

# О ПРИМЕНЕНИИ БИОМЕТРИИ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ ОНТОГЕНЕЗОВ РОСТРОВ БЕЛЕМНИТОВ РОДА *hibolithes* MONTFORT, 1808 И РЕШЕНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ

А.П. Ипполитов

Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова  
ippolitov.ap@gmail.com

**Введение.** В настоящее время не существует единой схемы описания для описания ростров белемнитов веретенной формы. Данная работа ставит целью, во-первых, предварительную оценку возможности использования биометрического подхода для изучения онтогенеза ростров рода *Hibolithes* и использования системы измерений для решения систематических задач, во-вторых, выявление особенностей онтогенезов у юрских представителей *Hibolithes*, как частных, относящихся к отдельным видам, так и общих. Автор выражает благодарность М. А. Рогову за помощь при сборе фактического материала и определении возраста вмещающих пород и И. С. Барскову за ряд ценных замечаний и исправлений, внесенных в рукопись.

**Материал.** Изучались ростры белемнитов, собранные автором в разрезах Дубки (Саратовская обл., верхний келловей, зона *Q. lamberti* – нижний оксфорд, зона *mariae*) Змеинка (Рязанская обл., средний-верхний келловей, зоны *E. coronatum* – *P. athleta*),

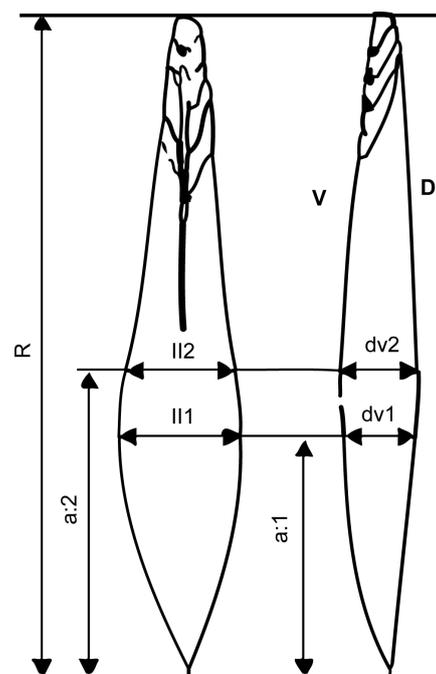


Рис. 1. Схема измерений ростров *Hibolithes*

Дядьково (Рязанская обл., средний келловей), Городище (Ульяновская обл., нижневолжский подъярус, зона *I. pseudoscythica*, п / з о н а *tenuicostatum*, фаун. гор-т *A. neoburgense*), а также материалы коллекций П. А. Герасимова, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН (колл. № 5135), а также В. А. Густомесова (Государственный геологический музей им. В.

И. Вернадского), представленные сборами из многих местонахождений. Всего изучено 224 экземпляра, сохранность которых допускает проведение биометрических исследований по описанной ниже методике.

В результате изучения разнообразия представителей рода *Hibolithes* Montfort, 1808, происходящих из средне- и верхнеюрских отложений Русской платформы, нами было установлено наличие 15 видов и морф, относящиеся к 3 под родам. В настоящей работе мы не будем обсуждать вопросы систематики данной группы, и ограничимся приведением списка установленных видов. Он включает:

*H. (Hibolithes) hastatus* (Blainville, 1827), *H. (H.) subhastatus* (Zieten, 1827), *H. (H.) girardoti* Loriol, 1902, *H. (H.) shimanskyi* Gustomesov, 1976, *H. (H.) nebulosus* sp. n., *H. (H.) sp. A* и *H. (H.) sp. B*, *H. (Hemihibolithes) ivanovi* Gustomesov, 1976, *H. (H.) mniovnikensis* Gerasimov in litt., *H. (H.) sangensis* (Boden, 1911), *H. (H.) ex. gr. semisulcatus* (Muenster, 1830),

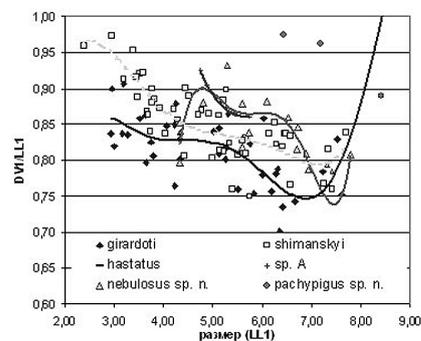


Рис. 2. Онтогенетические изменения степени сжатия  $dv1/ll1$  у келловейских *Hibolithes*. Аппроксимационные кривые — графики полиномиальных функций.

В настоящей работе мы не будем обсуждать вопросы систематики данной группы, и ограничимся приведением списка установленных видов. Он включает:

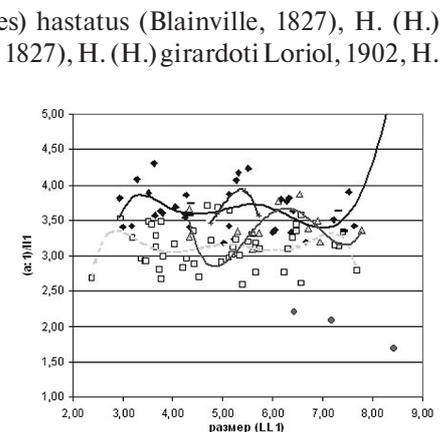


Рис. 3. Онтогенетические изменения латерального удлинения ростра  $a:1/ll1$  у келловейских *Hibolithes*. Условные обозначения см. рис. 2

*H. (H.) zitteli* (Sintzow, 1877), *H. (H.) pachypygus* sp. n., *H. (H.) trapezoides* n. sp., *H. (Suebibelus) surensis* Gerasimov in litt.

**Методы.** Для ростров хиболитов с помощью штангенциркуля с ценой деления нониуса 0,02 мм были измерены следующие параметры (рис. 1):

R — длина сохранившейся части ростра

l11 — максимальный латеральный диаметр

dv1 — дорзовентральный диаметр в сечении максимального латерального диаметра

l12 — максимальный дорзовентральный диаметр

dv2 — латеральный диаметр в сечении максимального дорзовентрального диаметра

a:1 — расстояние от конца ростра до сечения

максимального латерального диаметра

a:2 — расстояние от конца ростра до сечения максимального дорзовентрального диаметра

Точность измерений для параметров R, a:1, a:2 несколько ниже остальных и составляет 0,1 мм.

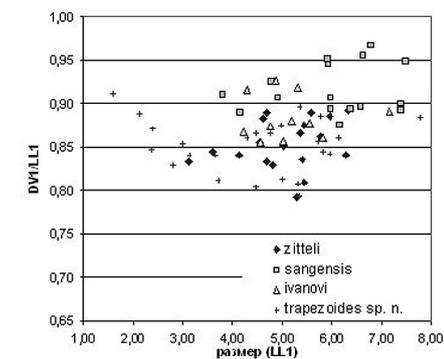


Рис. 4. Онтогенетические изменения степени сжатия  $dv1/l11$  у преимущественно оксфордских *Hibolites*. Аппроксимационные кривые — графики полиномиальных функций.

Использовались следующие производные характеристики:

$dv1/l11$ ,

$dv2/l12$  — степень сжатия ростров в сечениях максимального латерального и дорзовентрального диаметров, соответственно. Речь идет о степени сжатия, то есть

латерального удлинения ростра ( $a:1/l11$ ) для ростров с у преимущественно оксфордских *Hibolites*. Условные обозначения см. рис. 4

представителей *Hibolites*, увеличение значений  $dv/l1$  отвечает уменьшению уплощенности.

( $a:1/l11$ ) и ( $a:2/dv2$ ) — удлинение заднего конца, латеральное и дорзовентральное, соответственно.

После предварительного определения, измере-

ния и рассмотрения полученных диаграмм из выборки были исключены aberrantные экземпляры (8 шт., или 3,57% от общего объема выборки).

Особенностью почти всех келловей-оксфордских ростров *Hibolites* Русской платформы является разрушение альвеолярной части, делающее невозможным изучение расположения сужения (шейки) в передней части ростра и параметров этого сечения, а также поперечного сечения в месте начала альвеолы. Эта же особенность сводит на нет использование длины ростра R и длины постальвеолярной части как общей характеристики размера, в качестве которой мы будем рассматривать значение максимального латерального диаметра (l11). По-видимому, латеральное расширение имеет существенно большее значение для балансировки ростра, чем дорзовентральное.

Промежуточные расчеты и построение графиков проводились с помощью программы MS Excel.

## Результаты

### Некоторые особенности онтогенетических изменений ростров

Отмечавшаяся выше особенность — разрушение переднего конца ростра делает невозможным проведение онтогенетических исследований степени сжатия  $dv/l1$  по описанной в литературе методике (Барсков, Вейс, 1992). На сагиттальных сечениях возможно изучение онтогенетических изменений параметров  $dv2$  и  $a:2$ . Изучение изменений l11 и  $a:1$  на поперечных сечениях затруднительно из-за изгиба апикальной линии к брюшной стороне. Поэтому основным способом выявления онтогенетических изменений основных параметров у *Hibolites* становится изучение этих параметров по выборкам, содержащим ростры различных размеров.

Результаты представлены на рис. 2-10. Как видно из рис. 2, у келловейских видов *H. (H.) girardoti*,

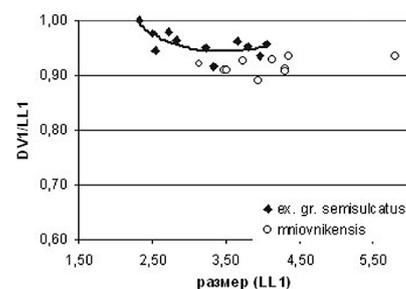


Рис. 6. Онтогенетические изменения степени сжатия  $dv1/l11$  у волжских *Hibolites*

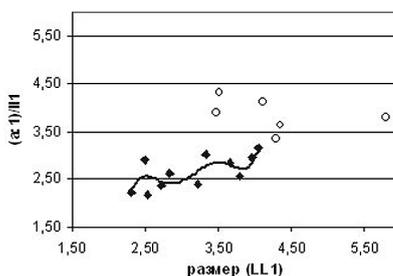


Рис. 7. Онтогенетические изменения латерального удлинения ( $a:1/l11$ ) у волжских *Hibolites*. Условные обозначения см. рис. 6

*H. (H.) shimanskyi* и *H. (H.) nebulosus* в онтогенезе несомненно устанавливается циклическое изменение степени сжатия на фоне общего снижения значений  $dv1/III$ . Количество циклов составляет до 2 у *H. (H.) girardoti* и *H. (H.) shimanskyi* при размере (III) от 3 до 7,5 мм. Самые мелкие ростры сжаты слабее, соотношение  $dv/II$  меняется от 0,82 до 0,97; у крупных ростров всех трех видов  $dv1/III$  составляет от 0,75 до 0,84 максимум. В онтогенезе видов – *H. (H.) sp. A* и *H. (Hemihabolites) rachuругus* – достоверно установлено наличие тренда к уменьшению параметра  $dv/II$ . Для нижневолжского *H. (H.) ex. gr. semisulcatus* (Muenster, 1830) можно четко говорить о постепенном уменьшении  $dv1/III$ .

Латеральное удлинение  $a1/III$  для *H. (H.) girardoti*, *H. (H.) shimanskyi* и *H. (H.) nebulosus* также меняется циклически, но определенного тренда не выявлено: удлинение и крупных, и мелких экземпляров примерно одинаково. Для *H. (H.) girardoti* и *H. (H.) shimanskyi* установлена прямая корреляция между степенью сжатия  $dv/II$  и латеральным удлинением  $a1/III$ : сравнение рис. 2 и 3 показывает, что перегибы графиков во всех случаях совпадают. Это также показано на рис. 8. Та же закономерность характерна и для нижневолжских *H. (Hemihabolites) ex. gr. semisulcatus* (рис. 9).

Для пары видов *H. (H.) girardoti* – *H. (H.) shimanskyi* почти точно (с незначительным сдвигом) совпадает положение максимумов и минимумов на графиках онтогенетических изменений  $dv1/III$  и  $(a:1)/III$ . Это может

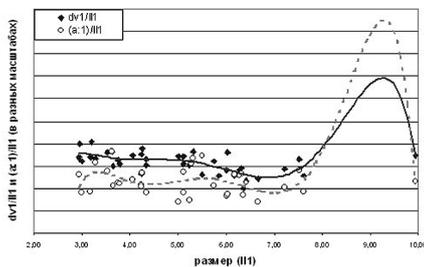


Рис. 8. Связь онтогенетических изменений  $dv1/III$  и  $(a:1)/III$  у *Hibolithes (H.) shimanskyi*

служить дополнительным доводом в пользу того, что данные «виды» представляют собой не что иное, как половые диморфы (см. статью Ипполитова, 2006 в наст. сборнике).

В онтогенезе *H. (H.) trapezoides* при  $III = 4$  мм наблюдается четкий переход от уменьшения значений степени сжатия  $dv/II$  к увеличению у более крупных ростров, а также постепенное слабое увеличение латерального удлинения  $a:1/III$ .

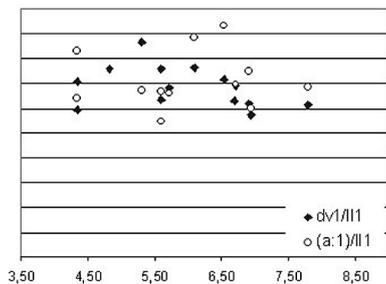


Рис. 9. Связь онтогенетических изменений  $dv1/III$  и  $(a:1)/III$  у *Hibolithes (Hemihabolites) ex. gr. semisulcatus*

Для видов подрода *Hemihabolites (H. (H.) sangensis*, *H. (H.) ex. gr. semisulcatus*) отмечается слабое и постепенное увеличение значений  $a:1/III$ .

Таким образом, у нескольких видов юрских *Hibolithes*, в онтогенезе установлена циклическая изменчивость степени сжатия и латерального удлинения. Биологическое значение этих изменений и корреляция их с циклами абиотической природы остается невыясненной. Можно предположить, что это связано с сезонными изменениями условий обитания, которые могут быть вызваны миграциями, сменой эволюционных особенностей животных, сменой характера воздействия абиотических факторов, либо с изменениями особенностей секреции мантии белемнитов. Возможно, подобная циклическая изменчивость имеет место и у представителей других родов белемнойды.

Направленные изменения формы роста в онтогенезе ранее обсуждались Густомесовым (1974), который, рассматривая скачкообразные изменения, объясняет их изменениями образа жизни. Циклическая изменчивость признаков ранее не отмечалась.

Форма поперечного сечения придонных животных может в определенной степени отражать образ жизни пелагических животных. Дорзовентрально сжатые ростры характерны для придонных (нектобентосных) форм, округлые ростры без выраженных уплощений – для нектонных мезопелагических видов, слабо связанных с донными биоценозами. Действительно, как показано Густомесовым (1976) сильно сжатые ростры приурочены к более мелководным отложениям. Ареалы же форм, обитавших и охотившихся исключительно в толще воды, слабо зависели от донных сообществ, и остатки этих видов могут встречаться в более глубоководных отложениях.

#### Применение графических методов для решения систематических задач

Из-за значительной изменчивости и малого количества измеряемых параметров определение роста мелкого хиболита является непростой задачей. Так, несмотря на то, казалось бы, очевидные различия *H. (H.) girardoti* и *H. (H.) shimanskyi*, в массовом материале обнаруживаются довольно многочисленные экземпляры с переходными признаками. Из рассмотрения графиков, представленных на рисунках 2, 3 и 10, складывается впечатление, что разделение на виды на основании только морфометрических данных невозможно. Действительно, видовые определения возможно проводить только с учетом всех признаков роста.

Из опробованных графических способов разделения хиболитов на морфы, наиболее удачным является построение двумерной диаграммы удлинений, на которой по осям координат откладываются значения латерального и дорзовентрального удлинений ( $a:1/III$  и  $a:2/dv2$ ). Поскольку утолщение роста в задней части, характерное для *Hibolithes*, играет важную роль в балансировке животного, можно рассматривать со-

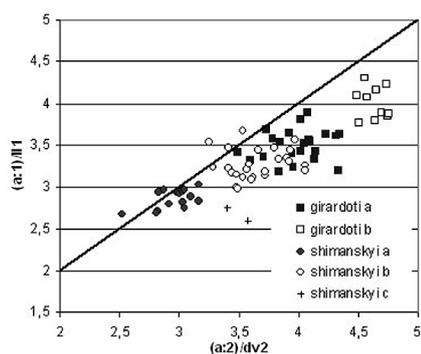


Рис. 10. Диаграмма удлинений для *Hibolites* (H.) *shimanskyi* и *H.* (H.) *girardoti*

ку. Контуры полей могут в дальнейшем использоваться определения видовой принадлежности единичных экземпляров.

В других случаях такие графики позволяют разделить ростры одного вида на морфологические группы как у *H.* (H.) *ex. gr. semisulcatus* (Ипполитов, 2006 в этом сборнике). Кроме того, они могут способствовать обоснованию разделения на морфы, единственным отличием которых является величина удлинения, но при этом ни вентральное, ни латеральное удлинение по отдельности не могут служить основанием для разделения.

Пример исследования структуры выборки видов (*H.* (H.) *girardoti* и *H.* (H.) *shimanskyi*) с помощью диаграммы удлинений представлен на рис. 10. На ней совокупности, соответствующие каждому из видов четко разделяются на два крупных адаптивных поля, выявляется также небольшое количество aberrантных форм. При этом на гистограммах распределения, построенных отдельно для значений  $a:1/l1$  и  $a:2/dv2$ , группы не выделяются. Соотношение экземпляров по двум главным группам составляет 1:2,2 и 1:1,7 для *H.* (H.) *shimanskyi* и *H.* (H.) *girardoti*, соответственно. Различий в стратиграфическом распространении данных форм на нашем, хотя и весьма немногочисленном материале, не выявляется: все они встречаются начиная с зоны *Jason* до конца среднего келловоя. Неравные соотношения в выборке свидетельствует, что данные группы, скорее всего, не могут быть объяснены с позиций наличия полового диморфизма. Их природа оста-

ется невыясненной и требует дальнейшего исследования на более представительном материале.

#### Выводы

1. Для представителей подрода *Hibolites* (*H.* (H.) *girardoti*, *H.* (H.) *shimanskyi* и *H.* (H.) *nebulosus*, *H.* (H.) *sp. A*) и *H.* (*Hemihibolites*) *pachyrugus* в онтогенезе роста выявлено постепенное уменьшение степени сжатия  $dv/l1$

2. Для представителей подрода *Hemihibolites* (*H.* (*Hemihibolites*) *sangensis*, *H.* (H.) *ex gr. semisulcatus*, *H.* (H.) *zitteli*) характерно увеличение  $dv/l1$ , по крайней мере, начиная с  $l1=3$  мм.

3. В онтогенезе видов (*Hibolites* (*H.* (H.) *girardoti*, *H.* (H.) *shimanskyi* и *H.* (H.) *nebulosus*) выявлены циклические изменения параметров  $dv/l1$  и  $a:1/l1$ .

4. В онтогенезе *H.* (*Hibolites*) *girardoti* и *H.* (H.) *shimanskyi*, *H.* (*Hemihibolites*) *ex. gr. semisulcatus* выявлена прямая корреляция между онтогенетическими изменениями величин  $dv/l1$  и  $a:1/l1$

5. У большинства представителей подрода *Hemihibolites* онтогенетических трендов в изменении параметров  $dv/l1$  и  $a:1/l1$  не выявляется.

6. Построение и анализ двумерной диаграммы удлинений (связь  $(a:1)/l1$  и  $(a:2)/dv2$ ) может служить важным инструментом для систематики хиболитов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №06-05-64284

#### Список литературы

- Барсков И.С., Вейс А.Ф. Об онтогенезе некоторых раннемеловых белемнойдей // Палеонт. журн. 1992. № 2. С. 58-70.
- Ипполитов А. П. О возможном проявлении полового диморфизма у средне- и верхнеюрских белемнитов рода *Hibolites* Montfort, 1808 Русской платформы. 2006.См. в наст. сборнике
- Густомесов В. А. Форма и функция роста *Belemnoida* // Палеонт. журнал. 1974. № 4. С. 45-52.
- Густомесов В. А. О позднеюрских белемнитах рода *Hibolites* Русской платформы // Палеонтологический журнал. 1976 а. № 4. С. 51-60
- Густомесов В. А. Белемниты в соотношении с фациями и развитием бассейна обитания // Бюллетень МОИП, отд. геологии. 1976 б. Т. LI (6). С. 107-117
- Густомесов В. А. Белемниты в соотношении с фациями и развитием бассейна обитания // Бюллетень МОИП, отд. геологии. 1976 б. Т. LI (6). С. 107-117

## BIOMETRIC APPROACH TO ONTOGENETIC STUDIES OF HIBOLITHES MONTFORT, 1808 AND ITS SIGNIFICANCE FOR CLASSIFICATION

A.P. Ippolitov

Ontogenetic curves drawn based on biometric data for Middle and Upper Jurassic species of the belemnite genus *Hibolites* from Central Russia are discussed. The use of biometric graphs (in particular the elongation diagram) in the classification of *Hibolites* is discussed.

**Российская академия наук  
Палеонтологический институт**

**Кафедра палеонтологии геологического факультета  
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова**

**Кафедра палеонтологии геологического факультета  
Санкт-Петербургского университета**

**Палеонтологическое общество при РАН**

**Секция палеонтологии Московского общества  
испытателей природы**

**Программа президиума РАН  
«Происхождение и эволюция биосферы»**

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ  
ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ  
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ  
И БИОСТРАТИГРАФИЯ**

**Материалы  
Всероссийского совещания**

Москва,  
8 – 10 ноября 2006 года

УДК 564.5  
ISBN 5-201-15412-3

**ПОСВЯЩАЕТСЯ 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ  
ВЫДАЮЩИХСЯ РОССИЙСКИХ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ  
ИСКОПАЕМЫХ ЦЕФАЛОПОД  
В.Н. ШИМАНСКОГО И В.В. ДРУЩИЦА**

МОСКВА 2006

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия. Материалы всероссийского совещания (Москва, 8 – 10 ноября 2006 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт; под ред. И. С. Барскова, Т. Б. Леоновой. М.: ПИН РАН. 2006. 120 с. (55 илл., 6 таблиц, 6 фототаблиц).

**CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH:  
MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION.  
ECOLOGY AND BIOSTRATIGRAPHY**

В сборнике представлены статьи по вопросам эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, методики и истории исследования ископаемых головоногих моллюсков – материалы Всероссийского совещания «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия».

ISBN 5-201-15412-3

ISBN 5-201-15412-3

© Коллектив авторов, 2006  
© ПИН РАН, 2006  
© обложка М.С. Бойко