

О ВОЗМОЖНОМ ПРОЯВЛЕНИИ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА У СРЕДНЕ- И ВЕРХНЕЮРСКИХ БЕЛЕМНИТОВ РОДА *hibolithes* MONTFORT, 1808 РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

А.П. Ипполитов

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

Введение

Возможность выявления полового диморфизма белемнитов по изучению ростров в настоящее время дискуссионна. В работе мы попробуем показать, что четыре распространенных в келловей-нижне-оксфордских отложениях Русской платформы вида рода *Hibolithes* Montfort, 1808 (*H. (Hibolithes) girardoti* Loriol, 1902, *H. (Hib.) shimanskyi* Gustomesov, 1976, *H. (Hemihibolithes) sangensis* (Boden, 1911) и *H. (Hem.) ivanovi* Gustomesov, 1976), считающиеся самостоятельными, могут представлять две диморфные пары. Для *H. (H.) ex. gr. semisulcatus* из отложений нижнего волжского яруса установлено наличие двух морфологических разновидностей, которые также могут являться половыми диморфами.

Данные о фактическом материале, а также способе измерений ростров приводятся нами в другой статье (Ипполитов, 2006), опубликованной в настоящем сборнике.

Автор выражает благодарность И. С. Барскову за ценные замечания, сделанные в процессе подготовки рукописи.

Для обоснования полового диморфизма можно использовать следующие критерии:

1. одинаковое стратиграфическое распространение двух различных морф, встречаемость на одном уровне в соотношении, близком 1:1.

2. сходство онтогенетических изменений ростра, особенно на ранних стадиях, предшествующих развитию анатомических половых особенностей.

3. принципиальное сходство различий по парам морф в пределах более крупных таксонов, подразумевающее их аналогичную адаптивную нагрузку.

1. *H. (Hibolithes) girardoti* — *H. (H.) shimanskyi* (рис. 1). Стратиграфическое распространение данной пары видов установлено на основании изучения разрезов Фокино (Брянская обл.), Дубки (Саратовская обл.) и Змеинка (Рязанская обл.) как средний (зона *coronatum*) — верхний (зона *lamberti*, горизонт *raucicostatum*) келловей. Возможно, встречаются в фаунистическом горизонте *scarburgense* нижнего оксфорда. Материал, находящийся в коллекциях В. А. Густомесова и П. А. Герасимова, не имеет точных

привязок, большая часть экземпляров собрана из осыпей, и в лучшем случае их возраст определен до подъяруса, иногда ошибочен.

Состав отдельных выборок представлены в таблице 1. Густомесов, к сожалению, не указал сколько экземпляров данного вида было им собрано; за редким исключением не имеют определений экземпляры из его коллекции. Однако, он отмечает, что ростры *H. hastatus* часты в отложениях среднего келловей разреза Фокино, отсюда же происходит более половины собранных им экземпляров *H. (H.) shimanskyi*. Согласно нашим переопределениям, соотношение экземпляров указанных видов в сборах Густомесова

коллекция	местонах.	<i>shimanskyi</i>	<i>girardoti</i>	соотношение
Густомесов	Фокино	14	12	1,2 : 1,0
Герасимов		8	15	1,0 : 1,9
Ипполитов	Змеинка	9	10	1,0 : 1,1
	Дубки	4	6	1,0 : 1,5
	Дядьково	3	2	1,5 : 1,0
	С. Шайгово	3	1	
	Пески	0	2	
	всего	19	21	1,0 : 1,1
всего		41	48	1,0 : 1,2

Табл. 1. Соотношения числа экземпляров *H. (H.) shimanskyi* и *H. (H.) girardoti* в сборах В. А. Густомесова, П. А. Герасимова и А. П. Ипполитова

из Фокино примерно равно 1:1 (табл. 1).

Онтогенетические изменения двух параметров: степени сжатия *dv1/III* и латерального удлинения *a1/III* для пары рассматриваемых видов рассмотрены в другой статье автора (Ипполитов, 2006, см. в наст. сборнике). Ввиду малочисленности мелких ростров и невозможности их видового определения, изученный материал не дает информации об изменениях на ранних стадиях, однако в целом можно говорить о принципиальном сходстве онтогенетических графиков.

Вид, рассматриваемый здесь как *H. (H.) girardoti*, в работе Густомесова (1976) фигурирует под названием *H. (H.) hastatus* (Густомесов, 1976, рис. 1а). Этот автор не приводит сравнения выделенного им вида *H. (H.) shimanskyi* Gustomesov, 1976 с *H. (H.) hastatus*, видимо, считая различия самоочевидными. Он указал, что

H. hastatus на территории Русской платформы «представлен мелкими роострами, обладающими, однако, всеми присущими виду признаками» (Густомесов, 1976, с. 52). В коллекции П. А. Герасимова имеются некрупные роостры, происходящие из среднего келловея карьера «Камушки» в Москве, определенные им как *H. hastatus* (Blainville, 1827) (Герасимов и др., 1996, табл. 29, фиг. 6а,б), и с этим определением можно согласиться. Они имеют мало общего с экземпляром, изображенным Густомесовым как *H. (H.) hastatus*, резко отличаясь от последнего очертаниями заднего

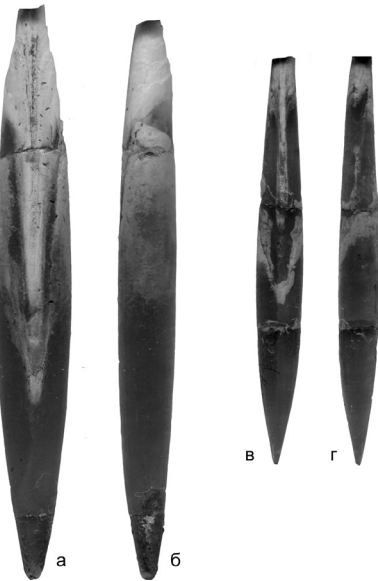


Рис. 1. Роостры диморфной пары *shimanskyi-girardoti* (1): а, б — *Hibolithes (Hibolithes) shimanskyi* Gustomesov, 1976, экз. № 04Мц, Рязанская обл., Змеинка, верхний келловей, зона *athleta*, подзона *phaenium*, фаун. гор-т *allae allae*: а — с брюшной стороны, б — с левой стороны; в, г — *H. (H.) girardoti* Loriol, 1902, экз. № 119Дуб, Саратовская обл., Дубки, верхний келловей, зона *lamberti*, подзона *hengici*, фаун. гор-т *hengici*: в — с брюшной стороны, г — с левой стороны

конца и характером сужения к переднему концу.

Сам Густомесов считал определяющими для *H. (H.) shimanskyi* три признака, рассматриваемых в комплексе: разрушение альвеолярной части, дорсовентральное сжатие и сильное и постепенное сужение роостра спереди.

Разрушение альвеолярной части не является уникальной особенностью *H. (H.) shimanskyi* и характеризует все или почти все виды мелких хиболитов, в том числе и роостр, изображенный Густомесовым (1976, рис. 1а) в качестве *H. (H.) hastatus*.

Изучение голотипа *H. (H.) shimanskyi*, однако, показало, что данный экземпляр несколько выделяется среди прочих *H. (H.) shimanskyi* из-за крупных размеров, почти вдвое превышающих обычные. С учетом выявленного тренда на общее увеличение сжатия

роостра в онтогенезе (см. работу Ипполитова в наст. сборнике), сильное сжатие не может считаться одним из определяющих признаков *H. (H.) shimanskyi*, а следовательно, также не может служить четким демаркационным критерием в паре *shimanskyi-girardoti*.

Третий критерий — скорость сужения роостра вперед — по сути отражает длину передней части роостра, расположение на роостре сечений максимального латерального и дорсовентрального диаметров по отношению к шейке роостра и альвеоле. Поэтому при равных величинах латеральных удлинений $a:l/III$ (Ипполитов, 2006, рис. 10) положение центров тяжести морф может различаться за счет различий длины передней части роостра.

Таким образом, основными различиями между рассматриваемыми видами является характер суже-



Рис. 2. Роостры диморфной пары *sangensis-ivanovi* (1): а, б — *Hibolithes (Hemihibolites) ivanovi* Gustomesov, 1976, экз. № 117Дуб, Саратовская обл., Дубки, нижний оксфорд, зона *cordatum*, подзона *bukowskii*: а — с брюшной стороны, б — с левой стороны; в, г — *H. (H.) sangensis* (Boden, 1911), экз. № 109Дуб, Саратовская обл., Дубки, нижний оксфорд, зона *cordatum*, подзона *bukowskii*: в — с брюшной стороны, г — с левой стороны

ния переднего конца, заключающийся в его большей постепенности у *H. (H.) girardoti*, а также расположение сечений максимальной ширины роостра относительно его заднего и переднего концов, то есть положение центра тяжести различное.

2. *H. (Hemihibolites) sangensis* — *H. (H.) ivanovi* (рис. 2). Распространение данной пары видов изучено нами при изучении разреза Дубки и включает отложения зон *mariae* и *cordatum* нижнего оксфорда. Возможно, их присутствие в фаунистическом горизонте *paucicostatum* верхнего келловея. Распределение по выборкам показано в таблице 2.

Роостры *H. (H.) sangensis* были описаны Густомесовым (1976) в качестве нового вида *H. (H.) orlovi*. Он указывал стратиграфическое распространение обоих видов как верхний келловей — оксфорд, но это,

по-видимому, связано с тем, что основная часть его материала собрана из осыпей.

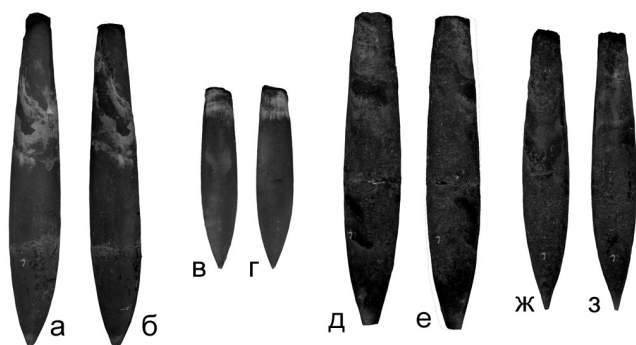


Рис. 3. Ростры двух морф Н. (Nemihibolites) ex. gr. semisulcatus (1), Ульяновская обл., Городище, нижняя волга, зона pseudoscythica, подзона tenuicostatum, фаун. гор-т neoburgense: а-г — морфа А: а,б — экз. №506Гор: а — с брюшной стороны, б — с левой стороны; в,г — экз. №500Гор: в — с брюшной стороны, г — с левой стороны; д-з — морфа В: д,е — экз. №524Гор: д — с брюшной стороны, е — с левой стороны; ж,з — экз. №525Гор: ж — с брюшной стороны, з — с левой стороны

Отличия рассматриваемых видов четко и ясно определены В. А. Густомесовым (1976) и, как и для пары girardoti — shimanskyi, заключены, главным образом, в расположении сечений максимальной ширины ростра относительно его заднего конца (Ипполитов, 2006, рис. 5). Различия в степени сжатия, указанные Густомесовым, хотя и действительно существуют, не являются значительными (Ипполитов, 2006, рис. 4).

3. Диморфизм у Н. (Nemihibolites) ex. gr. semisulcatus (рис. 3). Ростры данного вида ранее никогда с территории Русской платформы не описывались. Наш материал происходит из небольшого интервала

коллекция	местонах.	ivanovi	sangensis	соотношение
Густомесов	Елатьяма	7	5	1,4 : 1,0
	Макарьев	3	7	1,0 : 2,3
	р. Сура	4	4	1,0 : 1,0
	другие	4	4	1,0 : 1,0
	всего	18	20	1,0 : 1,1
Герасимов		4	9	1,0 : 2,3
Ипполитов		7	5	1,4 : 1,0
всего		29	34	1,0 : 1,2

Табл. 2. Соотношения числа экземпляров Н. (Nemihibolites) sangensis и Н. (Н.) ivanovi в сборах В. А. Густомесова, П. А. Герасимова и А. П. Ипполитова

мощностью 10 см в отложениях зоны pseudoscythica нижневолжского подъяруса в разрезе Городищи, и насчитывает 11 пригодных для морфометрического изучения экземпляров.

На рис. 4 представлена диаграмма удлинений,

по которой выборка четко распадается на две почти равных по количеству ростров группы.

Другие биометрические особенности ростров Н. (Н.) ex. gr. semisulcatus представлены на рис. 5 и 6, и существенно не отличаются для выделенных групп.

Обсуждение

Из всего вышеизложенного следует, что в фауне хиболитов юрских отложений Русской платформы можно выделить как минимум три пары морф, глав-

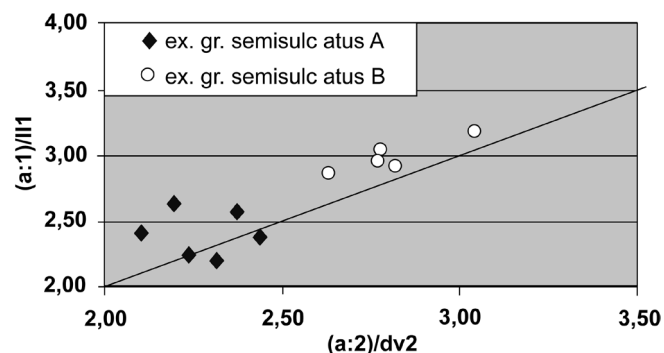


Рис. 4. Диаграмма удлинений Н. (Н.) ex. gr. semisulcatus

ные различия между которыми заключаются в расположении вздутия по отношению к заднему концу, то есть центр тяжести ростра одной из морф смещен назад несколько сильнее, чем у другой.

Проблема полового диморфизма белемнитов обсуждается уже более 150 лет, начиная с работы А. д'Орбиньи (Orbigny, 1842). Проводя аналогии с современными кальмарами, самцы и самки которых имеют

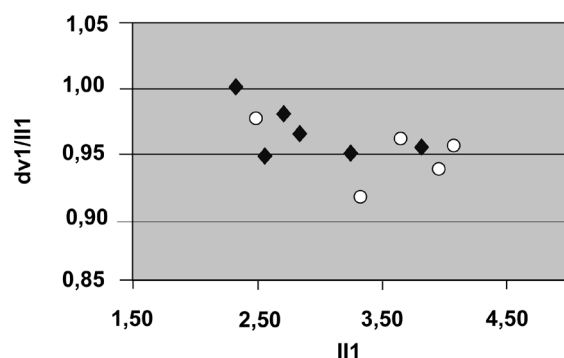


Рис. 5. Зависимость степени сжатия $dv1/l11$ в онтогенезе у Н. (Н.) ex. gr. semisulcatus. Усл. обозн. см. рис. 4

несколько разные размеры, многие исследователи указывают на наличие двух размерных групп в выборках отдельных видов как на признак полового диморфизма. Делятр (Delattre, 1952), работавший с ааленским материалом, использовал биометрический подход и у изученных им видов выделил две разновидности, отличающиеся по относительной длине постальвео-

лярной части. Коштак и Павлис (Kostak, Pavlis, 1997) и Коштак (Kostak, 2004) изучавшие ростры верхнемеловых белемнитов, многие из которых имеют веретеновидную форму, в частности, рода *Praeaectinocamax*, пришли к выводу, что наибольшую информацию о неоднородности выборки могут дать следующие графики зависимостей: параметра DAMLD (расстояние от апикального конца до сечения максимального латерального диаметра, аналогичного используемому нами $a:l$ (Ипполитов, 2006), от длины ростра, и максимальной ширины от DAMLD. Виды в их выборках

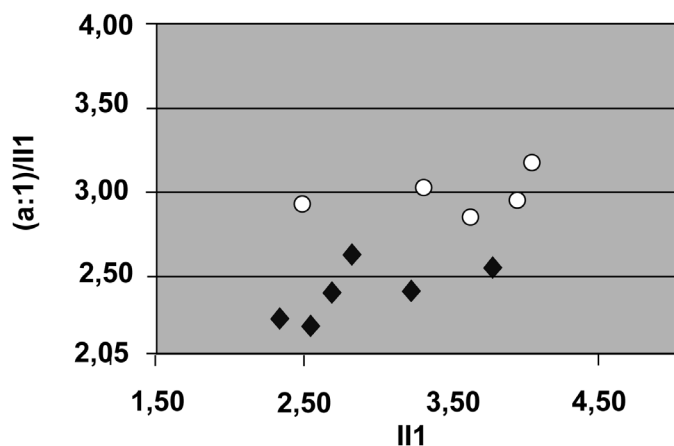


Рис. 6. Зависимость латерального удлинения $(a:l)/l_1$ в онтогенезе у *H. (H.) ex. gr. semisulcatus*. Усл. обозн. см. рис. 4

распались на две почти равные группы, однако авторы данных работ с осторожностью подходят к вопросам интерпретации с позиций полового диморфизма, считая, что различия можно также объяснить большей смертностью белемнитов с ростром, уклоняющимся от нормы, т. е. форм с промежуточными значениями, которая и отсутствует в выборке (Kostak, 2004). Как и для рассмотренных пар видов *Hibolites*, речь идет о различиях в положении сечения максимального диаметра (в данном случае латерального), а также размера. Указанная закономерность, таким образом, прослеживается не только у *Hibolites*, но и у представителей *Belemnitellidae*.

П. Дойль (Doyle, 1985), изучавший субконице-

ские ростры *Youngibelus* из тоара Великобритании, в качестве основного признака, разделяющего диморфы, считал наличие эпиростра, который выполняет функцию смещения назад центра тяжести животного. Дойль обосновывает это явление как компенсацию резкого утяжеления переднего конца тела, связанного с развитием на взрослой стадии половых признаков (яичников у самок либо массивного гектокотилия у самцов). Вопрос о конкретной половой принадлежности каждой из диморф им не обсуждается.

Общим выводом из вышесказанного является то, что различиями между половыми диморфами, в том числе и в разных семействах — *Hastatidae*, *Polyteuthidae* и *Belemnitellidae* — могут являться различия в положении центра тяжести ростра, обусловленные анатомическими различиями передней части тела. Направленный поиск по данному критерию может помочь обнаружить проявления полового диморфизма у других родов белемнитид.

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

Список литературы

- Герасимов П. А. и др. Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ, Мосгорсун, 1996. 127 с.
- Густомесов В. А. О позднеюрских белемнитах рода *Hibolites* Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 51-60.
- Ипполитов А. П. О применении биометрии для выявления особенностей онтогенезов ростров белемнитов рода *Hibolites* Montfort, 1808 и решения систематических задач. 2006. в наст. издании.
- Delattre M. Faune d'Aalenien de Mamers (Sarthe): *Belemnites* // Ann. Cent. Docum. Paleont. 1956. V. 16. P. 35-44.
- Doyle P. Sexual dimorphism in the belemnite *Youngibelus* from the Lower Jurassic of Yorkshire // Paleontol. 1985. V. 28. Pt. 1. P. 133-146.
- Kostak M. Cenomanian through the Lowermost Coniacian *Belemnitellidae* Pavlow (*Belemnitida*, *Coleoidea*) of the East European Province // Geolines. 2004. V. 18. P. 59-109.
- Kostak M., Pavlis W. Biometric analysis of *Praeaectinocamax plenus* (Blainv.) from the Bohemian Cretaceous Basin // Acta Univ. Carol., Geol. 1997. V. 41. No. 1. P. 1-13.
- d'Orbigny A. Paleontologie française. Terrains jurassiques. Cephalopodes. T. 1. Paris 1842.

ON THE POSSIBLE EXPRESSION OF SEXUAL DIMORPHISM IN *HIBOLITES* MONTFORT, 1808 FROM THE MIDDLE AND UPPER JURASSIC OF EUROPEAN RUSSIA

A.P. Ippolitov

Three pairs of «species» and morphs of *Hibolites* from the Callovian, Oxfordian and Volgian of Central Russia are argued to represent sexual dimorphs of the same species. The key difference between dimorphs in *Hibolites* is the position of the centre of gravity of the rostrum. This difference is also known to exist in other families of belemnites and therefore could be the most common underlying pattern of dimorphism in male and female rostra.

**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