

УДК 564.581.1 : 551.762.3(470.311)

© 1994 г. БАРСКОВ И. С., ВЕЙС А. Ф.

## ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ И СТРУКТУРЕ ВИДА ACROTEUTHIS (MICROBELUS) RUSSIENSIS (BELEMNOIDEA)

Особенности онтогенеза ростра, отражающие скорость достижения неанической стадии, интерпретируются как проявление полового диморфизма. По сопоставлению с современными кальмарами делаются выводы о биологии и внутривидовой структуре белемноидей.

Возможности использования особенностей онтогенеза ростра в целях таксономии и систематики были показаны ранее на материале по позднеюрским и раннемеловым дювалиидам и дицелитидам [2—4]. Было установлено, что изменения пропорций поперечного сечения ростра в онтогенезе, выражающиеся в зависимости степени сжатия ростра от величины его дорсовентрального диаметра в сочетании с особенностями изменения формы сечения, происходят закономерно и являются видоспецифичными. По различиям в направленности и скорости изменения пропорций в форме поперечного сечения выявляются от двух до четырех стадий индивидуального развития, сопоставимых с непнионической, неанической и эфебо-геронтической стадиями, установленными А. Г. Фишером [10] и Г. Пугачевской [13].

Целью настоящей работы является изучение по разработанной методике особенностей онтогенеза бореальных белемноидей *Cylindroteuthidae* на примере большой выборки ростров одного вида — *Acroteuthis (Microbelus) russiensis* (Orbigny, 1845).

Данный вид встречается в верхневолжских отложениях Русской платформы в виде скоплений из многих сотен экземпляров и неоднократно описывался в литературе [5, 6, 8, 9, 11, 12]. На основе этих описаний А. (М.) *russiensis* характеризуется следующим образом. Ростр средних размеров, короткий или умеренно удлиненный, субконический или субцилиндрический, с заостренным субцентральной апикальным концом. Поперечное сечение округло-трапециевидное, округло-прямоугольное: дорсальная сторона слабовыпуклая, латеральные — уплощены, вентральная — уплощена в постальвеолярной и слабовыпуклая в альвеолярной областях ростра. Ростр сжат по всей длине в дорсовентральной плоскости. Вентральная привершинная борозда развита слабо. Латеральные линии в виде дорсолатеральных продольных уплощений. Альвеола занимает менее  $\frac{1}{2}$  длины ростра, слабо изогнута. Вершина альвеолы и осевая линия смещены к вентральной стороне.

А. (М.) *russiensis* отличается от близкого вида А. (М.) *mosquensis* (Pavlov) более коротким ростром, короткой апикальной областью и менее заостренным апексом, более глубокой альвеолой, достигающей половины, а не трети, как у А. (М.) *mosquensis*, длины ростра; от А. (М.) *uralensis* Sachs et Nal'njaeva — субконическим, а не коническим, как у А. (М.) *uralensis*, ростром, короткой апикальной областью; от А. (М.) *pseudolateralis* (Gustomesov) — менее массивным

ростром, заостренным апексом, слабо выраженной вентральной бороздой и меньшей глубиной альвеолы.

*A. (M.) russiaensis* широко распространен в отложениях волжского яруса на Русской равнине и в Северной Сибири.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Проанализировано около 100 ростров, которые были предварительно в соответствии с вышеприведенным описанием отнесены по внешней морфологии к *Acroteuthis (Microbelus) russiaensis*. Как показало изучение особенностей индивидуального развития, около 25 экз. резко отличаются от остальных и, вероятно, относятся к другим видам. Некоторые из них могут представлять собой особи вида *A. (M.) russiaensis*, обладающие отклонениями в онтогенезе.

Материал происходит из одного фаунистического горизонта верхнеюрских отложений (верхневолжский подъярус), вскрытых карьером фосфоритового рудника Воскресенского химкомбината. Коллекция собрана А. С. Алексеевым в 1965 г.

Онтогенез изучался по описанной методике [2, 4]. Измерение диаметров проводилось по всем видимым линиям роста на поперечном сечении на границе альвеолярной и постальвеолярной частей, приблизительно на уровне протоконха, где запись линий роста наиболее полная. При достаточной сохранности удавалось сделать до пяти замеров на 1 мм радиуса роstra. Замерены также параметры внешних морфологических признаков (табл. 1): длина сохранившейся части роstra ( $R$ ), длина постальвеолярной части ( $PA$ ), дорсовентральный диаметр у основания альвеолы ( $DV$ ). Полученные данные были обработаны с помощью компьютерной программы Qauttro Pro.

Частотно-размерные распределения по длине постальвеолярной части роstra (рис. 1, а) и дорсовентральному диаметру (рис. 1, б) для выборки в целом нормальные, с особенностями, которые рассматриваются ниже. Это свидетельствует о том, что в выборке представлены все размерные (= возрастные) классы и выборка является случайной, т. е. не было сортировки ни при захоронении, ни при сборе. Отношение  $PA/R$  также имеет нормальное распределение (рис. 1, в), свидетельствуя о том, что сохранившиеся части роstra адекватно отражают общие размеры животных.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлены следующие характерные особенности в последовательности изменений пропорций роstra у *A. (M.) russiaensis* (рис. 2). Стадия круглого в поперечном сечении роstra, прослеживаемая у дювалиид и дицелитид [2, 4], у данного вида не установлена либо она столь мала (менее 1 мм), что сохранность материала не позволила достоверно констатировать ее наличие. По различиям в направленности и скорости изменения пропорций поперечного сечения у всех измеренных ростров выделяются две стадии, которые могут быть сопоставлены с непионической и неанической стадиями онтогенеза. Эфебо-геронтическая стадия отсутствует даже у самых крупных экземпляров. На самом раннем (непионическом) этапе развития при  $DV$  от 1 до 2 мм фиксируется латеральное сжатие, достигающее  $DV/LL > 1,1-1,2$ . На протяжении непионической стадии сжатие быстро уменьшается, становится дорсовентральным и составляет в среднем  $DV/LL \sim 0,85$  при  $DV = 3-4$  мм. На этом степень сжатия стабилизируется, что позволяет проводить здесь границу между непионической и неанической стадиями. В дальнейшем резких изменений в пропорциях поперечного сечения не происходит.

Форма поперечного сечения на непионической стадии эллиптическая либо

Размеры в мм и пропорции параметров изученных экземпляров

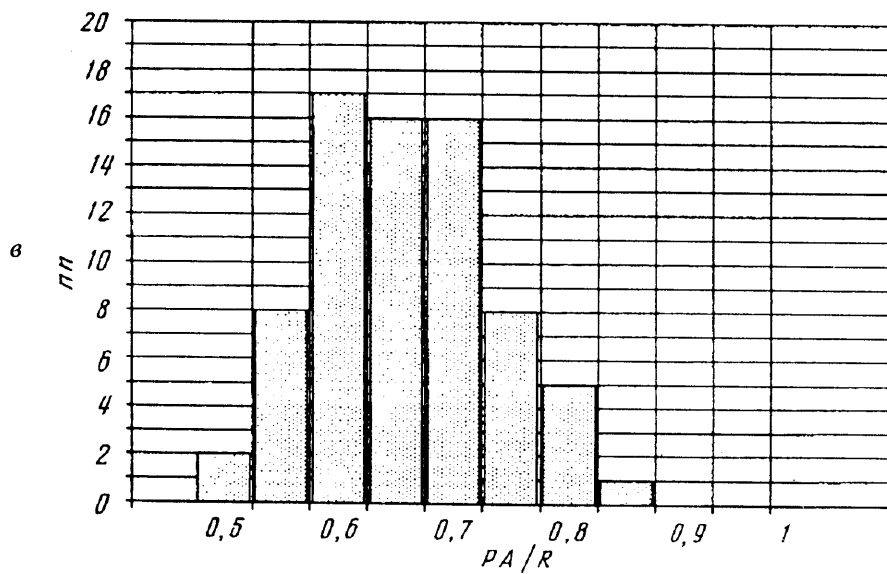
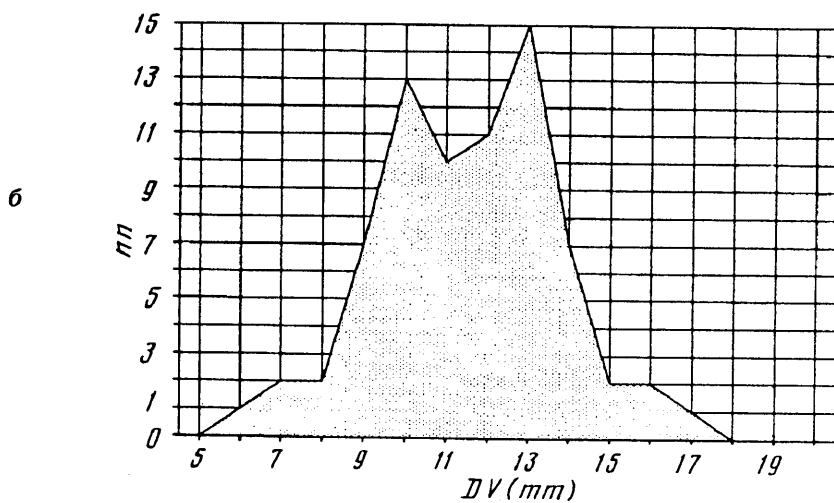
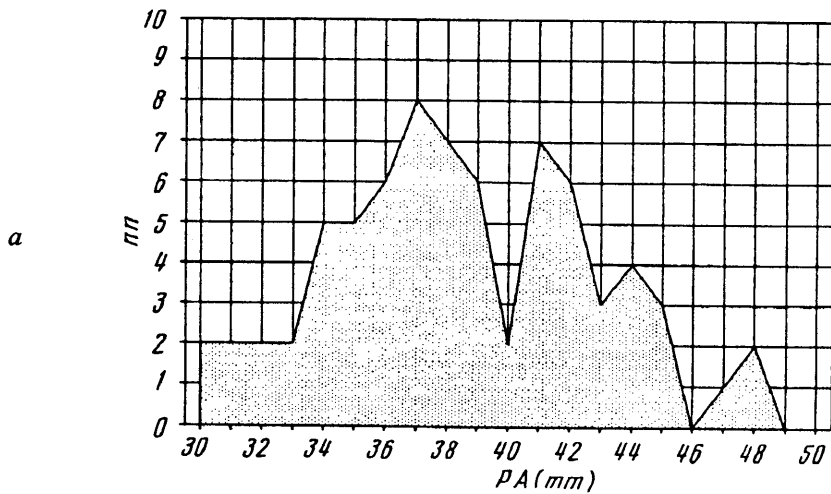
Экз. №	PA	A	R	PA/R	DV
284/500	30,5	13,5	44,0	0,69	7,0
196/500	32,0	30,0	62,00	0,52	11,4
205/500	32,0	27,5	59,50	0,54	12,1
382/500	32,5	13,0	45,50	0,71	9,3
307/500	33,5	21,5	55,00	0,61	10,5
193/500	33,5	26,0	59,50	0,56	12,1
206/500	33,5	30,0	63,50	0,53	12,3
180/500	35,5	21,4	56,90	0,62	11,5
230/500	36,0	22,5	58,50	0,62	11,3
286/500	36,0	28,5	64,50	0,56	12,1
204/500	36,4	18,0	54,40	0,67	13,5
242/500	36,5	16,0	52,50	0,70	9,1
317/500	36,5	17,0	53,50	0,68	8,4
236/500	36,5	27,0	63,50	0,57	12,2
347/500	37,0	37,5	74,50	0,50	15,0
213/500	37,4	22,1	59,50	0,63	11,5
275/500	37,5	24,0	61,50	0,61	11,0
238/500	38,0	19,0	57,00	0,67	10,1
216/500	38,1	27,5	65,60	0,58	10,0
290/500	38,5	26,0	64,50	0,60	13,9
207/500	38,5	34,1	72,60	0,53	12,5
297/500	38,5	17,0	55,50	0,69	9,0
186/500	39,0	28,4	67,40	0,58	13,0
263/500	39,5	16,5	56,00	0,71	9,4
278/500	40,0	14,2	54,20	0,74	9,0
233/500	40,4	20,5	60,90	0,66	11,3
215/500	40,5	27,0	67,50	0,60	13,0
310/500	40,5	20,5	61,00	0,66	10,4
210/500	41,0	24,0	65,00	0,63	10,7
200/500	42,0	37,0	79,00	0,53	13,4
181/500	42,0	24,3	66,30	0,63	13,9
203/500	42,0	35,7	77,70	0,54	16,1
292/500	42,5	17,0	59,50	0,71	8,6
302/500	43,0	25,0	68,00	0,63	11,9
321/500	43,5	11,0	54,50	0,80	9,4
281a/500	44,0	12,0	56,00	0,79	9,3
182/500	44,0	23,0	67,00	0,66	12,1
269/500	44,5	27,0	71,50	0,62	11,8
225/500	45,0	15,0	60,00	0,75	9,5
227/500	48,0	39,0	87,00	0,55	16,0
391/500	28,6	9,0	37,60	0,76	5,2

Таблица 1 (окончание)

Экз. №	РА	А	R	РА/R	DV
192/500	30,0	30,7	60,70	0,49	14,6
221/500	31,0	7,0	38,00	0,82	6,9
201/500	33,0	32,0	65,00	0,51	12,5
322/500	33,2	14,5	47,70	0,70	7,4
1/500	34,0	16,5	50,50	0,67	8,4
256/500	34,7	18,0	52,70	0,66	9,5
237/500	35,0	29,5	64,50	0,54	12,2
281/500	35,0	10,5	45,50	0,77	7,7
343/500	35,0	22,0	57,00	0,61	9,4
191/500	35,0	24,5	59,50	0,59	11,7
342/500	35,5	20,5	56,00	0,63	9,8
348/500	35,5	15,0	50,50	0,70	9,0
268/500	36,0	23,0	59,00	0,61	13,6
220/500	36,5	30,5	67,00	0,54	11,7
190/500	37,0	27,0	64,00	0,58	13,2
360/500	37,0	17,5	54,50	0,68	8,4
2/500	37,4	17,5	54,90	0,68	9,3
240/500	37,5	13,5	51,00	0,74	10,8
324/500	38,0	30,7	68,70	0,55	12,4
175/500	38,0	38,4	76,40	0,50	11,9
313/500	38,3	30,0	68,30	0,56	12,3
246/500	40,2	28,0	68,20	0,59	13,0
231/500	40,5	19,5	60,00	0,68	10,4
243/500	41,0	15,5	56,50	0,73	10,2
318/500	41,2	18,0	59,20	0,70	11,8
390/500	41,5	22,0	63,50	0,65	10,6
314/500	41,5	30,0	71,50	0,58	15,3
340/500	42,5	22,0	64,50	0,66	10,7
353/500	43,3	21,5	64,80	0,67	9,5
279/500	45,0	11,0	56,00	0,80	9,4
305/500	47,0	23,3	70,30	0,67	12,3
267/500	48,0	31,3	79,30	0,61	13,5

округлая, на неанической — округло-прямоугольная и округло-трапецевидная с уплощенной или даже слабо вогнутой вентральной стороной, если привершинная борозда достигает альвеолярной области. В отдельных случаях сечение приобретает слабую пентагональность вследствие большей выраженности латеральных линий (рис. 3).

При одинаковом направлении изменений пропорций ростра в онтогенезе наблюдаются различия в том, при каком диаметре сжатие достигает величины ( $DV/LL \sim 0,85$ ), характерной для неанической (т. е. взрослой) стадии. По этому признаку вся изученная выборка отчетливо распадается на две группы.



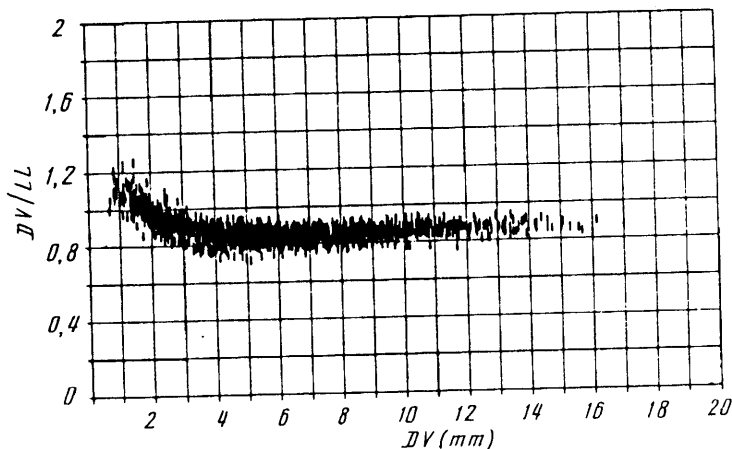


Рис. 2. Изменения степени сжатия ростров в онтогенезе по 73 экз. *A. (M.) russiensis*

Особь первой группы приобретают пропорции поперечного сечения, свойственные взрослому состоянию, при дорсовентральном диаметре, не превышающем 3 мм (рис. 4, а). У представителей второй группы те же пропорции роста достигаются при  $DV > 4$  мм (рис. 4, б). Таким образом, кривая изменений степени сжатия на непнионической стадии у ростров первой группы более крутая. Это свидетельствует о более короткой непнионической стадии и более быстром достижении пропорций взрослого животного. В изученной выборке к первой группе принадлежало 40 экз., ко второй — 33.

По качественным параметрам (изменениям формы поперечного сечения в онтогенезе, а также по внешней форме ростра) невозможно установить каких-либо признаков или тенденций в их изменении в онтогенезе, которые позволили бы разделить совокупность на две группы в соответствии с особенностями изменения количественных параметров (см. рис. 3, табл. V, см. вклейку).

Как указывалось, частотно-размерное распределение всей изученной совокупности по длине постальвеолярной части и дорсовентральному диаметру в целом нормальное. Вместе с тем распределение особей, входящих в первую и вторую группы, имеет примечательные особенности.

Модальное значение длины постальвеолярной части ростра (РА) в первой группе приходится на размерный класс 37—39 мм (рис. 5, а), во второй — на размерный класс 35 мм (рис. 5, б). Та же картина наблюдается на графике частотно-размерного распределения по дорсовентральному диаметру. В первой группе мода приходится на размерный класс 12—13 мм (рис. 6, а), во второй — 10—13 мм (рис. 6, б).

В обеих группах наблюдается разделение частотно-размерного распределения РА на четыре участка, разделенных промежутками, где количество экземпляров меньше или такие формы вообще не были встречены. В первой группе пустые размерные классы — 35, 40 и 46—47 мм (см. рис. 5, а), во второй — 32, 40 и 46 мм (см. рис. 5, б). В первой группе граница между вторым и третьим участками выражена не столь отчетливо. Тем не менее размерный класс 40 мм выделяется среди соседних классов меньшим ко-

Рис. 1. Частотно-размерное распределение 73 экз. *A. (M.) russiensis*: а — по длине постальвеолярной части ростра (РА), б — по дорсовентральному диаметру ростра (DV), в — по отношению постальвеолярной части (РА) к общей длине ростра (R)

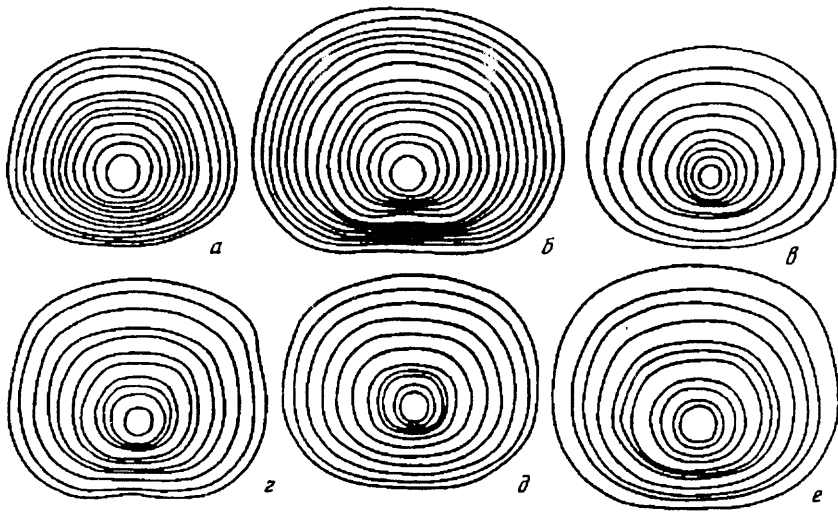


Рис. 3. Поперечные сечения у начала альвеолы *A. (M.) russiensis* ( $\times 2$ ): *a* — экз. № 278/500, *б* — экз. № 275/500, *в* — экз. № 242/500, *г* — экз. № 342/500, *д* — экз. № 353/500, *е* — экз. № 240/500; *a*—*в* — предположительно самцы, *г*—*е* — предположительно самки

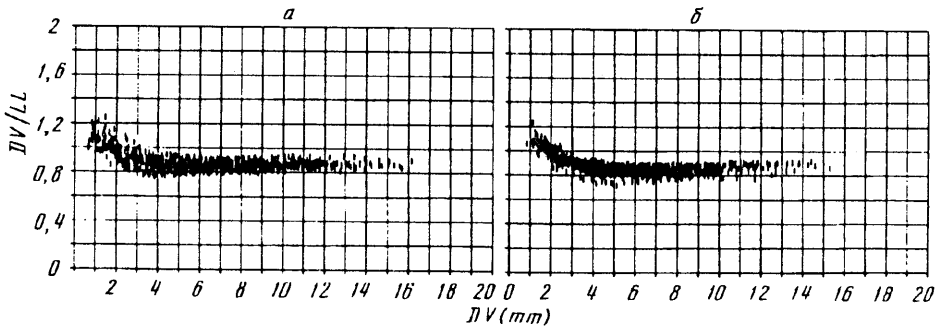


Рис. 4. Изменения степени сжатия ростров в онтогенезе *A. (M.) russiensis* по группам: *a* — в первой группе (предположительно самцов, 40 экз.), *б* — во второй группе, (предположительно самок, 33 экз.)

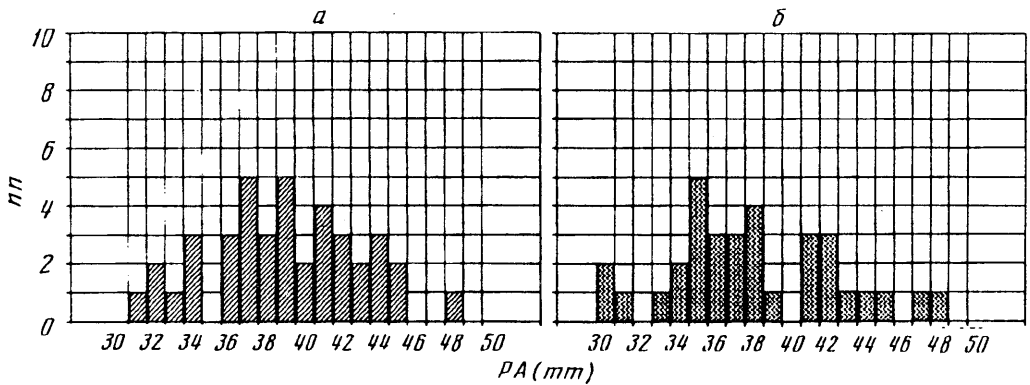


Рис. 5. Частотно-размерное распределение в группах *A. (M.) russiensis* по длине постальвеолярной части ростра (РА): *a* — в первой группе (предположительно самцов), *б* — во второй группе (предположительно самок)

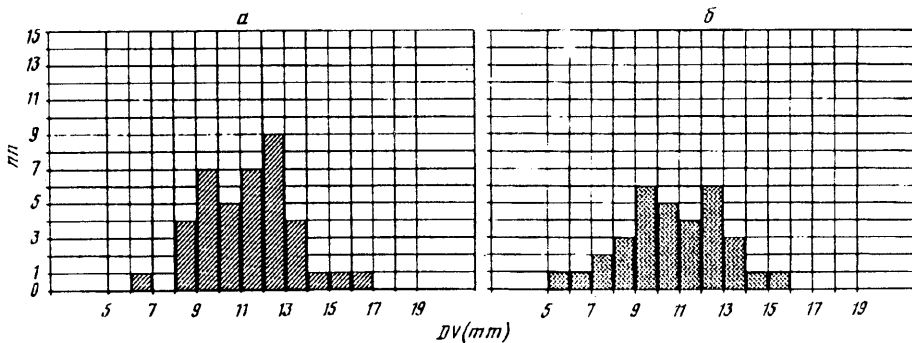


Рис. 6. Частотно-размерное распределение в группах А. (*M.*) *russiensis* по дорсовентральному диаметру ростра (DV): а — в первой группе (предположительно самцов), б — во второй группе (предположительно самок)

личеством экземпляров. Отметим, что, как и в случае с общей модой длины постальвеолярной части и диаметра, в первой группе и модальные значения размерных классов сдвинуты в сторону больших значений.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Разделение изученной выборки на две группы по особенностям онтогенеза, отражающим скорость достижения неанической, т. е. взрослой (половозрелой?), стадии, логично интерпретировать как проявление полового диморфизма. По своей биологии и образу жизни белемнойдеи наиболее близки к современным кальмарам. Поэтому интерпретацию полученных данных можно проводить по аналогии с половыми различиями, известными в этой группе внутреннераквинных. Хотя данных о половых различиях и половой структуре видов современных кальмаров немного и общие заключения отсутствуют, некоторые сопоставления возможны.

По данным И. И. Акимушкина [1], Г. В. Зуева и К. Н. Несиса [7], самки океанических кальмаров отряда Oegopsida обычно крупнее самцов, у неритических Myopsida, наоборот, крупнее самцы. Белемниты составляют самостоятельный отряд, но по некоторым морфологическим особенностям и, вероятно, по образу жизни они более близки к миопсидам. Поэтому мы полагаем, что более крупные ростры первой группы принадлежали самцам. Для них характерен более быстрый рост и более быстрое достижение пропорций взрослого организма (половозрелости?).

Требует обсуждения и другая особенность — дискретность частотно-размерного распределения в обеих группах особей. Пожалуй, единственно возможным объяснением этого является присутствие в выборке особей разных поколений. Поскольку сезон размножения у белемнойдеи, как и у современных кальмаров, вероятнее всего, был только один в году, то в случае продолжительности жизни более года частотно-размерное распределение в случайной выборке будет иметь пилообразный вид. Максимумы отвечают модальным значениям для отдельных генераций. Именно такая картина наблюдается в изученной совокупности *A. (M.) russiensis*. Следовательно, можно заключить, что продолжительность жизни особей этого вида достигала 4 лет, что согласуется с данными Акимушкина [1] по современным кальмарам. Длина постальвеолярной части ростра у «однолеток» достигала 34 мм у самцов и 31 мм у самок, у «двухлеток» для обеих групп — 39 мм, у «трехлеток» — 45 мм и у «четырёхлеток» — 48 мм (см. рис. 5). Средняя же длина постальвеолы у первых составляла 33 мм для самцов и 30,3 мм для самок, у вторых — 37,6 мм для самцов и 36 мм для самок, у третьих — 42,3 мм для обеих групп, у четвертых — 48 мм для самцов и 47,5 мм для самок.

Мы не знаем достоверно размеров скелета белемнитов, выходящих из яйца: формировался ли в яйцевых оболочках только протоконх или уже присутствовал «эмбриональный ростр», но в любом случае темп роста на протяжении первого



года жизни был, как и у современных кальмаров, очень высок и составлял более 30 мм в год, или 2—3 мм в месяц. На протяжении последующих трех лет прирост длины постальвеолярной части был постоянным, составляя в среднем 4 мм в год. Предполагаемые самки имели большие вариации в размерах особей в пределах двух-, трехлетней генерации и, отставая в росте в первые два года, догоняли в размерах самцов на третий год жизни. Примечательно, что не наблюдается замедления роста на протяжении последнего года жизни и, как указывалось выше, не отмечается изменений и в форме поперечного сечения ростра в онтогенезе, свидетельствующих о наличии эфебо-геронтической стадии. В этом отношении изученные белемниты также напоминают кальмаров, у которых рост не прекращается до конца жизни [7].

#### ВЫВОДЫ

1. Методика онтогенетических исследований может использоваться не только в систематике, но и в решении вопросов биологии и внутривидовой структуры белемноидей.

2. Установлены два типа онтогенетического развития ростра *Acroteuthis* (*Microbelus*) *russiensis*, различающиеся скоростью приобретения пропорций, свойственных взрослому (половозрелому) состоянию.

3. Особи с более быстрым ростом отнесены по аналогии с современными кальмарами к самцам, с более медленным — к самкам. Соотношение полов в изученной выборке составляет 1 : 0,8 с преобладанием самцов.

4. Продолжительность жизни и самцов и самок достигала 4 лет.

Статья подготовлена при финансовой поддержке фонда Дж. Сороса.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акимущкин И. И. Головоногие моллюски морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1963. 236 с.
2. Барсков И. С., Вейс А. Ф. Об онтогенезе ростра некоторых двувалиид//Палеонтол. журн. 1992. № 2. С. 58—70.
3. Вейс А. Ф. К ревизии белемнитов рода *Conobelus* Stolley, 1919//Палеонтол. журн. 1991. № 2. С. 18—33.
4. Вейс А. Ф. Позднеюрские — раннемеловые белемниты Крыма (семейства *Duvaliidae* и *Dicoelitidae*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ПИН, 1992. 21 с.
5. Герасимов П. А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М.: Наука, 1969. 132 с.
6. Густомесов В. А. Бореальные позднеюрские белемниты (*Cylindroteuthinae*) Русской платформы//Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1964. Вып. 107. С. 91—211.
7. Зуев Г. В., Несис К. Н. Кальмары (биология и промысел). М.: Пищевая пром-сть, 1971. 360 с.
8. Крымгольц Г. Я. Верхнеюрские *Cylindroteuthinae* Тимана, бассейна р. Сысолы и Оренбургской губернии//Изв. Геол. ком-та. 1929. Т. 48. № 7. С. 103—140.
9. Сакс В. Н., Нальяева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 208 с.
10. Fischer A. G. A belemnoid from the Late Permian of Greenland//Medd. Grøn. 1947. V. 135. № 5. P. 1—25.
11. Orbigny A. Paleontologie de la Russie. Mollusques Cephalopodes//Murchison E., Verneuil E., Keyserling A. Geologie de la Russie. London: Murray; Paris: Bertrand, 1845. V. 2. P. 419—447.
12. Pavlow A. P., Lamplugh G. Argiles de Speeton et leurs equivalents. Moscou: Soc. natur. Moscou, 1892. 212 p.
13. Pugaczewska H. Belemnoids from the Jurassic of Poland//Acta palaeontol. polon. 1961. V. 6. № 2. 236 p.

Московский государственный университет  
Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию  
12.IV.1993

Barskov I. S., Weiss A. F.

#### ON THE ONTOGENY AND SPECIES STRUCTURE IN THE BELEMNITE *ACROTEUTHIS (MICROBELUS) RUSSIENSIS* (BELEMNOIDEA)

Ontogenetic features which are believed to reflect the rate, with which the animal reaches the neanic stage, are interpreted as a manifestation of sexual dimorphism. On the basis of the comparison with recent squids, conclusions are made about belemnite biology and intraspecific structure.

Key words: Belemnites, ontogeny, biology, sexual dimorphism.

Объяснение к таблице V

Фиг. 1—13. Ростры *Acroteuthis (Microbelus) russiensis* (Orbigny) (×1); Московская обл., г. Воскресенск, карьер фосфоритового рудника Воскресенского химкомбината; верхняя юра, верхневолжский подъярус; 1 — экз. № 203/500, 2 — экз. № 182/500, 3 — экз. № 196/500, 4 — экз. № 292/500, 5 — экз. № 221/500, 6 — экз. № 284/500, 7 — экз. № 322/500, 8 — экз. № 279/500, 9 — экз. № 238/500, 10 — экз. № 267/500, 11 — экз. № 313/500, 12 — экз. № 246/500, 13 — экз. № 390/500; а — с вентральной стороны; б — с латеральной стороны. 1—4, 6, 9 — вероятные самцы, 5, 7, 8, 10—13 — вероятные самки.