

УДК 564.53:551.762.22(470.631)

## РОД SPIROCERAS (AMMONOIDEA) ИЗ ВЕРХНЕГО БАЙОСА СЕВЕРНОГО КАВКАЗА: ВНУТРИВИДОВЫЕ ГЕТЕРОХРОНИИ

© 2025 г. В. В. Митта<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, 162602 Россия

\*e-mail: mitta@paleo.ru

Поступила в редакцию 10.12.2024 г.

После доработки 19.12.2024 г.

Принята к публикации 26.12.2024 г.

В статье обсуждаются находки гетероморфных аммонитов рода *Spiroceras* (сем. Spiroceratidae) в верхнем байосе междуречья Кубани и Урупа (Карачаево-Черкесия). Для низов зоны *Parkinsoni* (фаунистический горизонт *sherstyukovi*) подтверждено наличие единственного вида *S. obliquocostatum* (Quenstedt); из верхов зоны *Niortense* (фаунистический горизонт *bispinatum*) впервые определены находки *S. obliquus* (Baugier et Sauzé). Наиболее богатый по количеству и сохранности материал (также из горизонта *bispinatum*) представлен видами *S. annulatum* (Deshayes) и *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé). Среди взрослых раковин последних двух видов отчетливо выделяются две размерные группировки, присущие как микроконхам, так и макроконхам. По-видимому, это классический случай внутриволюционной гетерохронии, выраженной в наличии нормогеронтных и тахигеронтных раковин.

**Ключевые слова:** гетероморфные аммониты, Spiroceratidae, средняя юра, верхний байос, гетерохронии, Карачаево-Черкесия

DOI: 10.31857/S0031031X25030072 EDN: EQTUIT

### ВВЕДЕНИЕ

Гетероморфные аммониты рода *Spiroceras* Quenstedt, 1856, являющегося типовым для семейства Spiroceratidae Hyatt, 1900, представляют собой монотипическое подсемейство Spiroceratinae Hyatt, 1900. Виды рода *Spiroceras* широко распространены в верхнем байосе Евразии, Африки, Северной и Южной Америки (Howarth, 2017); последние представители *Spiroceras* недавно были переопределены из нижнего бата Венгрии (Митта, 2017a; Galácz, 2019). Несмотря на двухвековую историю изучения (Deshayes, 1831; Baugier, Sauzé, 1843; Quenstedt, 1846; d'Orbigny, 1850; и др.), остается неизвестным происхождение этого рода. Не доказана пока и филогенетическая связь между *Spiroceras* и гетероморфами другого подсемейства сем. Spiroceratidae — Parapatoceratinae Buckman, 1926, распространенными в интервале верхний бат — средний келловей.

Приводимые ниже данные не решают этих вопросов систематики, но дополняют наши

представления о внутриволюционной изменчивости гетероморфных (и не только) аммонитов юры.

Оригиналы к статье хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка (ПИН РАН), колл. № 5546.

### МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И ВОЗРАСТ

Основной материал к работе собран в местонахождениях 17 и 4 на правом берегу р. Кыфар ниже станицы Сторожевая (Зеленчукский р-н Карачаево-Черкесской Республики, рис. 1) в период 2014–2024 гг. Дополнительные сборы раковин *Spiroceras* происходят из обнажения 30, расположенного на левом берегу р. Кыфар напротив местонахождения 17.

В обнажении 17 вскрываются глины темно-серые алевро-песчаные (видимая мощность составляет около 30 м), с прослоями и рассеянными в толще конкрециями алевролитов, относящиеся к фаунистическим горизонтам *Spiroceras bispinatum* и *Baculatoceras baculatum* подзоны *Baculatoceras baculatum* хронозоны *Strenoceras niortense* верхнего байоса. Аммониты

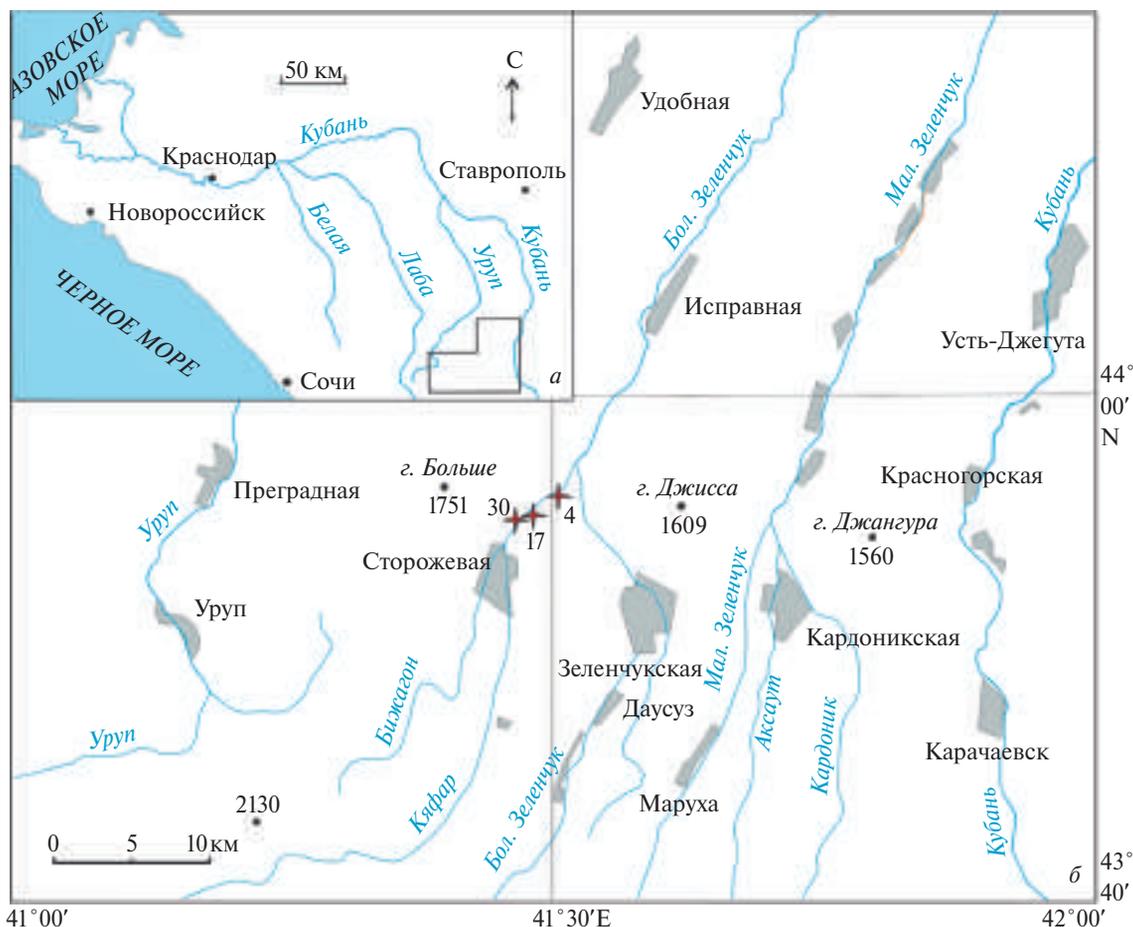


Рис. 1. Расположение местонахождений: а – общая схема, рамкой показан контур детальной карты; б – карта упомянутых обнажений (4, 17, 30).

рода *Spiroceras* приурочены здесь к нижней части разреза, фаунистическому горизонту *bispinatum* (рис. 2). Аналогичные породы представлены в местонахождении 30; верхи этого разреза по находкам аммонитов сопоставляются с низами разреза 17, т.е. тоже относятся к фаунистическому горизонту *bispinatum* (Mitta, 2021; Митта, 2024).

Местонахождения 17 и 30 являются уникальными по богатству, разнообразию и сохранности фоссилий. Кроме аммонитов, отсюда опубликованы важные находки челюстей цефалопод (Mitta, Schweigert, 2016; Мироненко, Митта, 2020; Митта, 2021; Митта, Мироненко, 2024); местонахождение 30 является типовым для нового вида белемнитов (Dzyuba et al., 2019). В дополнение, здесь были найдены хорошей сохранности остатки прибрежных растений – беннеттитовых, кейтониюевых и араукариевых (Naugolnykh, Mitta, 2023, 2024a, 2024b).

В обнажении 4 вскрываются аргиллиты темно-серые с редкими прослоями и линзами глинистого известняка и многочисленными сидеритовыми конкрециями, как рассеянными в толще, так и образующими прослой, мощностью около 5 м. По аммонитам это местонахождение относится к фаунистическому горизонту *Rarecostites sherstyukovi* подзоны *Rarecostites subarrietis* хронозоны *Parkinsonia parkinsoni* верхнего байоса (рис. 2). Из этого обнажения, кроме *Rarecostites sherstyukovi* Mitta [m] и *R. kyafarensis* Mitta [M] (Mitta, 2017b), был описан новый вид малоизученного, до того монотипического и известного по малочисленному материалу только из Западной Европы рода аммонитов *Patrulia* (Mitta, Sherstyukov, 2018)

Из указанных местонахождений изучены также фораминиферы, остракоды, спорово-пыльцевые комплексы, акритархи, диноцисты и прازیнофиты (Mitta и др., 2018, 2024).

Байосский	Ярус					Фаунистические горизонты и слои с фауной		
	Верхний	Польярус	Зона	Подзона	Parkinsoni	Bomfordi	Слои с <i>Parkinsonia pseudoplanulata</i> и <i>Lobosphinctes loczyi</i>	
						Densicosta	<i>Parkinsonia djanelidzei</i>	
						Subarietis	<i>Rarecostites subarietis</i>	
							<i>Rarecostites sherstyukovi</i>	
						Egori	<i>Djanaliparkinsonia egori</i>	
						Subgaranti	<i>Garantiana subgaranti</i>	
							Alanica	<i>Djanaliparkinsonia alanica</i>
						Niortense	Baculatatum	<i>Baculatoceras baculatatum</i>
								<i>Spiroceras bispinatum</i>
								<i>Baculatoceras praegarantianum</i>
						Rostovtsevi	<i>Orthogarantiana rostovtsevi</i>	
<i>Orthogarantiana graebensteini</i>								
<i>Cadomites lissajousi</i>								
Humilis	<i>Orthogarantiana humilis</i>							

Рис. 2. Биостратиграфические подразделения верхнего байоса басс. Кубани (по: Митта, 2024) и интервалы распространения аммонитов рода *Spiroceras*.

## МАТЕРИАЛ

В моей предыдущей публикации по аммонитам рода *Spiroceras* (Митта, 2017а) из обнажений р. Кяфар было описано четыре вида – *S. annulatum* (Deshayes), *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé), *S. aff. fourneti* Roman et Petouraud (все – из фаунистического горизонта *bispinatum* верхов зоны Niortense), и *S. obliquecostatum* (Quenstedt) (из фаунистического горизонта *sherstyukovi* низов зоны Parkinsoni).

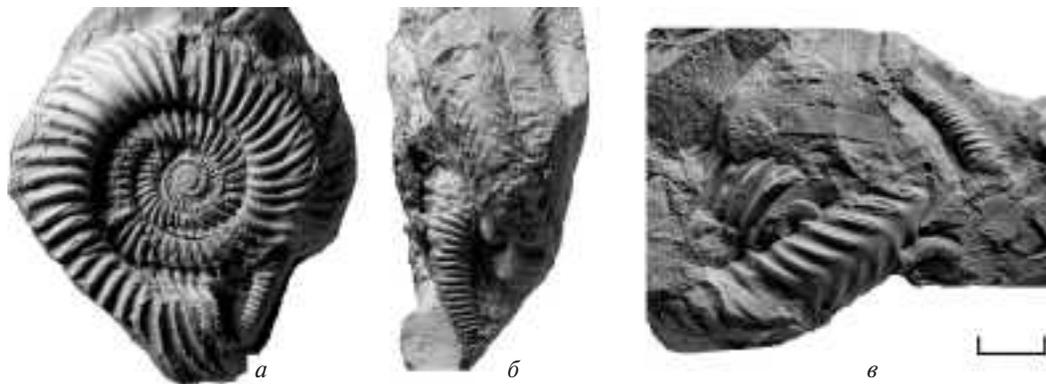
Сборы последних лет подтвердили первоначальные данные, что в низах зоны Parkinsoni на р. Кяфар (местонахождение 4) встречается единственный вид этого рода, *Spiroceras obliquecostatum*. В данной статье размещены (рис. 3) фотографии новых находок только из-за того, что этот вид редко встречается даже в Западной Европе, откуда был первоначально описан; кроме того, раковины *S. obliquecostatum*, захороненные совместно с *Rarecostites sherstyukovi*, подтверждают его стратиграфическую приуроченность.

Новые находки в обнажении 17 выявили наличие еще одного морфотипа раковины *Spiroceras* (рис. 4). Сравнительно гораздо более густые ребра хорошо отличают эти раковины от определенных ранее из того же местонахождения видов. Из опубликованных таксонов эти аммониты наиболее близки к *S. obliquus*, описанному А. Баугье и М. Сауза из верхнего байоса Франции как *Toxoceras ? Obliquus* (Baugier, Sauzé, 1843, с. 10, табл. III, фиг. 17, 18).

Однако не эти данные, добавляющие мало нового к характеристике *Spiroceras* Северного Кавказа, стали стимулом к подготовке данной работы. В ходе препарирования и изучения как найденного ранее, так и нового материала были сделаны, на взгляд автора, важные наблюдения.

Находки микроконхов *Spiroceras* с устьем с сохранившимися боковыми ушками (что является бесспорным признаком достижения конечного размера жилой камеры и, видимо, половозрелости) со всей определенностью показали, что взрослые раковины (по крайней мере, циртоконы) незадолго до формирования ушек крючкообразно изгибаются (рис. 5). При этом в большинстве случаев на участке раковины, предшествующем устью с ушками, наблюдается сглаживание скульптуры, нередко в сочетании с увеличением межреберных промежутков.

Эти признаки (прежде всего образование “крючка”), судя как по нашему материалу, так и по опубликованным в работах предшеству-



**Рис. 3.** *Spiroceras obliquecostatum* (Quenstedt): *a, б* – в одной конкреции с *Rarecostites sherstyukovi* Mitta [m], экз. ПИН, № 5546/396: *a* – с вентральной стороны, *б* – сбоку; *в* – в конкреции с *Rarecostites* sp. [m], экз. ПИН, № 5546/397, сбоку; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, правый берег р. Кяфар ниже ст. Сторожевая, местонахождение 4; верхняя подсвита джангурской свиты; верхний байос, зона *Parkinsonia parkinsoni*, подзона *Parkinsonia subarrietis*, фаунистический горизонт *Rarecostites sherstyukovi*; сборы автора. Длина масштабной линейки 10 мм.



**Рис. 4.** *Spiroceras obliquus* (Baugier et Sauzé): *a* – живая камера не вполне взрослого экземпляра с устьем, экз. ПИН, № 5546/187, сбоку; *б* – фрагмент раковины, экз. ПИН, № 5546/419, вентролатеральный вид; Карачаево-Черкесия, Зеленчукский р-н, правый берег р. Кяфар ниже станицы Сторожевая, местонахождение 17; верхняя подсвита джангурской свиты; верхний байос, зона *Strenoceras niortense*, подзона *Vaculatoceras baculatum*, фаунистический горизонт *Spiroceras bispinatum*; сборы автора. Длина масштабной линейки 10 мм.

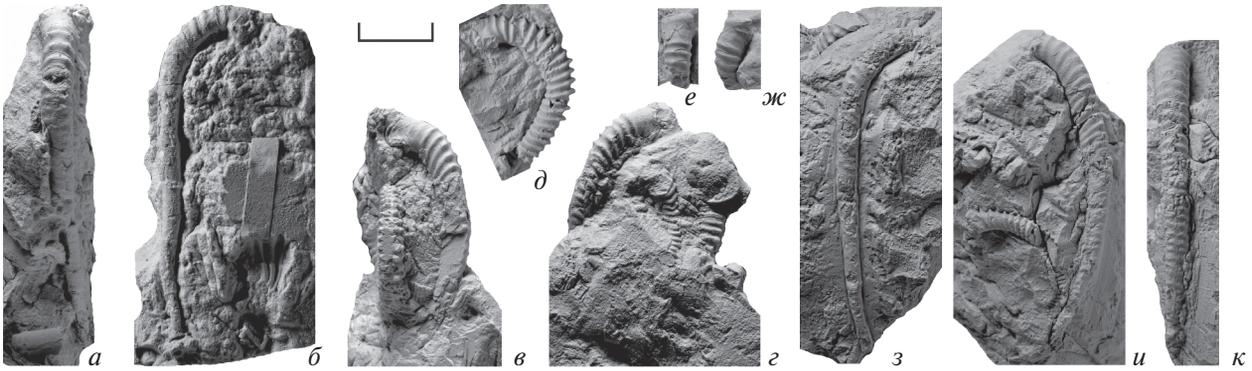
ющих исследователей изображениям, верны и для макроконхов, достигших конечного размера (см., напр., Dietl, 1978, табл. 6, фиг. 1–3).

Пересмотр всего накопившегося материала по северокавказским *Spiroceras annulatum* (Deshayes) и *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé) показал, что взрослые раковины как микроконхов, так и макроконхов этих видов, найденные в одном и том же фаунистическом горизонте одного местонахождения (а зачастую происходящие из одного прослоя конкреций), представлены двумя размерными группами.

На рис. 5 представлены микроконхи *Spiroceras*, в большинстве своем взрослые раковины с сохранившимися ушками (*a–ж*); и несколько раковин (*з–к*) с обломанными или же, с учетом небольшой длины “крючка”, еще без ушек. Замеры высоты оборота<sup>1</sup> непосредственно в конце “крючка” показали, что она варьирует от 3.7 до 4.5 мм (среднее значение 4.1). Визуально гораздо меньшие по размерам раковины двух микроконхов с ушками (рис. 6, *a–в*) и третьего с хорошо сформированным крючком, но обломанным устьем (рис. 6, *г*) имеют конечную высоту оборота от 2.6 до 3.1 мм (среднее значение 2.85).

Передние части макроконхов обычного конечного размера с вполне сформированным “крючком” и полностью или частично сохранившимся простым устьем показаны на рис. 7. Конечная высота оборота у этих экземпляров варьирует от 12 до 15.5 мм (среднее значение 13.75). В коллекции представлены также вполне взрослые по указанным выше признакам раковины

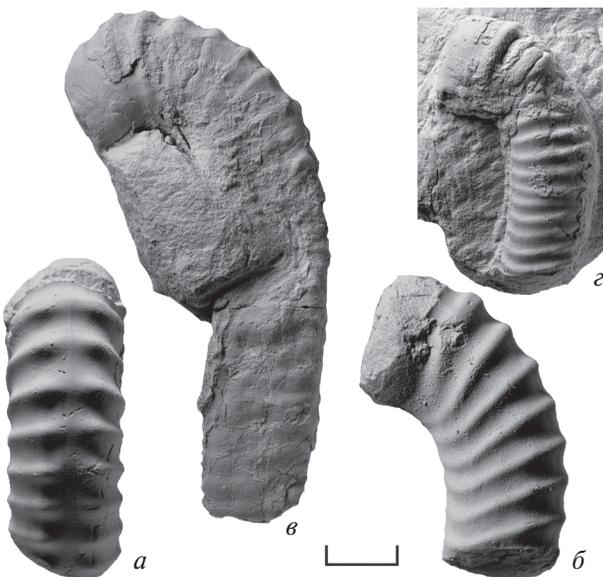
<sup>1</sup> Раковины обсуждаемых видов *Spiroceras* округлой формы, и ширина оборота очень незначительно отличается от его высоты.



**Рис. 5.** Нормогеронтные раковины микроконхов *Spiroceras*: *a–d* – *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé): *a, б* – экз. ПИН, № 5546/399 с вентральной стороны и сбоку; *в, г* – экз. ПИН, № 5546/400-1 сбоку; *д* – экз. ПИН, № 5546/109-1 сбоку; *е–ж* – *S. annulatum* (Deshayes): *е, ж* – экз. ПИН, № 5546/116 с вентральной стороны и сбоку; *з* – экз. ПИН, № 5546/105 сбоку; *и, к* – экз. ПИН, № 5546/106 сбоку и с вентральной стороны; местонахождение и возраст те же, что и на рис. 4; сборки автора. Длина масштабной линейки 10 мм.



**Рис. 6.** Тахигеронтные раковины микроконхов *Spiroceras bispinatum* (Baugier et Sauzé): *a, б* – экз. ПИН, № 5546/402 сбоку; *в* – экз. ПИН, № 5546/403 сбоку; *г* – экз. ПИН, № 5546/401 сбоку; местонахождение и возраст те же, что и на рис. 4; сборки автора. Длина масштабной линейки 10 мм.

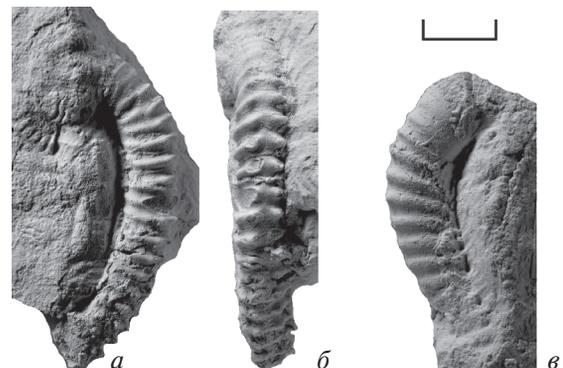


**Рис. 7.** Нормогеронтные раковины макроконхов *Spiroceras*: *a–в* – *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé): *a, б* – экз. ПИН, № 5546/416 с вентральной стороны и сбоку; *в* – экз. ПИН, № 5546/143 сбоку; *г* – *S. annulatum* (Deshayes), экз. ПИН, № 5546/157 сбоку; местонахождение и возраст те же, что и на рис. 4; сборки автора. Длина масштабной линейки 10 мм.

макроконхов гораздо меньшего размера (рис. 8), с конечной высотой оборота 7–8 мм (среднее значение 7.5).

Измерения высоты раковин *Spiroceras* из местонахождения 17 р. Кяфар приведены в табл. 1.

Размерные различия макроконхов *Spiroceras* хорошо проиллюстрированы Г. Дитлем на примере *S. annulatum* (Dietl, 1978, табл. 6); где приведены фотографии явно взрослых раковин макроконхов среднего размера со сформированным “крючком”, с полностью или частично сохранившимся устьем, с высотой оборота близ устья, близкой к 10.6 мм (там же, фиг. 1) и 17 мм (там же, фиг. 2с). Дитлем приведены фотографии голотипа (по монотипии) *S. annulatum* (там же, фиг. 3а), где явно видно сглаживание скульптуры в приустьевой области ( $B \sim 6.8$  мм), заканчивающейся простым устьем. Впрочем, это



**Рис. 8.** Тахигеронтные раковины макроконхов *Spiroceras bispinatum* (Baugier et Sauzé): *a, б* – экз. ПИН, № 5546/417 сбоку и с вентральной стороны; *в* – экз. ПИН, № 5546/418 сбоку; местонахождение и возраст те же, что и на рис. 4; сборки автора. Длина масштабной линейки 10 мм.

**Таблица 1.** Размерная дифференциация взрослых раковин микроконхов [m] и макроконхов [M] северокавказских Spiroceras по высоте оборота (B)

№ образца	B	Таксон	Ссылка	Устьевой край	Примечание
5546/109-1	4.5	<i>S. bispinatum</i> [m]	рис. 4, <i>д</i>	с ушками	нормогеронт
5546/106	4.3	<i>S. annulatum</i> [m]	рис. 4, <i>и, к</i>	не сохранился	нормогеронт
5546/116	4.3	<i>S. annulatum</i> [m]	рис. 4, <i>е, ж</i>	с ушками	нормогеронт
5546/400-1	3.7	<i>S. bispinatum</i> [m]	рис. 4, <i>в, з</i>	с ушками	нормогеронт
5546/399	3.7	<i>S. bispinatum</i> [m]	рис. 4, <i>а, б</i>	с ушками	нормогеронт
5546/105	3.7	<i>S. annulatum</i> [m]	рис. 4, <i>з</i>	не сохранился	нормогеронт
5546/403	3.1	<i>S. bispinatum</i> [m]	рис. 5, <i>в</i>	с ушками	тахигеронт
5546/402	2.8	<i>S. bispinatum</i> [m]	рис. 5, <i>а, б</i>	с ушками	тахигеронт
5546/401	2.6	<i>S. bispinatum</i> [m]	рис. 5, <i>г</i>	с ушками	тахигеронт
5546/416	15.5	<i>S. bispinatum</i> [M]	рис. 6, <i>а, б</i>	не сохранился	нормогеронт
5546/143	14	<i>S. bispinatum</i> [M]	рис. 6, <i>в</i>	простой	нормогеронт
5546/157	12	<i>S. annulatum</i> [M]	рис. 6, <i>г</i>	не сохранился	нормогеронт
5546/418	8	<i>S. bispinatum</i> [M]	рис. 7, <i>в</i>	простой	тахигеронт
5546/417	7	<i>S. bispinatum</i> [M]	рис. 7, <i>а, б</i>	простой	тахигеронт

сглаживание, пусть и не столь явно, заметно и на первой зарисовке голотипа вида М. фон Дехи (Deshayes, 1831, табл. 6, фиг. 5). Дитль принял голотип *S. annulatum* за фрагмент жилой камеры молодого экземпляра – “Wohnkammer Fragment einer Jugendwindung” (Dietl, 1978, с. 86), однако по всем признакам это взрослая раковина макроконха, отличающаяся только малыми размерами. Все три указанных экземпляра происходят из верхнего байоса одного района, близ г. Байе (Франция, деп. Кальвадос).

Другой хорошей иллюстрацией к размерной дисперсности Spiroceras являются данные Ф.А. Квенштедта. Этим исследователем, кроме мелко- и среднеразмерных раковин представителей этого рода, изображена гигантская раковина (Quenstedt, 1887, табл. 70, фиг. 12), длина сохранившейся передней части которой (без сформированного “крючка”, но с отчетливо прорисованным простым устьем) составляет 31 см. Ранее им же был изображен фрагмент другой раковины длиной 27 см – к сожалению, уже без сохранившегося устьевого края (Quenstedt, 1858, табл. 72, фиг. 4). Оба экземпляра происходят из верхнего байоса одного местонахождения, близ коммуны Энинген-унтер-Ахальм (Германия, Баден-Вюртемберг).

К сожалению, трудно однозначно сказать, с каких конкретно стратиграфических уровней

происходит большинство описанных в XIX в. Spiroceras. В случае с северокавказскими представителями этого рода проще – все экземпляры, приведенные здесь на рис. 5–8, происходят из конкреций, найденных в одном прослое и, соответственно, на одном стратиграфическом уровне.

#### ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Случаи размерной дифференциации как взрослых самок, так и самцов, наблюдаются и в популяциях современных головоногих – в частности, у крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Steenstrup, 1855). По данным советских малакологов, у моллюсков этого вида “Мелкие самки впервые созревают при длине 17 см и имеют предельные размеры 30 см, крупные созревают при длине 30–35 см и имеют предельные размеры 60–65 см” (Зуев и др., 1985, с. 112–113). Г.В. Зуев с соавторами приходят к выводу, что “в соответствии с бимодальным распределением общих размеров половозрелые самки крылорукого кальмара северо-восточной тропической популяции представлены двумя группами – мелкой и крупной, различия между которыми обусловлены разными темпами их полового развития” (там же, с. 111). Напротив, взрослые самцы этого вида, по данным цитируемых авторов, образуют единую размерную группу – их длина

варьирует от 12 до 28 см, составляя в среднем 20.5 см.

У кальмара *Sthenoteuthis oualaniensis* (Lesson, 1830), согласно Зуеву с соавторами, выборки как самок, так и самцов дифференцированы по размерам на две группы. Средняя длина мелких самок близка к 10 см, крупных — 19 см; мелкие половозрелые самцы достигают длины 8 см, крупные — 12–13 см. Исследователи отмечают, что все эти данные среднегодовые, и что у этого вида размерная структура репродуктивной части популяции сильно меняется в зависимости от времени года. В зимний период размерная дифференциация, как самок, так и самцов отчетливая, с преобладанием мелких форм; летом эти различия размываются, преобладают крупные формы.

Авторы приходят к выводу, что “с учетом внутривидовой динамики размножения и структуры дифференциацию половозрелых самок и самцов на две размерные группы можно рассматривать как следствие сезонной изменчивости условий и темпов развития и полового созревания кальмаров” (Зуев и др., 1985, с. 116).

Прочитанные данные по наличию в одной популяции конкретного вида современных головоногих рано и поздно созревающих форм с двумя размерными группировками как среди самцов, так и самок, хорошо коррелируют с приведенными выше данными по размерной дифференциации двух видов рода *Spiroceras*.

Сведения о наличии двух размерных группировок в одной популяции среди особей одного пола приводятся и по другим таксонам современных кальмаров — например, для рода *Loligo* (Coelho et al., 1994; Moreno et al., 1994; Guerra, Rocha, 1994), для разных акваторий.

Все обсуждаемые раковины *S. annulatum* (Deshayes) и *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé) найдены в одном прослое конкреций и, следовательно, абсолютно одновозрастны. Принадлежность находок каждого вида к одной его популяции, на взгляд автора, не может быть в данном случае подвергнута сомнению.

Среда обитания современных кальмаров — океан и открытое море; наши *Spiroceras* найдены совместно с разнообразными таксонами подотрядов *Lytocerotina* и *Phyllocerotina*, вполне обоснованно считающимися океаническими. Важно и другое — совпадение палеонтологических данных с данными по внутривидовой изменчивости современных цефалопод; есть основания полагать, что это не лишнее свидетельство в

пользу теории полового диморфизма аммонитов (микроконхи — самцы, макроконхи — самки).

Несколько десятилетий назад автором данной работы были опубликованы данные, полученные в результате изучения внутривидовой изменчивости аммонитов волжского яруса, зачастую собранных в одном узком стратиграфическом интервале, и относящихся к семействам *Virgatitidae*, *Dorsoplanitidae* и *Craspeditidae* (Митта, 1990, 1993; Безносков, Митта, 1995). В этих публикациях для обозначения трех размерных группировок внутри одного вида были использованы термины<sup>2</sup> Л. Тейсейра (Teisseyre, 1889) — тахигеронтные (нечасто встречающиеся, с взрослыми признаками при небольших размерах), нормогеронтные (наиболее частые, среднеразмерные) и брадигеронтные (крайне редкие, достигающие особо крупных размеров) раковины. На нашем материале по роду *Spiroceras* достаточно четко выделяются тахигеронтные и нормогеронтные раковины (табл. 1); к брадигеронтным относятся упомянутые выше раковины из работ Квенштедта.

\*\*\*

В полевых работах на обнажениях р. Кяфар на протяжении ряда лет принимали участие О. Нагель (O. Nagel, Радеберг, Германия), Ш. Гребенштайн (S. Gräbenstein, Бодельсхаузен, Германия), В. Пиркль (V. Pirkel, Герлинген, Германия) и многие другие мои друзья и коллеги. В.В. Косов и А.В. Ступаченко (оба — Москва) превосходно отпрепарировали некоторые изображенные в статье аммониты. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН РАН). С.В. Николаева (ПИН РАН) рекомендовала некоторые работы по современным головоногим. Автор глубоко благодарен всем, кто способствовал подготовке этой работы.

Посвящаю эту работу памяти одного из первых моих учителей, проф. А.Н. Иванова (1910–1991), благодаря которому еще в начале своей научной деятельности я стал воспринимать аммониты не только как руководящие окаменелости для нужд биостратиграфии, но и как некогда живые организмы.

<sup>2</sup> Эти термины употребляются специалистами по аммонитам крайне редко, не использованы они и в недавнем обзоре по внутривидовой изменчивости аммоноидей (De Vaets et al., 2015). Однако в монографии по гетерохрониям Д.Н. Киселев (2023) убедительно показал обоснованность их применения.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Палеонтологического института им. А.А. Борисяка Российской академии наук. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков Н.В., Митта В.В. Полимофизм юрских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 41–50.
- Зувев Г.В., Нигматуллин Ч.М., Никольский В.Н. Нектонные океанические кальмары. М.: Агропромиздат, 1985. 224 с.
- Киселев Д.Н. Номенклатура и классификация гетерохроний // Тр. Геол. ин-та РАН. 2023. Вып. 629. 260 с.
- Мироненко А.А., Митта В.В. О новых находках челюстей цефалопод в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) // Палеонтол. журн. 2020. № 5. С. 38–48.
- Митта В.В. О внутривидовой изменчивости волжских аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 49–54.
- Митта В.В. Аммониты и зональная стратиграфия средневожских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.
- Митта В.В. Род Spiroceras (Spiroceraidae, Ammonoidea) в верхнем байосе Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017а. № 2. С. 26–34.
- Митта В.В. О некоторых Rarecostites (Parkinsoniidae, Ammonoidea) зоны Parkinsoni верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2017б. № 5. С. 13–26.
- Митта В.В. Необычайно крупная нижняя челюсть Lutoceraoidea из верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2021. № 2. С. 29–32.
- Митта В.В. Надсемейство Perisphinctoidea (Ammonoidea) в байосе – нижнем бате бассейна Кубани (Северный Кавказ) // Палеонтол. журн. 2024. № 1. С. 51–63.
- Митта В.В., Глинских Л.А., Савельева Ю.Н., Шурекова О.В. Микрофауна, палиноморфы и биостратиграфия зоны Strepsoceras niortense верхнего байоса (средняя юра) бассейна реки Кубань, Северный Кавказ // Стратигр. Геол. корреляция. 2024. Т. 32. № 2. С. 26–47.
- Митта В.В., Мироненко А.А. Необычайно крупная верхняя челюсть Lutoceraoidea из верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 2024. № 4. С. 65–73.
- Митта В.В., Савельева Ю.Н., Федорова А.А., Шурекова О.В. Аммониты, микрофауна и палиноморфы нижней части зоны Parkinsoni верхнего байоса бассейна р. Большой Зеленчук, Северный Кавказ // Стратигр. Геол. корреляция. 2018. Т. 26. № 5. С. 49–67.
- Baugier A., Sauzé M. Notice sur quelques coquilles de la famille des Ammonidées // Mém. Soc. Statistique. 1843. 16 p.
- Coelho M.L., Quintela J., Bettencourt V. et al. Population structure, maturation patterns and fecundity of the squid *Loligo vulgaris* from southern Portugal // Fisheries Research. 1994. V. 21. Iss. 1–2. P. 87–102.
- De Baets K., Bert D., Hoffmann R. et al. Chapter 9. Ammonoid intraspecific variability // Ammonoid Paleobiology: from Anatomy to Ecology / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht etc.: Springer, 2015. P. 369–438 (Topics in Geobiology. № 43).
- Deshayes M.G.P. Description de coquilles caractéristiques des terrains. P.: Levrault, 1831. 264 p.
- Dietl G. Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, Ökologie) // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. 1978. № 33. 76 s.
- Dzyuba O.S., Mitta V.V., Sherstyukov M.P. Dicoelidid bennettitids from the Caucasian margin of the Tethys: new data from the Upper Bajocian–Lower Bathonian of Karachay-Cherkessia, southwest Russia // Bull. Geosci. 2019. V. 94. № 4. P. 409–424.
- Galácz A. Rare and new Late Bathonian (Middle Jurassic) ammonites from Menta Kumeta, western Sicily // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2019. Bd 291. H. 3. P. 231–252.
- Guerra A., Rocha F. The life history of *Loligo vulgaris* and *Loligo forbesi* (Cephalopoda: Loliginidae) in Galician waters (NW Spain) // Fisheries Research. 1994. V. 21. Iss. 1–2. P. 43–69.
- Howarth M.K. Systematic descriptions of the Stephanoceraoidea and Spiroceraoidea // Treatise Online Nr. 84. Pt L, revised. Vol. 3B. Chapt. 6. Paleontol. Inst. Univ. Kansas, 2017. 101 p.
- Mitta V.V. Ammonites and stratigraphy of the Upper Bajocian *Strepsoceras niortense* Zone in the interfluvium between the Kuban and Urup rivers (Northern Caucasus) // Paleontol. J. 2021. V. 55. № 12. P. 1458–1475.
- Mitta V.V., Schweigert G. A new morphotype of lower jaw associated with *Calliphylloceras* (Cephalopoda: Ammonoidea) from the Middle Jurassic of the Northern Caucasus // Paläontol. Z. 2016. V. 90. № 2. P. 293–297.
- Mitta V.V., Sherstyukov M.P. First record of *Patrulia* (Ammonoidea: Stephanoceraoidea) in the Upper Bajocian of the Northern Caucasus, Russia // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2018. Bd 288. H. 3. P. 251–254.
- Moreno A., da Cunha M.M., Pereira J.M.F. Population biology of veined squid (*Loligo forbesi*) and European squid (*Loligo vulgaris*) from the Portuguese coast // Fisheries Research. 1994. V. 21. Iss. 1–2. P. 71–86.
- Naugolnykh S.V., Mitta V.V. A discovery of the reproductive organ of bennettitalean affinity from the Middle Jurassic

of Northern Caucasus, Russia // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2023. Bd 308. H. 1. P. 33–43.

*Naugolnykh S.V., Mitta V.V.* A first record of possible caytonian pteridosperms from the Upper Bajocian (Middle Jurassic) of Northern Caucasus, Russia // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2024a. Bd 310. H. 2. P. 133–146.

*Naugolnykh S.V., Mitta V.V.* Fossil conifers from the Middle Jurassic of Northern Caucasus, Russia: female and male cones, leafy shoots and anatomically preserved wood // N. Jb. Geol. Paläontol. Abh. 2024b. Bd 312. H. 2. P. 117–131.

*Orbigny A. d'.* Paléontologie française. Terrain jurassiques. V. 1. Cephalopodes. P.: Masson, 1842–1851. 642 p.

*Quenstedt F.A.* Petrefaktenkunde Deutschlands. 1. Cephalopoden. Tübingen: Fues, 1845–1849. IV + 580 s.

*Quenstedt F.A.* Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Bd II. Der Braune Jura. Stuttgart: Schweizerbart, 1887. S. 441–815.

*Teisseyre L.* Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. 1889. Bd 3. S. 570–643.

## The Genus *Spiroceras* (Ammonoidea) from the Upper Bajocian of the Northern Caucasus: Intraspecific Heterochronies

V. V. Mitta<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

<sup>2</sup>*Cherepovets State University, Cherepovets, 162602 Russia*

This paper discusses records of heteromorphic ammonites of the genus *Spiroceras* (family Spiroceratidae) in the Upper Bajocian of the interfluvium of the Kuban and Urup rivers (Karachay-Cherkessia). The presence of a single species, *S. obliquecostatum* (Quenstedt), has been confirmed for the lower part of the Parkinsoni Zone (*sherstyukovi* faunal horizon). *S. obliquus* (Baugier et Sauzé) is identified for the first time from the upper part of the Niortense Zone (*bispinatum* faunal horizon). The most abundant and well-preserved material (also from the *bispinatum* horizon) consists of the species *S. annulatum* (Deshayes) and *S. bispinatum* (Baugier et Sauzé). Among the adult shells of these two species, two size groups are clearly distinguished, characteristic of both microconchs and macroconchs. Apparently, this is a classic case of intrapopulation heterochrony, expressed in the presence of normogerontic and tachygerontic shells.

**Keywords:** heteromorphic ammonites, Spiroceratidae, Middle Jurassic, Upper Bajocian, heterochronies, Karachay-Cherkessia