линии, а поскольку последние более консервативны, то соответственно один микроконховый подрод может приходиться на два макроконховых (*M Franchia*, *M Procerites*, *m Siemiradzka*), с сильной дивергенцией признаков внутри одной родовой группировки, в результате чего появляются многие подроды как *M*, так и *m*;

в) сохранение родов с одним из ведущих признаков диморф, т. е. обычно микроконховых родов, при отсутствии уверенной корреляции с макроконховым родом (*Stenoceras*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Безносков Н. В. Юрские аммониты Северного Кавказа и Крыма. Л.: ГОНТИ, 1958. 118 с.
2. Иванов А. Н. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов//Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. Вып. 2. С. 155.
3. Иванов А. Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов//Сб. науч. тр. Яросл. пед. ин-та. 1975. Вып. 142. С. 5—28.
4. Иванов А. Н. О колебаниях в скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой//Тр. 13-й и 14-й сессий Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л.: Наука, 1976. С. 25—36.
5. Митта В. В. О внутривидовой изменчивости волжских аммонитов//Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 49—54.

6. *Mumma B. B.* Аммониты и зональная стратиграфия средневожских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.
7. *Bleinvillie M. H. de.* Prôdrome d'une monographie des Ammonites. P., 1840. 31 p.
8. *Callomon J. H.* Sexual dimorphism in Jurassic ammonites//Trans. Leic. Lit. Philos. Soc. 1963. V. 57. P. 21—25.
9. *Callomon J. H.* Dimorphism in Jurassic ammonites: Some reflections//Internat. Union Geol. Sci. Ser. A. 1969. № 1. P. 111—121.
10. *Howarth M. K., Donovan D. T.* Ammonites of the Liassic family Juraphyllitidae in Britain//Palaeontology. 1964. V. 7. P. 286—305.
11. *Makowski H.* Problem of sexual dimorphism in ammonites//Paleontol. polon. 1962. № 12. P. 1—92.
12. *Matyia B. A.* Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites//Acta geol. polon. 1986. V. 36. № 1—3. P. 37—68.
13. *Orbigny A. d'.* Paleontologie française. Terrain jurassiques. V. 1. Cephalopodes. P., 1842—1851. 642 p.
14. *Thierry J.* Le genre Macrocephalites and Callovien inferieur (ammonites Jurassique moyen)//Mem. Geol. Univ. Dijon. 1978. V. 4. 490 p.

Всероссийский научно-исследовательский
геологоразведочный нефтяной институт

Поступила в редакцию
14.XII. 1993

Besnosov N. V., Mitta V. V.

POLYMORPHISM IN JURASSIC AMMONOIDEA

Polymorphism of Jurassic Ammonoidea is considered. Bradymorphic, tachymorphic, bradygerontic and tachygerontic shells and sexual dimorphs are established. Certain types of the latter characterize higher taxa.

Key words: Cephalopoda, Ammonoidea, Jurassic, pol. morphism.