

УДК 564.53: 551.763

И. А. МИХАЙЛОВА

## ТИПЫ ПРОСУТУРЫ И ПРИМАСУТУРЫ МЕЛОВЫХ АММОНИТОВ

Рассматриваются строение просутуры и примасутуры меловых аммонитов, взаимоотношение их между собой и с последующими лопастными линиями. Подтверждена просутура двух типов, описана примасутура четырех типов. Критически рассматривается положение О. Шиндевольфа о независимом развитии просутуры и примасутуры; делается вывод о преемственности примасутуры от просутуры.

Резко возросший интерес к онто-филогенетическому изучению мезозойских аммоноидей как в СССР, так и за рубежом привел к необходимости тщательно проанализировать вновь и частично пересмотреть имеющиеся представления о просутуре и примасутуре меловых аммонитов. Такая ревизия невозможна без краткого рассмотрения понятий «просутура» и «примасутура», взаимоотношений между просутурой и примасутурой и их изменения во времени.

Общеизвестно, что раковина аммонитов состоит из трех частей: протоконха, фрагмокона и жилой камеры. Первая перегородка, отделяющая протоконх от фрагмокона, принципиально отличается от второй, а также и от всех остальных, разделяющих гидростатические камеры, противоположной направленностью гофрировки в плоскости симметрии. Так как наиболее резкое отличие приурочено к краевой части перегородки, то оно наиболее наглядно фиксируется очертанием первой и второй лопастных линий, для которых О. Шиндевольф предложил термины «просутура» и «примасутура».

Начальные обороты аммонитов впервые были детальнейшим образом исследованы В. Бранко (Branco, 1879—1880). В его классической работе наибольшее внимание уделено строению протоконха и первого оборота, взаимоотношению первой и последующих лопастных линий. Бранко предложил разделять протоконхи на асептические, латисептические и ангустисептические. Эта классификация основана не на размерах и форме протоконха, а на характере ограничивающей его первой перегородки. Первая лопастная линия в силу этого может быть бесседельной (асептической), широкоседельной (латисептической) и узкоседельной (ангустисептической). Поэтому термины Бранко одинаково применимы как к протоконху, так и к первой линии.

Обратный изгиб второй перегородки в плоскости симметрии приводит к образованию брюшной и спинной лопастей вместо брюшного и спинного седел, что и определяет резкое внешнее различие первых двух линий. Все последующие лопастные линии сохраняют в плоскости симметрии брюшную и спинную лопасти (опуская климениид и некоторых древнейших аммоноидей), наследуя их от второй лопастной линии. Сходство второй и последующих линий является в то же время их отличием от первой линии. Терминология Бранко вскоре была использована А. П. Карпинским (1890, 1896) для артинских аммонитов.

Нельзя не упомянуть исследования Дж. Смита (Smith, 1898, 1900, 1901), предпринятые в конце прошлого и начале нынешнего века собственно для меловых аммонитов. Смит убедительно показал, что меловым аммонитам свойственна ангустиселлатная просутура.

Необходимость введения и использования формул лопастных линий породила и продолжает порождать серию спорных вопросов, которые в известной степени являются отражением наших представлений о просутуре и примасутуре аммоноидей в целом. На раннем этапе некоторые авторы принимали за основу для построения формул просутуру (Noetling, 1905), тогда как другие — примасутуру (Wedekind, 1916; Schindewolf, 1928, 1929). Вероятно, настал момент четко разграничить два принципиально различных аспекта этого вопроса.

С одной стороны, так как просутура и примасутура являются графическим отражением строения и усложнения во времени первой и второй перегородки, то, видимо, нет достаточных оснований для противопоставления существа этих образований. Наглядность этих отличий, четко проявляющаяся в форме как перегородки, так и линии, не является и не может являться доказательством различного способа их возникновения. И просепта и примасепта, как и все последующие перегородки, выделяются задней частью эпителия мантии. Данные по меловым аммонитам позволяют говорить, что примасепта в ряде случаев имеет, как и просепта, призматическую микроструктуру и отличается этим от последующих септ. Это свидетельствует об общности формирования первых двух септ. Исходя из прямого развития аммонитов и признания возможности образования первых двух септ в яйцевых оболочках (Друшциц и др., 1977), нет оснований для их резкого противопоставления.

История развития аммоноидей дает любопытную картину изменения формы эмбриональных раковин. Говоря о появлении гетероморф и бурном их расцвете в заключительный период эволюции аммоноидей, мы часто забываем о том, что само возникновение и становление аммоноидей стало возможным лишь благодаря тому, что моллюск приобрел способность принципиально иного построения раковины. Путь от прямых бактриотидей к спиральносвернутым (мономорфным) аммоноидеям нашел свое отражение в изменении формы эмбриональных раковин древнейших аммоноидей (Руженцев, 1962; Богословский, 1969). Период становления аммонитов знаменовался преобразованиями, затронувшими эмбриональную стадию развития. Эмбриональные раковины девонских аммоноидей иллюстрируют переход от слабосогнутых к полностью свернутым, причем на промежуточных стадиях наблюдаются эмбриональные раковины с умбиликальным отверстием.

Появление мезозойских гетероморф представляет значительный интерес, если говорить о вторичной гетероморфности аммоноидей. Тем более интересно, что эмбриональные раковины гетероморфных мезозойских аммоноидей не отличаются от таковых одновозрастных мономорфных аммоноидей: и те и другие имеют спирально-плоскостную раковину, у которой протоконх всегда плотно перекрыт первым оборотом.

Слабосогнутые эмбриональные раковины древнейших аммоноидей имели унаследованную асептатную первую перегородку. Переход к спиральносвернутому первому обороту приводил к принципиально иной конструкции просепты, которая из окружной или овальной становится двусторонне-симметричной, очень низкой и широкой. Появление брюшного срединного седла, видимо, связано с наличием хорошо обособленного цекума.

С другой стороны, различие формы просутуры и примасутуры действительно приводит нас к признанию того факта, что при построении формул лопастных линий целесообразнее исходить из второй лопастной линии, в которой уже присутствуют брюшная и спинная лопасти, свойственные всем последующим линиям. Поэтому совершенно справедливо, что при раз-

работке формул лопастных линий, отражающих, «несмотря на все позднейшие онто-филогенетические преобразования, первичное положение любой лопасти, т. е. ее положение в момент становления», а также «весь ход онтогенетического развития лопастной линии любой сложности» (Руженцев, 1960б, стр. 17), следует исходить из второй лопастной линии.

Впервые достаточно подробно эти вопросы В. Е. Руженцев осветил в 1949 г. и затем неоднократно возвращался к ним в своих последующих работах (Руженцев, 1949а, б, 1957, 1960а, б, 1964; Богословский и Руженцев, 1972). Детальная разработка типов эволюционных изменений лопастной линии на основе определенного типа примасутур позволила Руженцеву обосновать выделение среди аммоноидей пяти отрядов. Из сказанного ясно, сколь велико значение лопастной линии и особенно начальных стадий развития для построения системы аммоноидей в целом. Однако это привело также к тому, что на сегодняшний день имеется значительно больше данных о строении примасутуры, чем просутуры.

Существенный вклад в познание этого вопроса внес О. Шиндевольф, хотя нельзя согласиться с его основным положением, что настоящей лопастной линией аммонитов является вторая линия, развитие и изменение которой в эволюции шло независимо и обособленно от первой. Первая работа Шиндевольфа (Schindewolf, 1928), в которой вкратце излагается этот вопрос, содержит основные положения, которые Шиндевольф неоднократно затрагивает и дополняет в последующих работах (Schindewolf, 1929, 1951, 1954, 1968), оставаясь на своих позициях о независимости развития просутуры и примасутуры. Считая, что первая линия не имеет присущих всем остальным линиям брюшной и спинной лопастей (= наружной и внутренней, по Шиндевольфу), а поэтому не обладает типичным признаком аммонитовой линии, Шиндевольф предложил для нее название «просутура».

Изменения просутуры и примасутуры не совпадают во времени, что иллюстрируется приводимой ниже таблицей (Schindewolf, 1928, 1929).

Период	Просутура	Примасутура
Мел	Ангустиселлатная	C 2U
Юра		
Триас	Латиселлатная или ангустиселлатная	C 1U
Пермь	Латиселлатная	
Карбон		
Девон	Аселлатная или латиселлатная	Без U

Из этих положений проистекает основное заключение Шиндевольфа: примасутура развивается совершенно независимо от просутуры, т. е. «просутура не является базой, на которой происходит образование примасутуры» (Schindewolf, 1968, стр. 807). Однако, как видно из таблицы, наблюдается процесс изменения и усложнения просутуры и идущий параллельно ему процесс изменения и усложнения примасутуры. Поэтому речь может идти только о несовпадении во времени, но ни в коем случае не о самостоятельности их развития. Ошибочность этого положения подробно анализировал В. В. Друшниц (1956).

Однако сказанное выше, видимо, не должно препятствовать принятию и использованию самих терминов, достаточно прочно вошедших в литературу. При этом следует иметь в виду, что просутура в нашем понимании является первой, а примасутура — второй лопастной линией.

Изучение просутур и примасутур к моменту выхода в свет «Traité de paléontologie» (1952), «Treatise on invertebrate paleontology» (1957) и «Основ палеонтологии» (1962) завершилось общим признанием того, что в истории аммоноидей изменение первой лопастной линии шло по пути от асепллатного через латиселлатный к ангустиселлатному типу и параллельно этому происходило усложнение второй лопастной линии от трехлопастной через четырехлопастную к пятилопастной. Для палеозойских отрядов *Agoniatitida*, *Goniatitida* и *Clymeniida* характерна вторая лопастная линия, состоящая из трех лопастей (VUD), у отряда *Seratitida* в ней появляется четвертая лопасть (VUID) и, наконец, у юрско-меловых аммонитов наблюдается возникновение пятой лопасти (VUU'ID).

Ниже делается попытка суммировать сведения о первых лопастных линиях меловых аммонитов с учетом литературных данных и собственных исследований (свыше 140 онтогенезов). Этот материал охватывает все крупные таксоны меловых аммоноидей — от отрядов до надсемейств включительно.

## ПРОСУТУРА

Нельзя не сказать, что полное изображение просутуры дается крайне редко. В подавляющем большинстве работ авторы либо вообще не показывают первую лопастную линию, либо дают для нее только наружную часть, не позволяющую достоверно судить о числе входящих в нее лопастей.

Следует отметить, что технически достаточно сложно отобразить на плоскости просутуру и следующую за ней примасутуру. Эта сложность связана с особенностями конструкции начала спирали. Примасепта (вторая перегородка) расположена по отношению к просепте (первой перегородке) под углом; около брюшной стороны расстояние между ними максимальное и обычно соответствует таковому между последующими перегородками, а около спинной стороны — минимальное. Нередко просепта и примасепта соприкасаются в припупковых частях оборота, иногда соединяются на внутренней стороне, а в более редких случаях примасепта присоединяется к просепте на некотором расстоянии от внутренней стороны. Факт схождения просутуры и примасутуры у шва неоднократно отмечался специалистами, изучавшими особенности строения начальных стадий. Примасутура «сидит верхом» на просутуре — подобное образное выражение со времен Бранко характеризует эту особенность.

Эти варианты осложняют и затрудняют картину совместного изображения просутуры и примасутуры. Более правильно показывать схождение и соединение первых двух линий у шва, что достаточно легко сделать при изображении только наружной части лопастной линии (Михайлова, 1974, рис. 3). Однако когда лопастная линиядается полностью, то картина оказывается менее удачной (Михайлова, 1976а, рис. 4; 1976б, рис. 1). Поэтому, видимо, следует принять такой вариант, который дан на рис. 1. Внутреннюю часть примасутуры при соединении или соприкосновении просутуры и примасутуры приходится корректировать по третьей лопастной линии. Что касается просутуры, то при хорошей сохранности протоконха ее можно полностью изобразить по краю первой перегородки.

После этих предварительных пояснений обратимся к рассмотрению просутуры. Меловые аммониты обладали просутурой ангустиселлатного типа с высоким брюшным и более низким спинным седлом (рис. 1). Формирование в плоскости симметрии седел, видимо, как уже говорилось ранее, связано с наличием крупного шаровидного цекума. Объем и форма

и спинная) или, иными словами, лопасти примасутуры наследуют лопасти просутуры, к которым добавляются брюшная и спинная. Для триасовых аммонитов это, кажется, справедливо (Шевырев, 1968). Однако у юрских аммонитов этот принцип выдерживается не всегда. Так, у *Eoderocerataceae* наблюдаются двухлопастная просутура и следующая за ней пятилопастная примасутура (Дагис, 1968, рис. 14, 20). К сожалению, просмотр мною начальных стадий *Zugodactylites braunianus* не подтвердил мнение А. А. Дагис. Видимо, для этого рода все-таки характерна трехлопастная просутура. Такая же картина (от двухлопастной просутуры к пятилопастной примасутуре) известна и для *Hildocerataceae* (Безносов, 1960, рис. 5, двухлопастная просутура показана условно; Дагис, 1974, рис. 8, 10). Для *Perisphictaceae* в большинстве работ показана трехлопастная просутура (Westermann, 1956, табл. 1; Безносов, 1960, рис. 13; Михайлов, 1964, рис. 12—14). Исключение относится к условному изображению двухлопастной просутуры *Prorsiphinctes ultimus* (Безносов, 1960, рис. 11). Как курьез можно отметить невероятную просутуру *Craspedites subditus*, у которой показаны брюшная, пупковая и спинная лопасти (Дубовский, 1967).

Проведенное мною совместно с Н. В. Безносовым и В. В. Кутузовой онтогенетическое изучение некоторых среднеюрских перисфинктид показало наличие у *Bajōsisphinctes* двух лопастей в просутуре. Данные, приводимые для *Haplocerataceae*, подтверждают трехлопастную просутуру (Palframan, 1966, рис. 8, 12; 1967, рис. 8). Наличие действительно трех лопастей в просутуре четко распознается на прекрасно выполненных в тех же работах рисунках начальных камер. Единодушно мнение различных авторов о трехлопастной просутуре *Stephanocerataceae* (Westermann, 1956, табл. 1; Шевырев, 1960, рис. 3; Князев, 1971, рис. 2, 3; 1975, рис. 4—6). Несовпадение числа лопастей просутуры и примасутуры (без учета брюшной и спинной лопастей) неоднократно отмечалось Шинdevольфом. Однако он использовал этот факт как еще одно доказательство независимого развития просутуры и примасутуры (Schindewolf, 1929, 1968 и др.).

У меловых аммонитов наблюдается еще более частое несовпадение, что будет рассмотрено при описании примасутуры. Поэтому, с моей точки зрения, логично предположить, что наиболее консервативный отряд мезозойских аммонитов — *Phylloceratida* — унаследовал двухлопастную просутуру цератитов. В результате ускорения развития и выпадения ранних стадий пятилопастная линия сместилась в течение длительного периода на примасутуру и в таком виде соседствует у филлоцератид с двухлопастной просутурой. Достаточная стабильность эмбрионального развития в отряде *Phylloceratida*, возможно, сохранила этот тип просутуры от триаса до мела.

## ПРИМАСУТУРА

Применительно к меловым аммонитам со временем Бранко известна пятилопастная примасутура. Ее усложнение в эволюции аммоидей от трехлопастной до пятилопастной вполне естественно и может быть легко объяснено ускорением развития с выпадением ранних стадий. Однако общая стройная картина нарушается тем, что у некоторых меловых аммонитов была установлена четырехлопастная примасутура, на которую впервые указал Смит (Smith, 1901), а позднее указывали и другие авторы (Михайлова, 1957; Руженцев, 1962; Schindewolf, 1968).

Таким образом, меловым аммонитам присущи два типа примасутуры: пятилопастной, свойственный большинству форм, и четырехлопастной, описанный у парагоплитид, деезитид, дувиллейцератид и гетероморф. В заключительной части своей сводки Шинdevольф (Schindewolf, 1968) установил для меловых аммонитов третий тип примасутуры — шестишестилопастной, характерный для позднемеловых тетрагонитаций, на основании чего он предложил выделять самостоятельный подотряд *Tetragonitina*.

Опираясь на последние данные, можно говорить, что меловые аммониты имеют примасутуру четырех типов вместо известных ранее трех. Один из этих типов — пятилопастной — следует считать основным, а остальные три — его производными.

Пятилопастная примасутура (VUU<sup>1</sup>ID). На основании двух- или трехлопастной просутуры в результате появления брюшной и спинной лопасти возникает пятилопастная примасутура. При наличии трехлопастной просутуры в примасутуре наблюдается полное соответствие лопастей; примасутура наследует лопасти просутуры и генетически тесно с ней связана, что хорошо видно на рис. 1. Это противоречит основному утверждению Шинdevольфа о независимом развитии просутуры и примасутуры.

При формировании пятилопастной примасутуры на основе двухлопастной просутуры происходит перестройка внутренней стороны лопастной линии и на шве появляется первая пупковая лопасть U<sup>1</sup>, отсутствующая в просутуре (рис. 1, а, б). Однако и в этом случае пупковая и внутренняя боковая лопасти примасутуры безусловно наследуются от таковых лопастей просутуры. Что касается появления отсутствовавшей в просутуре первой пупковой лопасти, то подобный способ возникновения новых лопастей часто встречается на более поздних лопастных линиях и, видимо, соответствует появлению новой лопасти в результате деления седла. Таким образом, налицо процесс ускорения развития, о чем говорилось при рассмотрении просутуры филлоцератид. Шинdevольф, говоря о появлении новых элементов в морфогенезе, не противопоставлял примасутуру последующим лопастям, а, напротив, неоднократно подчеркивал, что все последующие лопасти формируются и преобразуются на основе примасутуры. Исходя из этого, несовпадение числа лопастей просутуры и примасутуры не может являться доказательством их независимого развития. В противном случае было бы необходимо противопоставлять на основании этой особенности все лопастные линии, отличающиеся между собой числом лопастей.

Такая пятилопастная примасутура наблюдается во всех трех отрядах, но если в отряде *Phylloceratida* иные типы примасутур не встречаются, то в других двух отрядах дело обстоит иначе. В отряде *Lytoceratida* пятилопастная примасутура присутствует в надсемействах *Lytocerataceae* и *Tetragonitaceae*, а в отряде *Ammonitida* — в надсемействах *Desmocerataceae*, *Hoplitaceae*, *Perisphinctaceae*, *Haplocerataceae* и *Acanthocerataceae*. Способ возникновения новых элементов, место и время их появления позволяют определить и охарактеризовать все упомянутые таксоны (Друшниц и Михайлова, 1972, 1974).

Пятилопастная примасутура с последующей редукцией первой пупковой лопасти U<sup>1</sup> и формированием новых элементов на основе четырехлопастной линии. Этот своеобразный тип примасутуры является производным от основного пятилопастного типа, у которого не наблюдается редукция пупковой лопасти. Такой тип примасутуры базируется на двухлопастной просутуре.

Для того чтобы пояснить отличие основного пятилопастного типа примасутуры от того, для которого характерна редукция первой пупковой лопасти, обратимся к рис. 2 и 3. На рис. 2, иллюстрирующем основной пятилопастной тип, показано изменение в онтогенезе лопастной линии *Sanmartinoceras clansayense* (*Ammonitida*, *Haplocerataceae*). Третья линия состоит из пяти лопастей. Все пять лопастей сохраняются в течение онтогенеза. Образование новых элементов приурочено к началу третьего оброта. Оно происходит в результате деления седла U<sup>1</sup>/I и возникновения лопастей U<sup>2</sup>, U<sup>3</sup> и т. д.

На рис. 3 показано изменение в онтогенезе лопастной линии *Scaphites planus*. Просутура двухлопастная, примасутура пятилопастная. В пятой лопастной линии наблюдаются только четыре лопасти (исчезла первая

цекума могут несколько варьировать, и нередко цекум в поперечном сечении может иметь не круглую, а овальную форму, что связано с необходимостью сохранить площадь сечения цекума при очень низкой первой перегородке. Эта зависимость, как и относительные размеры цекума, вероятно, влияет на характер гофрировки просепты, обуславливая не только наличие брюшного и спинного седел, но в какой-то мере определяя их форму и размеры. Высота брюшного седла по отношению к его ширине может быть

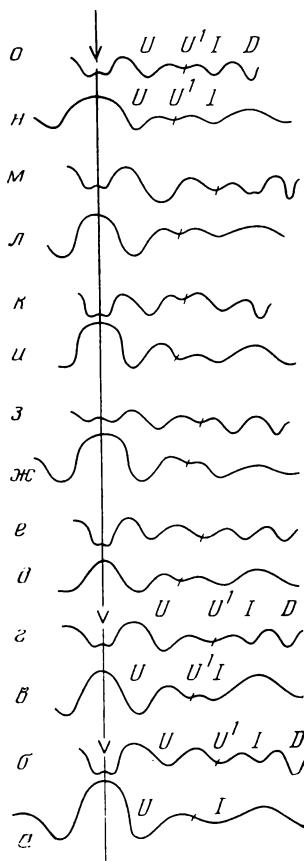


Рис. 1. Просутуры и пятилопастные примасутуры меловых аммонитов: *a, б* — *Euphylloceras velledae* (Michelin); экз. № 7/2656 ( $\times 42$ ); Дагестан, сел. Акуша; верхний апт; *в, г* — *Tetragonites depressus* (Rasp.); экз. № 7/11606 ( $\times 31$ ); Северный Кавказ, р. Кубань; средний апт; *д, з* — *Protetragonites rotundus* Drusch.; экз. 7/202 ( $\times 28$ ); Крым, р. Бельбек; берриас; *ж, л* — *Cleoniceras dubium* I. Michailova et Terechova; экз. № 52/19 ( $\times 26$ ); Северо-Восток СССР, бассейн р. Майна; средний альб; *и, к* — *Schloenbachia varians* (Sowerby); экз. № 176/7861 ( $\times 27$ ); Мангышлак, уроч. Жосалы; сеноман; *и, ж* (3-я линия) — *Placenticeras gaudakense* Iljin; экз. № 135/9892 ( $\times 20$ ); Мангышлак, колодец Кутусем; сеноман; *и, о* — *Parasilesites orientalis* I. Michailova et Terechova; экз. № 52/9 ( $\times 21$ ); Северо-Восток СССР, бассейн р. Майна; средний альб

больше ширины основания, равна ей или меньше ее. Форма седла может быть полукруглой, угловатой или полуovalной. Между брюшным и спинным седлами располагаются две или три лопасти, причем преобладает трехлопастная просутура, а двухлопастная наблюдается значительно реже. Обращает на себя внимание тот факт, что двухлопастная просутура встречена у *Euphylloceras velledae* — представителя наиболее консервативного мезозойского отряда *Phylloceratida*.

Следует кстати отметить, что абсолютные размеры протоконха, и в том числе площадь просепты, хотя и отражаются на длине лопастной линии, но не приводят к каким-либо существенным различиям. Ангустиселлатный тип просутуры и число ее лопастей не зависят от размеров протоконха, хотя диаметр последнего может колебаться в значительных пределах — от 0,22 до 0,80 мм, а ширина — от 0,33 до 1,00 мм. Удалось подметить, что филлоцератиды, имеющие наиболее мелкие протоконхи, обладают двухлопастной просутурой. Это наблюдение не совпадает с данными В. В. Друшниц, изучившего онтогенез *Euphylloceras ponticuli*, для которого он приводит трехлопастную просутуру (Друшниц, 1956, рис. 48).

Достаточно прочно укоренилось представление о том, что число лопастей примасутуры равно числу лопастей просутуры плюс два (брюшная

пупковая лопасть). Такое строение лопастной линия сохраняет до середины третьего оборота. В конце третьего оборота наружное седло приобретает двураздельность и вскоре вторично закладывается первая пупковая лопасть. Эта лопасть появляется на наружной части лопастной линии в результате деления седла, и для нее, возможно, следует ввести новое название, так как это уже не та первая пупковая лопасть, которая существовала в примасутуре. Почти одновременно с этим внутренняя боковая лопасть претерпевает деление на две ветви, вскоре обособляющиеся в две самостоятельные лопасти. Отчетливая картина появления новых лопастей не позволяет согласиться с И. Видманном (Wiedmann, 1965), предлагаю-

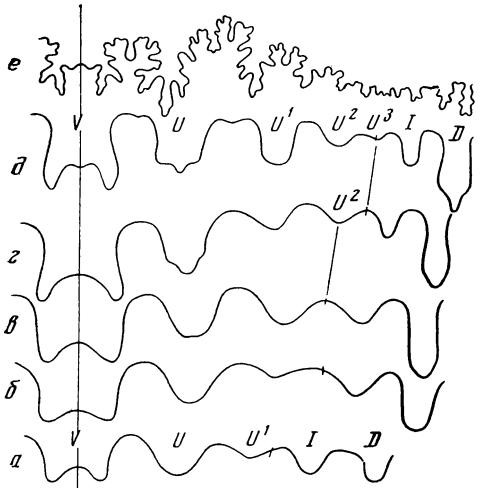


Рис. 2

Рис. 2. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Sanmartinoceras clansayense* Egoian; экз. № 7/5908; а — 3-я линия ( $\times 48$ ); б — 10-я линия, 1 оборот ( $\times 46$ ); в — 17-я линия, 1,5 оборота ( $\times 50$ ); г — 2,2 оборота ( $\times 30$ ); д — 2,5 оборота ( $\times 24$ ); е — начало 5-го оборота ( $\times 4$ ); Северный Кавказ, р. Хокодзь; верхний апт

Рис. 3. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Scaphites planus* Sowerby; экз. № 201/14463; а—е — 1, 2, 5-я линии ( $\times 34$ ); г — 14-я линия, 1 оборот ( $\times 34$ ); д — 16-я линия, 1,2 оборота ( $\times 34$ ); е — 28-я линия, 2,3 оборота ( $\times 28$ ); ж — 33-я линия, конец 3-го оборота ( $\times 23$ ); з — 35-я линия, начало 4-го оборота ( $\times 19$ ); и — 42-я линия, 3,6 оборота ( $\times 14$ ); к — 48-я линия, начало 5-го оборота ( $\times 13$ ); л — 61-я линия, начало 6-го оборота ( $\times 6$ ); Сахалин, р. Найба; верхний мел

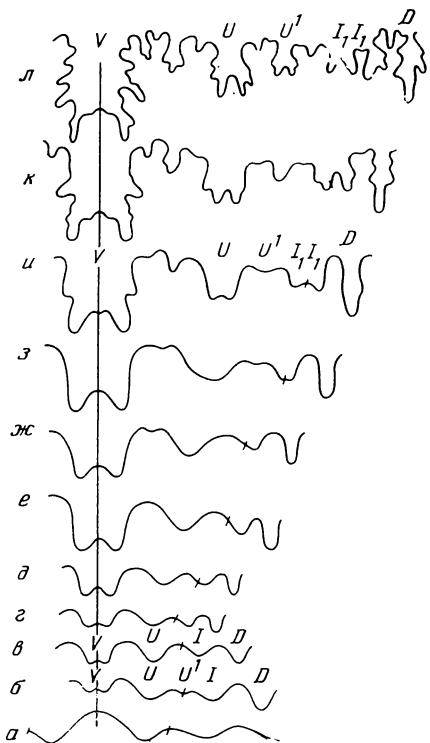


Рис. 3

щим для обозначения этих элементов ввести дополнительные индексы, чтобы подчеркнуть их особую природу.

Итак, второй тип примасутуры, несмотря на свой пятилопастной характер, принципиально отличается от первого: число лопастей в примасутуре приводит к тому, что исходной для образования новых элементов фактически служит четырехлопастная линия. Такая примасутура впервые была установлена и описана для надсемейства Parahoplitaceae, Deshayesitaceae и Douvilleicerataceae, входящих в отряд Ammonitida (Михайлова, 1976а, б). Почти одновременно подобная примасутура была приведена для надсемейства Ancylocerataceae (Богданова и Михайлова, 1975), также относящегося к отряду Ammonitida. Наконец, она характерна и для надсемейства Scaphitaceae, которое, возможно, следует относить к отряду Lycoceratida.

Для всех названных таксонов ранее указывалась четырехлопастная примасутура (Михайлова, 1957; Руженцев, 1962; Wiedmann, 1962, 1966; Schindewolf, 1966, 1968; Друшци и Михайлова, 1974). Эти ошибочные представления базировались на длительной четырехлопастной стадии, наблюдающейся с середины первого до конца второго оборота, а иногда и дольше. Эта наиболее простая линия и принималась за примасутуру. Так как изменение примасутуры в филогении аммоноидей шло по пути усложнения от трехлопастной до пятилопастной, то повторное возникновение у меловых аммонитов четырехлопастной примасутуры объяснялось как результат упрощения (Руженцев, 1962). Установление пятилопастной примасутуры с последующей редукцией в онтогенезе первой пупковой лопасти показывает, как происходил этот процесс.

Описанная примасутура установлена на сегодняшний день у пяти надсемейств, два из которых (*Scaphitaceae* и *Ancylocerataceae*) относятся к гетероморфным аммонитам. В настоящее время из надсемейства *Ancylocerataceae* подробно изучен только один вид *Ammonitoceras vassilievskiyi* (Богданова и Михайлова, 1975). Для него было показано, что переход к гетероморфной раковине повлек за собой после первого оборота резкое изменение попечного сечения (исчезновение инволютных частей оборота). Это вызвало появление принципиально отличающейся конструкции перегородки и привело к исчезновению одной из лопастей. По этой причине многие формы, относящиеся к *Ancylocerataceae*, сохраняют и на взрослой стадии четырехлопастную линию.

Установление такой же примасутуры у мономорфных аммонитов (*Deshayesitaceae*, *Parahopliteaceae* и *Douvilleicerataceae*) наряду с другими фактами несомненно свидетельствует в пользу того, что корни этих надсемейств следует искать среди гетероморфных аммонитов, и служит дополнительным подтверждением такой точки зрения (Wiedmann, 1969).

Следует еще раз подчеркнуть, что пятилопастная примасутура *Deshayesitaceae* и *Parahopliteaceae* и последующая редукция первой пупковой лопасти не оставляют сомнений в том, что у обоих надсемейств заложение новых элементов происходит на единой четырехлопастной основе (VUID). Установление этого факта не оставляет места для понятия об ортохронном и гетерохронном развитии, которое ввел Шиндевольф (Schindewolf, 1929) сначала для юрских аммоноидей, а впоследствии распространил на *Parahopliteaceae* и *Deshayesitaceae* (Schindewolf, 1966). Никакого запаздывания в появлении внутренней боковой лопасти (= U<sub>1</sub> по Шиндевольфу) у *Deshayesitaceae* нет, ибо эта лопасть присутствует у обоих надсемейств начиная с примасутуры (Михайлова, 1976б). Вскоре она исчезает и появляется вновь только у надсемейства *Parahopliteaceae* (делится седло U/I), тогда как у надсемейства *Deshayesitaceae* новые элементы возникают в результате деления другого седла (I/D) и возникают дополнительные внутренние боковые лопасти (Михайлова, 1976а).

Крайне интересно, что наряду со становлением своеобразной пятилопастной примасутуры с последующей редукцией первой пупковой лопасти в отряде *Ammonitida*, как наглядная иллюстрация параллелизма в развитии примасутур, наблюдается аналогичная картина у *Scaphitaceae* (отряд *Lytoceratida*). Различные способы появления новых элементов позволяют четко обособить все таксоны, обладающие таким типом примасутуры.

Нельзя не отметить также тот факт, что установление этого типа примасутуры является подтверждением ошибочности одного из основных положений Шиндевольфа. Речь идет о противопоставлении просутуры и примасутуры и появления новых элементов на основе последней. В данном случае образование новых элементов происходит на основе не пятилопастной, а четырехлопастной линии. Первая пупковая лопасть у двух надсемейств (*Deshayesitaceae*, *Douvilleicerataceae*) исчезает в ходе онтогенеза бесследно. Правда, сохраняется полная преемственность между просутурой, при-

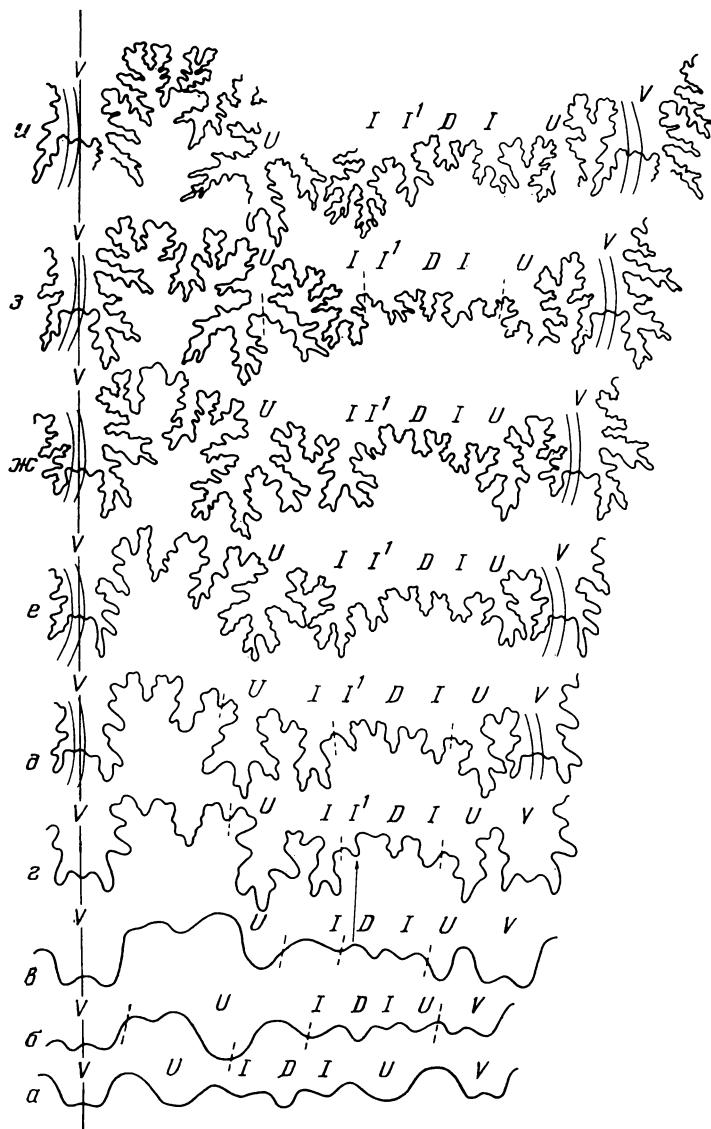


Рис. 4. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Hypoturrilites gravesianus* (Orbigny);  $\alpha - \sigma$  — экз. № 11490/2,  $\gamma, \eta$  — экз. № 11490/7,  $\delta$  — экз. № 11490/3,  $\epsilon, \zeta, \eta$  — экз. № 11490/4,  $\vartheta$  — экз. № 11490/5;  $\alpha$  — 2-я линия ( $\times 36$ ),  $\beta$  — 2-й оборот при  $B = 0,5$  мм и  $III = 0,4$  мм ( $\times 36$ ),  $\vartheta$  — 3-й оборот при  $B = 0,6$  мм и  $III = 0,6$  мм ( $\times 34$ );  $\gamma$  — при  $B = 2,0$  мм и  $III = 2,0$  мм ( $\times 8$ ),  $\delta$  — при  $B = 3,0$  мм и  $III = 3,5$  мм ( $\times 6$ ),  $\epsilon$  — при  $B = 4,2$  мм и  $III = 4,8$  мм ( $\times 4$ ),  $\eta$  — при  $B = 5,5$  мм и  $III = 6,0$  мм ( $\times 3$ ),  $\vartheta$  — при  $B = 8,0$  мм и  $III = 7,8$  мм ( $\times 1,2$ ),  $\alpha'$  — при  $B = 11,0$  мм и  $III = 10,5$  мм ( $\times 1$ ); Западный Копетдаг; верхний мел (Атабекян и Михайлова, 1976)

масутурой и последующими линиями как при появлении новых элементов, так и при редукции первой пупковой лопасти.

Видимо, против обособления в качестве самостоятельного такого типа примасутуры могут возникнуть возражения. Если исходить только из числа лопастей самой примасутуры, то выделение данного типа не является правомочным. Однако своеобразие последующих преобразований, а также формирование данной примасутуры на основе двухлопастной пропситуры представляется мне вполне достаточным для введения особого типа примасутуры. К тому же не следует забывать, что до недавнего времени для этих групп указывалась четырехлопастная примасутура. Если мы объединим первые два типа вместе, то картина окажется затушеванной.

Четырехлопастная примасутура (VUID) подтверждена только для надсемейства Turrilitaceae, т. е. для некоторых гетероморфных аммонитов (рис. 4). У *Nyroturrilites gravesianus* после первого спирально-плоскостного оборота происходит переход к туррилитидной башенковидной спирали. Четырехлопастная примасутура формируется на основе двухлопастной просутуры (Атабекян и Михайлова, 1976). Четырехлопастная примасутура описана Смитом (Smith, 1901) для *Buculites chicoensis* и Видманном (Wiedmann, 1963) для *Hamulinites munieri*. У последнего вида, входящего в семейство Ptychoceratidae, показана трехлопастная просутура. Может ли наблюдаваться у *Turrilitaceae* примасутура и второго типа, как переходная от пятилопастного основного типа к четырехлопастному? Может ли, напротив, у надсемейства Ancylocerataceae наблюдаваться также и четырехлопастная примасутура? Ответить на этот вопрос однозначно не позволяет пока бедность и немногочисленность материала по онтогенезу гетероморфных аммонитов. Можно утверждать, что четырехлопастная примасутура у меловых аммонитов появляется позднее, чем два предыдущих типа, и, видимо, у наиболее ранних туррилитид можно ожидать наличие примасутуры переходного типа. Менее вероятно, что четырехлопастная примасутура возникает на самых ранних стадиях развития скачкообразно, ибо для литоцератидных предков характерен основной пятилопастной тип примасутуры. Нельзя не отметить, что у второго и третьего типов наблюдается известное сходство, касающееся возникновения новых элементов в результате усложнения четырехлопастной линии, несмотря на различные типы примасутур.

Шестилопастная примасутура (VUU<sup>1</sup>U<sup>2</sup>ID) была установлена Шинdevольфом для некоторых позднемеловых тетрагонитид, на основе чего было предложено выделение этой группы в самостоятельный подотряд (Schindewolf, 1968). Шинdevольф считает, что наивысшая степень дифференциации примасутуры была подготовлена исторически. Предки «тетрагонитин» приобретали в онтогенезе шестую по счету лопасть приблизительно в 12—15-й лопастной линии, тогда как у рассматриваемой группы она возникает ускоренно уже в примасутуре.

Раннемеловые представители надсемейства Tetragonitaceae, изученные на обильном материале хорошей сохранности, не подтвердили шестилопастную примасутуру (Друшниц и Михайлова, 1976). Появление шестой по счету лопасти у апт-альбских видов приурочено к склону внутренней боковой лопасти и наблюдается на 20—22-й лопастной линии и не ранее чем на 16-й линии (Друшниц и Михайлова, 1976, рис. 7).

Проведенное мною изучение позднемелового *Gaudryceras tenuiliratum* показало, что вторая лопастная линия у этого вида действительно состоит из шести лопастей<sup>1</sup>, формирующихся на основе трехлопастной примасутуры (рис. 5). Однако дальнейшая судьба шестой (второй пупковой) лопасти оказалась крайне интересной, аналогичной судьбе пятой лопасти у примасутуры второго типа. Вторая пупковая лопасть сохраняется до девятой линии, а затем исчезает, и в конце первого — начале второго оборота линия становится пятилопастной, т. е., как и у второго типа, наблюдается редукция лопасти. Интересно также и то, что исчезнувшая в ходе онтогенеза вторая пупковая лопасть не восстанавливается, а новые элементы представляют результат преобразования внутренней боковой лопасти. Все дальнейшие преобразования у *G.tenuiliratum* происходят на основе пятилопастной линии. Характер изменения лопастной линии по мере нарастания оборотов соответствует тому, что наблюдалось у раннемеловых представителей этого надсемейства. Глубокая сутуральная лопасть, воз-

<sup>1</sup> В недавно опубликованной статье Х. Хирано (Hirano, 1975), посвященной онтогенетическому изучению *G. tenuiliratum*, строение примасутуры не нашло должного отражения. Если судить по рис. 5, то кажется, что шестилопастная примасутура отсутствует.

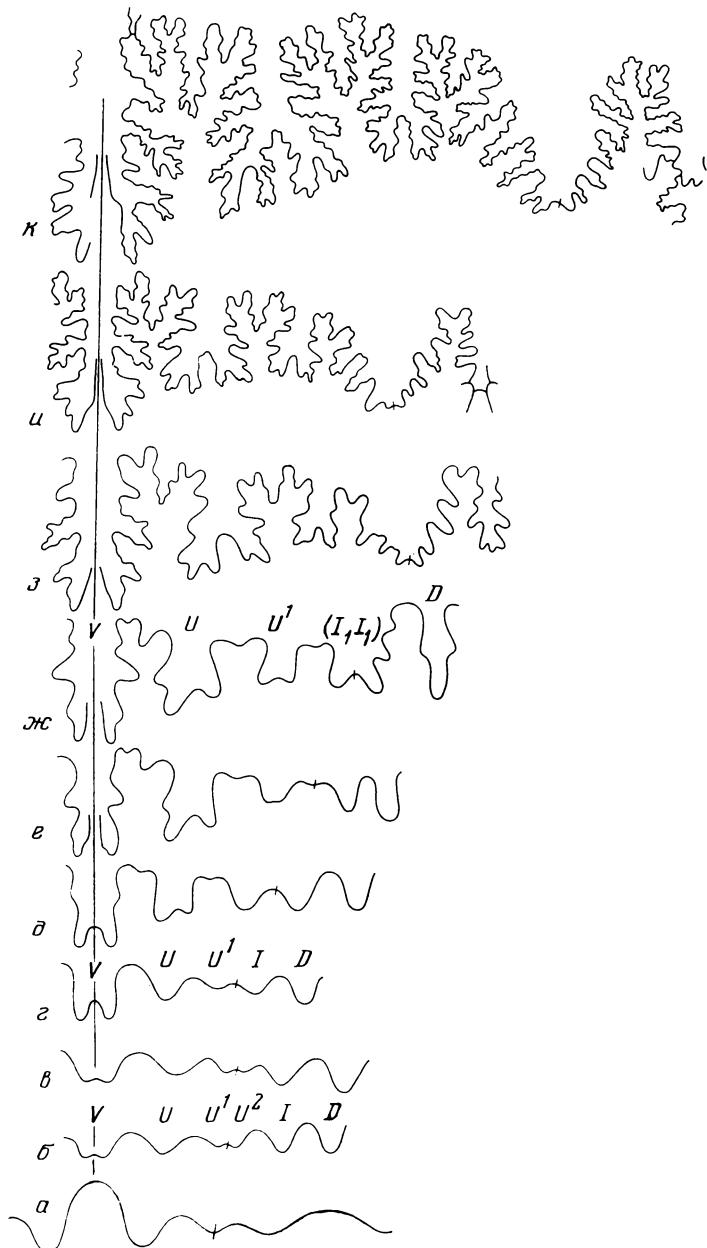


Рис. 5. Изменение лопастной линии в онтогенезе *Gaudryceras tenuiliratum* Yabe; экз. № 201/14376; *a—e* — 1, 2, 5-я линии ( $\times 28$ ); *g* — 14-я линия, 1,3 оборота ( $\times 28$ ); *д* — 16-я линия, 1,5 оборота ( $\times 28$ ); *е* — 19-я линия, 1,7 оборота ( $\times 28$ ); *ж* — 24-я линия, начало 3-го оборота ( $\times 28$ ); *з* — 43-я линия, 3,5 оборота ( $\times 14$ ); *и* — 66-я линия, 4,7 оборота ( $\times 8$ ); *к* — 107-я линия, 7 оборотов ( $\times 3$ ); Сахалин, р. Найба; верхний мел

никшая на месте внутренней боковой лопасти, внешне необычайно напоминает таковую у *Kossmatella agassiziana*.

Подобная шестилопастная примасутура наблюдалась и у других позднемеловых *Tetragonitaceae*. Мною были изучены *Parajaubertella kawakitanai*, *Epigoniceras glabrum*, *Saghalinites cala*, *Gaudryceras striatum*,

*G. danmanense*, *Anagaudryceras* sp. (Михайлова, 1977). Для всех форм действительно подтверждена шестилопастная примасутура, которой предшествует трехлопастная просутура. Достаточно характерным является исчезновение второй пупковой лопасти, обычно приуроченное к резкому сокращению ширины в конце первого оборота. Дальнейшее развитие в общих чертах совпадает с тем, что хорошо известно для раннемеловых тетрагонитаций.

Появление примасутуры такого типа происходит скачкообразно. Присутствующая в примасутуре шестая лопасть оказывается недолговечной, и ее наличие на первом обороте никак не влияет на общий ход изменения лопастной линии в онтогенезе. Исчезновение шестой лопасти не было замечено Шинdevольфом, который не наблюдал стадии, отраженные на рис. 5, б, в, и поэтому появление в конце второго оборота вторичной лопасти седла  $U^1/I$  продолжал считать лопастью  $U^2$ .

\* \* \*

Наиболее ранние стадии развития, запечатленные в просутуре и примасутуре, позволяют нам с известной долей осторожности трактовать характер образования и изменения этих структур в филогении аммоидей.

Безусловно, общая картина усложнения просепт и соответственно просутур является отражением изменений, происходящих в эмбриональной стадии. Поэтому типы просутуры (аселлатный, латиселлатный, ангустиселлатный) в каждый период характеризуют именно первую линию без рекапитуляции более ранних типов просутур, т. е. коренная, наиболее существенная перестройка организации крупных групп аммоидей затрагивает тот наиболее ранний период, когда развитие происходит в яйцевых оболочках. Видимо, следует согласиться с тем, что в каждом из трех названных типов есть по две различные модификации, отражающие общий процесс усложнения гофрированности просепты, а следовательно, и очертаний просутуры.

К сожалению, пока имеется мало данных о совместном строении просутуры и примасутуры, что представляется крайне важным для понимания характера усложнения примасутуры. Если говорить о каждом конкретном аммоните и его второй перегородке и линии, то, видимо, можно согласиться со следующими положениями.

Примасепта и примасутура, возможно, формируются в эмбриональной стадии, до выхода аммонителлы из яйца.

Примасепта, как просепта и все последующие септы, формируется в результате деятельности заднего конца мантии. Правда, первая, а нередко и вторая септы отличаются от всех последующих микроструктурными особенностями.

Нет оснований разрывать и противопоставлять первые две септы одного животного, и поэтому следует весьма осторожно говорить о «филогении» примасутуры.

Усложнение типов примасутуры во времени неразрывно связано с усложнением просутуры.

Способ усложнения примасутуры был детально освещен В. Е. Руженцевым (1960а, 1962), а для триасовых аммонитов А. А. Шевыревым (1968). Именно в результате ускорения развития (таксигенез, или акселерация) поздние стадии предков смешаются на более ранние стадии потомков. В последующем происходит выпадение из онтогенеза наиболее ранних стадий, в результате чего возникают четырехлопастная, пятилопастная и шестилопастная примасутуры.

Изучение ранних стадий изменения лопастной линии меловых аммонитов, особенностей первой и второй линий и их соотношения между собой, а также с последующими линиями выявило целый ряд существенно новых моментов. Этому в известной мере способствовало появление новых дан-

ных об онтогенезе гетероморфных аммонитов. Стало безусловным фактом, что все меловые аммониты, как мономорфы, так и гетероморфы, имели эмбриональную раковину одного типа. Иными словами, резкие различия мономорф и гетероморф приурочены к постэмбриональной стадии развития.

В заключительный период существования аммоноидей наблюдается максимальное разнообразие типов просутуры и примасутуры.

1. Существовала большая группа мономорфных аммоноидей, для которой характерны два типа просутуры (двух- и трехлопастная) и пятилопастная примасутура. У большей части или у всех подземеловых тетрагонитацей в результате ускорения развития наблюдается наиболее сложная из всех имеющихся примасутур — шестишлопастная. Таким образом, двух-трехлопастная просутура и последующая пятилопастная примасутура унаследованы от предковых юрских форм. Шестишлопастная примасутура представляет собой новообразование собственно меловых аммонитов.

2. С появлением в мелу разнообразных гетероморфных аммоноидей связано возникновение двух других типов примасутуры.

Изменение характера расположения раковинной трубки, различного типа отклонения ее от первого оборота приводили к изменению формы по-перечного сечения. Переход от полуулунного поперечного сечения к округлому или овальному диктовал необходимость коренной перестройки конструкции перегородки, ее упрощение; исчезновение инволютных частей оборота неизбежно влекло за собой редукцию пятой лопасти. Таким образом, переход от мономорф к гетероморфам обусловил появление примасутуры иного типа.

У представителей надсемейства *Ancylocerataceae* (*Ammonitida*) пятая лопасть быстро редуцируется, сохраняясь только на ранней половине первого оборота. У другого крупного ствола гетероморфных аммоноидей — *Turrilitaceae* (*Lytoceratida*) в результате тахигенеза и последующего выпадения ранних стадий формируется четырехлопастная примасутура. Так как просутура у предков обеих групп гетероморф была трехлопастной, то, видимо, изменения в известной мере затронули и эмбриональную стадию развития, на которой у всех гетероморф закладывается двухлопастная просутура.

Таким образом, появление гетероморфности вызвало упрощение просутур и примасутур.

3. Во второй половине раннего мела существовала группа мономорфных аммоноидей (*Parahoplitidae*, *Deshayesitidae* и *Douvilleiceratidae*), для которых установлены двухлопастная просутура и следующая за ней пятилопастная примасутура дополнительного типа (с последующей редукцией пятой лопасти). Наличие такого строения первых сутур у мономорфных аммоноидей является существенным фактом в пользу их происхождения от гетероморфных *Ancylocerataceae*.

Было установлено, что формирование в лопастной линии новых элементов может начинаться после предварительного ее упрощения.

Фиксация тесных связей примасутуры не только с последующими лопастными линиями, но и с просутурой, опровергает утверждение Шиндельвольфа об особой природе формирования просутуры и противопоставлении ее всем остальным линиям. Число лопастей примасутуры совпадает с числом лопастей просутуры (брюшная и спинная лопасти не учитываются) либо возрастает на одну. Так как просепта и примасепта обычно соединяются у шва, то в этом месте примасепта отклоняется назад и образование дополнительной умбиликальной лопасти конструктивно вполне оправданно и вряд ли может вызвать какие-либо возражения. Сокращение лопастей, которое отмечали Шиндельвольф (Schindewolf, 1968) и Видманн (Wiedmann, 1963), не наблюдалось и представляется маловероятным.

Типы просутуры и примасутуры являются признаками очень высокого таксономического ранга. Однако выделение таксонов отрядного и подот-

рядного ранга только на основании числа лопастей примасутуры не может быть проведено: отряд *Phylloceratida* характеризуется пятилопастным основным типом примасутуры, в отряде *Lytoceratida* встречаются все описанные типы, в отряде *Ammonitida* известны пятилопастной основной и пятилопастной переходный типы. Постоянное число лопастей примасутуры на данном уровне наших знаний выдерживается в пределах надсемейства. Исключение составляют только *Tetragonitaceae*, у которых установлена пяти- и шестишестилопастная примасутура.

Необходимо продолжить изучение онтогенеза гетероморфных аммонитов, где сделаны пока только первые шаги, уточнить временной диапазон шестишестилопастной примасутуры и ее особенности, внимательнейшим образом проанализировать аммонитов на переходных рубежах между основными типами просутур и примасутур. Возможно, получение новых данных приведет к необходимости пересмотра некоторых положений, изложенных в данной статье в предварительном аспекте.

## ЛИТЕРАТУРА

- Атабекян А. А. и Михайлова И. А. 1976. Особенности развития туррилитид (на примере *Hypoturrilites gravesianus* Orb.). Докл. АН СССР, т. 231, стр. 206—209.
- Безносов Н. В. 1960. К системе юрских *Ammonitida*. Палеонтол. ж., № 1, стр. 29—44.
- Богданова Т. Н. и Михайлова И. А. 1975. Об онтогенезе *Ammonitoceras vassiliiewskyi* Reining. Докл. АН СССР, т. 225, № 1, стр. 197—200.
- Богословский Б. И. 1969. Девонские аммоноидеи. Агониатиты. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 124, стр. 1—341.
- Богословский Б. И. и Руженцев В. Е. 1972. Изучение палеозойских аммоноидей в Советском Союзе. Палеонтол. ж., № 4, стр. 8—21.
- Дагис А. А. 1968. Тоарские аммониты (*Dactylioceratidae*) севера Сибири. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 40, стр. 1—107.
- Дагис А. А. 1974. Тоарские аммониты (*Hildoceratidae*) севера Сибири. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 99, стр. 1—88.
- Друшциц В. В. 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Литоцератиды, тетрагонитиды и филлоцератиды. Изд-во Моск. ун-та, стр. 1—147.
- Друшциц В. В., Догужаева Л. А. и Михайлова И. А. 1977. Строение аммонителлы и прямое развитие аммонитов. Палеонтол. ж., № 2, стр. 57—69.
- Друшциц В. В. и Михайлова И. А. 1972. О значении изучения онтогенеза для систематики и филогенетии раннемеловых аммонитов. Тез. докл. на сес., посв. 100-летию со дня рождения А. А. Борисяка. М., стр. 22—25.
- Друшциц В. В. и Михайлова И. А. 1974. О систематике раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., № 4, стр. 32—44.
- Друшциц В. В. и Михайлова И. А. 1976. Онтогенетическое развитие некоторых раннемеловых тетрагонитид (*Ammonoidea*). Палеонтол. ж., № 2, стр. 51—63.
- Дубовский А. Г. 1967. Об онтогенезе *Craspedites subditus* (Trautschold). Сб. науч. работ н.-и. сектора Киевск. ун-та, № 3, стр. 177—181.
- Карпинский А. П. 1890. Об аммоноидах артинского яруса и о некоторых сходных с ними каменноугольных формах. Зап. СПб. минерал. о-ва, сер. 2, ч. 27, стр. 15—195.
- Карпинский А. П. 1896. О находках в Азии *Prolecanites* и о развитии этого рода. Изв. АН, т. 4, № 2, стр. 179—194.
- Князев В. Г. 1971. Стадии развития рода *Cardioceras* на примере *Cardioceras (Cardioceras) arcticum* Pavlow и *Cardioceras (Scoticocardioceras) excavatum* Sow. В сб.: Вопр. геол. и геофиз. Сибири. Новосибирск, стр. 26—29.
- Князев В. Г. 1975. Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда севера Сибири. Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 275, стр. 1—116.
- Михайлова Н. П. 1964. Бореальные позднеюрские (нижневолжские) аммониты (*Virgatosphinctinae*). Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 107, стр. 5—88.
- Михайлова И. А. 1957. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск. ун-та, сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 3, стр. 173—182.
- Михайлова И. А. 1974. Особенности рода *Sonneratia* Bayle и его систематическое положение (*Hoplitaceae, Ammonoidea*). Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 49, вып. 1, стр. 106—118.
- Михайлова И. А. 1976а. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. Палеонтол. ж., № 1, стр. 57—66.
- Михайлова И. А. 1976б. О правильном понимании онтогенеза у представителей семейства *Deshayesitidae* Stoyanow. Докл. АН СССР, т. 226, № 2, стр. 444—447.
- Михайлова И. А. 1977. О шестишестилопастной примасутуре меловых аммонитов. Докл. АН СССР, т. 234, № 5, стр. 213—216.

- Руженцев В. Е. 1949а. Основные типы эволюционных изменений лопастной линии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 20, стр. 183—198.
- Руженцев В. Е. 1949б. Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medlicottidae Karpinsky. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 19, стр. 1—204.
- Руженцев В. Е. 1957. Филогенетическая система палеозойских аммоноидей. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 32, вып. 2, стр. 49—64.
- Руженцев В. Е. 1960а. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 83, стр. 1—331.
- Руженцев В. Е. 1960б. Некоторые вопросы классификации аммонитов. Палеонтол. ж., № 1, стр. 16—28.
- Руженцев В. Е. 1962. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. I. Изд-во АН СССР, стр. 243—334.
- Руженцев В. Е. 1964. К вопросу о терминологии лопастной линии аммоноидей. Палеонтол. ж., № 3, стр. 3—14.
- Шевырев А. А. 1960. Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов. Бюл. Моск. о-ва испыт., природы. Отд. геол., т. 35, вып. 1, стр. 69—78.
- Шевырев А. А. 1968. Триасовые аммоноиды юга СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 119, стр. 1—272.
- Branco W. 1879—1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil I. Palaeontographica, Bd 26, S. 19—50.
- Hirano H. 1975. Ontogenetic study of Late Cretaceous Gaudryceras tenuiliratum. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., ser. D, Geol., vol. 22, № 2, p. 165—192.
- Noetling F. 1905. Untersuchungen über den Bau der Lobenlinie von Pseudosagecceras multilobatum Noetling. Palaeontographica, Bd 51, S. 155—260.
- Palframan D. F. 1966. Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: Taramelliceras richei (de Loriol) and Creniceras renggeri (Oppel) from Woodham, Buckinghamshire. Palaeontology, vol. 9, № 2, p. 290—311.
- Palframan D. F. 1967. Variation and ontogeny of some Oxfordian ammonites: Distichoceras bicostatum (Stahl.) and Horioceras baugieri (d'Orbigny), from England. Palaeontology, vol. 10, № 1, p. 9—43.
- Schindewolf O. H. 1928. Zur Terminologie der Lobenlinie. Paläontol. Z., Bd 9, S. 181—186.
- Schindewolf O. H. 1929. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammoneenlobenlinie. Abhandl. preuss. geol. Landesanst., Bd 115, S. 1—102.
- Schindewolf O. H. 1951. Zur Morphogenie und Terminologie der Ammoneen—Lobenlinie. Paläontol. Z., Bd 25, S. 11—34.
- Schindewolf O. H. 1954. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. Bull. Mus. Compar. Zool., vol. 112, № 3, p. 217—237.
- Schindewolf O. H. 1966. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 6. Abhandl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz, S. 643—730.
- Schindewolf O. H. 1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 7. Abhandl. Akad. Wiss. und Liter. Mainz, S. 735—901.
- Smith J. P. 1898. The development of Lytoceras and Phylloceras. Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 3, geol., vol. 1, № 4, 129—160.
- Smith J. P. 1900. The development and phylogeny of Placenticeras. Proc. Calif. Acad. Sci., ser. 3, geol., vol. 1, № 7, p. 181—240.
- Smith J. P. 1901. The larval coil of Baculites. Amer. Naturalist, vol. 35, № 409, p. 39—49.
- Wedekind R. 1916. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. Centralbl. Mineral. Geol. und Paläontol., S. 185—195.
- Westermann G. 1956. Phylogenie der Stephanocerataceae und Perisphinctaceae des Dogger. Neues Jahrb. Geol., Paläontol., Abhandl., Bd 103, H. 1/2, S. 233—279.
- Wiedmann J. 1962. Ammoniten aus der Vascogotischen Kreide (Nordspanien). I. Phylloceratina, Lytoceratina. Palaeontographica, Bd 118, S. 119—237.
- Wiedmann J. 1963. Entwicklungsprinzipien der Kreideammoniten (Notizen zur Systematik der Kreideammoniten. IV). Paläontol. Z., Bd 37, № 1/2, S. 103—121.
- Wiedmann J. 1965. Origin, limits and systematic position of Scaphites. Palaeontology, № 8, p. 397—453.
- Wiedmann J. 1966. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Neues Jahrb. Geol., Paläontol., Abhandl., Bd 127, H. 1, S. 13—81.
- Wiedmann J. 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. Biol. Rev., vol. 44, № 4, p. 563—602.