

На правах рукописи

МИРОНЕНКО АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ

**ЮРСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ
ЧЕЛЮСТНОГО АППАРАТА АММОНОИДЕЙ**

**Шифр и наименование научной специальности –
1.6.2 “Палеонтология и стратиграфия”**

**Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Научный руководитель –
профессор РАН,
доктор геолого-минералогических наук,
М.А. Рогов**

Москва – 2025

Оглавление

| | |
|--|-----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 4 |
| Глава 1. Челюстной аппарат современных головоногих моллюсков и ископаемых аммоноидей..... | 13 |
| 1.1. Челюстной аппарат современных цефалопод..... | 13 |
| 1.2. Челюстной аппарат аммоноидей и основные тенденции его эволюции..... | 18 |
| 1.3. Проблемы тафономии челюстного аппарата аммоноидей..... | 26 |
| Глава 2. История изучения челюстного аппарата мезозойских аммоноидей..... | 29 |
| 2.1. Первый этап: «странные существа древнего мира»..... | 29 |
| 2.2. Второй этап: челюсти, их строение, эволюция и их дополнительные функции..... | 45 |
| Глава 3. Аптиховый тип челюстного аппарата..... | 52 |
| 3.1. Общая характеристика челюстного аппарата аптихового типа..... | 52 |
| 3.2. Стратиграфическое и систематическое распространение челюстей аптихового типа..... | 53 |
| 3.3. Нижняя челюсть аптихового типа..... | 55 |
| 3.3.1. Эволюция аптихов и время возникновения их вариантов..... | 55 |
| 3.3.2. Функции нижней челюсти аптихового типа..... | 64 |
| 3.3.3.1. Бат..... | 70 |
| 3.3.3.2. Келловей..... | 70 |
| 3.3.3.3. Оксфорд..... | 74 |
| 3.3.3.4. Кимеридж..... | 76 |
| 3.3.3.5. Волжский ярус..... | 78 |
| 3.3.4. Микроструктура кальцитового слоя аптихов..... | 79 |
| 3.3.4.1. Cornaptychus..... | 79 |
| 3.3.4.2. Laevicornaptychus..... | 80 |
| 3.3.4.3. Lamellaptychus..... | 81 |
| 3.3.4.4. Praestriaptychus..... | 83 |
| 3.3.4.5. Granulaptychus (Kosmogranulaptychus)..... | 84 |
| 3.3.4.6. Laevaptychus..... | 86 |
| 3.3.4.7. Аптихи микроконхов Aspidoceratinae («Microlaevaptychus»)..... | 89 |
| 3.3.4.8. Аптихи макроконхов Peltoceratinae («Peltaptychus»)..... | 90 |
| 3.3.5. Аптихи и половой диморфизм аммонитов..... | 92 |
| 3.3.6. Строение аптихов как ключ к пониманию эволюции юрских аммонитов..... | 97 |
| 3.3.7. Прижизненные повреждения аптихов..... | 99 |
| 3.3.8. Аптихи как инструмент биостратиграфии..... | 102 |
| 3.4. Верхняя челюсть аптихового типа..... | 103 |
| 3.4.1. Строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата..... | 103 |
| 3.4.2. Функции необычных элементов верхней челюсти..... | 109 |
| 3.4.3. Время возникновения канала в верхней челюсти..... | 111 |
| Глава 4. Ринхаптиховый тип челюстного аппарата..... | 113 |
| 4.1. Общая характеристика челюстного аппарата ринхаптихового типа..... | 113 |
| 4.2. Стратиграфическое и систематическое распространение челюстей ринхаптихового типа..... | 115 |
| 4.3. Различия в строении ринхолитов и конхоринхов аммоноидей и наутилид..... | 116 |
| 4.4. Микроструктура ринхолитов и продолжительность роста челюстей ринхаптихового типа..... | 127 |
| 4.5. Эволюция челюстей ринхаптихового типа..... | 129 |

| | |
|--|-----|
| 4.6 Палеоэкологическое значение челюстей ринхаптихового типа..... | 133 |
| 4.7. Сложности в изучении ринхаптихов и проблемы их определения..... | 134 |
| Глава 5. Анаптиховый тип челюстного аппарата..... | 136 |
| 5.1 Общая характеристика челюстного аппарата анаптихового типа..... | 136 |
| 5.2 Стратиграфическое и систематическое распространение челюстей анаптихового типа..... | 136 |
| 5.3 Юрский этап развития нижней челюсти анаптихового типа..... | 137 |
| 5.4 Палеоэкологическое значение челюстей анаптихового типа..... | 141 |
| Глава 6. Эволюция радулы аммоноидей..... | 142 |
| Глава 7. Причины и направление эволюции челюстного аппарата аммоноидей в юрском периоде..... | 145 |
| Заключение..... | 147 |
| Список литературы..... | 150 |
| Приложение..... | 174 |

ВВЕДЕНИЕ

Объектом исследования является челюстной аппарат юрских аммоноидей: нижняя и верхняя челюсти, а также их кальцитовые элементы.

Актуальность работы.

Аммоноидеи — подкласс головоногих моллюсков, появившийся в конце раннего девона и исчезнувший на рубеже мела и палеогена. Общее время их существования превышает 340 миллионов лет. Произшедшие от представителей небольшого наутилоидного отряда *Bactritida*, аммоноидеи, как и их предки, имели наружную раковину, служившую одновременно внешним скелетом, средством защиты и гидростатическим аппаратом. Аммоноидеи во многие периоды своей истории достигали огромной численности и были очень разнообразны. Не вызывает сомнений, что они играли важную роль в древних морских экосистемах, особенно в мезозое. Для понимания этой роли, изучения трофических связей, особенностей питания и образа жизни аммоноидей очень большое значение имеет информация о строении их челюстного аппарата.

Как и все современные головоногие моллюски, аммоноидеи обладали не только радулой, но и парой хорошо развитых челюстей (верхней и нижней). При этом форма, пропорции и детали строения этих челюстей в разных эволюционных линиях аммоноидей очень сильно различались. Эти различия, несомненно, свидетельствуют об адаптации к разным экологическим нишам, разному образу жизни и стилю питания. Однако до сих пор в этих областях остается очень много неясного. Неопределенность связана, в том числе, и с недостаточной изученностью челюстного аппарата аммоноидей. К примеру, нижние челюсти в некоторых эволюционных линиях аммоноидей изучены хорошо, в то время как в других линиях не известны вообще. Верхние челюсти даже у хорошо изученных таксонов аммоноидей до сих пор практически не описаны.

Также изучение строения челюстного аппарата помогает установить родственные связи между таксонами аммоноидей в тех случаях, когда изучение строения раковины или лопастной линии не дает однозначных результатов. В первую очередь это касается мезозойских гетероморфных аммонитов, у которых форма раковины и строение лопастной линии могли претерпеть существенные изменения в ходе эволюции, при том, что строение челюстного аппарата изменялось в значительно меньшей степени. Кроме того, поскольку

существенной части мезозойских аммоноидей (имевших челюстной аппарат аптихового типа) нижние челюсти использовались не только в процессе питания, но и в качестве защитных крышечек (а возможно, имели и другие функции) их изучение позволяет пролить свет на самые разные аспекты образа жизни этих аммоноидей.

Высокая скорость эволюции аммоноидей и быстрая сменяемость их видов сделала их раковины замечательным инструментом для биостратиграфии и межрегиональной геологической корреляции. Однако иногда раковины аммоноидей, а также другие макрофоссилии, оказываются недоступны для изучения: есть разрезы, в которых они не сохранились или сохранились очень плохо либо по тафономическим причинам (преимущественно в карбонатных осадках на большой глубине, где арагонит, из которого состоят раковины, сохраняется значительно хуже кальцита, из которого состоят элементы челюстного аппарата), либо из-за различных гидродинамических или палеоэкологических факторов (сильные течения, перемещавшие раковины до их захоронения, деятельность падальщиков и хищников-дуорофагов и т.д.). В таких случаях карбонатные элементы челюстного аппарата аммоноидей (кальцитовые пластины аптихов, а также ринхолиты и конхоринхи), сохраняющиеся значительно лучше раковин, могут позволить оценить возраст пород по макрофоссилиям. Разрешающая способность биостратиграфии с использованием элементов челюстного аппарата аммоноидей пока значительно ниже, чем при использовании раковин этих головоногих, но чем лучше и подробнее будут изучены элементы челюстного аппарата и чем лучше будет известно время появления тех или иных типов аммоноидных челюстей и их географическое распространение, тем более точными и детальными будут определение возраста пород и их межрегиональная корреляция с использованием этих окаменелостей.

Юрский этап эволюции челюстного аппарата аммоноидей особенно важен потому, что в ходе него возникли три из пяти основных известных на сегодняшний день типов челюстного аппарата аммоноидей, включая самый необычный для головоногих, но важнейший для эволюции аммонитов и стратиграфии аптиховый тип. При этом, ранние этапы эволюции аптихов (в тоаре и аалене) относительно хорошо изучены на материале из Западной Европы, однако аптихи средне- и позднеюрских бореальных и суббореальных аммонитов до самого недавнего времени оставались изученными крайне слабо. Также практически неизученными оставались верхние челюсти аптихового типа, не имевшие кальцитовых элементов и сохраняющиеся в ископаемом состоянии значительно хуже аптихов.

Степень разработанности темы исследования.

Элементы челюстного аппарата аммоноидей являются объектом исследования палеонтологов на протяжении почти двух столетий. Однако до сих пор они остаются изученными крайне неравномерно. К настоящему времени описано пять основных типов челюстных аппаратов аммоноидей: нормальный, анаптиховый, аптиховый, ринхаптиховый и промежуточный. Разработана детальная паратаксономическая классификация кальцитовых элементов челюстного аппарата (аптихов, ринхолитов и конхоринхов), часто встречающихся в ископаемом состоянии отдельно от челюстей и раковин их обладателей. При этом находки элементов челюстного аппарата аммоноидей из тетических регионов изучены значительно лучше, чем из бореальных. Микроструктура кальцитовых элементов (аптихов) челюстей аптихового типа была хорошо изучена лишь у массивных морфотипов, отличающихся крупными размерами, в то время как у тонких морфотипов, широко распространенных в бореальных и суббореальных регионах, она до сих пор не изучалась. Хотя многим таксонам юрских аммонитов свойственен ярко выраженный половой диморфизм, информация о диморфизме в строении аптихов также оставалась скудной. Строение верхних челюстей у аммоноидей с аптиховым типом челюстного аппарата никогда не изучалось детально и информация о нем, приведенная в современных публикациях, остается крайне противоречивой. Челюсти аммоноидей ринхаптихового типа были известны только из отложений верхнего мела Дальнего Востока и ранее никогда не отмечались ни в юрских слоях, ни за пределами данного региона, хотя изолированные ринхолиты, по некоторым деталям строения отличающиеся от ринхолитов наутилид, встречаются в разрезах начиная с нижней юры. Однако не существовало разработанного способа отличить изолированные кальцитовые элементы челюстей ринхаптихового типа аммоноидей (ринхолиты и конхоринхи) от сходных элементов в челюстях наутилид. Оставалось неизвестным время возникновения челюстей ринхаптихового типа.

Цель исследования.

Целью настоящей работы является изучение юрского этапа эволюции челюстного аппарата аммоноидей, а также уточнение данных по строению и времени возникновения различных типов и вариантов аммоноидных челюстей.

В рамках поставленной цели решались следующие задачи:

1. Исследовать юрские разрезы Русской плиты на предмет сбора элементов челюстного

аппарата аммоноидей и фиксации их стратиграфического положения.

2. Детально изучить ранее собранные коллекции аммоноидных челюстей из разрезов Русской плиты, Крыма и Кавказа.
3. Изучить микроструктуру кальцитового слоя нижних челюстей аптихового типа у аммоноидей, обитавших в бореальных и суббореальных морях и сравнить её с микроструктурой ранее изученных типов аптихов.
4. Уточнить строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата.
5. Разработать критерии отличия кальцитовых элементов (ринхолитов и конхоринхов) челюстей ринхаптихового типа аммоноидей от таковых в челюстях наутилоидей.
6. Уточнить стратиграфическое распространение различных паратаксонов аптихов, ринхолитов и конхоринхов.

Научная новизна и личный вклад автора.

Автором были собраны обширные коллекции аптихов и верхних челюстей аммонитов из юрских и нижнемеловых отложений центральных районов европейской части России, включающих Московскую синеклизу и Ульяновско-Саратовский прогиб. Впервые обнаружены и описаны аптихи, принадлежавшие аммонитам родов *Toricellites* (Kosmoceratidae, нижний келловей), *Peltoceras* (Peltoceratinae, верхний келловей), *Mirosphinctes* (Aspidoceratidae, верхний оксфорд) и *Kachpurites* (Craspeditidae, верхняя волга). В том числе впервые были найдены и описаны аптихи аммонитов из Москвы и Московской области (верхневолжских *Kachpurites*, верхнеоксфордских *Mirosphinctes* и *Euaspidoceras*). В соавторстве с В.В. Митта впервые описаны аптихи и верхние челюсти *Euryptychites* и *Siberites* (Polyptychitidae, нижний валанжин) а также *Keplerites* и *Toricellites* (Kosmoceratidae, верхний бат). В соавторстве с М.А. Роговым впервые описаны аптихи представителей Aulacostephanidae, Virgatitidae, Deshayesitidae и Laugeitinae. Была подтверждена принадлежность аптихов аптских *Sinzovia* к аптиховому типу челюстного аппарата. Также уточнено строение аптихов позднемелового семейства Placenticeratidae. Хотя семейства Placenticeratidae и Polyptychitidae жили в меловом периоде, их аптихи очень сходны с аптихами юрского семейства Cardioceratidae и их изучение помогает пролить свет на образ жизни и стиль питания юрских аммонитов.

Впервые детально изучено с использованием сканирующего электронного микроскопа

(СЭМ) и описано строение кальцитовой пластины аптихов микроконхов подсемейства *Aspidoceratinae* (*Mirosphinctes*), макроконхов подсемейства *Peltoceratinae* (*Peltoceras*), а также аммонитов семейства *Perisphinctidae* (*Perisphinctes*, *Binatisphinctes*). Впервые установлено проявление полового диморфизма в строении аптихов, заключающегося в разной структуре кальцитовой пластины аптихов микро- и макроконхов аспидоцератид. Впервые изучена микроструктура кальцитового слоя таких паратаксонов аптихов как *Praestriptychus* и *Granulaptychus*, переизучены аптихи *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*. Впервые описано сложное строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата.

Также автором в соавторстве с Д.Б. Гуляевым впервые были описаны челюсти ринхаптихового типа из средней юры (байос-бат) Северного Кавказа, что увеличило временной диапазон существования этих челюстей почти на 80 млн. лет. В этой же работе были описаны первые находки юрских анаптихов аммонитов подсемейства *Lytoceratina*, обнаруженные *in situ*, в жилой камере этих аммоноидей. В соавторстве с В.В. Митта была описана крупная верхняя челюсть ринхаптихового типа из средней юры (байос) Карачаево-Черкессии, скорее всего принадлежавшая аммониту из подсемейства *Lytoceratina*. Это единственная известная на сегодняшний день верхняя челюсть литоцератин и самая древняя челюсть ринхаптихового типа. В соавторстве с В.Н. Комаровым впервые были описаны ринхолиты из оксфордских и кимериджских отложений Крыма, выделены новые паратаксоны. Также автором был предложен набор признаков, позволяющих различать изолированные находки ринхолитов и конхоринхов аммоноидей и наutilusид.

Теоретическая и практическая значимость.

Полученные результаты расширяют наши знания о строении и времени возникновения различных типов аммоноидных челюстей. Они позволяют уточнить образ жизни и особенности питания аммоноидей, обладавших этими челюстями, и дополняют имеющуюся информацию об их половом диморфизме. В более широком масштабе они позволяют по-иному взглянуть на эволюцию аммоноидей, ход которой ранее обычно увязывался с только экологической пластичностью их раковин, а не челюстных аппаратов. В практическом плане новые данные могут быть использованы для таксономического определения новых находок, в первую очередь юрских ринхолитов, конхоринхов и аптихов, а в некоторых случаях и для оценки возраста вмещающих их пород. Обобщенные данные о местонахождениях аптихов в Центральной России и Поволжье могут быть использованы для дальнейшего поиска этих

окаменелостей и изучения их внутривидовой изменчивости.

Материал и методика исследований.

Основным материалом для исследования стали коллекции, собранные автором в различных юрских разрезах Русской платформы, а также коллекции, переданные на изучение коллегами и любителями палеонтологии.

Находки верхних и нижних челюстей аптихового типа были собраны автором в следующих местонахождениях: Алатырь 1 (Репьёвка) и Алатырь 2 (Большая Пестровка) (средняя юра, верхний бат) а также Лада и Дубровское (верхний кимеридж) в Мордовии, Починки в Нижегородской области (средняя юра, нижний келловей), Знаменка в Костромской области (средняя юра, нижний келловей), Михайловцемент в Рязанской области (средняя юра, средний и верхний келловей), Михаленино в Костромской области (верхняя юра, верхний оксфорд), Марково и Рыбаки в Московской области (верхняя юра, верхний оксфорд), Еганово в Московской области (верхняя юра, верхняя волга), Кунцево и Мневники в Москве (верхняя юра, верхняя волга). Также автором были изучены образцы из указанных местонахождений, собранные палеонтологами М.А. Роговым, В.В. Митта, А.С. Алексеевым, любителями палеонтологии А.В. Ступаченко, В.И. Пологовым, В.А. Кутиным, А.С. Калашниковым, А.В. Лебедевым.

Находки челюстей ринхаптихового и анаптихового типов, переданные автору, происходят из следующих местонахождений: серия разрезов на реках Большой Зеленчук и Кубань в Карачаево-Черкессии (средняя юра, верхний байос, сборы В.В. Митта), разрезы Хурукра и Гуниб в Горном Дагестане (средняя юра, пограничные отложения байоса-бата, сборы Д.Б. Гуляева, О.К. Хаписова).

Изолированные кальцитовые элементы челюстных аппаратов ринхаптихового типа (ринхолиты и конхоринхи), найденные в серии юрских разрезов Крыма (верхний келловей, оксфорд и кимеридж) были переданы автору Т.А. Артёмовой, В.И. Пологовым и А.П. Ипполитовым.

Также автором были изучены следующие музейные коллекции: коллекция ринхолитов и конхоринхов ПИН №3911, собранная В.Н. Комаровым и коллекции нижних и верхних челюстей аммонитов ПИН №5029, № 5322 и № 5546 собранные В.В. Митта, хранящиеся в Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова; коллекция аптихов и верхних челюстей аммонитов, собранная Г. Койпом и хранящаяся в Баварском государственном музее

палеонтологии и геологии (SNSB-BSPG, колл. № SNSB-BSPG 2014 XXI) и коллекция аптихов и верхних челюстей аммонитов, хранящаяся в Музее Естественной Истории в Мюнстере (LWL-Museum für Naturkunde, коллекция WMFN P).

В настоящее время собранные автором образцы хранятся в коллекциях Геологического института РАН (ГИН РАН, Москва, колл. GIN MPC №6 и №8), Палеонтологического музея им. Ю.А.Орлова при Палеонтологическом институте (ПИН РАН, Москва, колл. ПИН №5600, №5607, №5877), Государственного геологического музея им. В. И. Вернадского (ГГМ РАН, колл. ГГМ-1956) и Научно-учебного музея Землеведения МГУ (колл. MSU №113, №115, №116, №117, №121, №124).

Для изучения элементов челюстного аппарата аммоноидей применялись бинокулярный микроскоп и сканирующие электронные микроскопы (СЭМ) Tescan Vega II и III, а также микротомограф Neoscan, находящиеся в Палеонтологическом институте имени А. А. Борисяка РАН. Некоторые типы аптихов, конхоринхов, а также верхние челюсти аммоноидей впервые были изучены с использованием СЭМ и микротомографа.

Защищаемые положения

1. В кальцитовой пластине аптихов *Praestriptychus* и *Granulptychus* (принадлежавших оксфордским *Perisphinctes* сем. *Perisphinctidae* и келловейским *Toricellites* сем. *Kosmoceratidae* соответственно), а также в аптихах келловейских *Peltoceras* (*Peltoceratinae*) и оксфордских *Mirosphinctes* (*Aspidoceratinae*) отсутствует тубулярный слой, присутствующий в аптихах *Laevptychus* и *Lamellptychus* и ранее считавшийся характерным для всех средне- и позднеюрских аптихов. Микро- и макроконхам в подсемействе *Aspidoceratinae* принадлежали аптихи с разной микроструктурой кальцитовой пластины: трехслойные, с пористым тубулярным слоем у макроконхов и однослойные, без тубулярного слоя на взрослой стадии развития у микроконхов.
2. Верхняя челюсть аптихового типа отличается от челюстей других цефалопод слабым соединением наружной и внутренней пластин (капюшона и рукоятки) челюсти и наличием пустотелой трубки-канала, сужающейся к острию челюсти и проходящей внутри объемной наружной пластины.
3. Ринхолиты аммоноидей отличаются от ринхолитов наутилид формой дорсальной стороны рукоятки — округлой у наутилид и треугольной у аммоноидей. Судя по времени появления аммоноидных ринхолитов в геологической летописи, ринхаптиховый тип челюстного

аппарата у аммоноидей возникал дважды: в ранней (плинсбах) и в средней (аален) юре независимо в эволюционных линиях литоцератин и филлоцератин и на протяжении некоторого времени сосуществовал с анаптиховым типом.

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликованы 24 работы, из них 16 статей в журналах, входящих в список ВАК (в том числе 15 работ в международных журналах, входящих в WOS и Scopus) и 8 тезисов докладов и материалов конференций (из них 2 на английском языке). Результаты и основные положения диссертационной работы докладывались шесть раз: дважды (в 2017 и 2021 годах) на годовом собрании (научной конференции) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН «Палеострат», дважды (в 2018 и 2021 годах) на Всероссийском научном совещании "Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия", организованном Российской академией наук и Палеонтологическим институтом им. А.А. Борисяка, а также на двух международных конференциях из цикла "Cephalopods – Present and Past" - в Цюрихе, Швейцария (2014) и Фесе, Марокко (2018).

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения и списка литературы, включающего 342 наименования, из них 266 на иностранных языках, а также приложения. Общий объем работы составляет 176 страниц. Содержит 3 текстовые таблицы, 70 рисунков (включая находящиеся в приложении).

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю, доктору геолого-минералогических наук, профессору РАН М.А. Рогову за деятельное участие и неоценимый вклад и переданный опыт при подготовке данной диссертационной работы. Также автор выражает искреннюю благодарность соавторам, совместные публикации с которыми легли в основу данного исследования: д.г.-м.н. В.В. Митта (ПИН РАН, Москва), д.г.-м.н. С.В. Наугольных (ГИН РАН, Москва), Д.Б. Гуляеву (Ярославль), Дж. Яхту (John W.M. Jagt, Музей Естественной истории Маастрихта, Нидерланды), Е.А. Яхт-Языковой (Университет г.Ополе, Польша), В.Н. Комарову (РГГУ им. С. Орджоникидзе, Москва). Автор также выражает признательность своим коллегам из лаборатории Стратиграфии Фанерозоя ГИН РАН - В.А. Захарову, А.П. Ипполитову, Н.Г. Зверькову, О.А. Лутикову и Н.А. Лыкову за поддержку и содержательные дискуссии. Отдельное спасибо Р.А. Ракитову (ПИН РАН, Москва) за помощь при работе со сканирующим электронным

микроскопом и микротомографом. Автор искренне благодарен своей жене И.А. Смуровой за всестороннюю поддержку и за неоценимую помощь в изготовлении фотографий образцов для данного исследования. Огромное спасибо всем специалистам и любителям палеонтологии, которые передавали образцы для данного исследования и участвовали в совместных полевых выездах и дискуссиях: А.В. Ступаченко (Москва), И.А. Мелёшин (Биологический музей им. К.А. Тимирязева, Москва), Д.Б. Кучер (ГБОУ МДЭБЦ, Москва), А.С. Калашников, В.А. Кутин, А.В. Лебедев, Я.А. Николаев (Москва), Е.А. Пархоменко, Р.А. Гунчин, Ю.В. Зенина (Самара).

Глава 1. Челюстной аппарат современных головоногих моллюсков и ископаемых аммоноидей.

1.1. Челюстной аппарат современных цефалопод

Головоногие моллюски (Cephalopoda) – это единственный класс моллюсков, все ныне живущие представители которого имеют великолепно развитый челюстной аппарат, состоящий из двух челюстей (верхней и нижней) и расположенной между ними радулы (см. обзор Tanabe et al., 2015). Радула присутствует у большинства моллюсков и является апоморфным признаком этого типа животных (Kruta et al., 2015), но наличие пары челюстей — это уникальная черта головоногих. Хотя некоторые дополнительные твердые структуры, участвующие в употреблении пищи, обнаружены также и у отдельных представителей гастропод и моноплакофор (Lemche, Wingstrand, 1959; Gittenberger, Gittenberger, 2005; Vortsepneva et al. 2013, 2014), изучение их строения и механизмов формирования показало, что они возникли независимо друг от друга (Ворцепнева, Цетлин 2014), в то время как у головоногих, несмотря на отдельные (часто довольно существенные) различия в строении и минеральном составе челюстей, общий принцип их роста и организации одинаков, что позволяет сделать вывод о том, что эти челюсти были унаследованы всеми дожившими до наших дней головоногими от их общего предка.

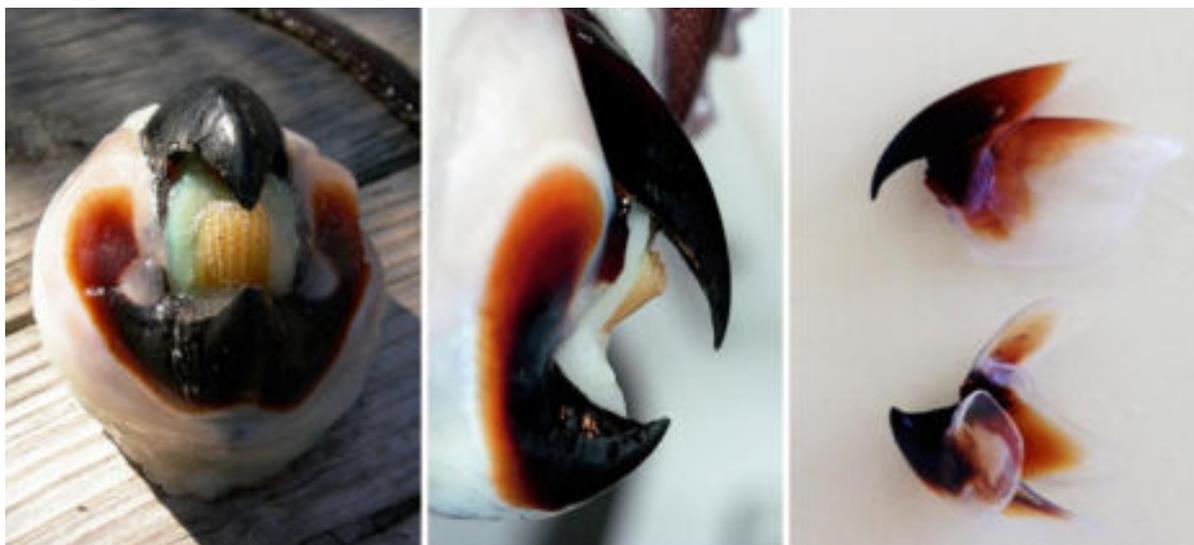


Рис 1. Челюсти современных колеоидей (кальмаров). Слева и в центре — полный челюстной аппарат с радулой и мускульным мешком, справа — отдельные челюсти.

Каждая челюсть головоногого моллюска (как верхняя, так и нижняя) состоит из двух

хитиновых пластин — наружной и внутренней, срастающихся вдоль переднего края. Передние концы челюстей и края челюсти по бокам от них заострены (Tanabe et al., 2015:fig.10.3). Подобная заостренная форма придает челюстному аппарату головоногих моллюсков сходство с клювами некоторых птиц, из-за чего в популярной, а иногда и в научной литературе, челюсти цефалопод также называют клювами (Акимушкин, 1963). Хитиновые пластины челюстей взрослых моллюсков имеют коричневый или почти черный цвет, в то время как у молодых особей челюсти светлее, а их недавно сформированные задние части могут быть почти прозрачными, также в онтогенезе может несколько изменяться форма самих челюстей (Souquet et al., 2023). Между челюстями расположена радула, а весь челюстной аппарат заключен в мускульный мешок (Рис.1).

Челюстной аппарат приводится в движение челюстной мускулатурой. Мышцы прикрепляются к каждой челюсти в области между двумя пластинами: к наружной поверхности внутренней пластины и к внутренней поверхности внешней пластины (Tanabe et al., 2015:fig.10.1). Снаружи весь челюстной аппарат у современных головоногих моллюсков заключен в своеобразный подвижный мускульный мешок: спереди из него выдвигаются только передние заостренные концы челюстей, а позади расположено отверстие пищевода.

Мягкие ткани челюстного аппарата цефалопод практически не сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому палеонтологи имеют дело почти исключительно с его твердыми частями — челюстями и в более редких случаях с радулой. Однако челюстные мышцы прикрепляются к челюстям с помощью специальных клеток-беккубластов, закрепляющихся в хитиновых пластинах челюстей, и в ископаемом состоянии в некоторых случаях сохраняются характерные ямки в области их прикрепления, что позволяет судить о расположении челюстных мышц и, до некоторой степени, даже об их силе и мощности (Tanabe, Fukuda, 1983, 1999; Doguzhaeva et al., 1997; Tanabe et al., 2001, 2015).

В деталях строение челюстей у представителей различных эволюционных ветвей головоногих несколько различается. Так, у представителей надотряда *Octobrachia* подкласса *Coleoidea* (к ним относятся осьминоги - *Octopoda* и вампироморфы - *Vampyromorpha*) передние концы обеих челюстей (рострумы) относительно короткие и закругленные, в то время как у представителей другого надотряда — *Decabrachia* (кальмары — *Teuthida* и каракатицы *Sepiida* и *Sepiolida*) они заостренные и часто крючковидно изогнутые (особенно в верхней челюсти), подобно клювам хищных птиц. Эти различия в форме рострума являются

диагностическим признаком и позволяют различать изолированные челюсти октобрахий и декабрахий, как современных, так и ископаемых (Clarke, 1986; Tanabe et al., 2006, 2015; Tanabe, 2012; Klug et al., 2020a,б).

Также существуют довольно значительные различия в строении челюстей между представителями двух современных подклассов головоногих — Coleoidea и Nautiloidea (Рис. 2). Нижняя челюсть колеоидей (к ним относятся все современные головоногие моллюски кроме наутилусов) имеет относительно короткую и широкую наружную пластину, и более длинную внутреннюю пластину (Clarke, 1986; Tanabe et al., 2015). Исключением, в некотором роде, является лишь глубоководный *Vampyroteuthis* Chun, последний представитель родственной осьминогам группы *Vampyromorpha*, у которого наружная пластина хоть и короче внутренней, но не намного (Lu, Ickeringill, 2002:fig.77), и судя по ископаемым находкам мезозойских вампироморф, это архаичный признак. У наутилоидей же в нижней челюсти, в отличие от колеоидей, внутренняя пластина всегда короче внешней. Строение верхней челюсти в обоих подклассах сходно: наружная пластина (ее называют «капюшоном», иногда можно встретить термин «фронтальная пластина») всегда более короткая и заостренная в передней части, а внутренняя пластина (ее называют «рукояткой» или, реже «глочной пластиной») более длинная и вытянутая (Clarke, 1986; Saunders et al., 1978). Однако самое главное различие между челюстями наутилоидей и колеоидей заключается в том, что у колеоидей, как современных, так и всех известных на сегодняшний день ископаемых, челюсти состоят исключительно из органического вещества (хитина), в то время как у наутилид передние части хитиновых челюстей усилены кальцитовыми элементами (Saunders et al., 1978; Tanabe et al., 2015). Заостренный стреловидный кальцитовый элемент верхней челюсти называется ринхолитом, более широкий и вогнутый кальцитовый элемент из нижней челюсти, имеющий зазубренный или ребристый передний край, имеет название конхоринх (Saunders et al., 1978; Tanabe et al., 2015). Ринхолиты и в несколько меньшей степени конхоринхи хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и достоверно известны из мезозойских и кайнозойских отложений начиная со среднего триаса (Saunders et al., 1978; Klug, 2001; Комаров, 2008a, 2021; Tanabe et al., 2015).



Рис 2. Отличие наutilusоидной и колеоидной челюстей. А и Б - *Nautilus belauensis* Saunders (*Nautilida*) и В-Г - *Sepia officinalis* Linnaeus (*Sepiida*). Фото из публикации Tanabe et al. 2015 с изменениями. Масштабные отрезки для А-Б и В-Г равны 1 см.

Большинство различий в строении и составе челюстей связаны, судя по всему, с образом жизни и стилем охоты головоногих. Так, крючковидные челюсти кальмаров и каракатиц позволяют захватывать и удерживать мягкотелую добычу при движении на большой скорости, в то время как клювы осьминогов с более широкими и мощными передними концами лучше адаптированы к охоте на менее подвижную, но лучше защищенную добычу. Кальцитовые элементы в челюстях позволяют наutilusам дробить раковины моллюсков и панцири ракообразных, составляющих существенную часть их рациона и являющихся важным источником кальция для строительства их наружных раковин (Saunders et al., 1978; Несис, 2005). Впрочем, ситуация с соответствием строения челюстей стилю питания цефалопод пока далека от полной ясности. К примеру, было показано, что современный глубоководный *Vampyroteuthis* является, по сути, детритофагом, и существенную часть его рациона составляют микроскопические частицы детрита (Hoving, Robison, 2012). Однако строение его челюстей (Lu, Ickeringill, 2002:fig.77) не отличается от такового у мезозойских вампиротеутид, несомненно бывших активными хищниками (Klug et al., 2021).

Как уже говорилось выше, принципиально сходное строение челюстей всех современных

головоногих свидетельствует о наличии челюстного аппарата у последнего общего предка современных цефалопод (а также и вымерших аммоноидей), по современным представлениям жившего в силурийском периоде (Kröger et al., 2011). Однако из отложений верхнего кембрия и ордовика находки челюстей головоногих неизвестны (Mironenko, 2020a,б), а образцы из силурийских отложений по своему строению довольно существенно отличаются от более поздних челюстей (Mironenko, 2020a). Эти факты свидетельствуют о том, что челюсти не являются апоморфным признаком класса цефалопод, а возникли на рубеже ордовика и силура в одной из множества существовавших в то время эволюционных ветвей наутилоидей - *Orthocerida sensu lato*, и затем были унаследованы их потомками (см. Mironenko, 2020a).

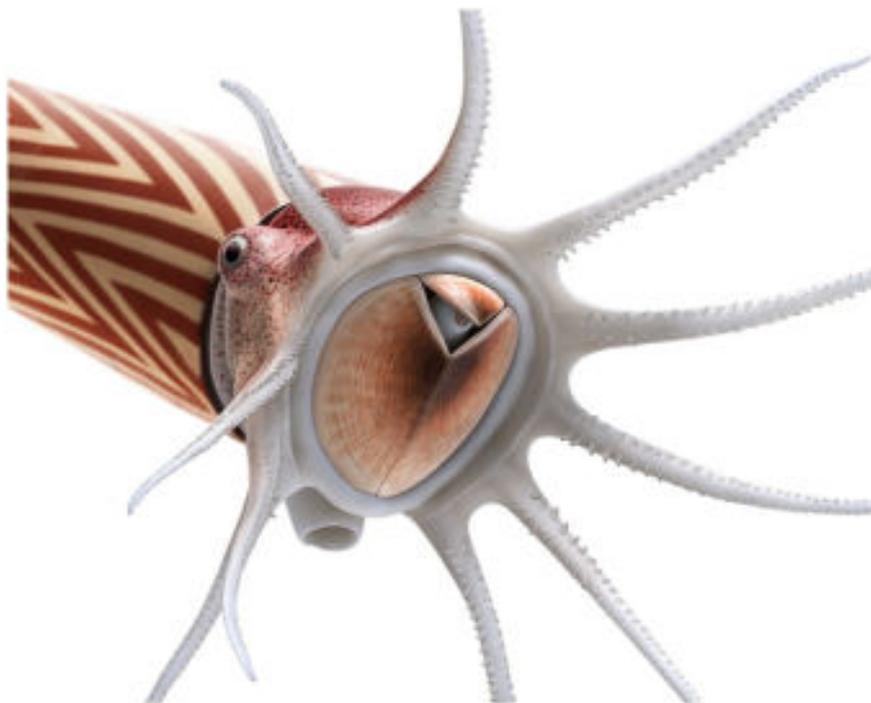


Рис 3. Представитель отряда Orthocerida с Aptychopsis в качестве примитивного челюстного аппарата. Рисунок Андрея Атучина из публикации Mironenko, 2020б.

Скорее всего предшественниками челюстей были своеобразные защитные пластинки, формировавшиеся в передней части головы древних наутилоидей вокруг ротового отверстия и радулы (Рис. 3), и защищавшие их не от хищников, а от активно сопротивлявшейся крупной добычи (Mironenko, 2020a). Вероятно, именно превращение этих пластинок в челюстной аппарат обеспечило доминирование потомкам ортоцерид, от которых, по современным данным, ведут свой род как все ныне живущие головоногие, так и аммоноидеи

(Kröger et al., 2011). Скорее всего именно появление челюстей в одной из эволюционных линий головоногих, а не различия в строении раковины и сифона (как считалось ранее) привело к постепенному вымиранию представителей всех остальных отрядов наутилоидей во второй половине палеозоя.

1.2. Челюстной аппарат аммоноидей и основные тенденции его эволюции

Аммоноидеи, как и все современные головоногие моллюски, являются потомками ортоцерид (через ответвившийся от последних небольшой отряд *Vacitritida* – см. Kröger et al., 2011). Подобно всем остальным наследникам ортоцерид, они обладали великолепно развитым челюстным аппаратом. Разнообразие вариантов строения челюстей аммоноидей превосходит таковое у всех остальных известных головоногих, как современных, так и вымерших. К настоящему времени выделено пять основных типов челюстных аппаратов аммоноидей: нормальный, анаптических, аптический, ринхаптический и промежуточный (Tanabe et al., 2015; Рис.4 здесь).

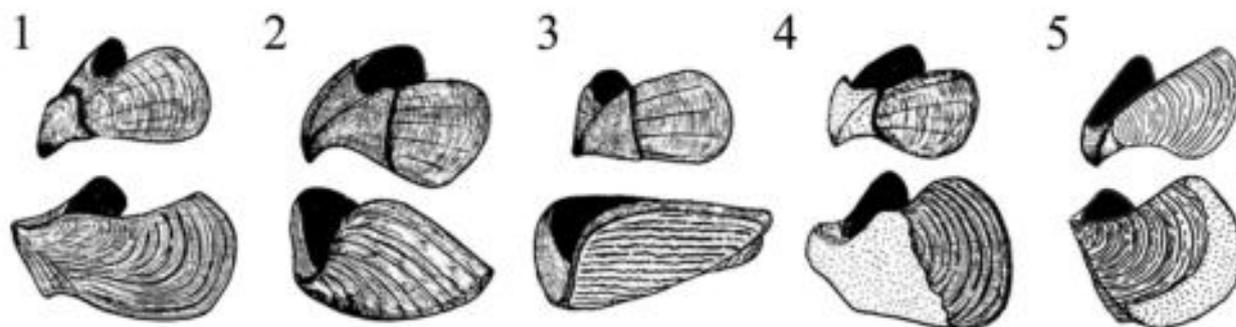


Рис 4. Типы челюстного аппарата аммоноидей. 1 — нормальный, 2 – анаптический, 3 — аптический, 4 – ринхаптический и 5 — промежуточный. По Tanabe et al., 2015 с изменениями.

Аммоноидеи возникли в раннем девоне, в эмском веке, примерно 400 млн. лет назад (De Baets et al., 2013; Klug et al., 2015; Naglik et al., 2019). Хотя существует разрыв почти в 15 млн. лет между древнейшими известными аммоноидеями и древнейшими на сегодняшний день находками их челюстей, обнаруженными в отложениях живетского века среднего девона (Klug et al., 2016; Mironenko, 2020a), сходство строения челюстей девонских аммоноидей между собой и с челюстями других головоногих говорит в пользу того, что они были унаследованы от общего предка, а отсутствие находок связано с тафономическими причинами.

Уже в позднем девоне челюсти аммоноидей были довольно разнообразными. Так, у представителей подотрядов *Gephuroceratina* и *Tornoceratina* нижние челюсти были относительно короткими и напоминающими по форме широкий ковш, а в отряде *Clymeniida* они отличались более вытянутой формой и характерной утолщенной центральной частью (Klug et al., 2016). Однако были и общие черты: наружные пластины нижних челюстей всегда были существенно больше и длиннее внутренних, а общая форма нижней челюсти при взгляде снизу (с вентральной стороны) напоминала форму устьевого отверстия раковины ее обладателя. Находки нижних челюстей девонских аммоноидей довольно многочисленны в некоторых местонахождениях (Keyserling, 1846; Klug et al., 2016), а верхние челюсти наоборот, настолько редки, что об их строении данных почти нет: известна лишь одна находка из фаменских отложений верхнего девона, предположительно интерпретированная как верхняя челюсть представителя отряда *Clymeniida* (Klug et al., 2016).

Из каменноугольных отложений известны довольно многочисленные находки как нижних, так и верхних челюстей аммоноидей (Догужаева, 1999; Saunders, Richardson, 1979; Mapes, 1987; Doguzhaeva et al., 1997, Landman et al., 2010; Kruta et al., 2014; Doguzhaeva, Mapes, 2017; Dernov, 2022). Нижняя челюсть большинства каменноугольных аммоноидей имела длинную и широкую внешнюю пластину и короткую внутреннюю, а верхняя челюсть состояла из небольшого капюшона и относительно длинной рукоятки. У некоторых каменноугольных аммоноидей обе челюсти были покрыты хорошо заметными линиями нарастания и параллельными им ребрышками, что выделяет их среди большинства челюстей других головоногих (Догужаева, 1999; Mapes, 1987; Doguzhaeva et al., 1997; Doguzhaeva, Mapes, 2017; Dernov, 2022).

В пермских отложениях находки аммоноидных челюстей довольно редки и в основном известны по единичным экземплярам (Spinosa, 1968; Захаров, 1979). Детально изучено только строение челюстей у пермских представителей отряда *Goniatitida* (Mironenko, Naugolnikh, 2022). У них поверхность обеих челюстей была почти гладкой, как и у современных головоногих (Рис.5). При этом, в верхней челюсти внутренняя пластина (рукоятка) стала заметно короче, чем у их предков: если у каменноугольных аммоноидей длина наружной пластины (капюшона) не превышала трети длины всей челюсти, то у пермских аммоноидей она превысила половину длины. Точно такие же верхние челюсти с укороченной редуцированной рукояткой были характерны и для триасовых аммоноидей отряда *Ceratitida* (Дагис, Дагис, 1975), нижние челюсти которых, как и у их пермских

предков, были широкими и гладкими, с длинной наружной и короткой внутренней пластинами.

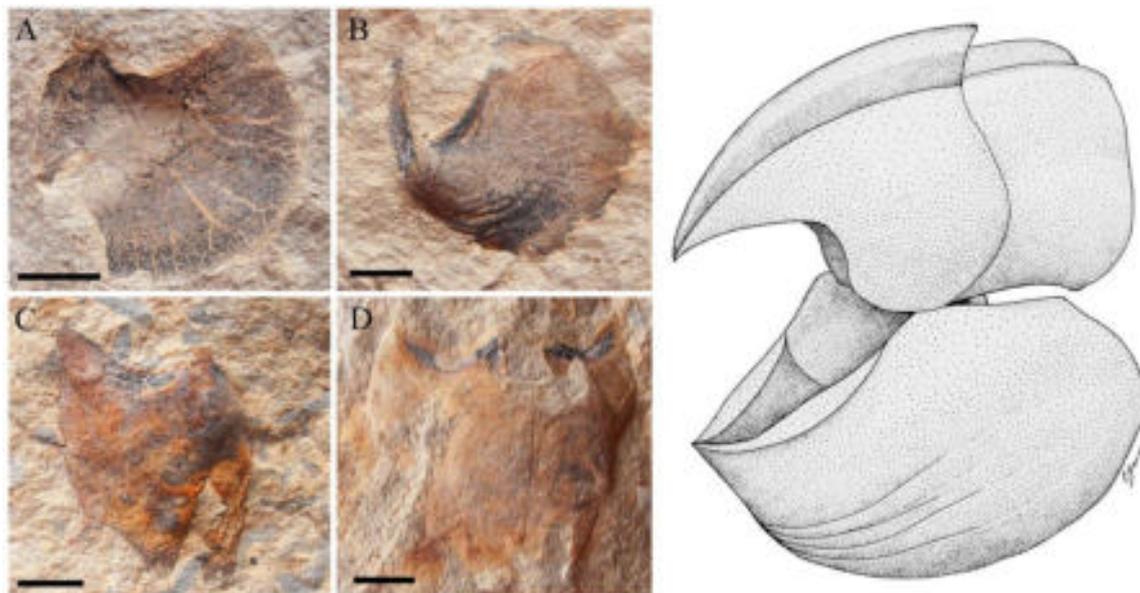


Рис. 5. Нижние челюсти (слева) и реконструкция челюстного аппарата пермских Goniatitida (справа, рис. С.В. Наугольных). Артинский ярус, нижняя пермь, окрестности Красноуфимска (Свердловская область). Иллюстрации из Mironenko, Naugolnykh, 2022

Ранее все палеозойские, триасовые и частично юрские нижние челюсти аммоноидей, имевшие единую широкую наружную пластину и не имевшие никаких кальцитовых элементов, назывались анаптихами (ед.ч. anaptychus, мн. ч. anaptychi). Соответственно, их относили к анаптиховому типу челюстного аппарата (Захаров, 1979; Zakharov, Lominadze, 1983). Однако недавно было предложено выделить палеозойские и триасовые челюсти в отдельный тип, который из-за сходства с челюстями других головоногих, получил название «нормального» (Tanabe et al., 2015). От собственно анаптихового типа (возникшего, согласно этой точки зрения, только в ранней юре) он отличался строением верхней челюсти, которая в целом напоминала верхние челюсти других цефалопод и имела заостренную наружную пластину (капюшон) и длинную внутреннюю пластину (рукоятку) (Tanabe et al., 2015). Внутренняя пластина верхней челюсти аммоноидей всегда имела небольшой U- или V-образный вырез в задней части, но в начале юры этот вырез достиг такой глубины, что внутренняя пластина фактически разделилась на две отдельные боковые ветви, соединяющиеся друг с другом только в передней части, под основанием капюшона (Tanabe et al., 2015). Важно отметить, что ни у каких других ископаемых или современных

головоногих такой разделенной внутренней пластины верхней челюсти неизвестно. Именно челюсти такого типа, появившиеся в начале геттангского века ранней юры у аммонитов рода *Psiloceras* Hyatt, было предложено относить к анаптиховому типу (Keupp, 2000; Tanabe et al., 2015).

Впрочем, в начале юры изменилось не только строение верхней челюсти (Рис.6): по крайней мере у части аммоноидей на поверхности нижней челюсти начал формироваться известковый слой. Хотя некоторые авторы предполагали наличие известкового слоя и у триасовых аммоноидей (Keupp, 2000), более поздние исследования опровергли это предположение (Mironenko, Gulyaev, 2018). В настоящее время кальцитовый слой на поверхности нижней челюсти достоверно известен у нижнеюрских представителей подотряда Ammonitina в семействах Arietitidae (*Asteroceras* Hyatt и *Arnioceras* Hyatt) и Eoderoceratidae (*Promicroceras* Spath). Однако у представителей семейств Psiloceratidae, Dactylioceratidae и Amaltheidae никаких следов кальцитового слоя до сих пор обнаружить не удалось, вероятно, их челюсти оставались полностью органическими (Tanabe et al., 2015). Также в самом начале юры полностью органическими оставались нижние челюсти аммоноидей, принадлежавших к подотрядам Lytoceratina и Philloceratina.

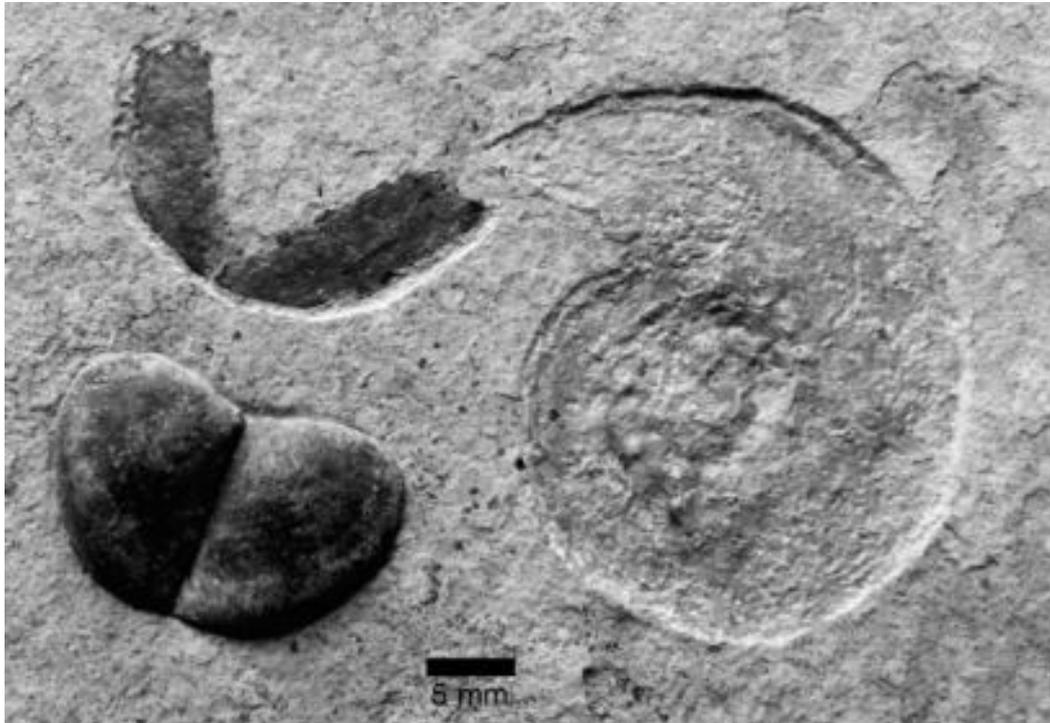
Независимо от наличия или отсутствия наружного кальцитового слоя, все нижнеюрские челюсти, имеющие характерную ковшеобразную форму, относят к анаптиховому типу челюстного аппарата (Tanabe et al., 2015). Разделять их на два отдельных типа в зависимости от наличия внешнего известкового слоя признано нецелесообразным потому, что часто крайне сложно понять, связано ли наблюдающееся на ископаемых находках отсутствие этого слоя с его изначальным отсутствием или с разрушением в результате тафономических процессов (Tanabe et al., 2015). Вопрос о верхней временной границе существования анаптихового типа челюстного аппарата пока остается открытым. Если ранее считалось, что его распространение ограничивалось ранней юрой, то недавно анаптихи были обнаружены в отложениях средней (Mironenko, Gulyaev, 2018; Мироненко, Митга, 2020) и верхней юры (Schweigert et al., 2016). Из маастрихтских отложений Греции также были описаны нижние челюсти (Klug et al., 2020a), весьма сходные с анаптихами, и, хотя они были интерпретированы как нижние челюсти колеоидей-вампироморф, полной ясности с принадлежностью этих находок нет и они вполне могут быть анаптихами аммоноидей.



Рис. 6. Схема эволюции челюстного аппарата аммоноидей. Цифрами отмечены следующие типы челюстных аппаратов: 1. - нормальный, 2 — анаптитиховый, 3 — ринхиптитиховый, 4 — аптитиховый и 5 — промежуточный. Видно, что три из пяти типов (2-4) возникли в юрском периоде.

В конце плинсбахского века ранней юры произошло событие, в значительной степени определившее ход эволюции мезозойских аммоноидей: в семействе Hildoceratidae (в подсемействе Protogrammoseratinae) возник аптитиховый тип челюстного аппарата — самый необычный не только среди челюстных аппаратов аммоноидей, но и среди головоногих вообще (Riegraf et al., 1984; Wright et al., 1996; Keupp, 2000; Engeser, Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015). Нижняя челюсть этого типа разделена на две зеркально-симметричные створки, соединенные при жизни моллюска гибкой связкой-симфизисом, и снаружи, как правило, покрытые кальцитовыми пластинками (Рис. 7). Эти пластинки, также как и лежащие под ними органические половинки нижней челюсти называются аптитихами (ед.ч. aptychus, мн. ч. aptychi). На протяжении юры и мела челюсти аптитихового типа (характерные для представителей подотрядов Ammonitina и Ancyloceratina) постоянно эволюционировали, изменялись их форма, пропорции и что особенно важно — микроструктура кальцитовых пластин (подробно об этом будет сказано ниже). В результате этого процесса строение и толщина аптитихов, а также их наружный рельеф сильно варьировали в разных эволюционных

линиях аммонитов, что позволяет использовать аптихи для установления родственных связей между разными таксонами этих головоногих (Engeser, Keupp, 2002).



*Рис. 7. Аммонит *Physodoceras nattheimense* Schweigert с аптихаму *Laevaptychus* и фрагментарно сохранившейся верхней челюстью (без наружной пластины). Аммонит, судя по размеру, отпрепарирован не полностью. Верхний кимеридж, Нусплинген, Германия. Фото из Parent et al. 2014.*

Верхняя челюсть аптихового типа также отличалась крайне необычным строением. Ранее было отмечено, что во многих случаях на находках этих челюстей наружная пластина отсутствует, в других же, более редких образцах, она сохраняется (Захаров, 1979). Как недавно было установлено диссертантом, капюшон и разделенная на две параллельные ветви рукоятка верхней челюсти были связаны гибкой связкой, часто распадавшейся после смерти аммонита (Мироненко, 2014). Внутри капюшона проходила трубка-канал, широкая в задней части челюсти и сужающаяся к острию (Mitta, Mironenko, 2021: fig.7; Mironenko, Mitta, 2023: fig.5). О возможных функциях трубки и причинах появления такого строения верхней челюсти будет сказано ниже. Если разделенная на две ветви внутренняя пластина появилась еще в челюстях анаптихового типа, то трубка внутри наружной пластины была характерна, скорее всего, только для челюстей аптихового типа.

Аптиховый тип челюсти получил широчайшее распространение среди аммоноидей и оставался самым распространенным вариантом до вымирания этого подкласса головоногих. Самые молодые в стратиграфическом плане аптихи известны из основания датского яруса Европы (Landman et al., 2012). В некоторых эволюционных линиях аммонитов в меловом периоде парные аптихи, разделенные связкой-симфизисом, полностью или частично срослись в единую структуру, напоминающую предковый тип челюсти — анаптих. У части таких аптихов симфизис сохранился, но стал очень прочным, эти аптихи практически всегда встречаются в ископаемом состоянии в сочлененном положении. Их называют синаптихи, они были характерны для многих поздне меловых анцилоцератин (см. Moore, Sylvester-Bradley, 1957). Еще дальше процесс пошел у поздне меловых представителей глубоководного надсемейства *Desmoceratoidea* — в их нижней челюсти симфизис практически исчез, на его месте сохранилась лишь неглубокая борозда, и половинки-аптихи срослись вместе (Tanabe et al. 2012, 2015). Недавно было предложено выделить такие челюсти в отдельный тип челюстного аппарата - «промежуточный» (Tanabe et al. 2015). Название дано ему за промежуточное положение между аптиховым и анаптиховым типами, но здесь важно учитывать, что это не промежуточная форма между более древними анаптихами и более молодыми аптихами, а наоборот, возвращение к подобию анаптихов в надсемействе аммонитов, предки которого в юрское время имели аптиховый тип нижней челюсти.

Еще один тип челюстного аппарата — ринхаптиховый, характерный для представителей подотрядов *Lytocerotina* и *Phyllocerotina*, возник скорее всего в ранней юре. Впрочем, на данный момент это наименее изученный и наиболее загадочный тип челюстного аппарата аммоноидей, достаточно сказать, что он был подробно описан всего сорок лет назад, на рубеже 70-х и 80-х годов 20 века (Kanie et al., 1978; Lehmann et al., 1980; Tanabe et al., 1980; Kanie, 1982). Этот тип челюстного аппарата характеризуется наличием заостренных кальцитовых элементов — ринхолитов (в верхней челюсти) и конхоринхов (в нижней), сходных с таковыми у наутилид, но отличающимися в деталях строения (см. Mironenko et al., 2022). Наружная поверхность нижней челюсти ринхаптихового типа также покрыта кальцитовым (как и у некоторых анаптихов) либо арагонитовым слоем (Tanabe et al., 2012, 2015). О строении верхних челюстей ринхаптихового типа до сих пор известно очень мало. До самого недавнего времени достоверные находки таких верхних челюстей известны только у филлоцератин, а хорошо сохранившиеся челюсти, принадлежавшие поздне меловым *Tetragonites* Kossmat и *Gaudryceras* de Grossouvre и первоначально описанные как верхние,

при более подробном изучении оказались нижними (Tanabe, Landman, 2002). Однако передние концы челюстей, которые могут принадлежать литоцератам, были описаны Тиллем еще до того, как была установлена их принадлежность к аммоноидеям (Till, 1906, 1907, 1911), а недавно было опубликовано описание необычно крупной верхней челюсти ринхаптихового типа из средней юры Карачаево-Черкессии, которая принадлежала представителю литоцератин (Митта, Мироненко, 2024).



Рис. 8. *Phyllaptychus* в жилой камере *Calliphylloceras cf. disputabile* (Zittel). Верхний байос, зона *Strenoceras niortense*, Зеленчукский район, Карачаево-Черкессия. Фото из Mitta, Schweigert, 2016

Также необходимо упомянуть, что недавно из среднеюрских (верхний байос) отложений Кавказа была описана необычная нижняя челюсть, не вписывающаяся ни в один из вышеперечисленных типов (Mitta, Schweigert, 2016). Челюсть была обнаружена в жилой камере крупного аммонита из подотряда Phylloceratina — *Calliphylloceras* Spath, и получила название «филлаптих» (*phylloptychus* — см. Mitta, Schweigert, 2016). По форме эта челюсть похожа на типичные анаптихи или ринхаптихи, но в отличие от них, ее наружная пластина разделена на две половины глубокой бороздой, сходной с симфизисом аптихов (Рис. 8). Однако находка известна в единственном экземпляре и пока не найдены другие филлаптихи, сложно сказать, действительно ли это отдельный тип челюсти, возникший у филлоцератин и конвергентно сходный с аптихами, или это аномальный экземпляр, борозда в котором

возникла из-за повреждения мягких тканей, формирующих челюсть, на ранних стадиях онтогенеза (следы травм, ведущих к образованию шрамов, встречаются на челюстях современных наутилид: см. Kruta, Landman, 2008).

1.3. Проблемы тафономии челюстного аппарата амmonoидей

Исходно состоявшие из органического вещества части амmonoидных челюстей хорошо сохраняются в лагерьштеттах, слоистых глинах, мергелях, в конкрециях и стяжениях различного состава, а также *in situ* в жилых камерах амmonoидей в тех же типах отложений. Органическое вещество ископаемых челюстей является фосфатизированным либо углефицированным. Так как после смерти моллюска раковина в течение некоторого времени сохраняла нейтральную плавучесть за счет газа в камерах фразмокона, мягкое тело вместе с челюстным аппаратом довольно часто отделялось от раковины после разложения мускулов-ретракторов, и захоранивалось отдельно. Из-за этого элементы челюстного аппарата амmonoидей встречаются преимущественно отдельно от раковин их обладателей и сопоставление таких находок с конкретными таксонами моллюсков может вызывать определенные трудности. Поэтому для челюстей амmonoидей, в первую очередь аптихового типа, которые отличаются большим разнообразием формы и строения кальцитового слоя, а также для кальцитовых элементов ринхаптихового типа, была создана специальная паратаксономическая классификация (Till, 1906, 1907, 1911; Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937; Moore, Sylvester-Bradley, 1957; Кузина, 1962; Комаров, 2008а, 2021).

Впрочем, в некоторых случаях, челюстной аппарат сохраняется *in situ*, внутри жилой камеры аммонита. Такие находки относительно редки, но далеко не уникальны. Согласно данным К. Танабе и соавторов на 2015 год были описаны находки челюстей в жилых камерах у 109 родов аммонитов. К этому можно добавить как минимум полтора десятка родов, у которых находки челюстей *in situ* описаны после 2015 года (Rogov, Mironenko, 2016; Барабошкин, Шумилкин, 2018; Landman et al., 2019; Mitta, Mironenko, 2021; Mironenko, 2021; Tanabe et al., 2021; Mironenko, Mitta, 2023). Такие находки представляют большой интерес благодаря возможности сопоставления челюстей и раковин их обладателей (что можно в дальнейшем использовать и для определения изолированных находок), а так же благодаря хорошей (как правило) сохранности челюстных аппаратов в жилых камерах раковин амmonoидей. Особенно интересны находки челюстных аппаратов в жилых камерах, избежавших существенной деформации и сохранившихся объемными, они позволяют установить

пространственное расположение челюстей и часто содержат остатки радулы (Lehmann, 1970, 1971, 1972, 1978, 1979, 1980; Lehmann, Weitschat, 1973; Догужаева, Мутвей, 1990; Догужаева и др., 1995; Kruta et al., 2011; 2013).

Обызвествленные элементы челюстей аммоноидей (ринхолиты, конхоринхи, кальцитовые пластины аптихов) сохраняются в тех же отложениях, что и исходно органические челюстные элементы, а также часто встречаются в карбонатных породах (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Moosleitner, 2010; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Комаров, 2008а, 2021). Стоит отметить, что за счет большей устойчивости кальцита по сравнению с арагонитом, из которого состояла стенка раковины аммоноидей, кальцитовые элементы челюстей могут быть многочисленными в том числе и в отложениях, в которых раковины либо не сохранились вовсе, либо оказались представлены исключительно малоинформативными внутренними ядрами. В случае полного отсутствия раковин, кальцитовые элементы челюстей являются единственными признаками присутствия аммоноидей в данных слоях, и позволяют оценить их разнообразие и численность, однако определение таксономической принадлежности таких находок часто бывает затруднено. Так, к примеру, относительно многих паратаксономических родов ринхолитов из карбонатных отложений Крыма и Центральной Европы до сих пор остается открытым вопрос об их принадлежности на уровне подкласса: не ясно, принадлежали ли они аммоноидеям или наутилидам.

Однако и изолированные кальцитовые элементы челюстного аппарата подвержены эрозии. В случае с ринхолитами химическое растворение или механическая абразия могут существенно изменять внешний вид образцов, что может приводить к сложностям с определением находок и ошибочному выделению новых таксонов. Так, Рейграф и Муслейтнер (Riegraf, Moosleitner 2010) считают, что такие паратаксоны ринхолитов как *Erlangericheilus* Shimansky, *Microbeccus* Shimansky et Nerodenko и *Nerodenkoina* Komarov являются эродированными экземплярами *Rhynchoteuthis* d'Orbigny.

В целом нередки ситуации, когда челюсти аммоноидей сохраняются не целиком, а распались на отдельные фрагменты, что также затрудняет их изучение. Так, наружная и внутренняя пластины верхних челюстей аммоноидей, относящихся к аптиховому типу челюстного аппарата, часто отделялись друг от друга и захоранивались отдельно (Мироненко, 2014). Такие изолированные наружные пластины неоднократно описывались

как челюсти различных колеоидей (Dzik, 1986; Keupp, Mitta, 2013). Схожая ситуация с конхоринхами (кальцитовыми элементами нижней челюсти челюстного аппарата ринхаптихового типа): они тоже могли распадаться после смерти моллюска и разрушения органической части челюсти на подковообразную переднюю и удлиненную заднюю части (Mironenko et al., 2022). Нижние челюсти аптихового типа очень часто распадались на две половинки (аптихи), причем сохранялись только наружные пластины, в то время как внутренние, короткие и тонкие, уничтожались эрозией. Нередки случаи, когда от аптихов сохраняется либо только кальцитовый, либо только органический слой. Именно редкость сохранения органического слоя в карбонатных породах Западной Европы и США в течение долгого времени препятствовала пониманию того, что эти находки имеют отношение к челюстному аппарату аммонитов и заставляла считать их специфическими известковыми крышечками-оперкулулами (Rüppell, 1829; Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937; Schindewolf, 1958). При этом стоит отметить, что полностью органические анаптихи аммоноидей в одних и тех же условиях иногда сохраняются значительно лучше, чем аптихи, что связано, по-видимому, с большей толщиной их хитиновых пластин (Мироненко, Митта, 2020).

Верхние челюсти аммоноидей, как в палеозойских, так и в мезозойских отложениях, как правило сохраняются значительно хуже, чем нижние. Как уже упоминалось выше, на сегодняшний день из девонских отложений известна только одна верхняя челюсть (Klug et al., 2016), из пермских — четыре (Mironenko, Naugolnikh, 2022), также крайне редкими являются находки верхних челюстей ринхаптихового типа (Till, 1906; Tanabe, Landman, 2002; Tanabe et al., 2015). Несомненно, это связано с тафономическими причинами. При этом, число находок изолированных ринхолитов значительно превышает число находок конхоринхов (Riegraf, Moosleitner, 2010; Комаров, 2008а, 2021), что, вероятно, связано с меньшей толщиной стенок и менее заметной формой конхоринхов, а также непрочным соединением элементов конхоринха у аммоноидей (Mironenko et al., 2022).

Глава 2. История изучения челюстного аппарата мезозойских амmonoидей

Историю изучения челюстного аппарата амmonoидей можно условно разделить на два этапа или периода: первый продолжался до того, как была установлена связь соответствующих окаменелостей с челюстями амmonoидей, а второй начался после этого и длится по сей день. Первый период продолжался с начала XVIII века по конец 60-х годов XX века, второй, соответственно, начался на рубеже 60-70-х годов XX века и продолжается в настоящее время. В ходе первого этапа, несмотря на то, что исследователи не понимали истинную природу изучаемых ими челюстей амmonoидей, был накоплен огромный объем информации, касающийся строения различных элементов челюстного аппарата и их стратиграфического распространения. Была сформирована терминология и искусственная систематика, до сих пор активно используемые исследователями (Till, 1906, 1907, 1911; Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937). В ходе второго этапа, изучение строения челюстных элементов вышло на новый уровень благодаря появлению современных технических средств (сканирующий электронный микроскоп, томограф, неразрушающие методы химического анализа), также большое внимание стало уделяться функциям различных элементов челюстей и челюстного аппарата в целом и механизму роста и формирования челюстей. Кроме того, челюсти приобрели таксономическое значение — теперь они помогают палеонтологам уточнить сложные моменты эволюции амmonoидей.

2.1. Первый этап: «странные существа древнего мира»

Впервые в литературе элементы челюстного аппарата амmonoидей были изображены Й. Шейхцером в 1702 году (Scheuchzer, 1702). Судя по иллюстрациям и приведенному автором описанию, это были кальцитовые пластины нижних челюстей аптихового типа, в настоящее время относящиеся к формальному роду *Laevaptychus*. Однако в то время о природе этих окаменелостей еще ничего не было известно. Шейхцер был сторонником популярной в то время делювиальной гипотезы, согласно которой окаменелости сформировались после Всемирного потопа (по сравнению с широко распространенной ранее идеей о самозарождении окаменелостей в скалах, это была весьма продвинутая гипотеза, так как она рассматривала окаменелости как ископаемые остатки живых существ, а не странный каприз природы). В соответствии со своими воззрениями, он предположил, что найденные им образцы — это раковины двустворчатых моллюсков, аналогичные современным, которые воды потопа занесли в Швейцарские Альпы, и подписал их как «*Concha fossilis tellinoides*

porosa laevis», что можно перевести как "раковина ископаемого теллиноида (современные моллюски сем. Tellinidae) пористая гладкая".

Ф. Байер полвека спустя (Baier, 1757) изобразил сходные кальцитовые пластинки, но значительно лучшей сохранности, парные, с поверхностью, покрытой небольшими порами, которые карьерные рабочие называли «бычьими копытами» (Ottiger, 2020; Рис. 9 здесь). Байер отнес их к современным родам двустворчатых моллюсков *Chama* Linnaeus и *Tellina* Linnaeus (Baier, 1757). Интересно, что судя по изображениям в работе Байера, изученные им образцы представляли собой расплюснутые и сильно растворенные раковины аммонитов семейства *Aspidoceratidae* с аптихами *Laevaptychus in situ*, захороненные в осадке вертикально, устьем вниз (Baier, 1757: taf.2, figs.1-3; Schindewolf, 1958: taf.8 и Morton, 1981: fig.1). Однако из-за растворения самих раковин распознать в этих находках аммонитов было непросто. Чуть позже Э. Берtrand (Bertrand, 1763) и П. Давила (Davila, 1767) интерпретировали такие же находки как щитки усоногих раков и назвали их *Lepadites* – так появилась вторая версия о природе «странных существ древнего мира», как многие натуралисты в то время называли эти кальцитовые створки (Ottiger, 2020).

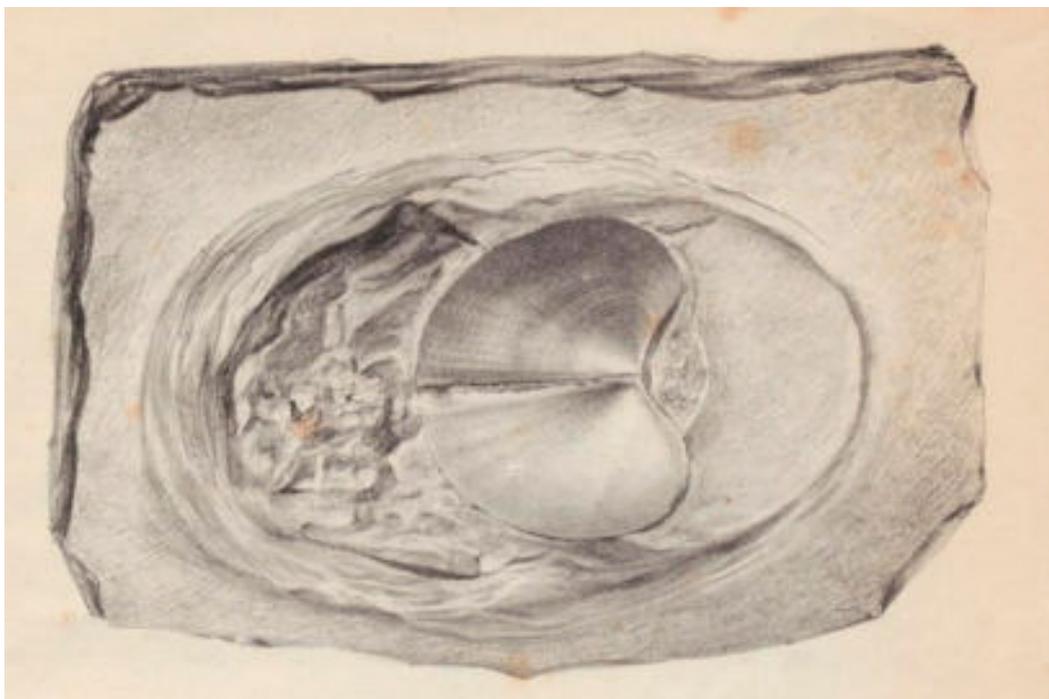


Рис. 9. «Бычье копыто» - аптихи *Laevaptychus* в вертикально захороненной и растворенной раковине аммонита сем. *Aspidoceratidae*, верхняя юра, нижний титон, Золенгофен, Германия. Рисунок из Baier, 1757

В начале 19 века, в 1800 году, швейцарский естествоиспытатель Г.-А. Делюк, опираясь на сходство внешней поверхности аптихов с поверхностью давящих зубов некоторых ископаемых рыб, высказал предположение, что данные окаменелости являются зубами крупных древних рыб (Deluc, 1800). Простые крестьяне, находившие аптихи, называли их «жабьими камнями» - этот средневековый термин применялся ко всем необычным камням и окаменелостям, которые народное воображение наделяло магическими свойствами, и особенно к ископаемым челюстям рыб-пикнодонтид, имевших небольшие полусферические давящие зубы (видимо, кому-то казавшиеся похожими на бугристую кожу жаб). Делюк также решил использовать этот термин в своей работе — так будущие аптихи получили очередное название: Bufonites (от латинского Bufo – жаба). Спустя 20 лет французский натуралист Б. де ля Ньевр, судя по всему независимо от Делюка, также пришел к выводу, что кальцитовые пластины с пористой поверхностью являются давящими зубами рыб, и назвал их Ichthyosiagones (Bourdet de la Nièvre, 1822). Однако дальнейшего развития эта гипотеза не получила.

В 1811 году, известный естествоиспытатель, геолог и палеонтолог Дж. Паркинсон впервые описал элементы челюстей аммонитов в бинарной номенклатуре, выделив род *Trigonellites* Parkinson с двумя видами - *Trigonellites lata* Parkinson (Parkinson, 1811, Pl 13, figs.9,12) и *Trigonellites lamellosa* Parkinson (Parkinson, 1811, Pl 13, figs.10,11), которые по современной классификации относятся к паратаксонам аптихов *Laevaptychus* и *Lamellaptychus* соответственно. Паркинсон поместил род *Trigonellites* среди двустворчатых моллюсков, однако отметил его отличие от всех остальных известных ему двустворок. Спустя два года Э. Шлотхейм также отнес аптихи к двустворкам и назвал их Solennites, в честь современных двустворок рода *Solen* Linnaeus (Schlotheim, 1813). Хотя он не привел изображений своих находок и не описал их, из предложенного им названия можно заключить, что он имел дело не с широкими гладкими *Laevaptychus*, как предыдущие исследователи, а с узкими ребристыми *Lamellaptychus*, в которых действительно можно увидеть некоторое сходство с трубчатыми раковинами рода *Solen*.

В 1829 году Э. Рюппель (Rüppell, 1829) впервые изобразил парные аптихи, сохранившиеся в хорошо различимых отпечатках раковин аммонитов из верхней юры Золенгофена в Германии (Рис.10). Судя по всему, этот исследователь первым понял, что странные

двустворчатые образования и раковины, в которых они встречаются, принадлежали одним и тем же животным. Однако Рюппель не догадался, что этими животными были аммониты. Дело в том, что из-за растворения арагонита в карбонатных породах, многие раковины аммонитов в Золенгофенских литографических сланцах встречаются в виде плоских отпечатков, на которых не видно никаких следов перегородок фрагмокона. Из-за этого Рюппель предположил, что такие находки являются раковинами каких-то других моллюсков, похожих на аммонитов, но в отличие от последних, не имевших разделенной перегородками части раковины. Он назвал их псевдаммонитами (*Pseudammonites*) и указал, что окаменелости *Ichthyosiagones* не рыбы зубы, а крышечки, защищавшие устья раковин этих загадочных моллюсков. В 1836 году в письме Р. Мурчисону Рюппель еще раз повторил свою точку зрения (Rüppell, 1836). Год спустя Ф. Вольц, французский горный инженер и геолог, написал статью, в которой поддержал и развил тезис Э. Рюппеля о крышечках-оперкулах (Voltz, 1837).

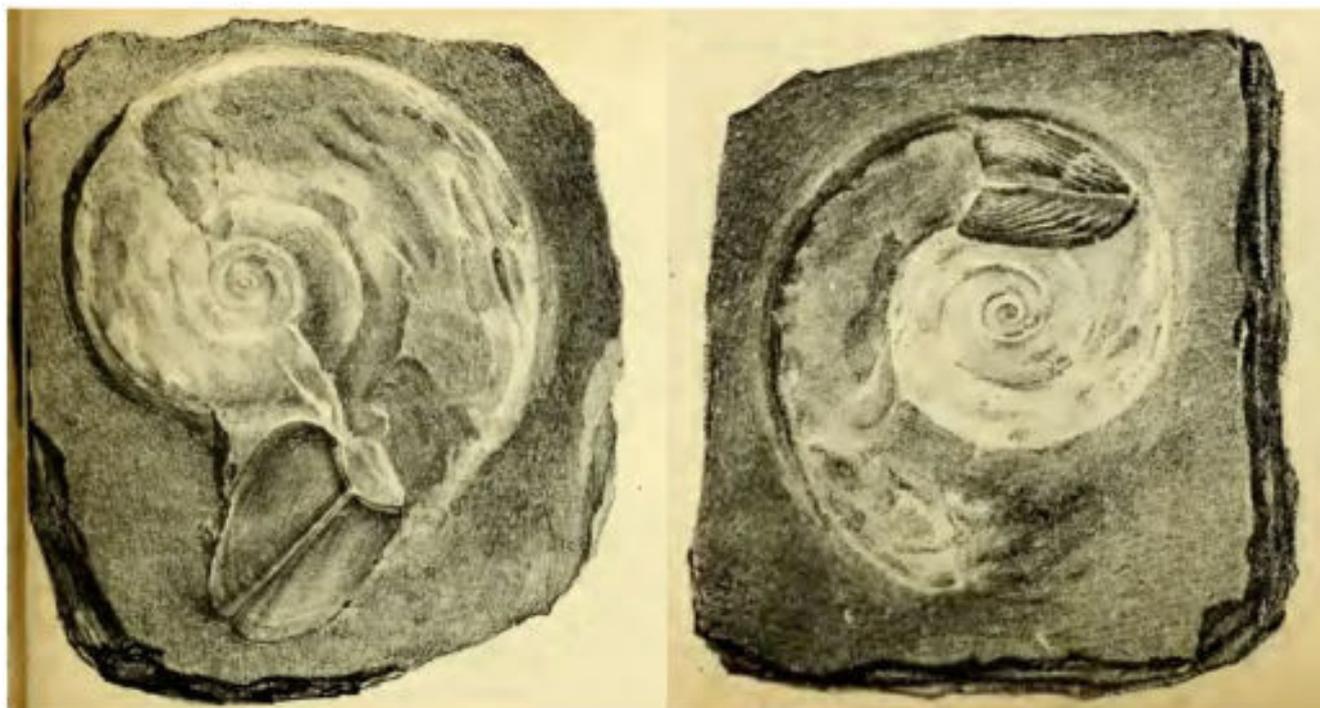


Рис. 10. «Псевдаммониты» и их защитные крышечки - на самом деле растворенные раковины аммонитов семейства Oppeletiidae и аптихи Lamellartychus. Верхняя юра, нижний титон. Золенгофен, Германия. Рисунки из Rüppell, 1829.

В первой половине XIX века палеонтологи обратили внимание еще на один тип окаменелостей, которые, как оказалось позднее, также связаны с челюстями аммоноидей —

на ринхолиты и конхоринхи. Первые находки этих заостренных кальцитовых структур интерпретировали как фрагменты панцирей усоногих раков (von Schlotheim, 1820) или даже как клювы морских птиц - это заблуждение нашло свое отражение в названии типового вида формального рода *Conchorhynchus* Blainville — он назван *Conchorhynchus avirostris* von Schlotheim (von Schlotheim, 1820). Однако из-за очевидного сходства с челюстями современных колеоидей ринхолиты быстро стали относить к ископаемым головоногим, обычно к белемнитам (Faure-Biguet, 1819; de Blainville, 1827). В 1825 году д'Орбиньи высказал предположение, что они принадлежали наутилидам и чуть позже это предположение было подтверждено Р. Оуэном (Owen, 1832). Впрочем, из-за большого разнообразия морфотипов ископаемых ринхолитов версия о принадлежности части из них колеоидеям сохраняла актуальность до второй половины XX века. А вот к аммоноидеям их не относили вплоть до конца 70-х годов XX века.

С аптихами же к началу 30-х годов XIX века в палеонтологии сложилась странная ситуация: одни и те же окаменелости — парные кальцитовые пластинки, часто встречающиеся вместе с раковинами аммонитов — оказались известны исследователям под полудюжиной разных названий: *Trigonellites*, *Tellinites*, *Solennites*, *Ichthyosiagonites*, *Lepadites*, и *Bufoinites* (при этом формально описан был только *Trigonellites*). Все эти имена отражали точку зрения их авторов на таксономическую принадлежность данных окаменелостей: *Trigonellites*, *Tellinites* и *Solennites* были названы в честь двустворчатых моллюсков, к которым авторы этих названий относили свои находки, *Lepadites* был назван в честь усоногих ракообразных, *Ichthyosiagonites* в честь рыб, а *Bufoinites* – и вовсе в честь жаб (хотя автор данного термина считал их зубами рыб).

Известный немецкий палеонтолог Г. Майер, пытавшийся разобраться в природе этих загадочных кальцитовых пластинок, справедливо посчитал, что многообразие названий ведет к путанице в публикациях, а жесткая связь этих имен с авторской интерпретацией находок, сомнительной и неоднозначной, мешает исследованиям. Поэтому в 1831 году в своей статье, озаглавленной «*Das Genus Aptychus*» (Meyer, 1831) он предложил для обозначения таких окаменелостей новый термин «аптих» («*Aptychus*»). Обоснование данного названия, приведенное Майером, выглядит довольно оригинально. В греческом языке слово *απτυχος* означает «без складок, ровный, гладкий» (Хориков, Малев, 1993) где *α* - отрицание, *πτυχος* — «складка» (от этого слова происходят в том числе названия родов аммонитов *Ptychoceras* d'Orbigny и *Polyptychites* Pavlov). Однако Майер уточняет, что термин

απτῦχος в данном случае образован от слова διπτῦχος («диптихос» - единый рисунок или текст, размещенный на двух отдельных табличках - диптих), и что этим названием он хочет показать, что описываемое тело состоит из двух половинок и выглядит как складное, однако при этом не складывается (Meyer, 1831: p.125). Майер намеренно сделал этот термин исключительно описательным, отражавшим форму находок и не несущий в себе интерпретацию, о которой в то время не было единого мнения. Сам Майер не принял ни одной из имевшихся на тот момент версий, а относительно гипотезы Э. Рюппеля специально отметил, что его «псевдаммониты» - это самые настоящие аммониты, но аптихи к ним относиться не могут. «Я не могу представить себе головоногих, у которых на панцире есть крышечка» писал Майер («Ich kann mir nicht denken, dass Cephalopoden einen Deckel an ihrer Schale zuliessen.» Meyer, 1831, p.153). Майер выдвинул собственную гипотезу: он предположил, что аптихи были внутренними раковинами доселе неизвестного моллюска, а с аммонитами вместе они захоранивались, потому что аммониты питались этими моллюсками.

Новый термин, предложенный Майером, оказался очень удобным и был быстро принят другими исследователями, среди которых также не было единства относительно функций и принадлежности этих кальцитовых пластинок. Однако к середине 30-х годов XIX века европейскими естествоиспытателями уже был накоплен огромный объем ископаемого материала, включающего аптихи, сохранившиеся в жилых камерах аммонитов (преимущественно из юрских отложений Германии). Я. Ван Бреда из Голландии и Л. Фон Бух из Германии, работавшие с обширными коллекциями верхнеюрских аммонитов, отмечали (Ottiger, 2020), что каждый хорошо сохранившийся аммонит содержит только одну пару аптихов, и эти аптихи специфичны для разных видов аммонитов: толстые и шипастые раковины содержат широкие и гладкие аптихи с пористой поверхностью, а плоские и дисковидные раковины всегда содержат узкие и ребристые аптихи (Laevaptychi в раковинах аммонитов сем. *Aspidoceratidae* и *Lamellaptychi* у сем. *Oppeliidae* по современной классификации соответственно). Следовательно, аптихи принадлежали именно этим аммонитам, а не их добыче или каким-либо посторонним животным (Müller, 1843; von Buch, 1849; Jardine, 1858, p.230).

Я. Ван Бреда (J. Van Breda) был, по-видимому, первым исследователем, предположившим, что аптихи не просто принадлежат аммонитам, но и являются элементами их челюстного аппарата. 5 сентября 1835 года на вечернем заседании Геологического общества Франции он показал иллюстрации, демонстрирующие, что аптихи были остатками нижних челюстей

аммонитов (Ottiger, 2020). К сожалению, Ван Бреда по какой-то причине так и не опубликовал свою гипотезу, она известна только по пересказам и кратким упоминаниям в статьях других ученых (Jardine, 1858; Meek, Hayden, 1864; Ottiger, 2020) и трудно понять, на чем базировались его выводы. Возможно, что он сам не был в ней полностью уверен. Так, в отчете Голландского королевского института за 1843 год приведен пересказ лекции Ван Бреда, состоявшейся в этом институте, в которой он последовательно опровергал все существовавшие на тот момент разнообразные гипотезы о природе аптихов, доказывая, что аптихи принадлежали аммонитам, но о челюстях ничего не сказал, отметив лишь, что ему необходимо более подробно ознакомиться с анатомией современного наutilus для того, чтобы обнародовать свое мнение по этому вопросу (Müller, 1843).

Хотя совершенно правильная с современной точки зрения гипотеза Ван Бреда о принадлежности аптихов к челюстному аппарату аммоноидей осталась незамеченной современниками, он и фон Бух убедили большую часть исследователей в том, что аптихи принадлежали аммонитам. Ф. Квенштедт в 1849 году писал, что уже не может быть никаких сомнений в том, что аптихи принадлежат аммонитам и являются частью их тела, единственный трудный вопрос состоит в том, в каком органе они располагались. Квенштедт не разделял предложенную Рюппелем идею об аптихах как защитных крышечках, но считал, что это внутренние скелетные пластинки, служившие опорой для каких-то органов.

Были среди палеонтологов и те, кто продолжал отрицать связь аптихов с аммонитами. В том же 1849 году известный зоолог и палеонтолог А. д' Орбиньи не только продолжил защищать выдвинутую в 18 веке гипотезу, согласно которой аптихи являются табличками панцирей усоногих раков, но и привел в своей работе рисунок-реконструкцию такого «аптихоносного животного» (d'Orbigny, 1849: p. 255, fig. 140; Рис.11 здесь). Впрочем, через два года, в 1851 году, вышла фундаментальная монография Ч. Дарвина, посвященная усоногим ракообразным, в которой целая глава была посвящена исследованию аптихов (Darwin, 1851). В ней Дарвин убедительно показал, что аптихи имеют принципиальные отличия от пластинок усоногих и не могут быть связаны с этой группой морских животных. Благодаря данному исследованию и авторитету Дарвина как зоолога, версия о том, что аптихи имеют отношение к усоногим, окончательно ушла в прошлое, но вопрос о функции аптихов остался открытым.

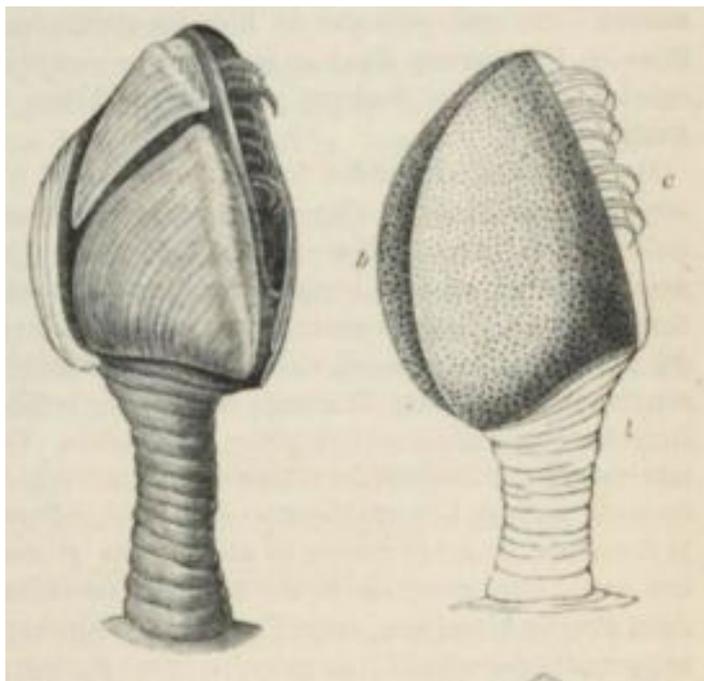


Рис. 11. «Аптихоносный усоногий рак» (справа) на реконструкции d'Orbigny (1849).

К этому времени на сцену уже вышли анаптихи. По-видимому, нижние челюсти анаптихового типа впервые были упомянуты Вольтцем в 1837 году (Voltz, 1837). В его статье нет иллюстраций, но среди множества вариантов аптихов автор упоминает одностворчатые аптихи из нижней юры Германии, целиком состоявшие из «рогового» органического вещества — такое описание, с учетом возраста и места находки, вполне соответствует анаптихам. Первое изображение анаптихов привел в 1845 году Х.Э. Стрикленд (Strickland, 1845). Стрикленд пишет, что известная женщина-палеонтолог Мэри Эннинг из Лайм-Реджиса обратила его внимание на небольшие черные структуры, встречающиеся в расколотых жилых камерах юрских аммонитов. Она считала их остатками чернильных мешков, однако Стрикленд внимательно изучил такие находки под микроскопом и пришел к выводу, что они имеют ту же самую природу, что и аптихи. Он уточнил, что на этих структурах видны линии нарастания, и что они явно принадлежали аммонитам, в раковинах которых были найдены. Год спустя анаптихи были обнаружены А. Кейзерлингом в девонских отложениях бассейна р. Ухта и р. Доманик в России (Keyserling, 1846). Кейзерлинг был знаком с работой Стрикленда и сразу сопоставил свои находки со встречающимися в тех же слоях аммоноидеями - гониатитами. Вслед за Стриклендом и Вольтцем он называл эти находки аптихами, и считал их защитными крышечками-

оперкулами, а Майеру, который не мог себе представить крышечку у головоногих, заочно возражал, приводя в пример современного наутилуса, имеющего кожистый капюшон — по мнению Кейзерлинга аптихи всех известных типов вполне могли располагаться на поверхности таких же капюшонов у аммоноидей.

Сам термин «анаптих» (*Anaptychus* - «не сложенный») появился позже, спустя десять лет после работ Стрикленда и Кейзерлинга, он был предложен Оппелем (Oppel, 1856-58). Любопытно, что этот термин приведен Оппелем не в тексте статьи, а в сноске (Oppel, 1856, p.74), в которой утверждалось, что данное название подходит для необычных аптихов нижнеюрских *Ammonites planorbis* (анаптихи аммонитов *Psiloceras planorbis* (Sowerby) по современной классификации), но непосредственно в самом тексте работы слово «анаптих» не использовалось. Тем не менее, термин оказался удобным и вскоре прижился в научной литературе (к примеру, Schlumberger, 1868).

Тем временем гадания о природе аптихов и их функциях продолжались. Немецкий геолог К. Кеферштейн в 1862 году, развивая гипотезу Квенштедта, предположил, что аптихи могли быть обызвествленными защитными оболочками нидаментальных желез самок аммонитов (Keferstein, 1862). В последующие годы эта гипотеза была подхвачена многими известными палеонтологами (Zittel, 1868; Waagen, 1870) и долгое время оставалась весьма популярной. В 1864 году в США в издании «Smithsonian contributions to knowledge» вышла небольшая публикация, опередившая свое время. Ее авторы, американские геологи и палеонтологи Ф. Мик и Ф. Гайден впервые описали верхнюю челюсть аммоноидеи (это был поздне меловой представитель семейства Scaphitidae), обнаруженную в раковине вместе с аптихами в положении, близком к прижизненному (Meek, Hayden, 1864: figs.2-4). Изучив свою находку, они пришли к выводу, что аптихи являются вовсе не крышечками и не средством защиты нидаментальных желез, а нижней челюстью аммонитов. Парадоксальным образом, эти совершенно правильные с современной точки зрения выводы, подкрепленные качественными рисунками, в то время были проигнорированы палеонтологическим сообществом. Несмотря на то, что статья Мика и Гайдена была хорошо известна исследователям, ее часто упоминали и цитировали, а сама публикация содержала хорошо узнаваемое изображение верхней челюсти вместе с аптихами (Рис.12), точку зрения авторов не принял никто из их современников. Против нее даже не возражали, не спорили, а просто не обращали внимание.

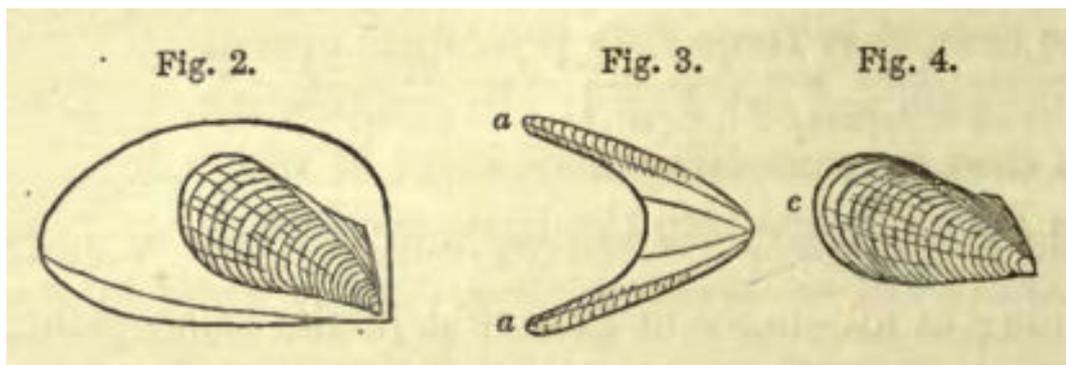


Рис. 12. Первое изображение верхней челюсти аммонита и аптихов в качестве элементов челюстного аппарата. Верхний мел, Миссури, США. Рисунок из статьи Meek, Hayden, 1864.

Тогда же, во второй половине XIX века, начались исследования строения кальцитового слоя аптихов. Пионером этого перспективного направления стал К. Циттель, который в 1868 году опубликовал данные о строении аптихов, по современной классификации относящихся к *Laevaptychus*, и указал, что они состоят из трех слоев кальцита, самый толстый из которых имеет губчатое строение (Zittel, 1868). Чуть позже Дж. Менегини и Д. Борнеманн опубликовали статью, в которой показали строение трех типов аптихов (*Lamellaptychus* Trauth, *Punctaptychus* Trauth и *Laevaptychus* Trauth по современной классификации), эти аптихи также оказались трехслойными, с мощным тубулярным или губчатым слоем в середине (Meneghini, Bornemann, 1876). Важно отметить, что в то время (да и позже) для исследования отбирались самые крупные и толстые аптихи, строение которых в большинстве случаев было доступно для изучения невооруженным глазом. Микроструктуру аптихов с тонким кальцитовым слоем начали изучать лишь во второй половине XX века.

Во второй половине XIX века мезозойские (юрские) аптихи были впервые описаны с территории России. Аптихи из верхней юры Поволжья описал Н.П. Вишняков (Vischniakoff, 1875), в настоящее время их относят к *Laevaptychus* (Рогов, 2004а). Две пары аптихов из среднеюрских отложений были изображены И.И. Лагузеню (1883), в настоящее время они относятся к формальным родам *Praestriaptychus* Trauth и *Kosmogranulaptychus* Rogov (Рогов, 2004б). Еще одну находку из средней юры в 1884 году опубликовал С.Н. Никитин, определив ее как аптих (Nikitin, 1884), однако современные исследования показали, что это была ребристая створка раковины двустворчатого моллюска сем. *Astartidae* (Рогов, 2004б).

Поскольку на основании многочисленных наблюдений стало ясно, что для разных аммонитов характерны разные варианты аптихов, Т. Райт предложил использовать аптихи при описании таксонов аммоноидей (Wright, 1880). Это была первая попытка использовать аптихи как инструмент систематики.

По мере того, как накапливались данные о совпадении формы и размера аптихов и анаптихов с просветом устья раковины их обладателей, наиболее популярной постепенно становилась гипотеза о защитной крышечке. Впервые предложенная Рюппелем, поддержанная Вольтцем и детально аргументированная Кейзерлингом, в конце XIX века она стала доминирующей, а в первой половине XX века оказалась и вовсе почти единственной гипотезой, объясняющей функции и природу аптихов и анаптихов и принятой научным сообществом.

Единственным исключением была небольшая работа итальянского палеонтолога С. Скалиа, вышедшая в 1922 году, в которой он интерпретировал аптихи как панцири ископаемых ракообразных филлокаррид, которые могли питаться аммонитами (Scalia, 1922). Скалиа не был специалистом по аммонитам и, по-видимому, не знал, что почти за 70 лет до выхода его статьи, палеонтологи убедительно доказали, что аптихи принадлежали тем же аммонитам, что и раковины, в которых они были найдены. Эту публикацию можно было бы отнести к разряду научных курьезов, если бы не одно «но»: окаменелости, очень похожие на аптихи и анаптихи, встречаются и в до-девонских отложениях, в слоях, сформировавшихся когда аммоноидей еще не было, и до середины 20 века эти древнейшие находки аптихоподобных структур относили к филлокарридам подотряда *Discinocarina* (Salter, 1863; Woodward, 1866, 1882a, 1882b; Barrande, 1872; Novák, 1892; Clarke in Zittel, 1900). Скалиа отметил этот парадокс: если в силурийе аптихи и анаптихи — это филлокарриды, то почему бы и в юре ими же не быть? Тогда специалисты по аммонитам проигнорировали это наблюдение, но спустя много лет было установлено, что силурийские находки принадлежали предкам аммоноидей — ортоцеридам (Turek, 1978; Holland et al., 1978; Stridsberg, 1981, 1984) и входили в состав примитивного челюстного аппарата этих цефалопод, от которого, в дальнейшем, произошли и челюсти аммоноидей (Mironenko, 2020a).

В первой половине 20 века исследования ринхолитов и аптихов вышли на новый уровень благодаря трудам А. Гилля и Ф. Траута. Гилль детально и очень подробно изучал

ископаемые ринхолиты и конхоринхи и разработал их подробную классификацию (Till, 1906, 1907, 1911). Траут на протяжении более чем десяти лет, с 1927 по 1938 годы публиковал детальные описания различных типов аптихов (Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937, 1938). В этих публикациях он предложил новую паратаксономическую классификацию аптихов, которая активно используется до сих пор (например, неоднократно упоминавшиеся выше *Laevaptychus*, *Lamellaptychus* и др. были предложены именно Траутом). Он обобщил и дополнил накопленный за XVIII и XIX века объем знаний, предложил терминологию, использующуюся для описания аптихов и провел огромную работу по сопоставлению аптихов с описанными к тому времени таксонами аммонитов. Изучив множество находок аммонитов с аптихами, сохранившимися *in situ* в жилой камере, он отметил, что почти всегда они располагаются наружной стороной к вентральной части раковины или к выходу из жилой камеры. Траут даже ввел термин «нормальное положение» для такой вентральной позиции аптихов. На самом деле, «нормальное положение» естественно для нижней челюсти головоногих, но относительно функций аптихов Траут придерживался гипотезы о защитных крышечках и полагал, что аптихи-крышечки располагались у аммонитов внутри жилой камеры вдоль вентральной стенки в специальной складке мантии, а в случае опасности выдвигались и поднимались вперед. Ни у кого из моллюсков нет подобного расположения крышечки, но чтобы как-то объединить «нормальное положение» аптихов, совпадение их формы и размеров с просветом жилой камеры и гипотезу о крышечке, пришлось придумать такой вариант.

Трауту возражал другой немецкий палеонтолог О. Шиндевольф. В своей монографии 1958 года он развил гипотезу, предложенную еще Кейзерлингом, согласно которой аптихи и анаптихи аммоноидей располагались на капюшоне, аналогичном защитному капюшону современного наутилуса (Schindewolf, 1958). Он справедливо отмечал, что какой-то специальной складки мантии с крышечкой у современных головоногих нет, а вот капюшон у наутилусов есть и форма многих аптихов весьма напоминает форму этого защитного капюшона (Рис.13).

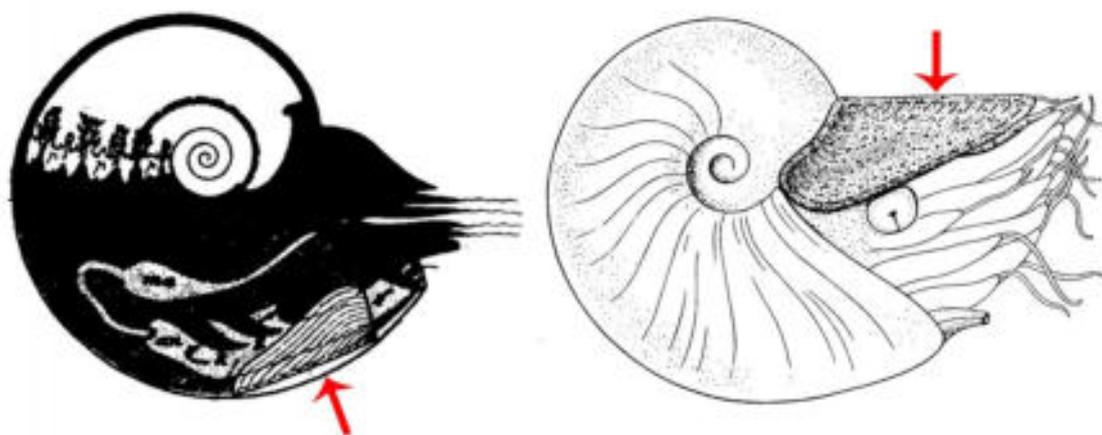


Рис. 13. Ошибочные реконструкции аптихов в качестве защитных крышечек (отмечены стрелочками). Слева реконструкция по Trauth, 1927, справа — по Schindewolf, 1958

Впрочем, монография Шиндевольфа важна не только спорами о положении крышечки, теперь представляющими интерес только с точки зрения истории науки, но и тем, что автор привел в данной работе множество поперечных срезов аптихов *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*, демонстрирующих особенности строения их кальцитового слоя. Также он изобразил очень интересные образцы аммонитов *Aspidoceratidae* из верхней юры Германии, в которых просвет жилой камеры действительно был закрыт аптихами *Laevaptychus*, и аптихи этого же формального рода, несущие следы прижизненных травм и аномалий роста (Schindewolf, 1958).

В качестве защитных крышечек раковин аммоноидей аптихи и анаптихи вошли и в широко известное научное издание «Treatise on invertebrate paleontology», а также в вышедшие в Советском Союзе «Основы палеонтологии». В 1957 году Р. Мур и П. Сильвестр-Брэдли в очередном выпуске «Treatise on invertebrate paleontology» обобщили и уточнили паратаксономическую классификацию элементов челюстного аппарата аптихового типа, предложенную Траутом (Moore, Sylvester-Bradley, 1957). В 1962 году в «Основах палеонтологии» Л.Ф. Кузина также привела подробный обзор гипотез о природе аптихов и анаптихов и перечень паратаксонов (Рис.14) с возрастом их существования и возможными обладателями (Кузина, 1962).

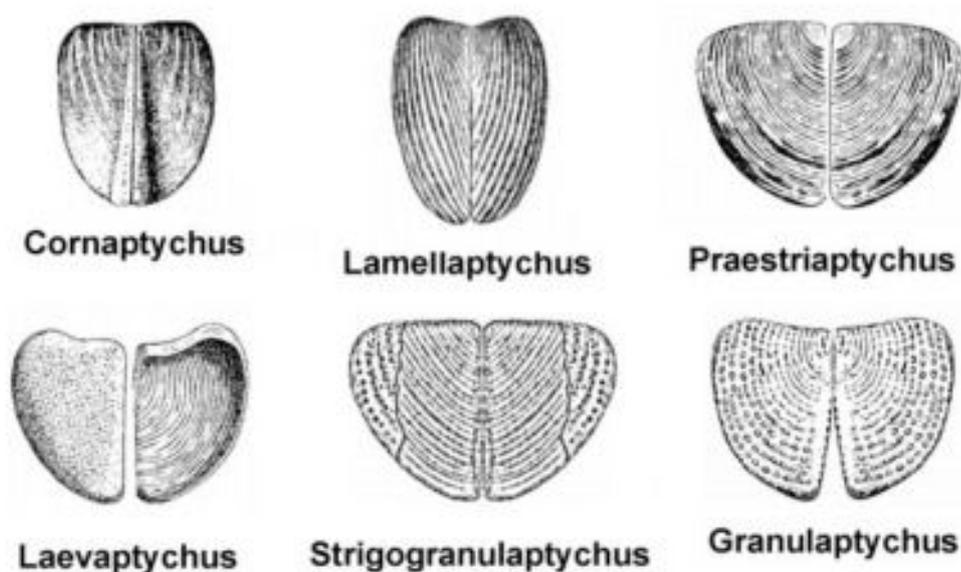


Рис. 14. Основные типы аптихов. Рисунок из Parent et al., 2014 с изменениями.

Здесь также стоит также упомянуть событие, не имевшего прямого отношения к челюстям аммоноидей, но важное в плане современного представления о палеобиологии аммонитов. В начале 60-х годов почти одновременно вышли две публикации, в которых было обосновано наличие полового диморфизма у юрских и меловых аммонитов (Makowski, 1962; Callomon, 1963). Раковины, по-видимому принадлежавшие самцам аммонитов и имевшие меньшие размеры были названы микроконхами, а более крупные раковины самок — макроконхами. Это важно потому, что впоследствии выяснится, что по крайней мере у одной группы аммонитов (подсемейство *Aspidoceratinae*) диморфизм затрагивает и строение кальцитовой пластины аптихов — у самцов и самок они разные.

Таким образом, к середине XX века классификация типов аптихов была разработана и устоялась, микроструктура кальцитового слоя наиболее крупных и удобных для изучения аптихов была детально исследована, гипотеза о защитной крышечке вытеснила все остальные и стала общепринятой. Но как это часто бывает в науке, именно в то время, когда стало казаться, что изучать в данном вопросе больше нечего, произошел прорыв, радикально изменивший устоявшиеся представления и открывший дорогу новым исследованиям.

В 1967 году практически одновременно и независимо друг от друга вышли две статьи, посвященные находкам радулы аммоноидей. Д. Клосс описал радулу у каменноугольного гониатита *Eoasianites* Ružencev (Closs, 1967), а У. Леманн — у нижнеюрского *Eleganticeras elegantulum* (Young et Bird) (Lehmann, 1967). В обоих случаях радула располагалась между

челюстями — верхней и нижней. Исследователи не сразу сопоставили эти челюсти с аптихами и анаптихами, так как Леманн изучал срезы жилой камеры и форма челюстей на шлифах не была понятна, а в случае находки Клосса челюсти имели плохую сохранность. Однако через несколько лет У. Леманн выпустил две статьи, в которых показал, что нижние челюсти у нижнеюрских аммонитов *Psiloceras*, *Arnioceras* и *Pleuroceras* являются анаптихами (Lehmann, 1970, 1971). Также в 1971 году П. Кайзер и У. Леманн продемонстрировали принципиальное сходство анаптихов и аптихов с челюстями современных цефалопод (Kaiser, Lehmann, 1971), а в последующих статьях было убедительно показано, что не только анаптихи, но и аптихи являются элементами нижней челюсти аммонитов (Lehmann, 1972, Lehmann, Weitschat, 1973).

В 1974 году Ю.Д. Захаров описал челюстной аппарат раннетриасового *Olenekites* в шлифе жилой камеры, и отметил, что хотя эта находка не позволяет подтвердить правоту Леманна о тождественности челюстей и анаптихов, она уж точно не опровергает эту гипотезу. В 1975 году вышла статья А.С. Дагиса и А.А. Дагис, посвященная детальному описанию строения анаптихов из триасовых и нижнеюрских отложений Сибири — наблюдения этих авторов также подтверждали челюстную природу анаптихов (Дагис, Дагис, 1975). В 1976 году вышла фундаментальная публикация, остающаяся актуальной до сих пор, подготовленная итальянскими палеонтологами и посвященная микроструктуре кальцитового слоя аптихов (Faginacci et al., 1976). Ее авторы детально изучили микроструктуру кальцитового слоя у основных типов юрских аптихов, и не только у изученных ранее верхнеюрских *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*, но и у наиболее древних (тоарских) *Cornaptychus* и *Laevicornaptychus*, строение которых ранее не изучалось. Они показали, что самый мощный и заметный у более поздних (средне- и верхнеюрских) аптихов тубулярный слой у тоарских образцов отсутствует. Авторы, правда, довольно осторожно отнеслись к интерпретации аптихов как элементов челюстного аппарата, но не стали отрицать такую возможность, а из их исследования становилось очевидным, что самые древние аптихи куда больше похожи на типичные челюсти головоногих, чем позднеюрские специализированные *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*.

В дальнейших статьях У. Леманн продолжил публиковать доказательства, подтверждающие тождественность аптихов и анаптихов нижним челюстям аммоноидей (Lehmann, 1978, 1979, 1980) и, по-видимому, убедил практически всех сомневающихся специалистов по головоногим моллюскам в своей правоте. Своеобразную точку в завершении первого этапа

изучения элементов челюстного аппарата аммоноидей в 1981 году поставил Н. Мортон, опубликовавший статью, громко озаглавленную «Aptychi: the myth of the ammonite operculum» (Morton, 1981). В ней он разгромил один из главных аргументов гипотезы о защитной крышечке — находки раковин аммонитов, в которых аптихи закрывают просвет устья. По его мнению, все эти случаи являются результатом посмертного смещения аптихов при вертикальном захоронении раковин в мягком донном осадке устьем вниз.

Может показаться удивительным, как долго истина в вопросе о природе и функциях аптихов и анаптихов пробивала себе дорогу. Ван Бреда высказал предположение о том, что аптихи являются элементами челюстного аппарата еще в 1835 году. Мик и Гайден опубликовали свою статью в 1864 году. Но лишь спустя более чем 130 лет после выступления Ван Бреды эта точка зрения стала общепринятой. Однако у этого есть вполне объективные причины. Ван Бреда так и не опубликовал свою аргументацию, и она осталась практически неизвестной и непонятной для современников и для более поздних исследователей. А образец Мика и Гайдена, содержащий верхнюю челюсть вместе с аптихами, был единичной находкой (второй образец верхней челюсти был описан У. Леманном более чем через столетие) и большинство исследователей игнорировали его, так как сами никогда не встречали таких окаменелостей. Видимо, важную роль сыграл и тот факт, что аптихи в XIX и начале XX веков изучались в основном на материале из литографических сланцев Золенгофена, в которых органические части челюстей почти не сохраняются. Находки верхних челюстей, не имевших кальцитовых элементов, из этих слоев крайне редки, кроме того, верхняя челюсть у обладавших аптихами аммонитов далеко не идентична соответствующим челюстям современных головоногих, и ее еще нужно было научиться распознавать. Не случайно прорыв в изучении челюстного аппарата аммоноидей произошел после того, как их начали изучать в срезах и шлифах жилых камер из нижнеюрских (преимущественно тоарских) глин и сланцев, где органическое вещество челюстей сохранялось значительно лучше.

Правда, выглядит несколько странным, что хотя все ныне живущие головоногие обладают великолепно развитым челюстным аппаратом, и у ископаемых колеоидей его находили как минимум с начала 19 века, у аммонитов на протяжении полутора столетий челюсти никто, по-видимому, просто не искал. Тем не менее, в конце концов заблуждения были преодолены и в последней четверти XX века начался новый этап изучения челюстей аммоноидей.

2.2. Второй этап: челюсти, их строение, эволюция и их дополнительные функции

Начало второго этапа было ознаменовано открытием нового типа челюстных аппаратов у аммоноидей — ринхаптихового. В 1978 году японскими палеонтологами была опубликована небольшая статья (Kanie et al., 1978) в которой впервые были описаны челюсти аммоноидей из верхнего мела Сахалина и Хоккайдо, в заостренной части которых располагались кальцитовые элементы — ринхолиты и конхоринхи. Позже эти находки были описаны более подробно и было установлено, что эти челюсти принадлежат представителям подотрядов *Lytoceratina* и *Phylloceratina* (Lehmann et al., 1980; Tanabe et al., 1980; Kanie, 1982). Термин «ринхаптех» был предложен в работе Lehmann et al., 1980. Правда, в дальнейшем выяснилось, что за верхние челюсти литоцератин приняли нижние челюсти этих же аммоноидей, но замеченная самими авторами ошибка (Tanabe, Landman, 2002) не повлияла на значимость открытия. Укомплектованные ринхолитами и конхоринхами аммоноидные челюсти оказались очень похожи на челюсти современных и ископаемых наутилид. После их изучения и сравнения палеонтологи заметили, что в случае, если конхоринх по каким-то причинам не сохранился или отделился от образца, нижние челюсти литоцератин и филлоцератин оказываются совершенно неотличимы от мезозойских анаптех. Более того, было отмечено, что челюсть современного наутилуса, если из нее удалить конхоринх, оказывается по сути анаптехом. После этого все сомнения в том, что анаптехи являются челюстями, а вовсе не крышечками, пропали окончательно.

Изолированные ринхолиты и конхоринхи, встречающиеся в юрских и особенно многочисленные в нижнемеловых отложениях Европы детально изучали на протяжении всего XX века. Основы их формальной классификации были заложены А.Тиллем (Till, 1906, 1907, 1911). В дальнейшем в нашей стране ринхолиты активно изучал В.Н. Шиманский (Шиманский, 1947, 1949, 1973, 1978, 1985, 1986, 1987; Шиманский, Алексеев, 1975; Шиманский, Нероденко, 1981, 1983), а позже — В.Н. Комаров (Комаров 2002, 2003а,б,в, 2004, 2005а,б, 2006, 2008а,б, 2010, 2021; Комаров и др. 2012, 2017, 2018; Мироненко, Комаров, 2019). В США исследованиями этой группы ископаемых занимался К. Тейхерт (Teichert et al., 1964; Teichert, Spinoso, 1971; Teichert, Stanley, 1975). Все эти исследования сильно расширили представления исследователей о разнообразии ринхолитов и их стратиграфическом распространении, но не смогли ответить на вопрос о принадлежности большинства паратаксонов тем или иным головоногим.

Продолжались работы по изучению радулы и челюстей аммоноидей (Рис.15). К примеру, Л.А. Догужаева с соавторами описали радулу нижнемеловых аммонитов рода *Sinzovia* а также его аптихи (Догужаева, Мутвей, 1990) и аптихи одновозрастных *Deshayesites* (Догужаева и др., 1995). Однако подлинный прорыв в этой области произошел в 21 веке, после того как на вооружении палеонтологов появились микротомографы. В 2011 году в журнале Science вышла статья международного коллектива палеонтологов, которые изучили в микротомографе радулу и челюсти верхнемеловых аммонитов *Baculites* (Kruta et al., 2011). На полученных изображениях прекрасно видны радула, верхняя челюсть, какое-то микроскопическое ракообразное, которое аммонит не успел прожевать на момент смерти и что самое главное — пара аптихов в качестве нижней челюсти. Здесь стоит отметить, что хотя абсолютное большинство специалистов по аптихам, анаптихам и другим элементам челюстного аппарата аммоноидей приняли челюстную гипотезу еще в конце 70-х - начале 80-х годов, некоторые палеонтологи все-таки сомневались: а что если у аммонитов были и крышечки, и челюсти, и аптихи были именно крышечками (см. Янин, 2016)? Но после публикации замечательных томографических снимков, на которых четко видны аптихи вместе с радулой и верхней челюстью, пространства для таких сомнений просто не осталось. Чуть позже тот же коллектив авторов таким же образом изучил и каменноугольных аммоноидей с анаптихами в качестве нижней челюсти, также получив совершенно замечательные изображения челюстного аппарата в практически прижизненном положении (Kruta et al., 2014).

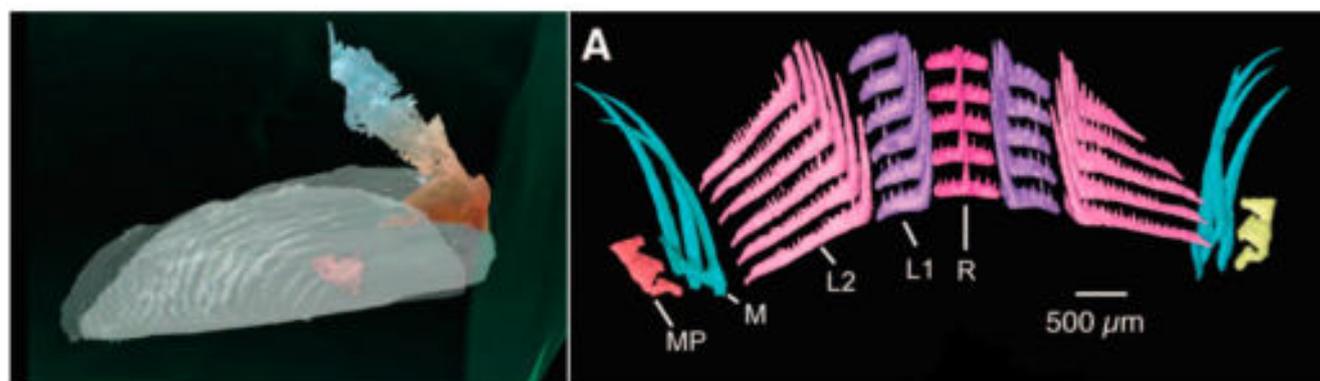


Рис. 15. Изображение челюстного аппарата *Baculites*, полученное при помощи микротомографа (слева) и реконструкция одного из рядов его радулы (справа). Верхний мел, Южная Дакота, США. Иллюстрации из Kruta et al., 2011.

Хотя никаких сомнений в том, что аптихи и анаптихи являются элементами челюстного

аппарата, у большинства специалистов не осталось уже к середине 80-х годов 20 века, нерешенным оставался вопрос о том, что делать с фактами, на которые ранее опиралась гипотеза о защитных крышечках-оперкулах. Попадание пары аптихов в устье можно было связать с их посмертным смещением (Morton, 1981), но как объяснить почти идеальное совпадение размеров многих аптихов с размерами устья раковин, в которых они были найдены? Кроме того, поверхность многих аптихов украшена ребрами и даже острыми бугорками-шипами, а возможно имела и прижизненную окраску (Keupp, 2000), на многих аптихах видны следы залеченных травм (Schindewolf, 1958) — как объяснить все это, если аптихи всего лишь челюсти? В связи с этим Ю.Д. Захаров в 1979 году писал, что у аптихов две функции (челюстная и защитная) по-видимому дополняли друг друга, по крайней мере у тех аммонитов, у которых пропорции аптихов были подогнаны под соответствующие пропорции устья (Захаров, 1979). В 1981 году польский палеонтолог Е. Дзик также попытался объединить обе гипотезы, изобразив аммонита, который в случае опасности закрывал отверстие жилой камеры нижней челюстью — то есть парой аптихов (Dzik, 1981). Обе эти публикации не стали широко известными, но в 1990 году У. Леманн и К. Кулицкий опубликовали и подробно обосновали гипотезу, согласно которой аптихи служили и нижней челюстью и крышечкой (Lehmann, Kulicki, 1990). Их статья, озаглавленная «Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula» быстро стала популярной среди специалистов и новая гипотеза была принята многими исследователями (Рис.16). Правда, не всеми. И. Крута и Н. Лэндман в 2008 году опровергли один из аргументов в пользу гипотезы о защитной функции — они показали, что на челюстях современных наутилусов, которые не используются в качестве крышечек, а работают только как челюсти, присутствуют многочисленные прижизненные повреждения (Kruta, Landman, 2008). Авторы этой работы высказали мнение, что кальцитовые пластины аптихов действительно могли служить для защиты, но не просвета жилой камеры, а самой челюсти, состоявшей из органического вещества. Здесь стоит отметить, что данная гипотеза скорее всего верна для анаптихов, у части из которых наружная поверхность покрыта тонким слоем карбоната кальция, но не для аптихов, у которых слишком много других признаков, свидетельствующих об их функционировании в качестве защитного приспособления.

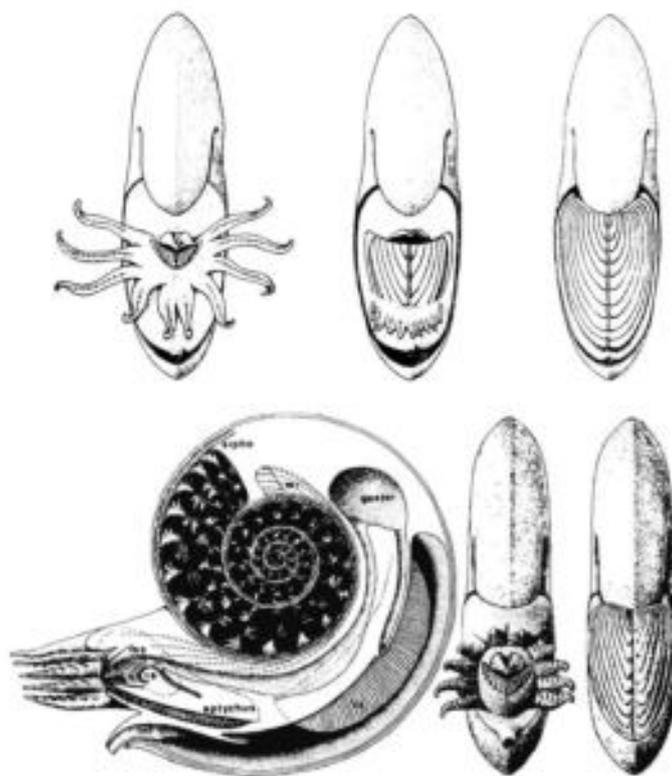


Рис. 16. Гипотетические реконструкции использования нижней челюсти аптихового типа в качестве защитной крышечки. Сверху рисунок из Lehmann, Kulicki, 1990, снизу из Dzik, 1981.

Несколько позже появились публикации, авторы которых еще больше расширили возможные функции аптихов, добавив к челюстной и защитной функциям также функцию балласта для ориентации раковины в толще воды и даже активного стабилизатора при гидрореактивном движении (Parent et al., 2014; Parent, Westermann, 2016). Впрочем, стоит отметить, что с точки зрения диссертанта, предложенное авторами использование нижней челюсти в качестве выносимого вперед вне тела горизонтального плавника, для головоногого моллюска совершенно невозможно анатомически.

Накопление данных по строению различных типов аптихов и, что самое главное, по их принадлежности тем или иным таксонам аммонитов способствовало реализации предвидения Квенштедта: аптихи стали использовать для уточнения эволюции аммонитов. Еще раньше исследователи отмечали, что анцилоцератины, имевшие аптиховый тип челюсти, вряд ли могли произойти от литоцератин, имевших анаптихи, а позже — ринхаптихи (Захаров, 1979). А в 2002 году Т. Энгезер и Г. Койп выпустили статью, в которой постарались проследить эволюцию аммонитов на основе изменения различных

типов аптихов (Engeser, Keupp, 2002). Они отметили ошибочность некоторых более ранних эволюционных схем, в которых, к примеру, некоторые поздне меловые таксоны с простым устройством аптихов выводились из гектикоцератин, обладавших очень сложно устроенными специализированными ламеллаптихами. Более вероятным авторами справедливо посчитали также предлагавшееся ранее происхождение таких аммонитов от перисфинктоидей с их неспециализированными *Praestriptychus*. К сожалению, авторам не хватало подробной информации по аптихам многих семейств аммоноидей, а часть данных, как оказалось позже, была ошибочной. Кроме того, авторы по каким-то причинам не учли параллелизмы в эволюции аптихов. Из-за этих неточностей предложенная авторами филогенетическая схема оказалась местами явно ошибочной и не получила широкого распространения, хотя сам подход был, без сомнения, весьма перспективным.

Также продолжилось изучение микроструктуры аптихов. В 2009 году И. Крута с соавторами изучили микроструктуру кальцитового слоя меловых аптихов, принадлежащих аммонитам *Baculites*, *Polyptychoceras* и *Jeletzkytes* (Kruta et al., 2009). Позже диссертантом впервые было изучено строение кальцитового слоя юрских аптихов *Praestriptychus*, принадлежавших аммонитам *Perisphinctes* и *Binatisphinctes*, а также аптихов микроконхов аспидоцератин (*Mirosphinctes*) и макроконхов пельтоцератин (*Peltoceras*) (Mironenko 2018, 2021).

Еще один тип челюстного аппарата аммоноидей — промежуточный, был описан у поздне меловых представителей надсемейства *Desmoceratoidea* (Tanabe et al., 2012). Для предков этих аммонитов были характерны аптихи, которые затем срослись в подобие более древней челюсти анаптихового типа.

Отдельно необходимо упомянуть резкий рост информации по аптихам бореальных и суббореальных юрских аммонитов с территории России, происходящий в последние десятилетия. За 19 и большую часть 20 века с территории Европейской части России были описаны или упомянуты всего несколько находок аптихов (Лагузен, 1883; Vischniakoff, 1875; Hantzpergue et al., 1998). Лишь с конца 80-х годов 20 века начали появляться публикации, посвященные находкам многочисленных и разнообразных аптихов и их подробному описанию, а с начала 21 века начался взрывной рост числа таких работ. Аптихи с территории Центральной России и Поволжья были описаны из юрских (Рогов, 2001, 2002а,б, 2004а,б; Рогов, Гуляев, 2003; Mitta, Keupp, 2004, 2007; Рогов, Михайлова, 2006; Митта, 2009; Keupp, Mitta, 2013; Мироненко, 2014; Rogov, Mironenko, 2014, 2016; Mironenko, 2018, 2021;

Мироненко, Митта, 2020; Mitta, Mironenko, 2021) и меловых (Догужаева и др., 1995; Догужаева, Мутвей, 1990; Doguzhaeva, Mutvei, 1993; Doguzhaeva, Mikhailova, 2002; Mitta, Bogomolov, 2014; Барабошкин, Шумилкин, 2010, 2018; Mironenko, Mitta, 2023) отложений.



*Рис. 17. Аммоноидная нижняя челюсть с конхоринхом, справа сверху фото изолированного конхоринха формального рода *Tillicheilus*. Нижний сеноман, Трудолюбовка, Крым. Фото из Mironenko, Rogov, 2018.*

Множество работ были посвящены аптихам, анаптихам и ринхаптихам Крыма и Кавказа (Козлова, 2001; Козлова, Аркадьев, 2003; Комаров 2002, 2003а,б,в, 2004, 2005а,б, 2006, 2008а,б, 2010, 2021; Комаров и др. 2012, 2017, 2018; Мироненко, Комаров, 2019; Кузьменко, Комаров, 2008; Mitta, Schweigert, 2016; Митта, 2017, 2021; Митта, Шерстюков, 2018; Mitta et al., 2018; Mironenko, Gulyaev, 2018; Mironenko, Rogov, 2018; Mitta, Mironenko, 2024; Рис.17 здесь).

Появление такого количества работ, посвященных челюстям аммоноидей, привело к необходимости публикации обзорных статей по этой теме. Первые такие обзоры появились еще на рубеже 70-80-х годов (Захаров, 1979), а самым современным на сегодняшний день обзором является публикация К. Танабе с соавторами, вышедшая в 2015 году (Tanabe et al., 2015).

Данный этап изучения челюстного аппарата аммоноидей продолжается до сих пор и можно

отметить, что этот процесс идет с ускорением: публикуется все больше работ по различным аспектам строения аммоидных челюстей и можно надеяться на прогресс в решении многих проблем в этой области.

Глава 3. Аптиховый тип челюстного аппарата

3.1. Общая характеристика челюстного аппарата аптихового типа

Нижняя челюсть аптихового типа состоит из двух зеркально-симметричных половинок, именуемых аптихами (Рис.18). Половинки нижней челюсти, изначально состоявшие из органического вещества (хитина), соединены гибкой связкой — симфизисом, прочность которого различается в разных типах аптихов. Аптихи, легко отделявшиеся друг от друга после смерти аммонита и чаще всего встречающиеся в ископаемом состоянии по отдельности именуются диаптихами, аптихи, прочно соединенные друг с другом и почти всегда сохраняющиеся вместе — синаптихами. Наружная поверхность органической части аптихов обычно покрыта кальцитовыми пластинами (аптихи *sensu stricto*) имеющими различные толщину, строение и наружную скульптуру, но в некоторых случаях пластины могут быть очень тонкими или даже отсутствовать. В карбонатных породах лучше сохраняются кальцитовые части аптихов, в терригенных глинистых отложениях — органические части, в прошлом это неоднократно приводило к путанице и сложности в определении природы и функций аптихов.

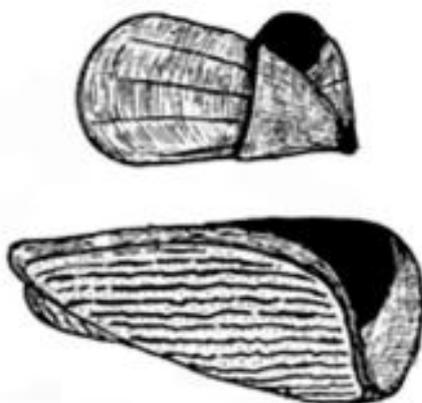


Рис. 18. Верхняя и нижняя челюсти аптихового типа. По Lehmann, 1972; Tanabe et al., 2015

Верхняя челюсть аптихового типа, полностью состоявшая из органического вещества без кальцитовых элементов, также имеет необычное для челюстей головоногих моллюсков строение: ее внутренняя и наружная пластины соединялись гибкой связкой, а внутри объемной наружной пластины проходила полая трубка (Мироненко, 2014, 2021б; Mitta, Mironenko, 2021; Mironenko, Mitta, 2023).

3.2 Стратиграфическое и систематическое распространение челюстей аптихового типа

В большинстве современных публикаций древнейшие находки аптихов датируются нижним тоаром (Riegraf et al. 1984; Wright et al. 1996; Keupp 2000; Engeser, Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015; Parent, Westermann 2016), однако есть малоизвестные, но заслуживающие доверия упоминания и изображения находок аптихов из верхов плинсбаха Италии (Fucini, 1935), Канады (Thomson, Smith, 1992; Clapham et al. 2001) и Японии (Hayami, 1961). Не вызывает сомнений, что древнейшие аптихи принадлежали аммонитам семейства Hildoceratidae (Hayami 1961; Riegraf et al. 1984; Wright et al. 1996; Engeser, Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015). Причем, среди хильдоцератид в нижнем тоаре находки аптихов *in situ* обнаружены у аммонитов рода *Protogrammoceras* Spath (подсемейство Protogrammoceratinae) и у многочисленных представителей подсемейств Hildoceratinae и Harpoceratinae. Оба подсемейства почти одновременно возникли в хроне Spinatum позднего плинсбаха, а их предками были протограммоцератины (Howarth, 2013). Идентичность строения аптихов во всех трех подсемействах свидетельствует о том, что они должны были присутствовать у последнего общего предка Hildoceratinae и Harpoceratinae, который принадлежал к Protogrammoceratinae. Следовательно, первые аптихи действительно возникли в позднем плинсбахе.

На рубеже среднего и позднего тоара вымерли последние аммонитины с анаптиховым типом челюстного аппарата и на протяжении средней и поздней юры и большей части мела аптиховый тип челюстей был характерен для всех представителей подотрядов Ammonitina и Ancyloceratina (Engeser, Keupp, 2002; Rogov, Mironenko, 2014, 2016; система высших таксонов аммоноидей принята по Page, 1996). Лишь в середине мела у представителей надсемейства Desmoceratoidea появился новый тип челюстного аппарата, названный промежуточным: нижняя челюсть этого типа возникла путем срастания парных аптихов в единую анаптихоподобную структуру (Tanabe et al., 2015). У остальных же аммонитин и анцилоцератин аптихи сохранялись непосредственно до их вымирания на рубеже мела и палеогена. Самые молодые находки аптихов известны из основания датского яруса палеогена в Нью-Джерси, США (Landman et al., 2012). Они принадлежали гетероморфным аммонитам *Eubaculites* и *Discoscaphites*, раковины которых были встречены вместе с аптихами, и эта находка дала основание предполагать, что некоторые популяции аммонитов могли на короткое время пережить разразившуюся в конце мела биосферную катастрофу (Landman et al., 2012).

В литературе также можно встретить упоминания о находках палеозойских аптихов. В XIX веке из каменноугольных отложений Западной Европы неоднократно упоминались находки парных аптихов, получившие названия *Aptychus (Palaptychus) carbonarius* Trauth и *Aptychus (Palaptychus) gallienneanus* Trauth (см. Trauth, 1927). К сожалению, не было приведено ни одного изображения этих находок, нет упоминаний о хранении их в музейных коллекциях, а из словесных описаний, данных некоторыми авторами (Koenen, 1879) невозможно понять, имеют ли эти находки на самом деле отношение к аптихам. Высказывалось предположение, что они могли принадлежать агониатитидам подотряда Gephyrocera (Захаров, 1979), однако в настоящее время установлено, что у этих аммоноидей были анаптихи (Klug et al., 2016). В некоторых работах второй половины XX века были приведены изображения нескольких находок из пермских и каменноугольных отложений, которые были приняты за аптихи (Closs et al., 1964; Thompson et al., 1980; Kues, 1983), однако все они оказались раковинами двустворчатых моллюсков (см. Keupp, 2000; Keupp, Mitta, 2013; Rogov, Mironenko, 2021). Единственной на сегодняшний день достоверной находкой аптихов из каменноугольных отложений может считаться образец из верхнего пеннсилванья США (Harper, 1989: fig.2). Эта находка представляет собой пару органических аптихов, действительно очень сходных с некоторыми юрскими формами. Однако в слоях, в которых были найдены эти аптихи, аммоноидеи полностью отсутствуют, а доминируют прямораковинные ортоцериды *Pseudorthoceras* и *Mooreoceras* и встречаются фрагменты раковин свернутых наутилид *Tainoceras*, *Metacoceras* и *Domatoceras* (Harper, 1989). Ключом к разгадке вопроса о принадлежности этих аптихов являются структуры, встречающиеся в силурийских отложениях: *Aptychopsis*, *Discinocaris* и *Peltocaris*, чрезвычайно похожие на аптихи и анаптихи, однако имеющие дополнительную верхнюю пластинку, которая редко сохраняется (Mironenko, 2020a). Наиболее известным из них является *Aptychopsis*, он встречается в устьевой части раковин силурийских ортоцерид (Holland et al., 1978; Turek, 1978; Holland, 1987, 1996). Ранее большинство исследователей рассматривали эти структуры в качестве защитных крышечек, закрывавших устье раковин ортоцерид, подобно аптихам аммонитов, которые в то время тоже считались защитными крышечками (Holland et al., 1978; Turek, 1978; Stridsberg, 1984).

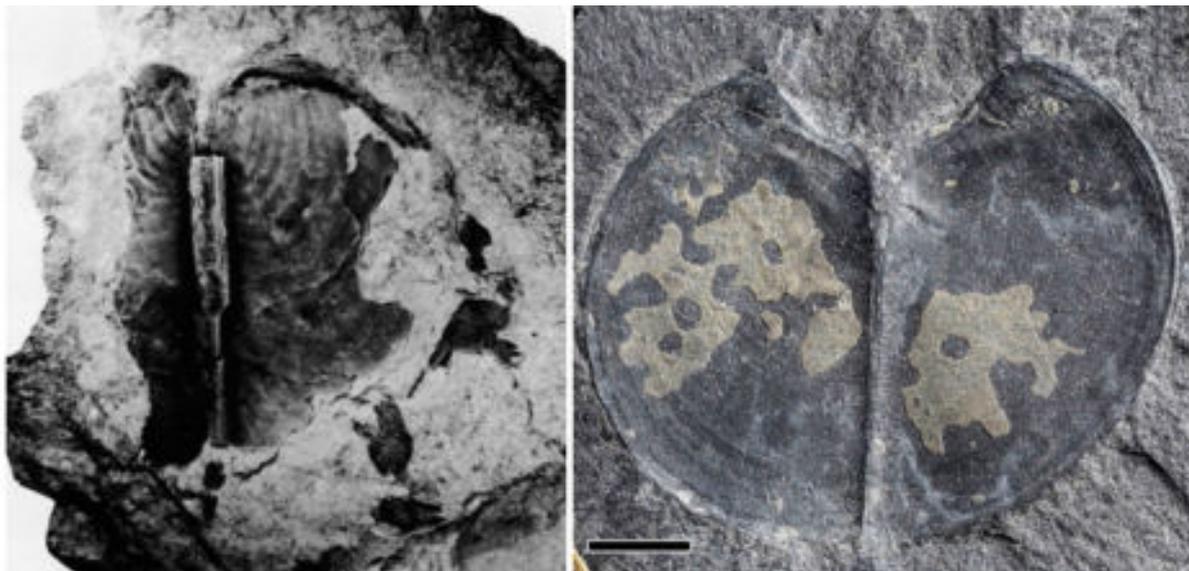


Рис. 19. Аптихи каменноугольного возраста (верхний крбон, Пенсильвания, Harper, 1989) и силурийский *Aptychopsis* без верхней пластины, масштабный отрезок 5 мм (силур, центральная Богемия, Чехия. Mironenko, 2020a)

Однако в настоящее время представляется более вероятным, что эти структуры, изначально действительно возникшие для защиты мягких тканей ортоцерид, со временем стали функционировать в качестве примитивных челюстей и дали начало эволюции челюстного аппарата головоногих моллюсков (Мироненко, 2019; Mironenko, 2020a). Скорее всего, такие аптихопсис-подобные нижние челюсти, как и аптихи, состоявшие из двух половинок, в конце каменноугольного периода сохранялись у кого-то из прямораковинных ортоцерид или их потомков - свернутых наutilus, к аммоноидеям эти находки отношения не имеют (Рис.19).

3.3 Нижняя челюсть аптихового типа

3.3.1 Эволюция аптихов и время возникновения их вариантов.

Эволюционный механизм появления аптихов пока еще полностью не объяснен. Не вызывает сомнений, что впервые нижняя челюсть аптихового типа появилась у аммонитов семейства *Hildoceratidae* (подсемейства *Protogrammosceratinae*) в самом конце плинсбахского века ранней юры (Fucini, 1935; Hayami, 1961; Thomson, Smith, 1992; Clapham et al. 2001), хотя часто их появление ошибочно датируется ранним тоаром (Keupp, 2000; Engeser, Keupp, 2002; Tanabe et al., 2015; Parent, Westermann 2016). Для предков хильдоцератид, как и для всех раннеюрских представителей подотряда *Ammonitina* был характерен анаптиховый тип

челюсти, о котором речь пойдет ниже (Keupp, 2000; Tanabe et al., 2015). Нижняя челюсть анаптихового типа имела сплошную, не разделенную на половинки наружную пластину. Никаких промежуточных вариантов между плинсбахскими анаптихами и аптихами до сих пор не обнаружено и наиболее вероятным представляется гипотеза о происхождении аптихов путем педоморфоза (Захаров, 1979). Скорее всего, на ранних стадиях онтогенеза или даже эмбриогенеза у аммоноидей могла сохраняться структура челюстей, напоминавшая таковую у их силурийских предков, для многих из которых была характерна уплощенная и разделенная на две половинки нижняя «проточелюсть» - *Aptychopsis* (Turek 1978; Stridsberg, 1984; Mironenko, 2020a). У некоторых палеозойских анаптихов заметны борозды или ребра в апикальной части (Захаров, 1979) либо даже центральная борозда, проходящая по всей средней линии анаптиха и напоминающая симфизис аптихов (Mironenko, Naugolnykh, 2022), но не ясно, имеет ли это какое-то отношение к появлению аптихового типа челюстей в ранней юре.

Аптихи на протяжении своей эволюции неоднократно изменялись, строение их кальцитового слоя и скульптура его поверхности усложнялись, возникали новые типы аптихов. Так как очень часто аптихи захоранивались отдельно от раковин своих обладателей, соотнести их с тем или иным таксоном аммонитов было не просто. Для удобства изучения аптихов Траутом была разработана паратаксономическая классификация, с некоторыми дополнениями и изменениями используемая по сей день (Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937, 1938; Moore, Sylvester-Bradley, 1957; Кузина, 1962). Эта классификация в настоящее время включает в себя примерно полтора десятка паратаксонов родового ранга, соответствующих основным типам аптихов.

Эволюционная история аптихов в юре выглядит следующим образом. Первыми в позднем плинсбахе появились аптихи, относимые к формальному роду *Cornaptychus* Trauth. Они отличались толстым органическим и тонким кальцитовым слоями, и характерной складкой, расположенной вдоль прямого соединительного края. Кальцитовая часть аптиха была покрыта высокими ребрами, каждое из которых, по-видимому, соответствовало одному циклу роста аптиха. Эти аптихи принадлежали аммонитам семейства Hildoceratidae. В плинсбахе появился и второй тип аптихов — *Laevicornaptychus* Trauth, отличающийся от корнаптихов гладкой поверхностью и отсутствием ребер. Эти аптихи также принадлежали хильдоцератидам. Ни у *Cornaptychus*, ни у *Laevicornaptychus* в кальцитовой части не было пористого или тубулярного слоя, характерного для некоторых более поздних аптихов,

кальцит был монолитным. От этих двух ранних вариантов произошли две отдельные эволюционные линии аптихов.

От корнаптихов в самом конце тоара произошел формальный род *Lamellaptychus* – эти аптихи характерны для аммонитов надсемейства *Harloceratoidea*. Древнейшие *Lamellaptychus* отличались от корнаптихов разве что большей толщиной кальцитового слоя, но с увеличением толщины (и, соответственно веса аптиха) в них возник тубулярный слой. В дальнейшем рост толщины этих аптихов будет идти за счет увеличения мощности именно этого слоя (эволюция корнаптихов и ламеллаптихов прекрасно прослежена Farinacci et al., 1976). От ламеллаптихов никаких других принципиально иных типов аптихов не произошло, но в мелу возникло множество их модификаций — их относят к формальным родам (или под родам) *Punctaptychus* Trauth, *Didayilamellaptychus* Turculet, *Beyrichilamellaptychus* Turculet и т.д. которые различаются характером скульптуры поверхности (Gasirowski, 1959, 1960, 1962а,б; Vašíček, Michalík, 1995; Mechova et al., 2010; Vašíček, 2010; Мышкина, Аркадьев, 2012; Vašíček et al., 2012, 2015, 2016а,б; 2023). Благодаря своему разнообразию и тому факту, что они часто встречаются в карбонатных породах, в которых арагонитовые раковины аммонитов не сохранились, ламеллаптихи и их многочисленные варианты имеют важное стратиграфическое значение (Durand Delga, Gasirowski, 1970; Vašíček, 1996).

Намного сложнее и интереснее эволюционная история второй эволюционной ветви аптихов: потомков редких и малочисленных *Laevicornaptychus*. Судя по всему, именно от них произошли *Praestriaptychus*, отличающиеся от предкового типа слабо ребристой (или, скорее, волнистой) поверхностью и еще меньшей толщиной кальцитового слоя. Эти аптихи принадлежали первым представителям *Stephanoceratoidea*. Как было установлено диссертантом (Mironenko, 2018), кальцитовая часть *Praestriaptychus*, как и у его предковых форм, не имела тубулярного слоя. Они сохраняли свое простое неспециализированное строение на протяжении средней и поздней юры и всего мела и дали начало большинству основных типов юрских и меловых аптихов (Рис. 20).

Из отложений верхнего байоса и бата известен первый из «потомков» престриаптихов — *Granulaptychus*. Известно, что он принадлежал аммонитам стефаноцератидного подсемейства *Garantianinae* (Mitta, Mironenko, 2021). От *Praestriaptychus* гранулаптихи отличаются тем, что поверхность их кальцитового слоя покрыта бугорками-гранулами. Практически такие же гранулаптихи были найдены у верхнебатских и келловейских

аммонитов семейства Kosmoceratidae (Schweigert, 2000; Рогов, 2004б; Keupp, Mitta, 2013; Mitta, Mironenko, 2021). Первоначально их тоже относили к паратаксону *Granulaptychus*, но позже выделили в отдельный род *Kosmogranulaptychus* (Рогов, 2004б). Правда, здесь есть одна тонкость: не ясно, когда именно появились гранулаптихи и космогранулаптихи. Возможно, они независимо возникли у гарантианин и космоцератид и в таком случае их действительно следует относить к разным паратаксонам. Но также возможно, что они возникли у их общего предка, жившего в раннем байосе и принадлежавшего к подсемейству Stephanoceratinae (см. Mitta, Mironenko, 2021), тогда их всех лучше считать гранулаптихами.

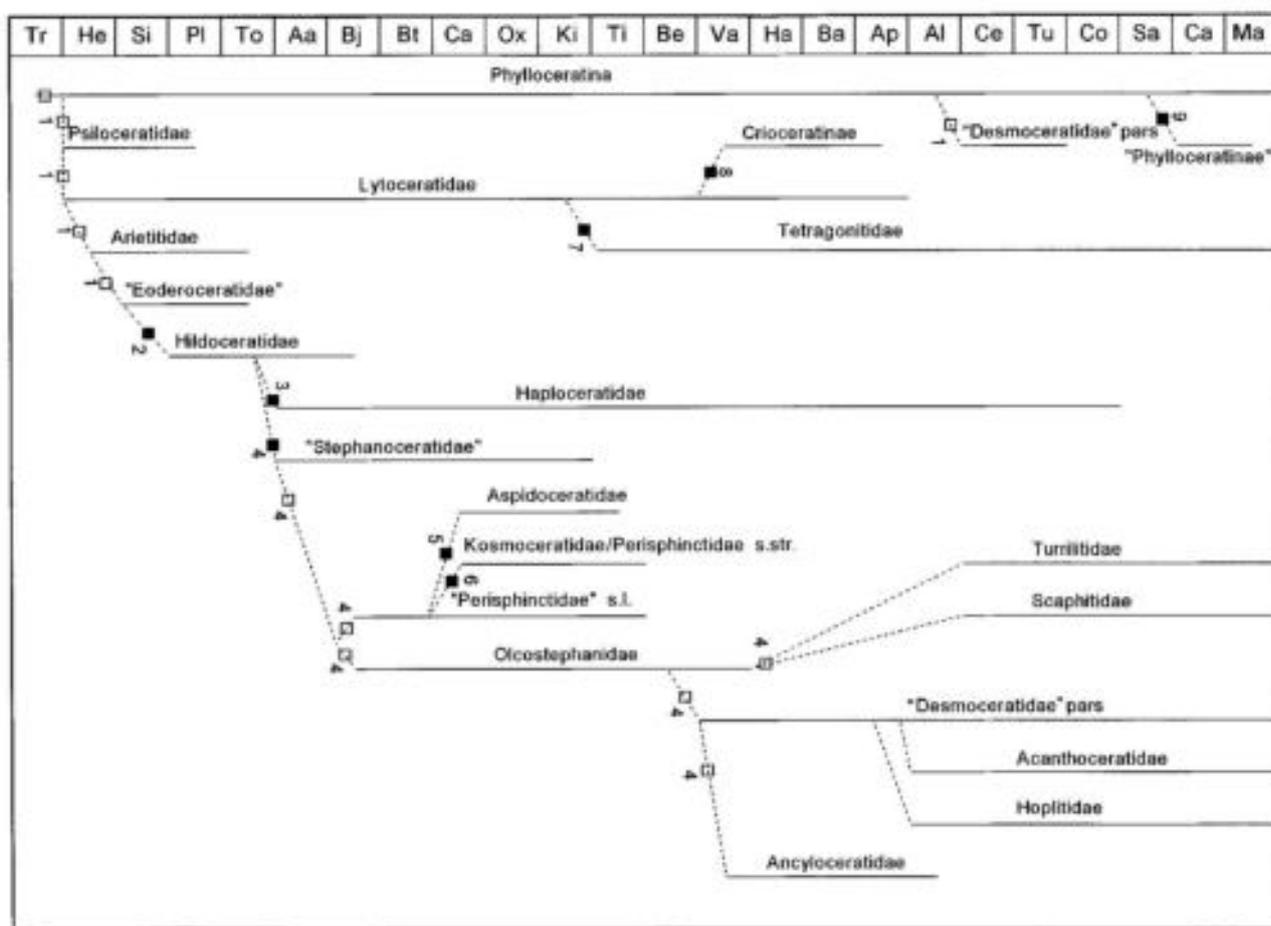


Рис. 20. Эволюция аммонитов по Engeser, Keupp, 2002. 1 - анаммониты, 2 - *Cornaptychus*, 3 - *Lamellaptychus*, 4 - *Praestriaptychus*, 5 - *Laevaptychus*, 6 - *Granulaptychus*, 7 - ринхаммониты, 8 - "анаммониты с продольной скульптурой", 9 - ринхаммониты.

Пока гранулаптихи не обнаружены у стефаноцератид, обе версии выглядят равновероятными, тем более, что отличие между гранулаптихами и предковыми

престриаптихами минимальны: это кальцитовые гранулы на поверхности аптихов, которые первоначально могли возникать как случайные сбои при формировании кальцитового слоя, а затем эволюционно закреплялись. В дальнейшем, в поздней юре, у аммонитов семейства *Perisphinctidae* из престриаптихов снова возникнет практически полный двойник гранулаптихов, но так как его независимое от гранулаптихов происхождение не вызывает сомнений, такие аптихи во избежание путаницы относят к отдельному формальному роду *Strigogranulaptychus* Schweigert (Schweigert, 2000).

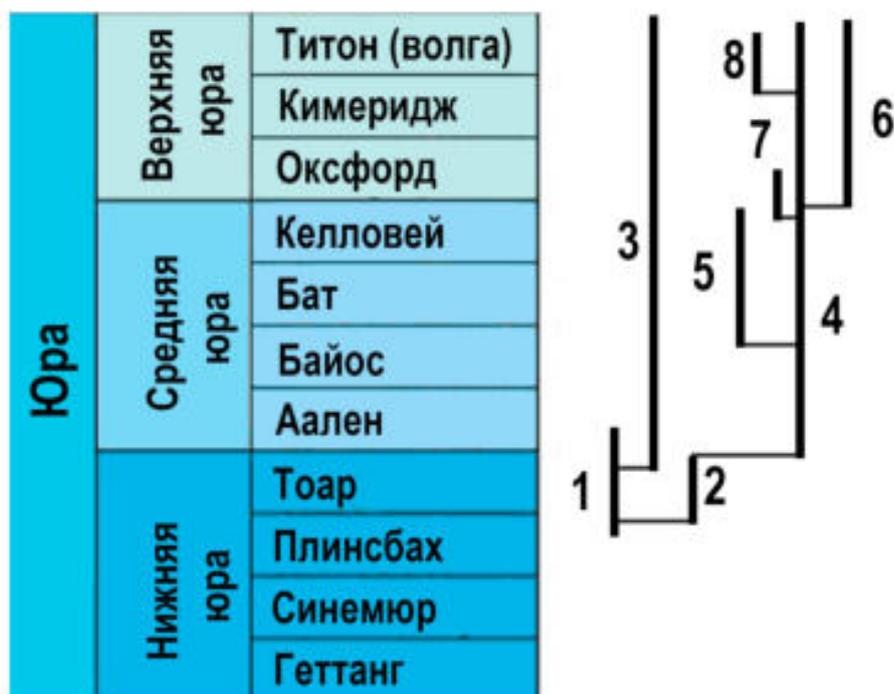


Рисунок 21. Стратиграфическое распространение и филогенетические связи основных типов аптихов в юре. 1 — *Cornaptychus*, 2 — *Laevicornaptychus*, 3 — *Lamellaptychus*, 4 — *Praestriaptychus*, 5 - *Granulaptychus* и *Kosmogranulaptychus*, 6 - *Laevaptychus* и “*microlaevaptychus*”, 7 — “*peltaptychus*”, 8 — *Strigogranulaptychus*.

В конце средней юры, в позднем келловее, от престриаптихов произошли сразу два (или даже три) новых типа аптихов (Рис. 21). Это было связано с возникновением аммонитов семейства *Aspidoceratidae*, состоящего из двух подсемейств — *Aspidoceratinae* и *Peltoceratinae*. В настоящее время можно считать доказанным, что это полифилетическое семейство: аспидоцератины и пельтоцератины произошли от близкородственных, но все-таки разных предков, относящихся к семейству *Perisphinctidae* (Callomon, 1963; Bonnot, 1995;

Page, 2008) и некоторые исследователи вполне аргументированно предлагают рассматривать их в ранге семейств в надсемействе *Aspidoceratoidea* (Parent et al., 2020).

Для перисфинктид были характерны типичные *Praestriptychus* с тонким кальцитовым слоем. А вот у их потомков аспидоцератин (правда, только у самок-макроконхов), возник новый тип аптихов - *Laevaptychus*. Это самые толстые и самые крупные аптихи за всю историю аммонитов, длина некоторых их экземпляров достигает 35 см (Zeiss, Leanza, 2010; Rogov, Mironenko, 2021). Именно эти аптихи были излюбленным объектом исследования палеонтологов на протяжении почти двух столетий. Кальцитовая часть этих аптихов состоит почти полностью из пористого губчатого слоя, который снаружи перекрыт тонким покровным слоем, несущим многочисленные поры, а снизу — очень тонким базальным слоем (Farinacci et al., 1976:fig.5). О том, какой тип аптихов характерен для микроконхов аспидоцератин велись споры (Trauth, 1936; Ziegler, 1974; Schweigert, 1998), но, как было показано диссертантом, микроструктура этих аптихов отличается от таковой и у лаеваптихов и у предковых престриаптихов наличием толстого слоя, состоящего из неплотно упакованных кристаллов кальцита и отсутствием губчатого слоя (Mironenko, 2018). Вопрос о том, произошли ли аптихи микро- и макроконхов аспидоцератин независимо от *Praestriptychus* или же аптихи микроконхов представляют собой «потомков» *Laevaptychus*, пока остается открытым, хотя автор склоняется ко второму варианту (см. ниже).

В подсемействе *Peltoceratinae* эволюция аптихов пошла по другому — более простому пути. Как было установлено диссертантом, для позднекелловейских макроконхов *Peltoceras* были характерны аптихи, кальцитовая часть которых состояла из толстого слоя монолитного кальцита, наружная поверхность которого была покрыта ребрами прямоугольного сечения (Мироненко, 2021a; Mironenko, 2021). Тубулярного слоя, характерного для *Laevaptychus*, у них не было, и по сути такие аптихи представляли собой те же престриаптихи, но с многократно увеличившейся толщиной монолитного кальцитового слоя. Не вызывает сомнений, что в данном случае увеличение размеров и толщины таких аптихов должно было лимитироваться их весом.

Позже, в мелу, от *Praestriptychus* произошло еще несколько типов аптихов, таких как *Rugaptychus* Trauth, *Striaptychus* Trauth и *Spinaptychus* Trauth, однако меловая эволюция аммоноидных челюстей остается за рамками данного исследования. Здесь стоит лишь упомянуть, что некоторые исследователи, базируясь на отличиях меловых аптихов

(имеющих простое строение кальцитовый пластины) от специализированных юрских аптихов *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*, высказали гипотезу о независимом появлении аптихов у меловых анцилоцератин (Kruta et al., 2009). Однако эта гипотеза была опровергнута полученными диссертантом данными о простом строении кальцитовый пластины *Praestriaptychus* (Mironenko, 2018), который является предковым типом для меловых аптихов (Engeser, Keupp, 2002).

Относительно юрских аптихов необходимо также кратко упомянуть паратаксон *Laevilamellaptychus*, к которому ранее иногда относили и аптихи микроконхов аспидоцератин (Trauth, 1936; Ziegler, 1974; Rogov, Mironenko, 2014, 2016). Описанный Траутом в 1930 году (Trauth, 1930), этот формальный род сразу оказался так называемым «таксоном-мусорной корзиной», в который были помещены самые разные аптихи, отличавшиеся лишь вытянутой и узкой формой и более-менее гладкой поверхностью, без учета стратиграфического положения и микроструктуры кальцитового слоя. К примеру, байосский *Laevilamellaptychus ceratoides* Trauth (Trauth, 1930: pl.IV, figs.9-12) явно представляет собой вариант *Lamellaptychus* с очень сглаженными ребрами, которые, тем не менее, видны на его поверхности, а верхнеюрский *Laevilamellaptychus berno-jurens* Trauth (Trauth, 1930: pl.IV, figs.1-2), судя по покрытой порами наружной поверхности, является узким вариантом *Laevaptychus*. Фариначчи с соавторами изучили микроструктуру *Laevilamellaptychus* из нижнего титона местонахождения Serra San Quirico в Италии (Farinacchi et al., 1976:fig.4). Судя по наличию очень мощного тубулярного слоя и пористой поверхности, это был узкий морфотип *Laevaptychus*, принадлежавший, скорее всего, макроконхам рода *Hybonoticerias* (Aspidoceratinae), имевшим узкое сечение оборотов раковины и конечной жилой камеры. Таким образом, как отдельный тип аптихов *Laevilamellaptychus*, по-видимому, не может быть выделен. Сохранять это название за аптихами микроконхов аспидоцератид, как это иногда делалось ранее (Trauth, 1936; Ziegler, 1974; Rogov, Mironenko, 2016) не представляется правильным из-за огромного количества противоречий в описании *Laevilamellaptychus*, накопившихся в литературе, корректнее выделить аптихи этих микроконхов в отдельный паратаксон.

Таблица 1. Основные типы юрских аптихов и их стратиграфическое распространение.

| Тип аптиха | Автор, год | возраст | Описание | Кому принадлежал |
|------------|------------|---------|----------|------------------|
| | | | | |

| | | | | |
|--------------------------|-----------------|----------------------------|---|--|
| <i>Cornaptychus</i> | Trauth, 1927 | Плинсбах — аален (?) | Узкие вытянутые аптихи с ребристой поверхностью и складкой вдоль соединительного края, кальцитовая пластинка тонкая. | Hildoceratidae, Graphoceratidae, Hammatoceratidae , Sonniniidae |
| <i>Laevicornaptychus</i> | Trauth, 1936 | Плинсбах — тоар/аален | Узкие вытянутые аптихи с гладкой поверхностью, кальцитовая пластинка тонкая. | Hildoceratidae |
| <i>Lamellaptychus</i> | Trauth, 1927 | Тоар - коньяк | Узкие вытянутые аптихи с ребристой и иногда пористой поверхностью, существует множество вариантов скульптуры. Кальцитовая пластинка толстая, с тубулярным слоем. | Haploceratoidea (Haploceratidae, Strigoceratidae, Opelliidae) |
| <i>Praestriaptychus</i> | Trauth, 1927 | Тоар/аален -маастрихт | Как широкие, так и относительно узкие аптихи с гладкой или слабо ребристой поверхностью. Кальцитовая пластинка очень тонкая, у некоторых форм возможно полностью отсутствовала. | Большая часть Stephanoceratoidea, Perisphinctoidea и их потомки. |
| <i>Laevaptychus</i> | Trauth, 1927 | Келловой - берриас | Широкие аптихи с гладкой или пористой поверхностью. Кальцитовая пластинка очень толстая, с хорошо развитым | Макроконхи Aspidoceratinae |

| | | | | |
|---|------------------------|----------------------------|--|--|
| | | | тубулярным слоем. | |
| <i>Granulaptychus</i> | Trauth, 1927 | Байос — келловей (?) | Относительно широкие аптихи, кальцитовая пластинка тонкая, ее поверхность покрыта бугорками-гранулами. | Garantianinae, Kosmoceratidae |
| <i>Kosmogranulaptychus</i> | Rogov, 2004 | Бат - келловей | Относительно широкие аптихи, кальцитовая пластинка тонкая, ее поверхность покрыта бугорками-гранулами. | Kosmoceratidae |
| <i>Strigogranulaptychus</i> | Schweigert 2000 | Кимеридж- титон | Относительно широкие аптихи, кальцитовая пластинка тонкая, ее поверхность покрыта бугорками-гранулами. | Часть Perisphinctidae (Lithacoceratinae) |
| Аптихи микроконхов Aspidoceratinae «Microlaevaptychus» | Формально не описан | Келловей - берриас | Аптихи умеренной ширины, довольно толстые, с гладкой или слабо волнистой поверхностью. Кальцитовая пластинка состоит в основном из микропористого кальцита, тубулярного слоя нет. | Микроконхи Aspidoceratinae |
| Аптихи макроконхов Peltoceratinae «Peltaptychus» | Формально не описан | Келловей - оксфорд | Широкие аптихи с довольно толстой кальцитовой частью, поверхность которой покрыта тонкими бороздами. Кальцитовая пластинка из монолитного кальцита. | Peltoceratinae |

3.3.2 Функции нижней челюсти аптихового типа

Как было сказано в разделе, посвященном истории изучения челюстного аппарата аммоноидей, на протяжении долгого времени аптихи считались защитными крышечками (*operculum*) аммонитов. Эта точка зрения базировалась на совпадении формы и размеров аптихов с соответствующими параметрами устья аммонитовых раковин, в которых они были найдены и на наличии скульптуры на поверхности аптихов. Однако конкретное место расположения этих крышечек и их происхождение были предметом бесконечных дискуссий. На рубеже 60-х и 70-х годов XX века было установлено, что аптихи являются нижней челюстью аммонитов (Lehmann, 1972; Lehmann, Weitschat, 1973). Однако форма такой челюсти, состоявшей из пары аптихов, заметно отличается от таковой у всех современных головоногих, и сразу же возник вопрос о том, как именно аммониты могли пользоваться таким челюстным аппаратом. Дело в том, что состоящая из аптихов нижняя челюсть была заметно уплощенной, широкой и к тому же разделенной на две симметричные створки, и во многих случаях не имела заостренного роострума, в то время как нижние челюсти современных головоногих значительно более узкие, выпуклые с вентральной стороны и имеют заостренный кончик-роострум, позволяющий удерживать добычу или прокусывать ее покровы.

У. Леманн высказал предположение, что аммониты могли использовать плоскую и широкую челюсть в качестве своеобразной лопаты для вскапывания донного осадка во время поиска пищи (Lehmann, 1971). Однако на аптихах не было обнаружено следов износа, неизбежно возникавших бы при подобном рыхлении осадка, кроме того, реконструкция образа жизни многих аммонитов показала, что большинство из них обитали не у дна, а в толще воды (Westermann, 1996). В качестве альтернативной гипотезы было высказано предположение, что аптихи могли использоваться для фильтрации микроскопических организмов из воды (Morton, Nixon, 1987; Doguzhaeva, Mikhailova, 2002). Большая площадь аптихов свидетельствует о большом объеме ротовой полости, и исследователи предположили, что раскрывая створки и отодвигая аптихи от верхней челюсти аммонит мог широко раскрывать рот (как делают некоторые рыбы, и что недоступно современным головоногим из-за окружающего челюсти мускульного мешка) и вместе с поступающей водой втягивать в ротовую полость мелкую добычу. Кальцитовый слой аптихов в таком случае мог

обеспечивать необходимую ригидность нижней челюсти, важную при быстрых движениях подобного «насоса». У. Леманн и К. Кулицкий высказали еще одно предположение, согласно ему аптихи могли быть своеобразной малоподвижной наковальной, на которой (возможно при помощи рук) удерживалась добыча, а верхняя челюсть служила подвижным «молотом», пробивающим защитные покровы жертвы (Lehmann, Kulicki, 1990). Своеобразное строение верхней челюсти у аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата, о котором речь пойдет ниже, подтверждает эту гипотезу. Однако стоит отметить, что до сих пор ни одна из этих гипотез не стала общепринятой, понятно только, что аптихи использовались в качестве нижней челюсти и, скорее всего, это было не единственной их функцией.

Хотя в 70-х годах XX века гипотеза об аптихах, как специализированной защитной крышечке, была опровергнута, факты, на которых она базировалась, опровергнуты не были. Действительно, у большинства аммонитов пара аптихов по размерам и форме примерно совпадает с устьевым отверстием, а поверхность кальцитового слоя многих аптихов покрыта многочисленными ребрами, бугорками и даже шипами, которые совершенно не нужны для выполнения челюстной функции или для укрепления стенок челюсти. Эти особенности строения кальцитового слоя позволили предположить, что аптихи, будучи нижней челюстью, выполняли также и защитную функцию — в случае опасности закрывали отверстие жилой камеры (Захаров, 1979; Dzik, 1981; Lehmann, Kulicki, 1990).

Особенно подробно гипотеза о двойной функции аптихов была аргументирована У. Леманном и К. Кулицким (Lehmann, Kulicki, 1990). О том, как именно происходило перемещение нижней челюсти в защитное положение, судить сложно, потому что в нашем распоряжении слишком мало данных о строении мягкого тела аммонитов. У современных головоногих ротовой аппарат заключен в мощный мускульный мешок (см. обзор Tanabe et al., 2015). Очевидно, что у аммонитов такого мешка либо не было, либо, что вероятнее, его переднее отверстие было достаточно широким для того, чтобы аптихи могли из него выдвигаться. К.Н. Несис (2005) также отмечает, что не совсем понятно, куда в момент перехода аптихов в защитное положение девались руки аммонита (Рис. 22). Эти вопросы исследователям еще предстоит прояснить, однако защитная функция аптихов, как и челюстная, в настоящее время признается большинством специалистов.

Стоит отметить, что иногда защитная функция аптихов, по-видимому, исчезала или становилась второстепенной. Так, размеры аптихов четко соответствуют размерам устья

только у аммонитов небольшого и среднего размера, а вот у крупных макроконхов размеры аптихов могут быть существенно меньше устья (Keupp, Mitta, 2013; Rogov, Mironenko, 2016). Видимо, те хищники, от которых можно было защититься при помощи аптихов, не представляли опасности для крупных аммонитов и размер их аптихов определялся потребностями челюстной, а не защитной функции.

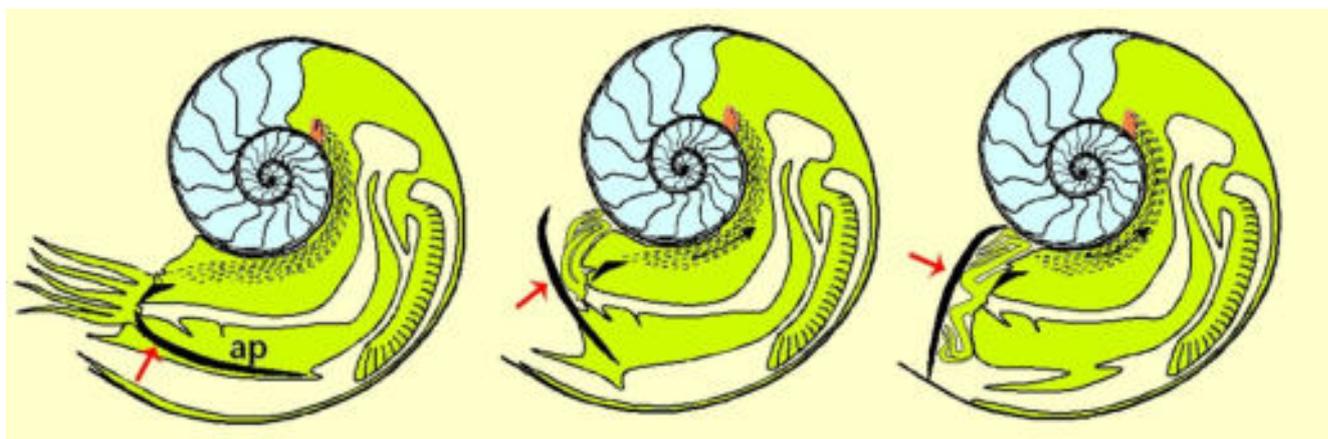


Рис. 22. Гипотетическая реконструкция перехода нижней челюсти аптихового типа в защитное положение. Рисунок с сайта commons.wikimedia.org

Еще интереснее пример аммонитов семейства Placenticeratidae, у которых в передней части аптихов, благодаря разрастанию внутренней пластины челюсти, формировалось мощное заострение, своего рода органический конхоринх (Landman et al., 2006; Mironenko et al., 2024). Точно такая же структура присутствует и в челюстях анаптихового типа, она явно служила для охоты на довольно крупную добычу (Mironenko, Gulyaev, 2018). Оснащенные таким «конхоринхом» аптихи плацентицератид сохраняли двустворчатое строение, но их створки были явно ограничены по степени подвижности, имели выпуклую форму и для защиты просвета жилой камеры использоваться почти наверняка не могли. Видимо, плацентицератиды не сталкивались с хищниками, от которых можно было защититься аптихами, а от охотившихся на них крупных рептилий-мозазавров (Kauffman, Kesling, 1960; Tsujita, Westermann, 2001), легко прокусывавших стенку раковины, аптихи, конечно, не помогали.

Дальше всех по пути превращения аптихов в монолитную анаптихоподобную челюсть пошли аммониты океанического надсемейства Desmoceratoidea. Их нижняя челюсть стала настолько похожа на анаптих и не похожа на пару аптихов, что их челюстной аппарат был выделен из аптихового типа в отдельный, новый тип челюстного аппарата, получивший

название «промежуточного» (intermediate type – см. Tanabe et al., 2012, 2015). О том, что предки десмоцератоидей имели аптихи, напоминает лишь небольшая борозда в центральной части их нижней челюсти. В данном случае, причиной полного отказа от защитной функции нижней челюсти явно стало переселение в океан, где давление хищников было существенно ниже, чем в мелководных эпиконтинентальных морях. Таким образом, между защитной и челюстной функциями аптихов существовал определенный антагонизм и когда необходимость в защите снижалась, аптихи становились больше похожи на типичные для наружнораковинных головоногих и, очевидно, более удобные для питания челюсти (анаптихи).

С.М. Газиоровский (Gasiorowski, 1960) предложил еще одну возможную функцию аптихов: они могли использоваться в качестве балласта для достижения нужной аммониту ориентации раковины и ее устья в толще воды. Конечно, не вызывает сомнений, что аптихи с толстым кальцитовым слоем (такие как *Laevaptychus* и *Lamellaptychus* и тем более аптихи пельтоцератин) должны были оказывать определенное влияние на ориентацию животного в толще воды, утяжеляя его головную область, но крайне маловероятно, что они специально служили для этой цели. Во-первых, аммонитам было куда проще сформировать дополнительный валик раковинного вещества на внутренней части устья или немного изменить длину жилой камеры для достижения нужного эффекта, чем адаптировать для этого челюстной аппарат, во-вторых, изучение микроструктуры кальцитового слоя толстых аптихов однозначно свидетельствует о том, что большинство аммонитов старались сделать свои аптихи максимально легкими.

Г. Парент с соавторами в двух публикациях (Parent et al., 2014; Parent, Westermann, 2016) предложил еще одну весьма спорную гипотезу, согласно которой аптихи с толстым кальцитовым слоем (те же *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*) могли играть роль активного стабилизатора при гидрореактивном плавании. У головоногих с внешней спирально-свернутой раковиной центры тяжести и плавучести не совпадают (первый всегда располагается немного ниже), что обеспечивает вертикальную устойчивость при плавании, однако, при движении раковина всегда немного раскачивается взад-вперед подобно маятнику, что снижает скорость плавания. Авторы показали, что наличие горизонтального стабилизатора позади устья, способного двигаться вверх-вниз, могло бы быстро гасить эти колебания при движении моллюска, и предположили, что таким стабилизатором служили аптихи (Parent et al., 2014). Однако эта гипотеза выглядит совершенно умозрительной и

малореальной по двум причинам. Во-первых, для функционирования в качестве подобного стабилизатора, аптихи должны были извлекаться из ротовой полости и располагаться на каких-то вытянутых мускулах или щупальцах (Parent et al., 2014:fig.3; Parent, Westermann, 2016:fig.2). Подобная конструкция полностью противоречит анатомии ротового аппарата головоногих моллюсков и не подтверждается находками клеток-беккубластов, отвечавших за прикрепление мышц к челюстям у аммоноидей (см. Tanabe et al., 2015). Во-вторых, таким образом могли бы использоваться только аптихи с очень толстым кальцитовым слоем, а обладатели всех прочих типов аптихов стабилизатора были бы лишены. Не вызывает сомнений, что подобное различие в механизме плавания привело бы и к заметной разнице в форме раковины у аммонитов с толстыми и тонкими аптихами, но такого не наблюдается.

Таким образом, на сегодняшний день с уверенностью можно говорить только о двух функциях аптихов: они использовались в качестве нижней челюсти, когда аммонит питался, и в качестве защитной крышечки, когда аммонит был в опасности. Первая функция была характерна для аптихов всех аммонитов, вторая — для большинства, но с достаточно большим количеством исключений, потому что если позволяли условия, аммониты отказывались от нее в пользу основной, челюстной функции.

3.3.3 Аптихи юрских аммонитов Центральной России

Моря, располагавшиеся на территории Русской плиты в юрское время населяли аммониты, имевшие как бореальное, так и тетическое происхождение. Они имели разные типы аптихов, которые в настоящее время встречаются в разрезах начиная с верхнего бата и заканчивая верхней волгой (есть они и в меловых отложениях на РП, но эти находки остаются за рамками данной работы). В настоящее время в данном регионе известно как минимум 25 разрезов юрских отложений, содержащих аптихи (Рис. 23).

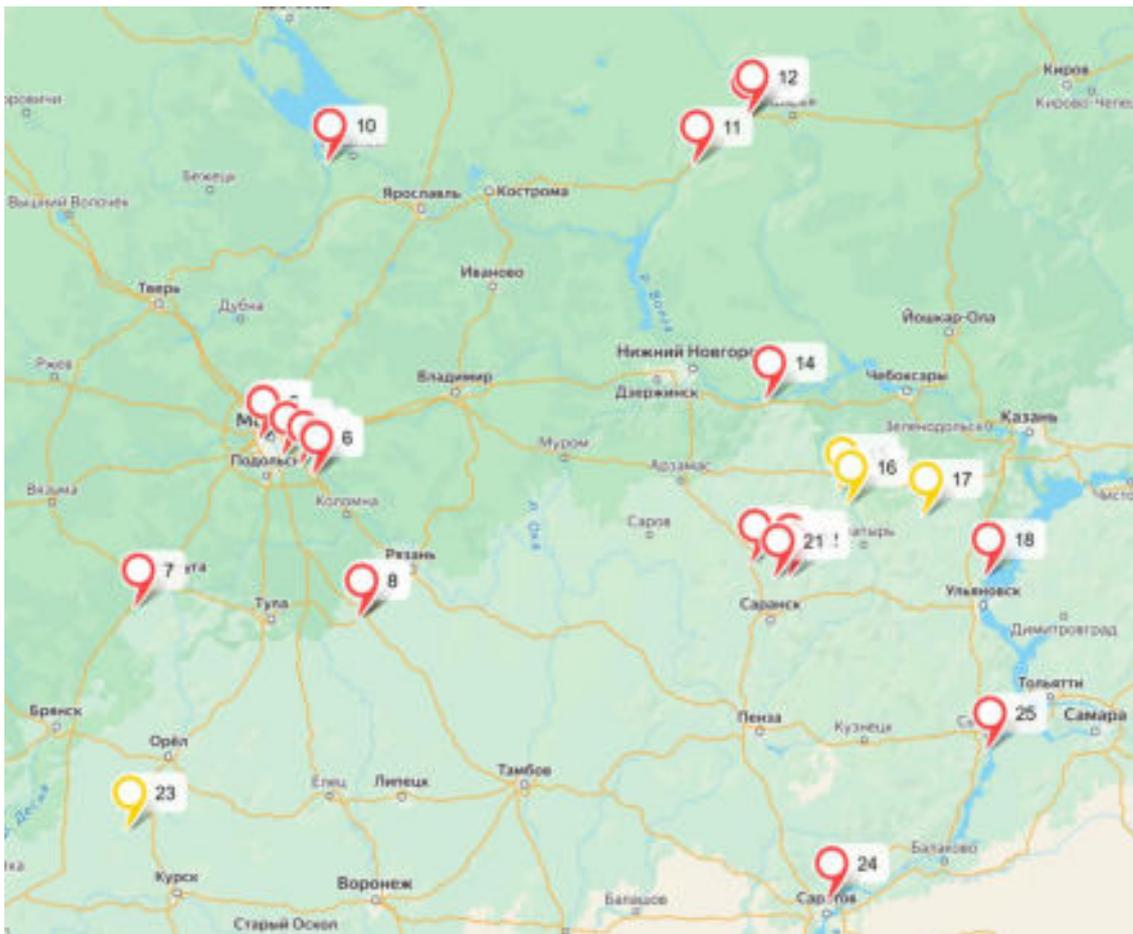


Рис. 23. Карта местонахождений аптихов в Центральной России и Поволжье. Графическая основа — Яндекс-карты. 1 - Мневники (верхняя волга); 2 - Кунцево (верхняя волга); 3 - Мильково (верхняя волга); 4 - Еганово (Верхняя волга); 5 - Рыбаки (верхний оксфорд); 6 - Марково (верхний оксфорд); 7 - Липицы (верхний кимеридж); 8 - Михайловцемент (верхний и средний келловей); 9 - Змеинка (верхний и средний келловей); 10 - Глебово (средняя волга); 11 - Михаленино (верхний оксфорд); 12 - Знаменка (нижний келловей); 13 - Мантурово (нижний келловей); 14 - Исады (верхний кимеридж); 15 - Мурзицы (верхний кимеридж и нижняя волга); 16 - Порецкое (нижний келловей); 17 - Полевые Бикишки (нижняя волга); 18 - Городищи (верхний кимеридж нижняя и средняя волга); 19 - Починки (нижний келловей и верхний оксфорд); 20 - Дубровское (верхний оксфорд и верхний кимеридж); 21 - Большая Пестровка (верхний бат); 22 - Лада (верхний кимеридж); 23 - Железногорск (нижний келловей); 24 - Дубки (верхний келловей – нижний оксфорд); 25 - Кашир (верхний кимеридж, верхняя волга). Красным отмечены разрезы, которые непосредственно изучались автором, желтым — материал из которых был получен от коллег или известен по литературным данным. Более подробные карты и сводная таблица разрезов приведены в Приложении 1.

3.3.3.1 Бат

Древнейшие морские отложения Русской плиты (РП) датируются ранним байосом (Ипполитов, 2018), а уже в конце байоса установилось устойчивое соединение располагавшегося здесь Среднеюрского моря как с Арктическим бассейном, так и с морями северной окраины Неотетис (Митта и др., 2004; Ипполитов, 2018; Morton et al., 2020). В верхнебайосских-нижнебатских отложениях рассматриваемого региона аммониты (сем. *Parkinsoniidae* и *Cardioceratidae*) встречаются достаточно часто, однако аптихи из этих отложений не известны. Аммониты в среднебатских отложениях на РП пока не обнаружены, а в отложениях верхнего бата доминируют аммониты двух семейств: *Kosmoceratidae* (подсемейство *Keuppelitinae*) и *Cardioceratidae* (подсемейство *Cadoceratinae*), причем первые значительно более многочисленны. Именно из отложений верхнего бата (зона *Paracadoceras keuppi*) известны древнейшие аптихи на Русской плите. Они были обнаружены в местонахождении Алатырь 2 (Большая Пестровка) на территории Мордовии и принадлежат аммонитам подсемейства *Keuppelitinae*: микроконхам *Toricellites* и макроконхам *Keuppelites* (Митта, 2009; Mitta, Mironenko, 2021). Эти аптихи относятся к паратаксону *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*) и являются древнейшими аптихами космоцератид, известными на сегодняшний день. Однако аптихи встречаются в конкрециях песчаника и их кальцитовый слой имеет плохую сохранность, скорее всего вследствие абразии частицами песка.

3.3.3.2 Келловей

По-видимому, самые древние на сегодняшний день находки келловейских челюстей аммонитов аптихового типа на РП описаны из разреза у с. Порецкое в Чувашии (Mitta, Keupp, 2004). Там, в отложениях зоны *Cadoceras elatmae* была обнаружена конкреция с раковинами микроконхов подсемейства *Cadoceratinae* — *Pseudocadoceras*, окруженных многочисленными аптихами и верхними челюстями, явно принадлежавших представителям данного таксона (Mitta, Keupp, 2004: abb.3; Mironenko, Mitta, 2023: fig.8).

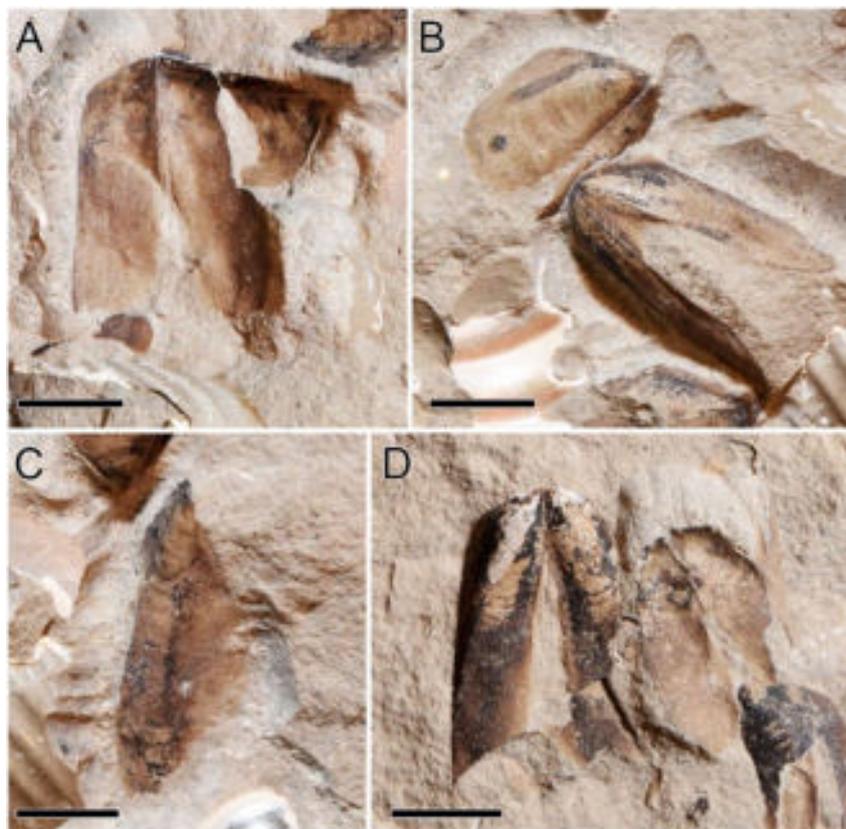


Рис. 24. Аптихи (*Praestriptychus*) и верхние челюсти нижнекелловейских кардиоцератид из местонахождения Порецкое. Фото из Mironenko, Mitta, 2023.

Стоит отметить, что это не только самая древняя, но и первая не вызывающая сомнений находка челюстей у аммонитов бореального семейства *Cardioceratidae*, которые очень редки в ископаемом состоянии (Рис. 24). Изолированные аптихи кардиоцератид описаны также из верхнего келловоя Польши (Lehmann, 1972; Dzik, 1986), но полной уверенности в правильности их определения нет. Аптихи *Pseudocadoceras* можно отнести к типу *Praestriptychus* с некоторыми оговорками: в отличие от широких и слабо ребристых типичных престриаптихов, они гладкие, вытянутые и имеют острый апикальный угол. Кальцитовый слой у них был очень тонким и его остатки видны лишь на двух образцах. Видимо, именно малая толщина кальцитового слоя и является причиной редкости таких находок.

Нижнекелловейские *Granulaptychus* с кальцитовым слоем хорошей сохранности, покрытым неровными линиями характерных бугорков-гранул, описаны из местонахождения Починки в Нижегородской области (Mitta, Mironenko, 2021). Там они встречаются в слоистых черных глинах зоны *Cadochamoussetia subpatruus*, формировавшихся на относительно большой

глубине в условиях дефицита кислорода, что, по-видимому, и обусловило хорошую сохранность аптихов (Рис. 25). В глинах зоны Subpatruus присутствуют аммониты семейств Kosmoceratidae (подсемейство Kerpleritinae), Cardioceratidae (подсемейство Cadoceratinae) и Perisphinctidae (Proplanulitinae), но аптихи среди них пока были встречены только у микроконхов кепплеритин (*Toricellites*).

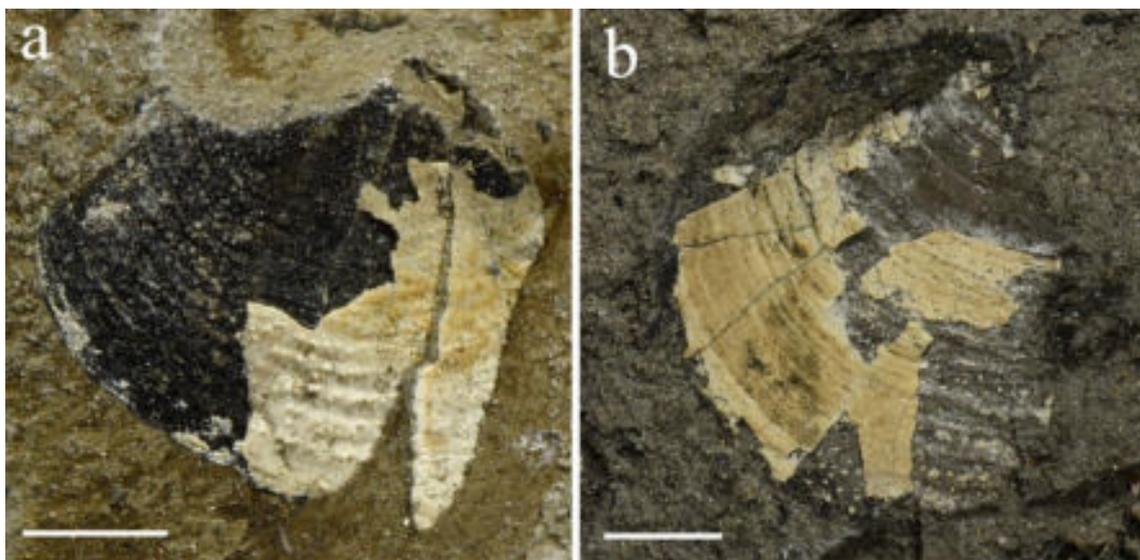


Рис. 25. *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*) из нижнего келловея местонахождения Починки. Масштаб 2 мм для а и 3 мм для б. Фото из Mitta, Mironenko, 2021.

Наиболее многочисленные и разнообразные аптихи описаны из нижнего келловея (зона *Sigaloceras calloviense*) местонахождения Знаменка в Костромской области (Keupp, Mitta, 2013). В данном разрезе встречаются раковины аммонитов тех же подсемейств, что и в Починках: Kerpleritinae, Cadoceratinae и Proplanulitinae. Наиболее многочисленны аптихи, принадлежащие космоцератидам *Kerplerites* и *Sigaloceras*, реже встречаются аптихи перисфинктид *Proplanulites* и совсем редко - аптихи микроконхов кадоцератин *Novocadoceras*, по форме похожие на аптихи *Pseudocadoceras* из Чувашии. В Знаменке кальцитовый слой аптихов практически не сохраняется, а без него гранулаптихи космоцератид не отличимы от *Praestriaptychus* и могут быть приняты за представителей этого типа аптихов (Keupp, Mitta, 2013). Тем не менее, судя по находкам *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*) в батских отложениях и в других нижнекелловейских разрезах, космоцератидные аптихи из Знаменки также относились к типу *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*). Это подтверждается единичной находкой изолированного аптиха в одновозрастных нижнекелловейских отложениях Мантурово в Костромской области

(неподалеку от Знаменки), на отпечатке которого хорошо видны следы бугорков, характерных для гранулаптихов (Keupp, Mitta, 2004:abb.4; Mitta, Mironenko, 2021:fig.6e,f). Несмотря на плохую сохранность кальцитового слоя, в местонахождении Знаменка очень хорошо сохраняются органические части аптихов, а также верхние челюсти аммонитов. По мнению автора, это лучшее известное на сегодняшний день местонахождение верхних челюстей аммонитов юрского возраста не только в России, но и в мире.

Важная находка аптихов, принадлежащих перисфинктидам подсемейства *Proplanulitinae* описана из зоны *Keuppelites gowerianus* (= *Proplanulites koenigi* - см. Гуляев, 2013) окрестностей г. Железногорска в Курской области (Рогов, Гуляев, 2003). Здесь аптихи были обнаружены *in situ* в жилых камерах аммонитов *Proplanulites koenigi* (Sowerby). Эти аптихи несомненно относятся к формальному роду *Praestriptychus*.

В конце 19 века С.Н. Никитин (Nikitin, 1885; Никитин, 1885) описал находку, которую считал аптихом аммонита *Cosmoceras galilaei* (совр. *Keuppelites galilaei* (Oppel)), из нижнекелловейских отложений Костромской области (д. Высоково на Унже). Однако переизучение этого образца, сохранившегося в музее СПбГИ, показало, что данная находка является створкой раковины двустворчатого моллюска сем. *Astartidae* (Рогов, 2004б).

В отложениях среднего и верхнего келловоя на Русской Платформе аптихи не столь многочисленны. Впервые среднекелловейские аптихи с РП были изображены И.И. Лагузеном (1883), они происходят из несуществующего в настоящее время разреза у с. Чулково в Рязанской области. Один из изображенных им образцов, согласно современным представлениям, относится к *Praestriptychus*, второй — к *Granulaptychus* (*Kosmogramulaptychus*) (Рогов, 2004б). Принадлежали эти аптихи, соответственно, аммонитам семейств *Perisphinctidae* и *Kosmoceratidae*. Находки *Praestriptychus* и *Kosmogramulaptychus* также известны из зоны *Egmoceras coronatum* карьера «Михайловцемент», расположенного у г. Михайлов в Рязанской области (Рогов, 2004б). Они принадлежали аммонитам *Binatisphinctes* или *Pseudopeltoceras* Spath и *Kosmoceras* Waagen соответственно, микроструктура их кальцитового слоя была изучена диссертантом (см. ниже).

Из верхнекелловейской части этого же разреза, зоны *Quenstedtoceras lamberti*, происходит уникальная находка аптиха макроконха *Peltoceras* из семейства *Aspidoceratidae*, подсемейства *Peltoceratinae*, найденная *in situ* в жилой камере аммонита (Мироненко, 2021а;

Mironenko, 2021). Это вторая в мире находка аптиха в данном подсемействе и первая, у которой сохранился кальцитовый слой (из верхнего келловея Франции известен отпечаток аптиха *Peltoceras*, также в жилой камере, но без кальцитового слоя, см. Frerichs, 2004).

В верхнекелловейских отложениях той же зоны Lambertі в Саратовской области, в разрезе Дубки, появляются и древнейшие на сегодняшний день известные на РП аптихи *Laevaptychus*, принадлежавшие макроконхам аспидоцератид (Рогов, 2004б). Однако в целом аптихи в отложениях среднего и верхнего келловея редки и известны не у всех групп аммонитов, характерных для данного интервала. Так, кроме уже упоминавшихся перисфинктид, кардиоцератид и космоцератид, в этом интервале встречаются многочисленные раковины аммонитов семейства Orpeliidae (*Brightia* Rollier, *Lunuloceras* Bonarelli, *Sublunuloceras* Spath и т. д.), имевших аптихи *Lamellaptychus*, однако находки этих аптихов из келловейских разрезов на РП пока не описаны. Утерянная в настоящее время находка *Lamellaptychus* известна из верхнего келловея разреза Пески в Московской области (М.А. Рогов — устное сообщение). Также в отложениях зоны *Erymnoceras coronatum* очень многочисленны раковины аммонитов сем. Pachyceratidae (*Erymnoceras*), в том числе вида-индекса *Erymnoceras coronatum* (d'Orbigny), однако их аптихи до сих пор не были встречены ни в одном из местонахождений не только в России, но и в мире.

3.3.3.3 Оксфорд

В отложениях нижнего оксфорда Русской плиты аптихи редки, известна только не описанная находка *Lamellaptychus* из зоны Cordatum разреза Дубки (Саратовская обл.). Зато, они весьма многочисленны в глинах верхнего оксфорда Костромской и Московской областей, а также Мордовии и Нижегородской области. Так, аптихи *Praestriaptychus* часто встречаются в черных глинах зоны *Amoeboceras alternoides* в разрезе Михаленино в Костромской области (Głowniak et al., 2010). Аптихи принадлежали встречающимся в месте с ними аммонитам семейства Perisphinctidae (*Perisphinctes* spp.). Микроструктура кальцитового слоя этих аптихов была впервые изучена диссертантом (Mironenko, 2018). Из вышележащей зоны *Amoeboceras serratum* также известны единичные находки аптихов *Laevaptychus*, принадлежащих макроконхам Aspidoceratinae. Редкость этих аптихов связана с редкостью самих аспидоцератин в данном разрезе, где доминируют кардиоцератиды и перисфинктиды. Еще два оксфордских местонахождения, имеющих тот же возраст и богатых на находки аптихов, расположены в Бронницком районе Московской области у д. Марково и Рыбаки

(см. Рогов, 2017). В районе деревни Марково в отложениях зоны *Alternoides* иногда встречаются аптихи перисфинктид, аналогичные находкам из Михаленино и относящиеся к *Praestriptychus*. Стоит отметить, что в Марково, как и в Михаленино, перисфинктиды встречаются несколько реже, чем представители другого семейства — *Cardioceratidae* (род *Amoeboceras*, *Amoeboceras ilovaiskii* (M. Sokolov), *Amoeboceras alternoides* (Nikitin)), однако ни одной находки аптихов кардиоцератид из этих разрезов до сих пор не известно. Видимо, причина этого заключается в том, что в аптихах верхнеоксфордских кардиоцератид кальцитовый слой был сильно (если не полностью) редуцирован, а у перисфинктид он хотя и был тонким (см. Mironenko, 2018), но все-таки сохранялся и предохранял от полного разложения органическую часть аптиха (очень плохо сохраняющуюся в данных разрезах), в то время как не имевшие кальцитового слоя верхние челюсти всех аммонитов и кардиоцератидные аптихи разрушались полностью.



Рис. 26. Аптихи верхнеоксфордских Mirospinctes из местонахождения Рыбаки. Слева органическая часть аптиха без кальцитовой пластины, справа — кальцитовые пластины аптихов. Фото автора.

Во втором местонахождении в Бронницком районе у д.Рыбаки в отложениях зоны *Serratum* встречаются многочисленные аптихи аспидоцератин, причем не только *Laevaptychus*, принадлежавшие макроконхам *Euaspidoceras*, но и аптихи микроконхов *Mirospinctes*

(Rogov, Mironenko, 2016; Рис.26 здесь). Совместно с аспидоцератинами в данном местонахождении встречаются многочисленные кардиоцератиды (*Amoeboceras serratum* (Sowerby), *Amoeboceras koldeweyense* Sykes et Callomon, *Amoeboceras shuravskii* (D. Sokolov)), однако, как и в других верхнеоксфордских разрезах, их аптихи до сих пор здесь не найдены.

Также в ходе экспедиции в Поволжье в 2024 году аптихи *Laevaptychus* были обнаружены в отложениях верхнего оксфорда (зона *Serratum*) в разрезах Починки в Нижегородской области и Дубровское в Мордовии. Стоит отметить, что в верхнем оксфорде аптихи *Laevaptychus* имеют стратиграфическое значение, так как встречаются исключительно в биогоризонте *frickensis* зоны *Serratum*, к которому приурочены находки аспидоцератид (Rogov, Kiselev, 2024).

3.3.3.4 Кимеридж

Единичные экземпляры аптихов *Laevaptychus*, принадлежавшие макроконхам *Aspidoceratinae*, известны из нижнекимериджских глин зоны *Rasenia cymodoce* / *Amoebites kitchini* в Михаленино (Główniak et al., 2010). Однако многочисленными находки аптихов становятся только в верхнем кимеридже. Наибольшее количество кимериджских аптихов на сегодняшний день было обнаружено в разрезе у с.Липицы в Калужской области (Рогов, 2021). Там в отложениях зоны *Aulacostephanus eudoxus* встречаются раковины аспидоцератин — макроконхов *Aspidoceras* и микроконхов *Sutneria* и вместе с ними многочисленные и крупные аптихи *Laevaptychus*, принадлежавшие аспидоцерасам. Породы в данном разрезе представлены спонголитами, в которых хорошо сохраняются только крупные аптихи, небольшие же аптихи, принадлежавшие микроконхам *Sutneria*, имеют очень плохую сохранность и не пригодны для исследования микроструктуры кальцитового слоя.

Совместно с аспидоцератинами в данном разрезе встречаются очень редкие кардиоцератиды (*Euprionoceras* и *Hoplocardioceras*) и многочисленные аулакостефаниды (*Aulacostephanus* spp.). Однако аптихи этих аммонитов относящиеся к типу *Praestriaptychus* (см. Rogov, Mironenko, 2016) не имели шансов сохраниться в спонголитовой толще из-за очень тонкого кальцитового слоя, характерного для данного типа аптихов.

Аптихи аспидоцератин *Laevaptychus* также многочисленны в отложениях верхнекимериджских зон *Eudoxus* и *Autissiodorensis* в Поволжье: в местонахождениях Мурзицы Нижегородской области, Кашпир в Самарской области и Городищи в Ульяновской области (Рогов, 2001, 2002а; Морозов, Кучера, 2012), а также Дубки и Каменный овраг

неподалеку от Городищ (Hantzpergue et al., 1998). В 2024 году многочисленные аптихи *Laevartychus* были обнаружены в разрезе Лада в Мордовии, в отложениях зоны *Aulacostephanus mutabilis* (Рис. 27), а более редкие находки – в этой же зоне разреза Дубровское.

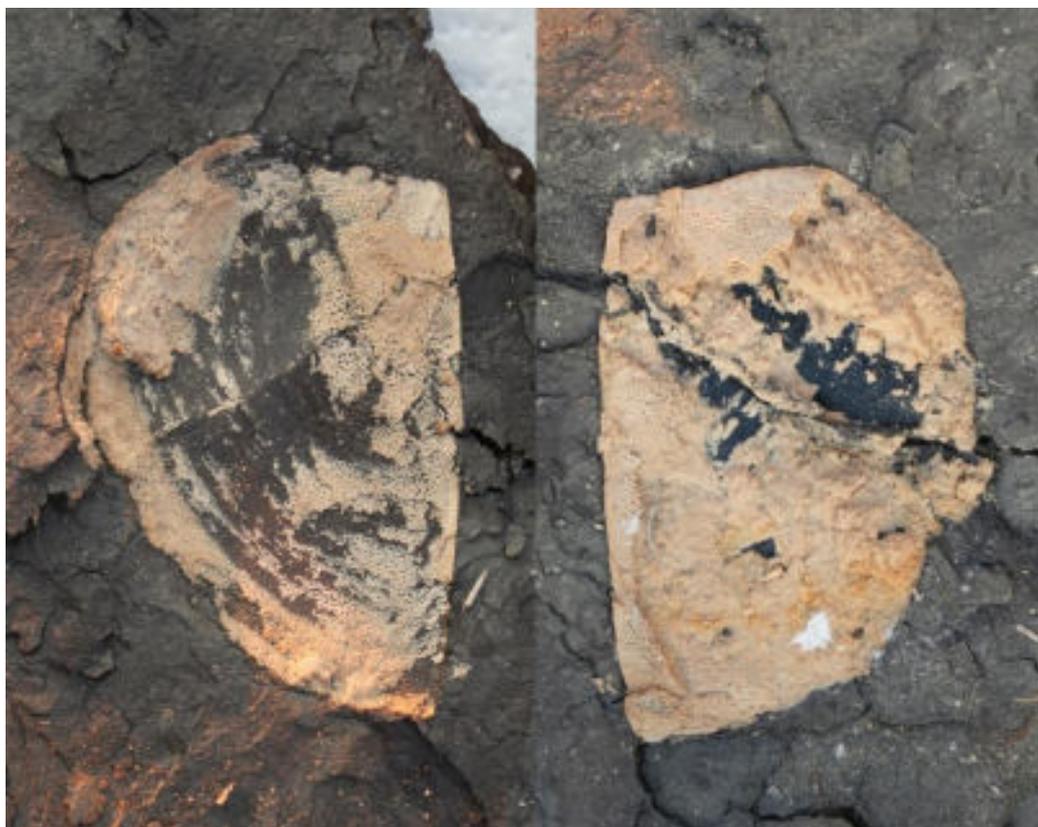


Рис. 27. Верхнекимериджский аптих *Laevartychus* и его отпечаток в породе из местонахождения Лада. Автор фото Р.Гунчин.

Также в верхней части зоны *Autissiodorensis* в Поволжье появляются многочисленные *Lamellartychus*, принадлежащие аммонитам семейства *Oppeliidae*. Хотя эти тетические аммониты проникали на РП начиная с конца раннего – начала среднего келлова (Kiselev, Rogov, 2018; Rogov, Kiselev, 2024), их аптихи в до-верхнекимериджских отложениях редки. Лишь в самом конце кимериджа, по-видимому из-за происходившего в это время потепления, аммониты, относящиеся к данному семейству становятся очень многочисленными. Их аптихи описаны из разреза Исады в Нижегородской области (Рогов, 2001, 2002а). В отложениях зоны *Autissiodorensis* в Городищах встречаются и редкие *Praestriartychus*, имеющие довольно узкую форму, они принадлежали ранним виргатитидам *Sarmatisphinctes* (Рогов, Михайлова, 2006; Rogov, Mironenko, 2016).

3.3.3.5 Волжский ярус

В нижневолжских отложениях, как и в верхнекемериджских, на РП наиболее многочисленны аптихи *Laevaptychus* и *Lamellaptychus*, принадлежавшие представителям тепловодных семейств *Aspidoceratidae* и *Oppeliidae* соответственно. Аптихи *Lamellaptychus* многочисленны в зоне *Howaiskya klimovi*, а *Laevaptychus* – в вышележащей зоне *Howaiskya pseudoscythica* в нескольких разрезах Поволжья: в Городищах, Мурзиках и Полевых-Бикшиках (Рогов, 2004а). Из верхней части разреза Городищи, относящейся к средневолжской зоне *Dorsoplanites panderi*, известны также находки *Praestriaptychus*, принадлежавшие, по всей видимости, аммонитам семейства *Virgatitidae* – роду *Zaraiskites* (Рогов, 2004а). Как и более древние престриаптихи, средневолжские варианты этого типа аптихов характеризуются очень тонким кальцитовым слоем. Изолированная пара широких ребристых *Praestriaptychus* известна из песчаных слоев средневолжского возраста (зона *Epivirgatites nikitini*) местонахождения Глебово в Ярославской области (Rogov, Mironenko, 2016). Эти аптихи принадлежали представителям семейства *Dorsoplanitidae* (*Epivirgatites*, *Lomonossovella*) или, с меньшей вероятностью, ранним краспедитидам *Laugeites*, поскольку никаких других аммонитов в этих отложениях нет.

Из верхневолжских отложений Поволжья у поселка Кашпир в Самарской области (зона *Kachpurites fulgens*) также известны единичные находки аптихов семейства *Craspeditidae*, они также относятся к типу *Praestriaptychus* (Рогов, Михайлова, 2006). Однако наиболее массовые находки верхневолжских аптихов происходят с территории Москвы и Московской области. Отсюда из нескольких местонахождений (Еганово, Кунцево, Мневники) из зоны *Fulgens* диссертантом впервые были описаны аптихи вида-индекса этой зоны, найденные *in situ* в жилых камерах аммонитов *Kachpurites* (Мироненко, 2014). Аптихи *Kachpurites fulgens* (Trautschold) (сем. *Craspeditidae*) имеют удлиненную форму, толстый органический и очень тонкий кальцитовый слой и относятся к типу *Praestriaptychus*. Они были описаны автором как паратаксон видового ранга *Praestriaptychus fulgens* Mironenko, 2014. Совместно с ними были найдены и верхние челюсти тех же аммонитов. Также недавно из верхневолжских отложений Московской области (зона *Craspedites nodiger*, местонахождение Мильково) была описана пара аптихов (Рис. 28), принадлежавших аммониту рода *Craspedites* (Mironenko, Mitta, 2023). Эти аптихи оказались конвергентно сходными с аптихами нижнекемловейских *Pseudocadoceras* и похожи на аптихи валанжинских представителей семейства *Polyptychitidae*, являвшихся потомками краспедитид (Mironenko, Mitta, 2023).



Рис. 28. *Anpихи Craspedites* (верхняя волга, зона *Nodiger*) из местонахождения Мильково. Длина масштабного отрезка 1 см. Фото из Mironenko, Mitta, 2023.

3.3.4 Микроструктура кальцитового слоя аптихов

До сих пор строение кальцитового слоя в разных типах аптихов было изучено неравномерно: микроструктура толстых морфотипов (*Laevaptychus* и *Lamellaptychus*) описана в десятках работ, тонкие же морфотипы (*Praestriaptychus*, *Granulaptychus*), а также редко встречающиеся аптихи (к примеру принадлежавшие *Mirosphinctes* и *Peltoceras*) до самого недавнего времени оставались неизученными. Однако теперь, благодаря исследованиям диссертанта, описана микроструктура и этих аптихов, таким образом, в настоящее время стало известно строение кальцитового слоя у всех основных юрских морфотипов аптихов.

3.3.4.1 *Cornaptychus*

Cornaptychus является самым древним типом аптихов, они появляются в отложениях верхнего плинсбаха (Hayami, 1961; Thomson, Smith, 1992; Clapham et al. 2001) и становятся широко распространенными в тоаре. Имеют характерную вытянутую форму и складку вдоль прямого соединительного края. В отличие от большинства типов аптихов, становившихся объектами изучения в XIX и начале XX веков в Европе, корнаптихи в основном изучались по материалам из черных сланцев Хольцмадена, где хорошо сохраняется органическое

вещество, а не из карбонатных пород средней и верхней юры, где оно, наоборот, практически не сохраняется. Из-за этого у корнаптихов сразу были обнаружены органические базальные пластины (то есть половинки самой нижней челюсти), но первоначально исследователи считали их уникальной особенностью корнаптихов (Trauth, 1927). Строение же кальцитовой пластины у них было довольно простым: она состояла из одного слоя кальцита, довольно тонкого и состоящего из отдельных слоев, черепицеобразно перекрывающих друг друга (Farinacci et al., 1976; Рис. 29 здесь). Верхние части этих слоев образовывали выступы-ребра на поверхности аптихов. В ранней юре все корнаптихи имели такие тонкие однослойные кальцитовые пластины. В некоторых источниках упоминается двухслойное строение корнаптихов, но тут просто учитывался и органический слой. На рубеже ранней и средней юры в корнаптихах, по мере увеличения их размеров и толщины, появился пористый тубулярный слой, способствовавший снижению веса аптихов. Позже он стал характерным для эволюционного продолжения этой группы аптихов — ламеллаптихов (Farinacci et al., 1976). По мнению Фариначчи и соавторов корнаптихи очень плавно превратились в ламеллаптихи и проведение границы между этими паратаксонами несколько условно.

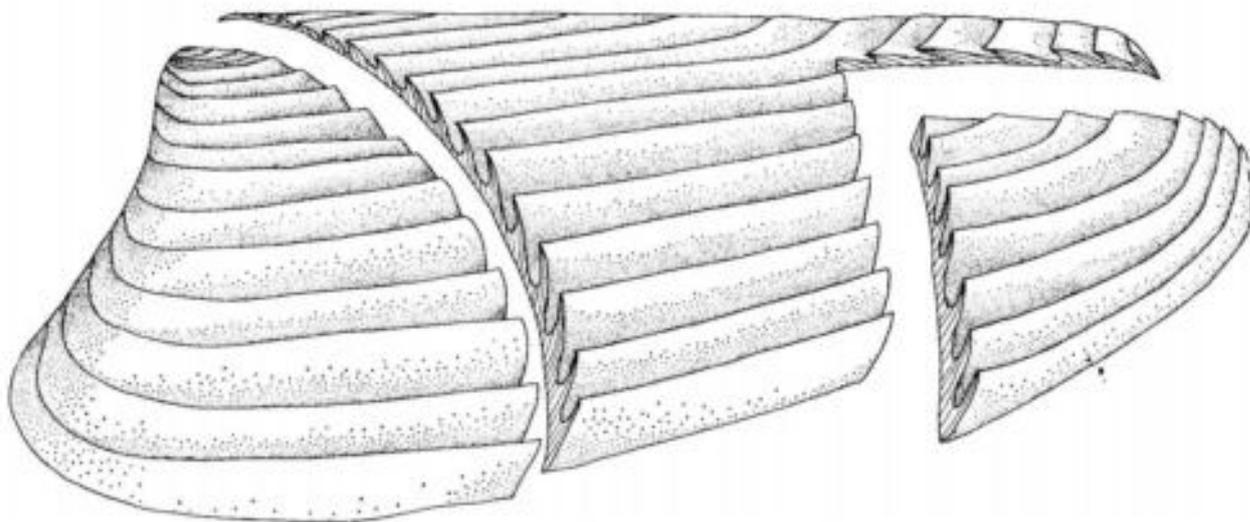


Рис. 29. Строение *Cornaptichus* по Farinacci et al., 1976.

3.3.4.2 *Laevicornaptichus*

Это второй тип аптихов, в целом очень сходный с *Cornaptichus*. Он также как и *Cornaptichus* отличается толстой органической пластиной (в принципе она присутствовала в челюстях

всех аммонитов, но не всегда сохранялась) и тонким кальцитовым слоем. Этот слой состоит из монолитного кальцита со слабо выраженными границами нарастания (Farinacci et al., 1976). От корнаптихов эти аптихи отличаются гладкой, а не ребристой наружной поверхностью и более короткой и широкой формой (Farinacci et al., 1976). Этот тип аптихов изучен не очень подробно, а его микроструктура становилась объектом исследования лишь один раз (Farinacci et al., 1976), но похоже, что в эволюции этих аптихов не было стадии резкого роста толщины кальцитовой пластины, приведшей у корнаптихов к появлению тубулярного слоя и переходу в ламеллаптихи (Рис. 30). От *Laevicornaptychus*, судя по всему, произошли *Praestriaptychus*, также имеющие широкие очертания и почти гладкий, но еще более тонкий и монолитный кальцитовый слой.

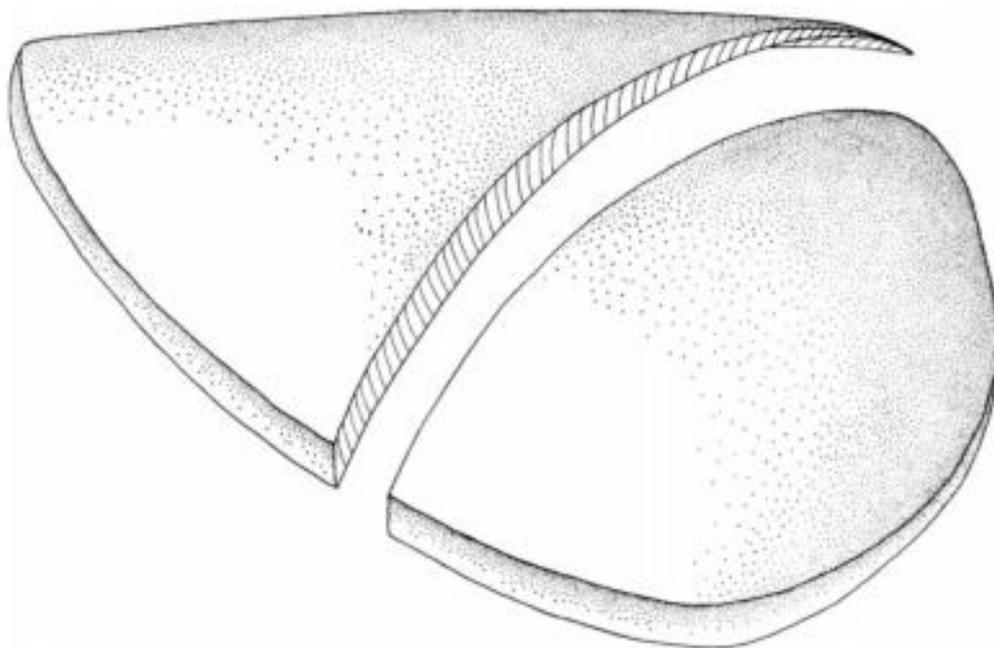


Рис. 30. Строение *Laevicornaptychus* по Farinacci et al., 1976.

3.3.4.3 *Lamellaptychus*

Это второй по степени изученности тип аптихов после более молодых *Laevaptychus*. Как и лаеваптихи, ламеллаптихи многочисленны в верхнеюрских разрезах Европы, часто имеют довольно крупные размеры и удобны для исследования. Кальцитовая пластина взрослого аптиха *Lamellaptychus* состоит из трех слоев: тонкого базального, следующего за ним толстого тубулярного, и покровного внешнего слоя, имеющего довольно большую толщину и отчетливо выраженную ребристую поверхность (Farinacci et al., 1976). Это единственные

известные на сегодняшний день аптихи, у которых микроструктура кальцитовой пластины явно существенно изменяется в онтогенезе (Рис. 31). Так, на ранних стадиях роста (до длины 4 мм) аптих состоит из двух слоев кальцита примерно одинаковой толщины: нижнего однородного и верхнего ламеллярного и ребристого. По мере роста аптиха, примерно начиная с длины в 4 мм, внутренний слой разделяется на два отдельных слоя: быстро становящийся очень тонким нижний слой и стремительно толстеющий тубулярный слой, перфорированным многочисленными вертикальными каналами. Расположенный выше ребристый слой также постепенно увеличивает свою толщину (Farinacci et al., 1976).

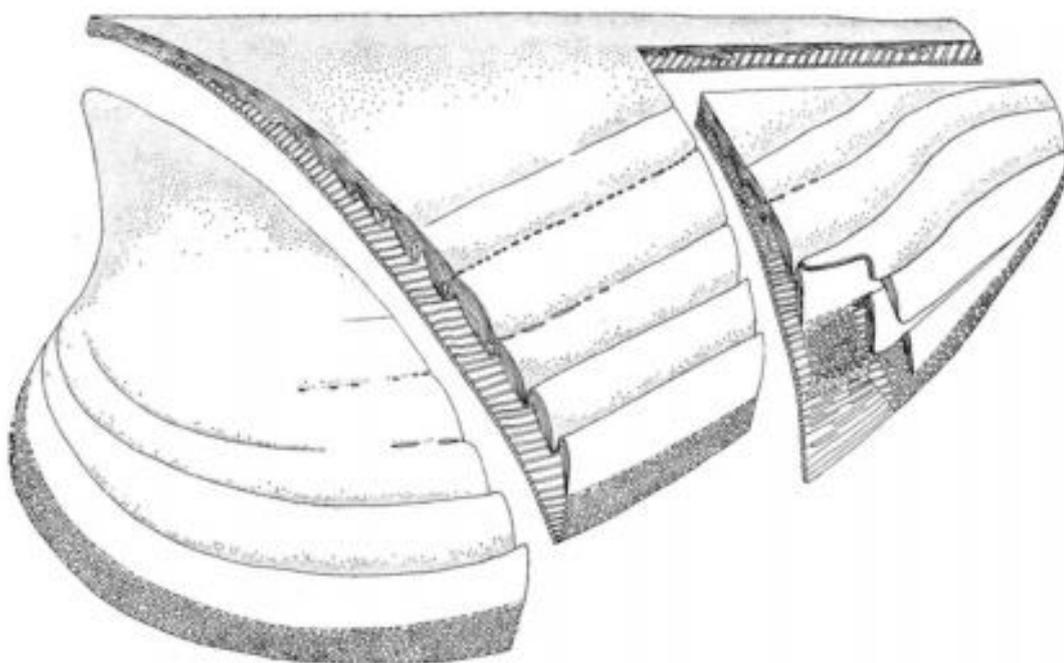


Рис. 31. Строение *Lamellaptychus* по Farinacci et al., 1976.

Также важно отметить, что ламеллаптихи являются самым вариabельным типом аптихов: в разные годы было выделено множество их вариантов в качестве отдельных паратаксономических родов или подродов: *Punctaptychus*, *Beyrichilamellaptychus*, *Didayilamellaptychus* и др., различающихся скульптурой внешнего слоя и имеющих разное стратиграфическое распространение (Gasirowski, 1959, 1960, 1962a,б; Vašíček, 2010; Мышкина, Аркадьев, 2012; Vašíček et al., 2012, 2015, 2016a,б; 2023). Микроструктура кальцитовой пластины самого распространенного из них - *Punctaptychus* также хорошо изучена на материале из разрезов Крыма, принципиально она не отличается от таковой у классического варианта ламеллаптихов (Аркадьев, Козлова, 2000; Козлова, 2001; Козлова,

Аркадьев, 2003). Благодаря разнообразию и быстрому изменению скульптуры и частоте встречаемости в карбонатных фациях Тетис именно *Lamellaptychus* являются стратиграфически наиболее значимыми аптихами (Gasiowski, 1962; Vašíček, 1996).

3.3.4.4 *Praestriptychus*

На сегодняшний день опубликовано только три исследования, посвященных строению кальцитовой пластинки престриаптихов, они выполнены диссертантом (Мироненко, 2017; Мироненко, 2018, 2021). Автором было описано строение *Praestriptychus*, принадлежащих аммонитам *Perisphinctes* sp. (*Perisphinctidae*), обнаруженным в глин верхнего оксфорда (зона *Alternoides*) Костромской области (Głowniak et al., 2010).

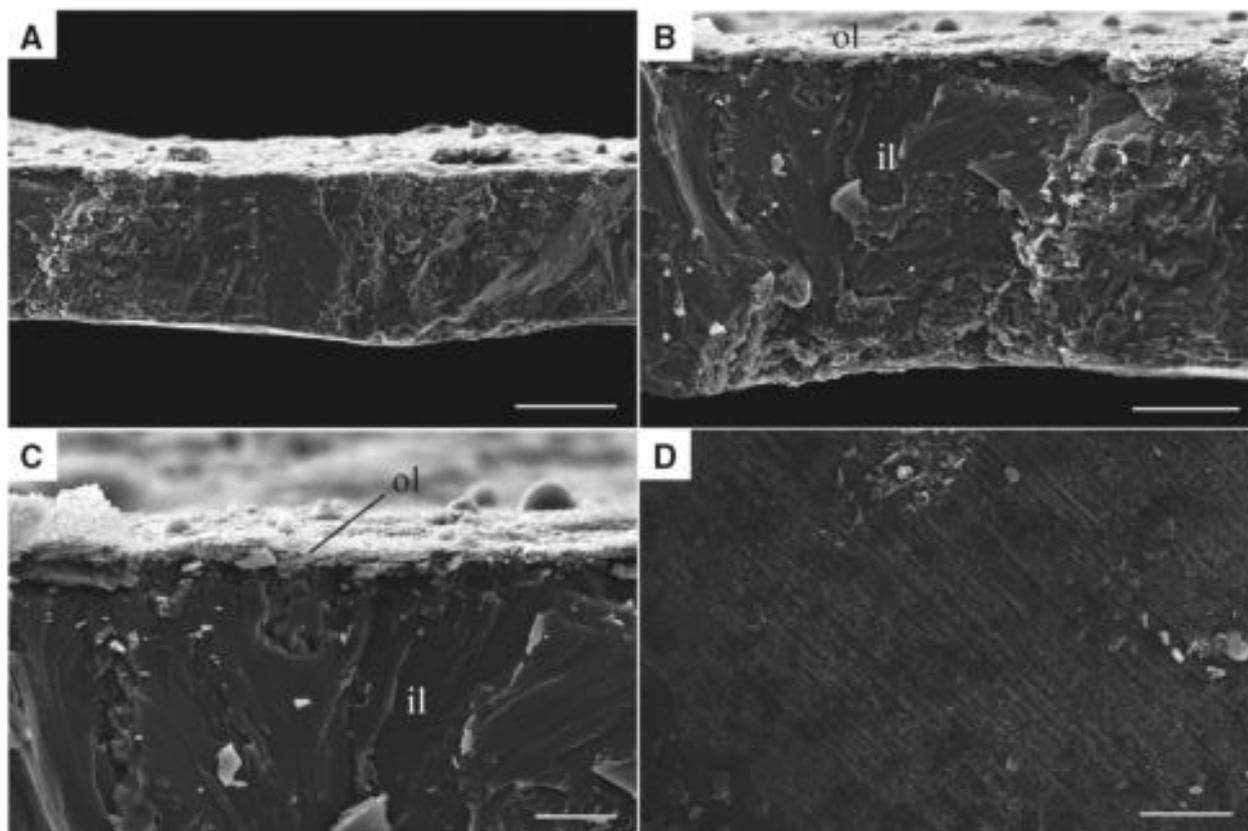


Рис. 32. Микроструктура кальцитового слоя *Praestriptychus*, принадлежавшего *Perisphinctes* (A-C) и снимок его поверхности (D). *ol* – наружный слой, *il* – внутренний слой, длина масштабных отрезков для A - 100 мкм, для B - 50 мкм, для C и D - 20 мкм. Верхний оксфорд, Михаленино, Костромская обл. СЭМ-снимки из публикации Мироненко, 2018.

Кальцитовая пластинка каждого аптиха состоит из двух слоев (Рис 32. А–С). Наиболее толстый внутренний слой образован плотным кальцитом, не имеющим различимой

структуры. Толщина этого слоя в центральной части аптиха (имеющего длину 18 мм и ширину 10 мм) составляет 150 мкм. Внешний слой с шероховатой поверхностью очень тонкий: около 5–8 мкм. Толщина обоих слоев практически постоянна на всем протяжении кальцитовой створки аптиха. На внутренней стороне кальцитового слоя, видна серия тонких линий нарастания, тогда как на внешней поверхности они отсутствуют, она является совершенно гладкой (Mironenko, 2018). Такое же строение имеет и кальцитовый слой *Praestriptychus*, принадлежащих аммонитам *Binatisphinctes* sp. (Perisphinctidae) и найденных в глинах зоны Athleta верхнего келловея Рязанской области (Mironenko, 2021; Рис. 33 здесь). Однако в отличие от совершенно гладкой поверхности оксфордских аптихов, у этих образцов наблюдается слабая волнистая ребристость.

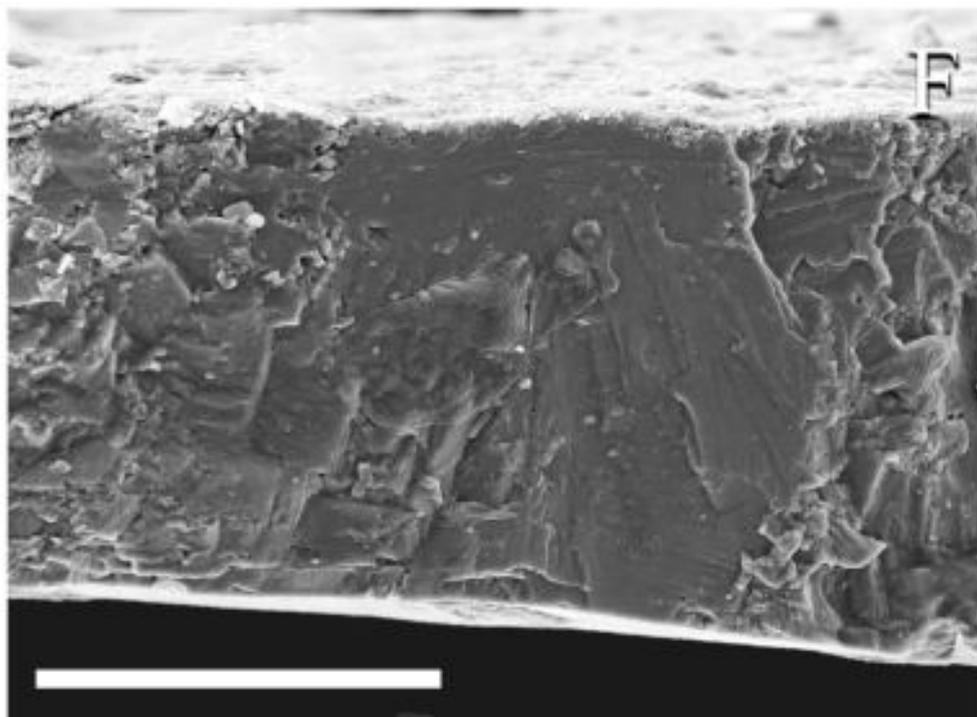


Рис. 33. Микроструктура кальцитового слоя *Praestriptychus*, принадлежавшего *Binatisphinctes* (средний келловей, Михайловцемент, Рязанская область). Длина масштабного отрезка 200 мкм. СЭМ-снимок из публикации Mironenko, 2021.

3.3.4.5 *Granulaptychus* (*Kosmogramulaptychus*)

Данные о микроструктуре гранулаптихов здесь приводятся впервые. Диссертантом были изучены образцы *Granulaptychus* (*Kosmogramulaptychus*), принадлежавшие аммонитам *Kosmoceras* sp. из среднего келловея Рязанской области, обнаруженные в глинах зоны

Coronatum в разрезе Михайловцемент (см. Kiselev, Rogov, 2018) и аммонитам *Torricelites* из нижнего келловея местонахождения Починки (зона *Cadochamoussetia subpatruus*) в Нижегородской области. Обнаружено, что кальцитовая пластинка аптиха, как и у *Praestriptychus*, состоит из двух слоев: более толстого основного и очень тонкого покровного (Рис. 34). Толщина основного слоя кальцитовой пластинки аптиха, имеющего длину 16 мм и ширину 9 мм, составляет 120 мкм. Наружный слой очень тонкий, порядка 1-3 мкм в толщину, но он частично растворен и изначально мог быть несколько толще. В хорошо сохранившейся части аптиха основной слой, как и у *Praestriptychus*, состоит из монолитного кальцита (Рис. 34), в хуже сохранившихся участках в нем наблюдается расслоение на несколько отдельных слоев, разделенных пористыми прослоями толщиной 1-5 мкм, однако все эти слои имеют совершенно одинаковое строение. По-видимому, данная слоистость возникла в результате растрескивания аптиха в породе или после его извлечения из глин и высыхания.

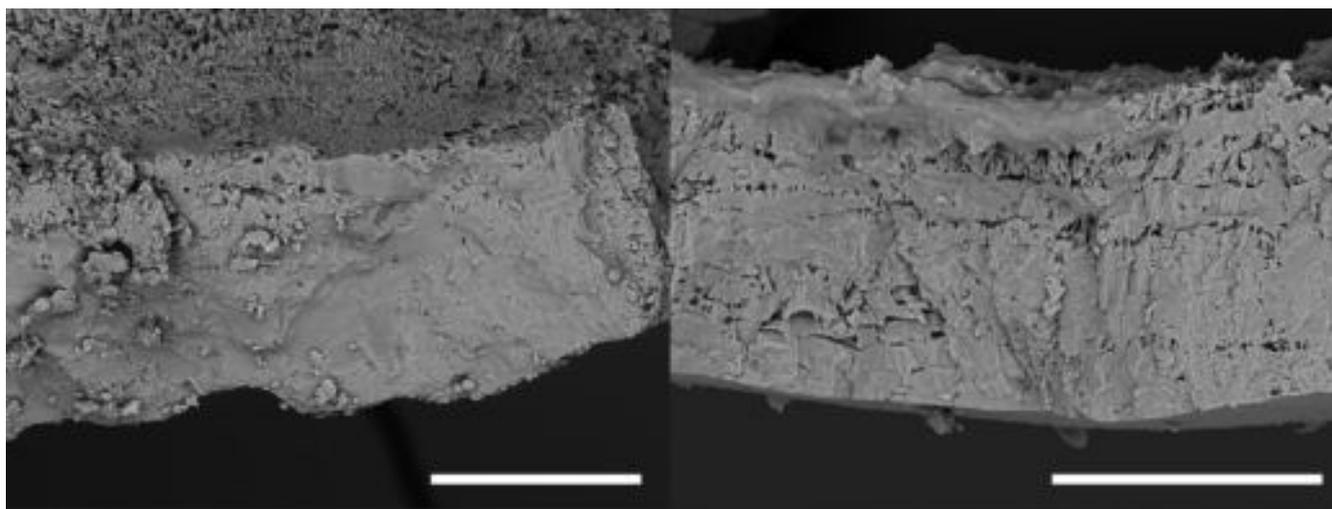


Рис. 34. Микроструктура кальцитового слоя *Granulaptychus* (*Kosmogranulaptychus*), принадлежавших аммонитам *Kosmoceras*. Длина масштабного отрезка 100 мкм. Средний келловей, Михайловцемент, Рязанская обл.. СЭМ-снимки автора.

На поверхности кальцитовой пластинки находятся бугорки-гранулы с цилиндрическими, почти отвесными стенками. Их высота варьирует от 100 до 120 мкм, то есть она примерно равна толщине всей кальцитовой пластинки (Рис. 35). Бугорки имеют радиально-слоистое строение. По-видимому, именно такая большая высота бугорков относительно толщины самой кальцитовой пластинки приводит к тому, что наружная поверхность аптихов часто оказывается крепче сцеплена с вмещающей породой, чем с органической частью аптиха, и

редко оказывается доступна для изучения.

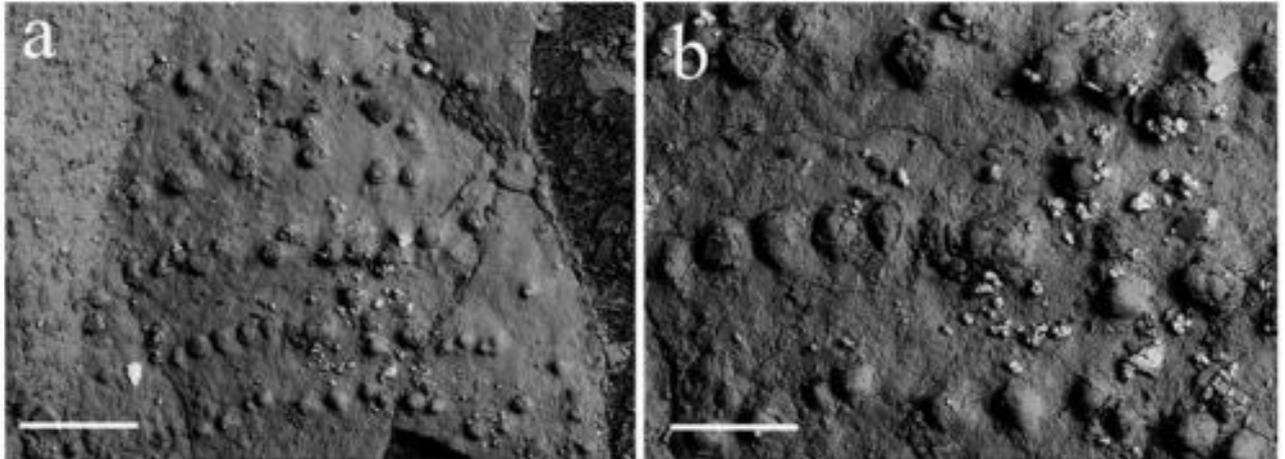


Рис. 35. Структура поверхности кальцитового слоя *Granulaptychus* (*Kosmogrulaptychus*), принадлежавших *Torricelites*. Длина масштабных отрезков 500 мкм для *a* и 250 мкм для *b*. Нижний келловей, Починки, Нижегородская обл.. СЭМ-снимки из Mitta, Mironenko, 2021.

3.3.4.6 *Laevaptychus*

Laevaptychus является наиболее полно и подробно изученным типом аптихов, его микроструктуре посвящены десятки публикаций (хотя на некоторые особенности его строения до сих пор существуют диаметрально противоположные взгляды). На наличие в кальцитовой пластине крупных и широких юрских аптихов неоднородного пористого слоя, видимого невооруженным глазом, обращали внимание еще Майер, Квенштедт и некоторые другие исследователи (Meneghini, Bornemann, 1876).

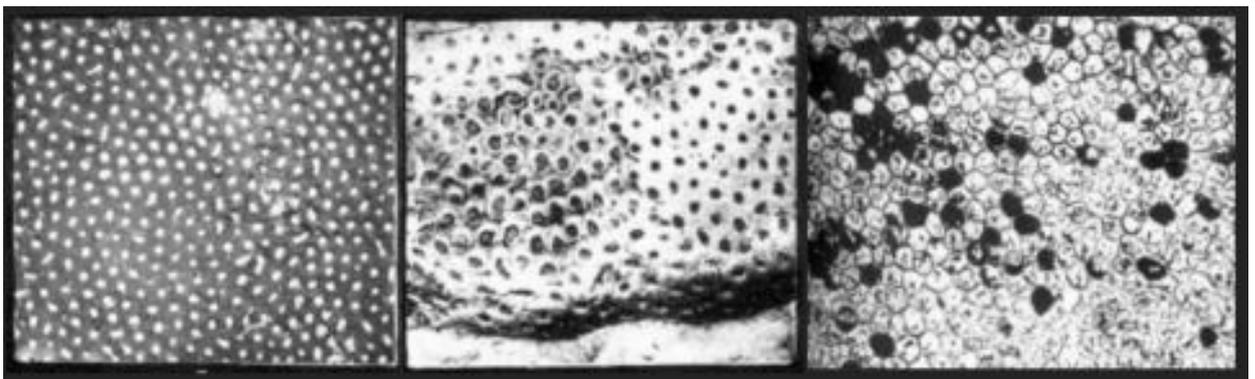


Рис. 36. Варианты сохранности аптихов *Laevaptychus*, в зависимости от которых пористый слой выглядит по-разному. Фото из Schindewolf, 1958

Данный слой разные авторы называли либо тубулярным, либо целлюлярным — в

зависимости от того, в какой проекции исследователи на него смотрели: при взгляде на поперечный срез аптиха, данный слой выглядит состоящим из вытянутых трубок, а при взгляде на продольные шлифовки, срезы этих трубок выглядят как клетки в листе растения (Рис. 36).

К. Циттель был первым, кто детально изучил микроструктуру кальцитового слоя этих аптихов (Zittel, 1868). Он показал, что кальцитовая пластина состоит из очень тонкого нижнего или базального слоя (соприкасавшегося с органической частью аптиха), затем идет толстый тубулярный слой, который перекрывается тонким покровным ламеллярным слоем. Столетие спустя точно такое же строение лаеваптихов было продемонстрировано в работе Фариначчи с соавторами (Farinacci et al., 1976; Рис. 37 здесь).

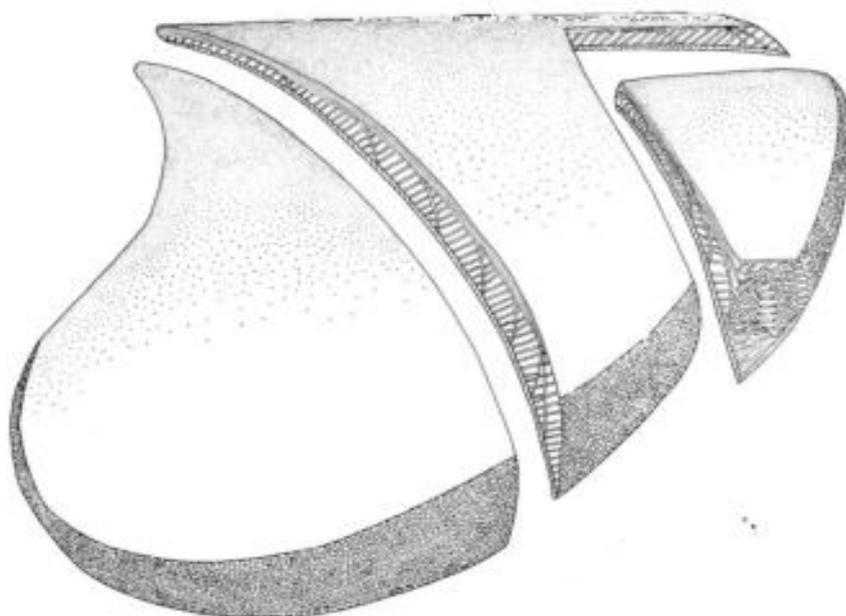


Рис. 37. Строение *Laevaptychus* по Farinacci et al., 1976.

Однако О. Шиндевольф, признавая, что на срезах лаеваптихи действительно выглядят трехслойными, считал внешний слой не отдельным элементом, а серией горизонтальных выростов тубулярного слоя (Schindewolf, 1958). Такой же точки зрения о принципиально двухслойном строении лаеваптихов придерживались и некоторые более поздние авторы (Kruta et al., 2009).

Для уточнения этого вопроса автором были изучены хорошо сохранившиеся фрагменты *Laevaptychus* из разреза Городищи в Ульяновской области. У аптиха длиной порядка 4 см толщина тубулярного слоя составляет 2,7 мм, а внешнего ламеллярного — около 300 мкм

(Рис. 38). Нижний слой в данных образцах не сохранился, однако его изначальное присутствие в лаеваптихах не вызывает сомнений, так как этот слой не только упоминается и изображается всеми предыдущими исследователями (Zittel, 1868; Schindewolf, 1958; Farinacci et al., 1976), но и наблюдается в кимериджских образцах из местонахождения Липицы в Калужской области (см. Рогов, 2002а). Центральный тубулярный и покровный ламеллярный слои четко различаются на изученных образцах не только формой, но и плотностью кальцита в них. Поэтому диссертант склонен присоединиться к мнению Циттеля и Фариначчи и согласиться с трехслойным строением лаеваптихов.



*Рис. 38. Микроструктура аптиха *Laevaptichus* из верхнего кимериджа разреза Городищи (Ульяновская обл.). Длина масштабного отрезка 1 мм. СЭМ-снимок автора.*

Также важно отметить разницу в функциональном значении слоев *Laevaptichus*. Тубулярный слой составлял основную часть кальцитовых пластин аптиха, а его пористое строение обеспечивало минимизацию ее веса. Одной из основных черт лаеваптихов, бросающихся в глаза при их осмотре, являются многочисленные поры на поверхности кальцитовых пластин аптиха. Они образованы вершинами полых элементов тубулярного слоя. В плохо сохранившихся аптихах поры могут представлять собой многочисленные зияющие отверстия, однако, как показывает изучение аптихов хорошей сохранности, изначально они

всегда были перекрыты именно внешним ламеллярным слоем. Таким образом, этот тонкий слой при жизни аммонитов служил для изоляции внутренних полостей аптихов от внешней среды.

3.3.4.7 Аптихи микроконхов *Aspidoceratinae* («*Microlaevaptychus*»)

Диссертантом были изучены аптихи верхнеоксфордских *Mirosphinctes* sp. из местонахождения Рыбаки в Московской области, обнаруженные изолированными в глинах зоны *Serratum* и *in situ* в фосфатизированных жилых камерах аммонитов, заключенных в этих глинах (Мироненко, 2017; Mironenko, 2018).

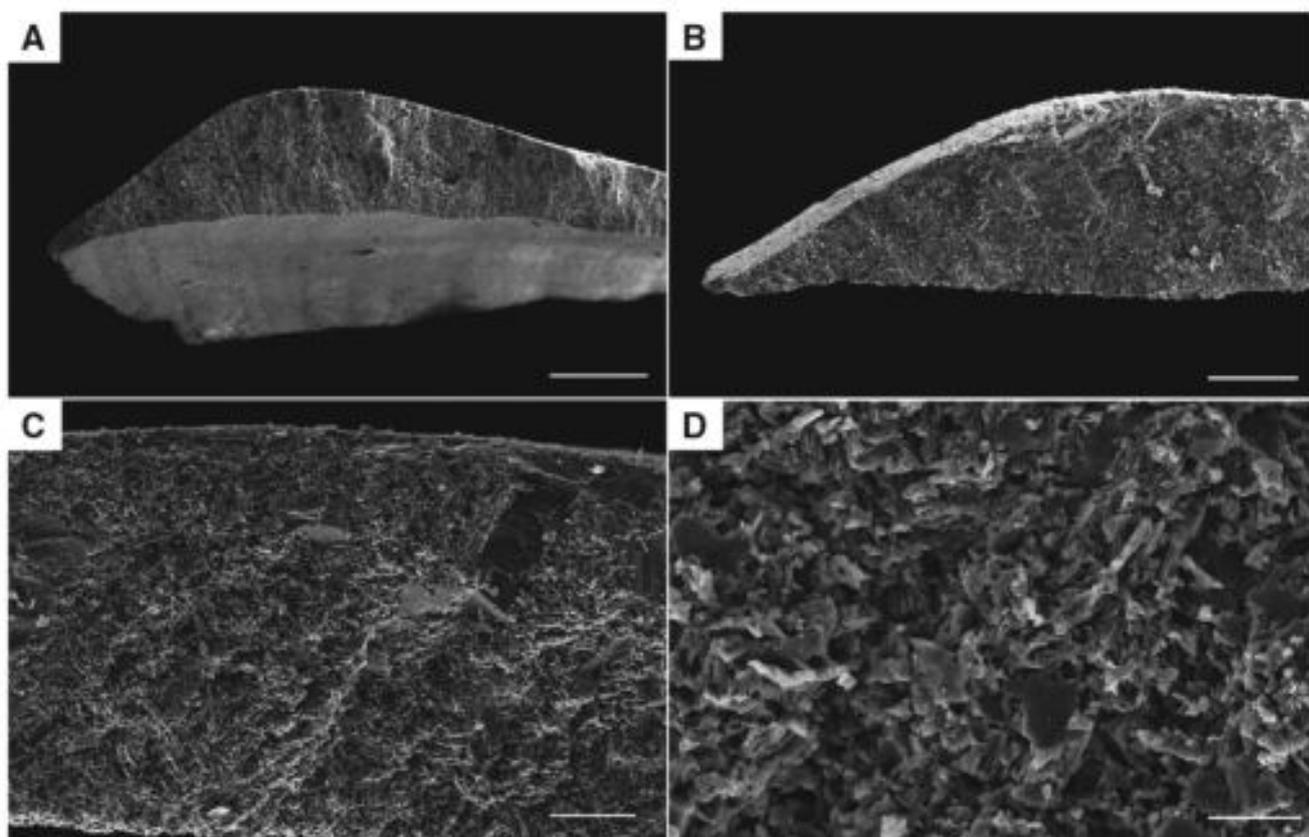


Рис. 39. Микроструктура аптиха *Mirosphinctes*, верхний оксфорд, Рыбаки, Московская обл..

Длина масштабных отрезков: *a* – 500 мкм, *b* – 200 мкм, *c* – 100 мкм, *d* – 20 мкм. СЭМ-снимки из Mironenko, 2018.

На снимках, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа видно, что кальцитовая пластина аптихов состоит из одного слоя микропористого кальцита (Рис. 39). Подобное микропористое строение не известно ни у каких других типов аптихов. Толщина

кальцитовой пластинки значительно увеличивается по направлению к боковому краю аптиха: от 300 мкм в центральной части до 600 мкм у края (при длине аптиха 17 мм, ширине 8 мм). При этом толщина вдоль симфиза изменяется незначительно.

Начальная часть относительно тонкая, менее 100 мкм; в большинстве экземпляров она диагенетически растворена и ее микроструктура остается неизвестной. Однако по краю растворенной части в одном из образцов видны регулярно расположенные ямки, и это позволяет предположить наличие тубулярного слоя в начальной части данных аптихов. В образцах хорошей сохранности кальцитовая пластинка данного типа аптихов гладкая, тогда как при частичном растворении она часто разделяется на отдельные ламели по латеральному краю, подобный вариант сохранности характерен и для лаеваптихов. В целом можно заключить, что кальцитовая пластина данного типа аптихов однослойная и ее микроструктура отличается от таковой у всех остальных известных типов аптихов.

3.3.4.8 Аптихи макроконхов *Peltoceratinae* («*Peltptychus*»)

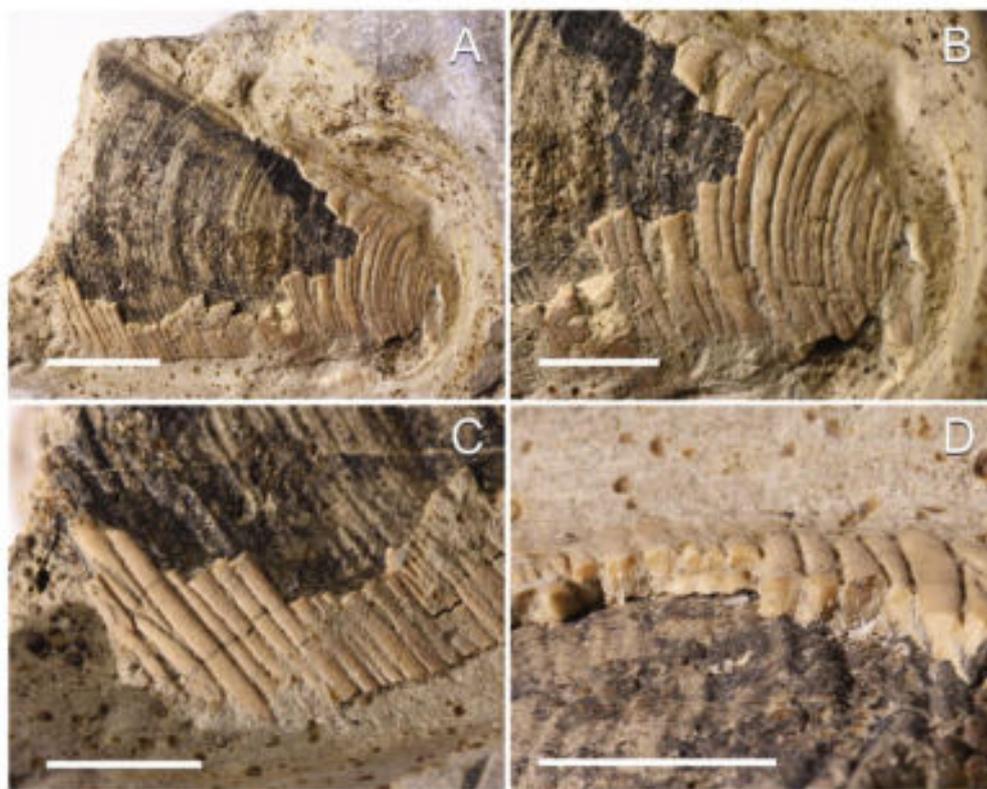


Рис. 40. Внешний вид и поперечное сечение кальцитовой пластины аптиха *Peltoceras*. Масштабные отрезки для А — 1 см, В-Д — 5 мм. Верхний келловей, Михайловцемент, Рязанская обл.. Фото из Mironenko, 2021.

Диссертантом был изучен аптих макроконха *Peltoceras* sp., найденный *in situ* в жилой камере аммонита, заключенного в стяжении оолитового мергеля из зоны Lambertі верхнего келловоя Рязанской области (Мироненко, 2021a; Mironenko, 2021). На сегодняшний день это единственный описанный в литературе аптих представителя Peltoceratinae с сохранившимся кальцитовым слоем. Размеры сохранившейся части аптиха составляют 30 на 50 мм.

Кальцитовая пластинка состоит из одного слоя монолитного кальцита, имеющего толщину 700 мкм (Рис. 40). Поверхность пластинки покрыта бороздами глубиной 150 мкм, которые разбивают ее на отдельные широкие ребра. Ребра сливаются друг с другом и разветвляются, что доказывает, что это не линии нарастания, а именно скульптура поверхности. Тонкие линии нарастания, характерные для большинства аптихов, видны на нижней стороне кальцитовой пластинки. Тубулярный губчатый слой, характерный для аптихов макроконхов аспидоцератин (*Laevaptychus*), в данном аптихе отсутствует (Рис. 41).

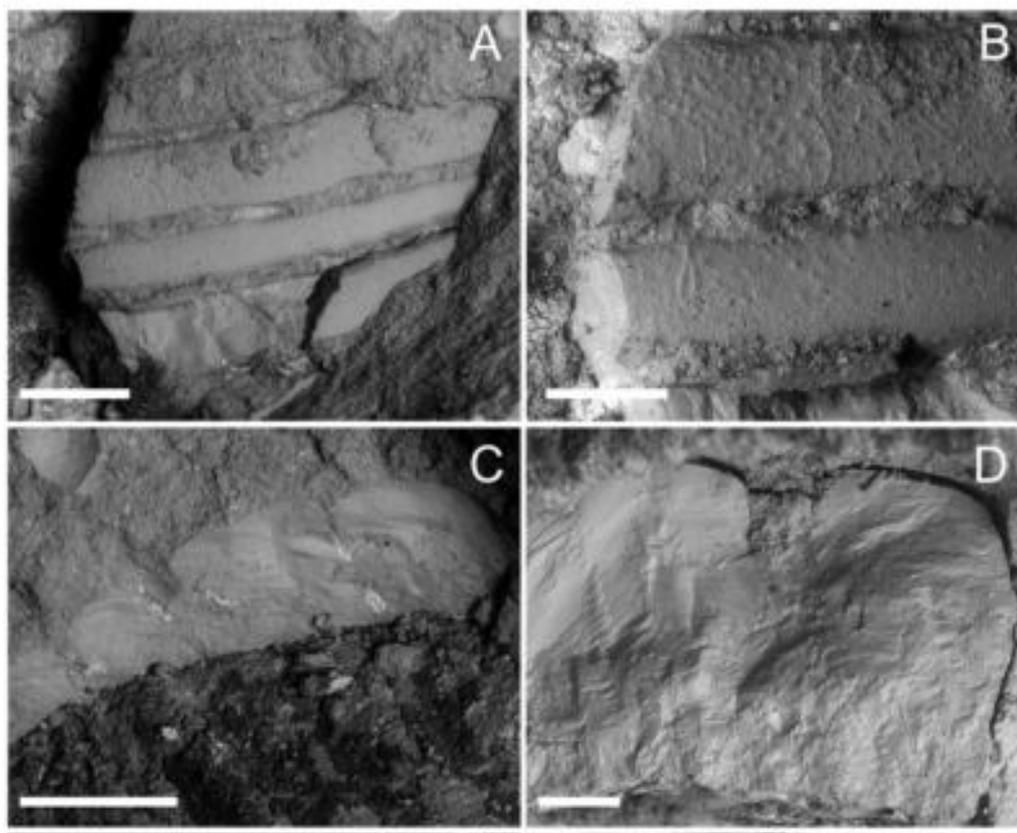


Рис. 41. СЭМ-снимки поверхности и поперечного сечения кальцитовой пластины аптиха *Peltoceras*. Масштабные отрезки для А-С — 500 мкм, D — 200 мкм. Верхний келловей, Михайловцемент, Рязанская область. Фото из публикации Mironenko, 2021.

Следует отметить, что судя по данной находке и ранее описанному аптиху *Peltoceras* с отсутствующим кальцитовым слоем (Frerichs, 2004) по форме и размерам данные аптихи очень похожи на лаеваптихи аспидоцератин, однако они принципиально отличаются по микроструктуре кальцитового слоя и скульптуре поверхности. Соответственно, при наличии одного лишь отпечатка внутренней стороны аптиха их можно легко спутать с лаеваптихами.

3.3.5 Аптихи и половой диморфизм аммонитов

Для большинства современных головоногих моллюсков в той или иной степени характерен половой диморфизм. Он может быть ярко выраженным, как у пелагических осьминогов надсемейства *Argonautoidea*, самки которых по размеру на порядок превосходят самцов, или малозаметным, как у представителей современных наутилид (Несис, 2005; Arnold, 2020; Collins, Ward, 2010). По-видимому, половой диморфизм был характерен и для большинства аммоноидей, а во многих семейства юрских и меловых аммонитов он был выражен ничуть не меньше, чем у современных *Argonautoidea* (Makowski, 1962; Callomon, 1963). В первую очередь, диморфизм заключался в различии в размере раковин, а во многих эволюционных линиях аммонитов также в скульптуре (что особенно ярко проявлялось на конечной жилой камере взрослых особей), форме раковины и наличии или отсутствии устьевых модификаций (Makowski, 1962; Callomon, 1963; Иванов, 1975). Раковины более крупных размеров, часто со сглаженной скульптурой на взрослых оборотах и без устьевых модификаций называются макроконхами, по аналогии с современными аргонавтоидеями они, скорее всего, принадлежали самкам аммонитов (Makowski, 1962; Callomon, 1963). Более мелкие раковины с выраженной скульптурой взрослых оборотов и устьевыми модификациями (латеральными выростами - ушками, или вентральным выростом - рострумом) называются микроконхами и принадлежали, скорее всего, самцам (Makowski, 1962; Callomon, 1963). Некоторые исследователи выделяли и другие группы, такие как миниконхи (Matyja, 1994) и мегаконхи (Иванов, 1975), однако по сути они являются лишь размерными модификациями микроконхов и макроконхов соответственно.

В некоторых семействах аммонитов различия между микро- и макроконхами настолько выраженные, что исторически сложилась практика относить их к разным таксонам родового (а иногда и семейственного) ранга, в других семействах диморфизм не столь заметен и может заключаться лишь в разнице в размерах. В качестве примера первого варианта можно привести семейство *Cardioceratidae*, келловейские представители которого разделяются на

макроконховые (*Cadoceras*, *Paracadoceras*, *Cadochamousetia* и др.) и микроконховые рода (*Pseudocadoceras*, *Novocadoceras*), ярким примером второго случая является поздневожское семейство Craspeditidae, во многих родах которого (*Kachpurites*, *Craspedites*) диморфные пары чаще всего включаются в одни и те же виды. К этому необходимо добавить, что размеры взрослых особей аммонитов обоего пола могли варьировать в довольно широких пределах в зависимости от температурного режима и доступности пищи, как это происходит у многих современных головоногих (Matyja, 1986; Несис, 2005), что и привело к формированию дополнительных размерных групп, таких как миниконхи или мегаконхи. Этот факт затрудняет изучение полового диморфизма в тех группах аммонитов, представители которых не имеют иных признаков данного явления, кроме различия в размерах.

Г. Маковский впервые упомянул, что половой диморфизм был характерен не только для раковин, но и для аптихов аммонитов (которые тогда было принято считать защитными крышечками) (Makowski, 1962). Однако Маковский указывал лишь на различия в форме и размерах аптихов, которые напрямую связаны с различиями в размерах раковин и ширине их оборотов у половых диморфов. Тот факт, что пропорции аптихов «подогнаны» под пропорции устья жилой камеры их обладателей, был известен с середины 19 века и стал одной из причин интерпретации аптихов в качестве защитных крышечек (Trauth, 1927, 1930, 1936, 1937, 1938; Schindewolf, 1958), поэтому нет ничего необычного в том, что у половых диморфов, имевших различное строение устьевого части раковины, форма и размеры аптихов тоже различались. Также диморфизм был обнаружен в темпах роста аптихов аспидоцератин: аптихи микроконхов, судя по линиям нарастания на их внутренней поверхности, росли равномерно, а аптихи макроконхов, начиная с определенного момента, возможно, соответствовавшего началу полового созревания, начинали значительно быстрее расти в ширину (Hewitt et al., 1993). Стоит отметить, что и в данном случае диморфизм по сути связан с различной формой аптихов, которая, в свою очередь, определялась формой устья раковины.

Однако проведенное диссертантом исследование строения кальцитового слоя аптихов микроконхов *Mirosphinctes* из подсемейства *Aspidoceratinae* показало, что у представителей этого подсемейства половой диморфизм выражался не только в форме и размерах, но также и в микроструктуре кальцитового слоя (Rogov, Mironenko 2016; Mironenko, 2018). Крупные аптихи макроконхов аспидоцератид (*Aspidoceras*, *Physodoceras*), относящиеся к

формальному роду *Laevaptychus*, были и остаются излюбленным материалом для изучения микроструктуры аптихов (Zittel, 1868; Meneghini, Bornemann, 1876; Schindewolf, 1958; Farinacci et al., 1976; Kruta et al., 2009), а маленькие аптихи микроконхов не только до самого недавнего времени не изучались в плане своего строения, но и вообще редко изображались в литературе (см. Trauth, 1936: pl.3, figs.2-4; Ziegler, 1974: figs.1-5;). Правда, некоторые исследователи обратили внимание, что структура поверхности аптихов кимериджских макроконхов *Aspidoceras* и соответствующих им микроконхов *Sutneria* отличается: у первых поверхность покрыта порами, вторые же пор не имеют (Trauth, 1936; Ziegler, 1974). Траут на этом основании отнес аптихи макроконхов *Aspidoceras* и микроконхов *Sutneria* к разным паратаксонам: *Laevaptychis* и *Laevilamelaptychus* соответственно (Trauth, 1936). Б.Зиглер использовал этот факт для того, чтобы поставить под сомнение половой диморфизм этих аммонитов (Ziegler, 1974). Г.Швайгерт писал, что ему удалось разглядеть поры на краевой части аптиха *Sutneria*, поэтому эти аптихи тоже надо относить к *Laevaptychus*, следовательно, сутнерии с аспидоцерасами все-таки составляют диморфную пару (Schweigert, 1998, фото этих пор не было приведено).

Чтобы установить истину в столь запутанном вопросе, диссертант занялся изучением строения кальцитовой пластины аптихов микроконхов аспидоцератид (Рис. 42). Аптихов кимериджских *Sutneria* в его распоряжении не оказалось, но были находки аптихов более ранних (верхнеоксфордских) микроконхов, относящихся к роду *Mirosphinctes*, впервые обнаруженные диссертантом в Центральной России. Для принадлежавших макроконхам аптихов *Laevaptychus*, как уже говорилось выше, характерно наличие очень толстого тубулярного слоя, перекрытого сверху и снизу тонкими слоями однородного кальцита. Но в аптихах взрослых микроконхов аспидоцератид губчатый слой, как было показано диссертантом, отсутствует: они состоят только из двух слоев: нижнего тонкого и монолитного слоя, и значительно более толстого основного слоя, сформированного из микрокристаллического кальцита, ранее в аптихах не наблюдавшегося (Rogov, Mironenko. 2016: fig.3b,c; Mironenko. 2018: fig.5).

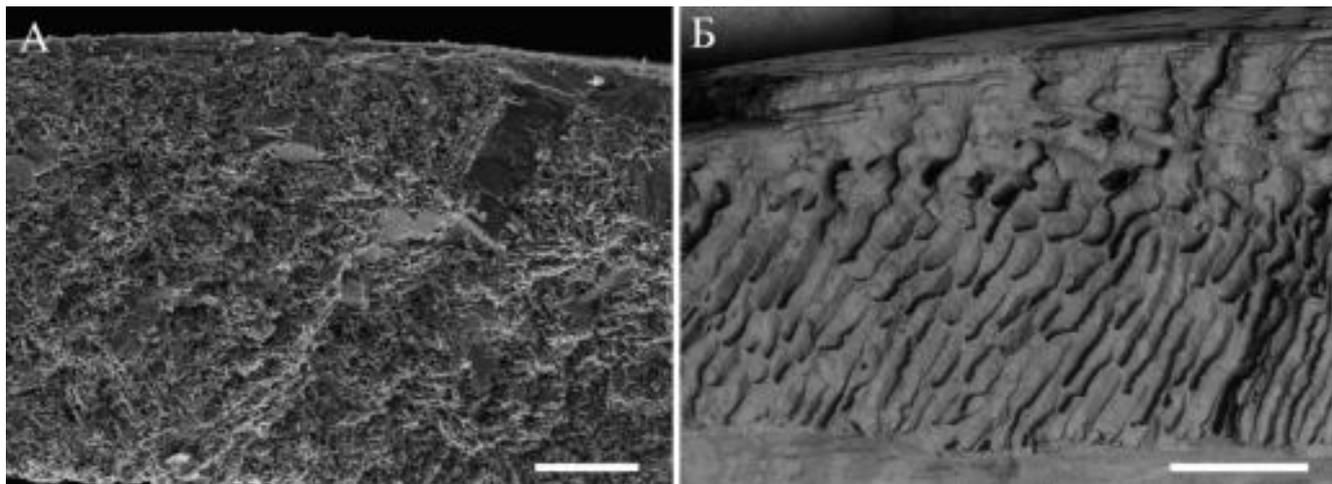


Рис. 42. Сравнение микроструктуры аптихов половых диморфов *Aspidoceratinae*: А - аптих микроконха *Mirosphinctes* (“*Microlaevaptychus*”) состоящий преимущественно из микрокристаллического кальцита, Б - аптих макроконха *Aspidoceras* (*Laevaptychus*), имеющий мощный тубулярный слой. Масштаб 100 мкм для А и 1 мм для Б. СЭМ-снимки автора.

Причины возникновения такого диморфизма остаются дискуссионными. Тубулярный слой, по мнению большинства исследователей, служил для уменьшения веса крупного аптиха и, возможно, для экономии материала для его формирования. Это было особенно актуально для крупных аптихов макроконхов, которые, как правило, имели длину порядка 7-10 см, а в редких случаях могли достигать даже 35 см (Arkell, 1945; Rogov, Mironenko, 2021). Будь такие аптихи монолитными, они бы оказывали сильнейшее влияние на плавучесть их обладателей и ориентацию их раковин в толще воды и снижение веса аптихов в данном случае играло принципиальную роль. Аптихи самцов-микроконхов аспидоцератин, как правило, не превышали в длину 2 см и для них облегченное ажурное внутреннее строение, по-видимому, не было столь принципиально важным.

Так как предками аспидоцератид были аммониты семейства *Perisphinctidae* (Callomon, 1963; Bonnot, 1995; Page, 2008), тонкие аптихи которых (тип *Praestiaptychus*) не имеют губчатого слоя, не вызывает сомнений, что у аспидоцератид он возник независимо от такого же слоя в ламеллаптихах. Можно предположить, что он возник не мгновенно, а аптихи микроконхов сохранили переходное строение: их кальцитовые пластины уже стали толстыми, но губчатый слой еще не возник.



*Рис. 43. Ряды ямок в районе апикальных концов аптихов *Mirosphinctes*, свидетельствующие о том, что на ранних стадиях онтогенеза эти аптихи могли иметь морщинистый слой.*

Слева — фото при обычном освещении, справа — СЭМ-снимок. Снимки автора.

С другой стороны, апикальные концы аптихов *Mirosphinctes*, формировавшиеся на ранних стадиях онтогенеза, на изученном автором материале сохранились плохо (что также характерно и для аптихов макроконхов из тех же слоев). Более того, на нескольких изученных экземплярах (причем как сохранившихся в глинах, так и в фосфатизированных жилых камерах *Mirosphinctes*) в районе апикального конца видны ямки, явно появившиеся при растворении аптиха, однако, располагающиеся не хаотично, а рядами, что позволяет предположить их связь с исходной микроструктурой самого аптиха (Рис. 43).

Этот факт позволяет допустить, что на самых ранних стадиях онтогенеза в позднем оксфорде аптихи обоих диморфов могли быть весьма сходными по своему строению и имели тубулярный слой, остатки которого видны в виде ямок на апикальных концах аптихов. В таком случае, его исчезновение в онтогенезе микроконхов могло иметь адаптивное значение, к примеру, более тяжелые аптихи могли быть необходимы в качестве балласта для удобной аммонитам ориентации раковины при активном плавании (см. гипотезу Parent et al., 2014; Parent, Westermann, 2016), а макроконхи, имевшие раковину другой формы и с другой длиной жилой камеры, обходились без этого. Вторая версия косвенно подтверждается существенными отличиями в строении кальцитового слоя у аптихов *Mirosphinctes* с одной

стороны и предковых *Praestriptychus* и аптихов родственного подсемейства *Peltoceratinae* с другой стороны, которые также были показаны диссертантом (Mironenko, 2018, 2021). В аптихах *Praestriptychus*, которые принадлежали юрским перисфинктидам (предкам аспидоцератид), кальцит монолитный, точно такой же монолитный кальцитовый слой, но значительно более толстый, присутствует в аптихе позднекелловейского *Peltoceras* (Mironenko, 2018, 2021). А в аптихах взрослых *Mirosphinctes* кальцитовый слой имеет выраженную микрокристаллическую структуру, не наблюдающуюся ни у каких других аптихов, включая *Praestriptychus*. Иными словами, аптихи пельтоцерасов очень похожи на многократно увеличившиеся в толщине аптихи их предков, в то время как аптихи микроконхов аспидоцератин от них заметно отличаются, что говорит об отдельном направлении эволюционного отбора, повлиявшего на эти аптихи. Поэтому версия, согласно которой тубулярный слой в позднем оксфорде был характерен для аптихов обоих половых диморфов аспидоцератин на самых ранних стадиях онтогенеза, но в аптихах микроконхов быстро исчезал с возрастом, сменяясь микрокристаллическим слоем, по мнению автора на сегодняшний день выглядит более убедительной. Существенные онтогенетические изменения в микроструктуре кальцитового слоя были ранее задокументированы у аптихов *Lamellaptychus* (Farinacci et al, 1976) следовательно, разное строение на разных стадиях онтогенеза для аптихов вполне возможно.

На сегодняшний день аптихи аспидоцератин - это единственный доказанный пример полового диморфизма, выражающегося в строении кальцитового слоя аптихов, но весьма вероятно, что позже будут обнаружены и другие примеры этого явления.

3.3.6. Строение аптихов как ключ к пониманию эволюции юрских аммонитов

Абсолютное большинство исследователей, изучавших вопрос появления аптихов, предполагали, что аптиховый тип возник однократно в семействе *Hildoceratidae* (Riegraf et al., 1984; Wright et al., 1996; Keupp, 2000). Таким образом, все аммониты с аптиховым типом челюстного аппарата, независимо от формы их раковины, являются потомками хильдоцератид. Наиболее детально эту теорию развили Т. Энгезер и Г. Койп (Engeser, Keupp, 2002), предложившие внеранговый таксон *Aptychophora*, объединяющий всех аммонитов, имевших аптихи. Согласно мнению этих авторов, данная группа имела монофилетическое происхождение.

Предложенная данными авторами точка зрения независимо подтверждается большинством

филогенетических схем, в основании которых лежит строение и эволюция лопастной линии раковины аммоноидей: согласно им, аммониты с аптиховым типом челюстного аппарата действительно имеют общее происхождение (Donovan et al. 1981; Page, 1996; Engeser, Keupp, 2002).

Однако есть и другие филогенетические схемы, согласно которым часть аммонитов подотряда Ancyloceratina (к примеру, представители надсемейств Turrilitoidea и Scaphitoidea, обладавшие аптихами), являются потомками литоцератин либо филлоцератин, никогда аптихов не имевших (Arkell et al., 1957; Wiedmann, 1966; House, 1993; Безносков, Михайлова, 1991; Михайлова, Барабошкин, 2009). Эти схемы также базируются на эволюции лопастной линии, и согласно им аптихи должны были возникнуть независимо у части меловых анцилоцератин. Кроме того, И.Крута с соавторами изучили микроструктуру кальцитового слоя аптихов, принадлежавших меловым аммонитам *Baculites*, *Polyptychoceras* и *Jeletzkytes* и показали, что кальцитовая пластина этих образцов состоит из двух слоев кальцита и не имеет губчатого тубулярного слоя (Kruta et al., 2009). Поскольку на момент публикации данного исследования из средне- и позднеюрских аптихов строение кальцитового слоя было известно только у *Laevaptychus*, *Lamellaptychus* и "*Laevilamellaptychus*" (под этим названием фигурировал узкий морфотип *Laevaptychus*), и у всех у них в кальцитовой пластинке наблюдалось три слоя, причем самый толстый из них имел губчатое тубулярное строение (Faginacci et al., 1976), эти исследователи предположили, что тубулярный слой является непременным атрибутом всех позднеюрских аптихов, а следовательно, меловые аптихи, его не имеющие, возникли независимо от юрских. То есть, группа Aptychophora, по их мнению, имела полифилетическое происхождение (Kruta et al., 2009). К. Танабе с соавторами в своем обзоре (Tanabe et al., 2015) также заключили, что монофилия группы Aptychophora нуждается в тщательной проверке.

В связи с этим, диссертантом в 2018 году было проведено исследование микроструктуры кальцитового слоя юрских аптихов *Praestriaptychus* (Mironenko, 2018). Ранее микроструктура этого типа аптихов не попадала в поле зрения исследователей, вероятно из-за очень тонкого и редко сохраняющегося кальцитового слоя. *Praestriaptychus* в качестве объекта изучения был выбран потому, что согласно большинству современных точек зрения именно таксоны аммонитов, обладавшие этим типом аптихов (представители Perisphinctoidea), дали начало анцилоцератинам (Engeser, Keupp, 2002; Михайлова, Барабошкин, 2009). Исследование верхнеюрских (верхнеоксфордских) образцов *Praestriaptychus*, захороненных в черных

глинах и сланцах верхнего оксфорда (зона *Alternoides*) разреза Михаленино в Костромской области показало, что их кальцитовая пластина имеет принципиально такое же строение, как и у меловых анцилоцератин: она состоит из двух слоев разной толщины и не содержит пористого тубулярного слоя, присутствующего в одновозрастных *Laevaptychus* и *Lamellaptychus* (Mironenko, 2018). Таким образом, были показано, аптихи гетероморфных меловых анцилоцератин, действительно отличающиеся от специализированных аптихов некоторых юрских аммонитов, не имеют никаких принципиальных отличий от аптихов своих наиболее вероятных предков. Также, как уже говорилось выше, в разделе, посвященном половому диморфизму в строении аптихов, была изучена микроструктура кальцитового слоя аптихов микроконхов аспидоцератин (*Mirosphinctes*) из верхнего оксфорда (зона *Serratum*) Московской области. Было показано, что кальцитовая пластина этих аптихов состоит из одного слоя микропористого кальцита и, в отличие от одновозрастных аптихов макроконхов того же подсемейства, не имеет губчатого слоя. Позже диссертантом была изучена микроструктура еще двух типов аптихов: среднеюрских *Granulaptychus* (*Kosmogranilaptychus*) (Mitta, Mironenko, 2021) и аптихов макроконхов *Peltoceras* (Mironenko, 2021). Оба типа аптихов произошли от *Praestriaptychus* и в обоих случаях они унаследовали общий план строения, хотя в случае гранулаптихов поверхность кальцитового слоя покрылась бугорками-гранулами, а в случае аптихов пельтоцератин толщина кальцитового слоя увеличилась на порядок. Исследование *Praestriaptychus*, принадлежащих аммонитам *Binatisphinctes* sp. (*Perisphinctidae*) из глин зоны *Athleta* среднего келловоя подтвердило полученные ранее выводы: в них тоже отсутствовал тубулярный слой (Mironenko, 2021). Таким образом, оказалось, что в аптихах *Praestriaptychus*, а также в произошедших от них *Granulaptychus* (*Kosmogranilaptychus*), аптихах макроконхов *Peltoceras*, и в аптихах микроконхов *Mirosphinctes*, как и в изученных И.Крута с соавторами аптихах меловых анцилоцератин, тубулярный слой отсутствовал. Следовательно, гипотеза о независимом возникновении аптихового типа челюстного аппарата у меловых анцилоцератин не подтверждается микроструктурой кальцитового слоя юрских аптихов и должна быть отвергнута.

3.3.7 Прижизненные повреждения аптихов

Аптихи, как и раковины аммонитов, часто несут на себе следы залеченных прижизненных повреждений, травм и, возможно, болезней. Данные аномалии роста встречаются как на кальцитовых пластинах, так и на органических элементах аптихов (Schindewolf, 1958;

Engeser, Keupp, 2002; Keupp, 2012). Первоначально повреждения рассматривались как одно из доказательств защитной функции аптихов (Schindewolf, 1958). Предполагалось, что возникновение повреждений связано с неудачными попытками хищников взломать состоявшую из аптихов защитную крышечку аммонита (Engeser, Keupp, 2002). Однако позже было показано, что сходные прижизненные повреждения встречаются также и на челюстях современных наutilusов, которые не используются в качестве защитных крышечек, следовательно, они могли быть получены не только во время атак хищников, но и в результате активного сопротивления добычи (например, различных ракообразных), а частично могли быть вызваны болезнями или паразитами (Kruta, Landman, 2008).

Наиболее распространенным типом аномалий аптихов являются длинные узкие «шрамы» (Рис. 44), нарушающие нормальный ход линий нарастания (Schindewolf, 1958: Tab. 5, Figs. 1,2; Keupp, 2012: Abb. 206).

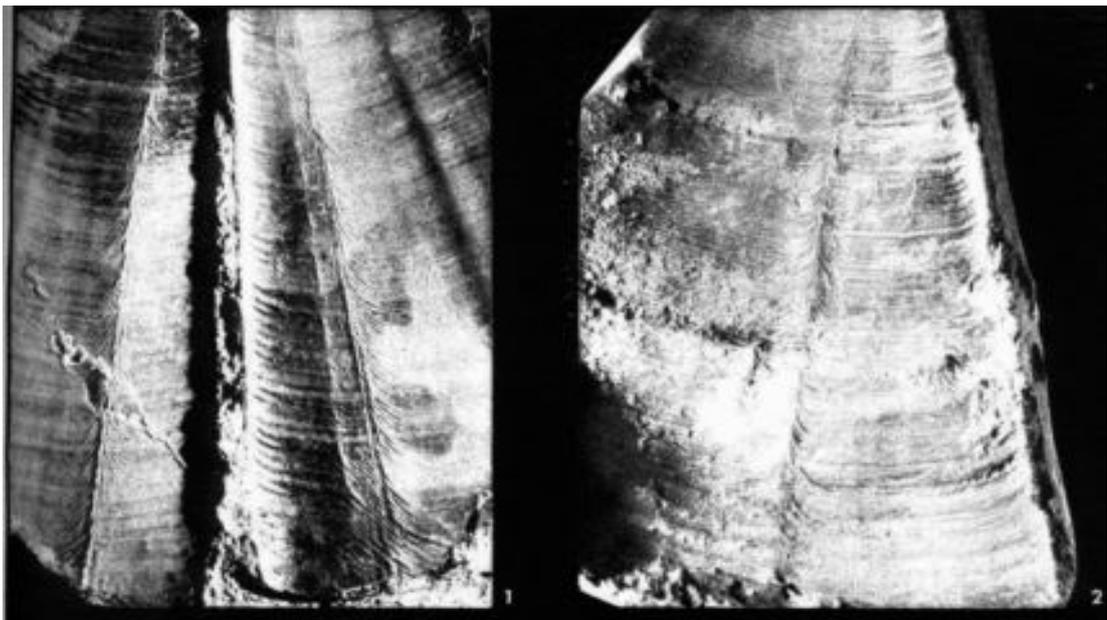


Рис. 44. «Шрамы» на внутренней поверхности аптихов Laevaptychus. Верхняя юра, Нусплинген, Германия. Фото из Schindewolf, 1958

Как и в случае аналогичных шрамов на раковинах, их можно отнести к типу аномалий *forma aegra verticata* по классификации Г. Хёлдера (Hölder, 1956). Такие «шрамы» возникают при повреждении мантийного эпителия, край которого формирует раковину или челюсть моллюска (Engeser, Keupp, 2002; Keupp, 2012). Эпителий, на котором в результате травмы формируется шрам, в дальнейшем строит искривленную раковину или челюсть. Также на

аптихах встречаются зоны аномальной приостановки роста, различные утолщения и искажения скульптуры поверхности (Schindewolf, 1958: Tab. 9; Keupp, 2012: Abb. 207, 208).



Рис. 45. Аптих *Praestriptychus anglicus* с прижизненными аномалиями роста. На левом фото органическая часть аптиха, стрелка показывает перегиб, вызванный искривлением внешнего края на одной из стадий роста. Справа кальцитовая пластинка, стрелка указывает на «шрам» (область аномального роста) на поверхности аптиха. Средний келловей (зона *Coronatum*), Михайловцемент, Рязанская область.

Аналогично ситуации с микроструктурой кальцитового слоя аптихов, прижизненные повреждения до сих пор изучались почти исключительно на крупных юрских аптихах *Laevptychus* и *Lamellptychus* (Schindewolf, 1958; Engeser, Keupp, 2002; Keupp, 2012). Автором впервые были изучены прижизненные повреждения аптиха *Praestriptychus anglicus* Trauth из зоны *Coronatum* среднего келловая разреза Михайловцемент в Рязанской области (Рис. 45). У данного аптиха, имеющего длину 2 см, в средней части наблюдается значительное искривление формы, вызванное аномальным изгибом внешнего края на ранней стадии роста. От деформированного участка тянется длинный «шрам», возникший при

последующем росте аптиха и характеризующийся не только искажением линий нарастания, но и аномальной структурой кальцитового слоя. Эти аномалии вызваны серьезным повреждением эпителия, формировавшего челюсть аммонита, и, скорее всего, связаны с атакой хищника, либо с паразитическим заболеванием. К сожалению, аптих был найден изолированным, отдельно от раковины аммонита, что не позволяет установить, случилось ли событие, которое привело к аномалии роста аптиха, на форме раковины моллюска.

3.3.8. Аптихи как инструмент биостратиграфии

Кальцитовые пластины аптихов являются хорошим инструментом для биостратиграфии. По разрешающей способности этот инструмент уступает раковинам аммонитов, однако, за счет того, что аптихи состоят из кальцита, сохраняющегося гораздо лучше, чем арагонит раковин аммонитов и многих других моллюсков, аптихи они могут использоваться там, где нет ни раковин аммонитов, ни других пригодных для стратиграфии макрофоссилий. В первую очередь это карбонатные отложения верхней юры Тетической надобласти. Так, М. Дуранд Делга и М. Газиоровский (Durand Delga, Gasiorowski. 1970) создали детальную стратиграфическую схему расчленения юрских и меловых отложений Карпат на основе паратаксонов аптихов видового уровня (преимущественно относящихся к формальному роду *Lamellaptychus*, отличающемуся хорошей сохранностью в карбонатных породах и высоким разнообразием форм). З. Вашичек также предложил детальную схему стратиграфического расчленения отложений верхней юры и нижнего мела Карпат, основывающуюся на сменяющих друг друга видах *Lamellaptychus* (Vašíček et al. 1994; Vašíček, 1996). Также аптихи могут быть использованы для стратиграфического расчленения некоторых бореальных разрезов (Рогов 2002а,б).

Хотя наиболее удобным инструментом для стратиграфического расчленения пород являются паратаксоны аптихов видового уровня, иногда определение аптиха с точностью до формального рода позволяет датировать отложения и даже исправить ошибки, сделанные при помощи других методов. Так, недавно палеонтологи из Мексики на основании находки плохо сохранившегося фрагмента отпечатка аммонита, отнесли отложения, в которых был обнаружен этот фрагмент, к батскому ярусу средней юры (Esquivel-Macias et al., 2021). Однако они изобразили крупные *Laevaptychus*, найденные в слое вместе с аммонитом. М.А. Рогов и А.А. Мироненко указали на то, что находки лаеваптихов однозначно свидетельствуют об ошибочной датировке отложений батом, поскольку эти аптихи

встречаются только с верхнего келловея по нижний берриас, причем крупные формы известны только из кимериджа и титона (Rogov, Mironenko, 2021). Сужение возможного стратиграфического диапазона до кимериджа и титона позволило авторам корректно определить аммонита, чей плохо сохранившийся фрагмент изначально был принят за батский *Procerites* — им оказался кимериджский род *Idoceras* (Rogov, Mironenko, 2021).

На территории Центральной России стратиграфическое значение имеют аптихи *Laevaptychus* и аптихи микроконхов «*Microlaevaptychus*». Они характеризуют верхнекелловейские, оксфордские и кимериджские отложения, причем в верхнем оксфорде встречаются только в зоне *Serratum*. Соответственно, их находка в верхнем оксфорде четко указывает на присутствие этой аммонитовой зоны в данном разрезе.

3.4 Верхняя челюсть аптихового типа

3.4.1 Строение верхней челюсти аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата

Несмотря на то, что впервые верхние челюсти аммонитов, обладавших аптиховым типом челюстного аппарата, были описаны более ста лет назад (Meek, Hayden, 1864), до самого недавнего времени строение этих челюстей (контраптихов согласно Захаров, 1979) оставалось практически неизученным. Причем речь идет не о незначительных деталях: даже информация об общей форме челюсти оставалась крайне противоречивой. У всех головоногих моллюсков, как современных, так и ископаемых, верхние челюсти состоят из двух пластин — наружной (ее также называют капюшоном) и внутренней (рукоятки). У аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата рукоятка верхней челюсти состоит из двух симметричных латеральных пластин, соединяющихся небольшой перемычкой в передней части (Рис. 46). Хотя у аммоноидей с самого начала их эволюции рукоятка верхней челюсти имела U- или V-образный вырез в задней части, в начале юры у аммонитов с анаптиховым типом челюстного аппарата этот вырез сильно углубился (Tanabe et al., 2015), а чуть позже, с появлением аптихов, боковые ветви рукоятки фактически стали независимыми элементами, которые соединяются лишь очень узкой вогнутой пластиной в передней части и в ископаемом состоянии могут встречаться отдельно друг от друга (например, Mironenko, Mitta, 2023: fig.5). Ни у каких других головоногих подобное строение верхней челюсти не известно.



*Рис. 46. Внутренние пластины верхней челюсти аммонитов. Справа сверху — внутренняя пластина, распавшаяся на две отдельные половины в жилой камере макроконха *Aspidoceras* (на фото слева). Справа внизу — изолированная внутренняя пластина, у которой сохранился центральный участок, соединяющий боковые части. Верхний кимеридж, Золенгофен, Германия. Образцы из коллекции G. Schweigert, фото автора.*

Находки характерных и легко опознаваемых V-образных внутренних пластин верхней челюсти довольно многочисленны в юрских и меловых отложениях (Landman et al., 2013, 2015; Keupp, Mitta, 2013; Tanabe et al., 2015; Mironenko, Mitta, 2023; Mironenko et al., 2024). Но при взгляде на них возникает неизбежный вопрос: «а где же наружная пластина — капюшон?». Наружная пластина в челюсти головоногих играет важнейшую роль во время укуса и при удержании добычи, поэтому сложно представить себе функциональную верхнюю челюсть без этого элемента. Тем не менее, у большинства находок верхних челюстей юрских и меловых аммонитов действительно наружной пластины нет (Landman et al., 2013, 2015; Keupp, Mitta, 2013; Tanabe et al., 2015; Klug et al., 2020a,б; Tanabe et al., 2021; Mironenko, Mitta, 2023; Mironenko et al., 2024). Это дало основание Г. Койпу и его соавторам (Keupp, Mitta, 2013; Keupp et al., 2016) высказать предположение, что внешняя пластина у многих аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата была редуцирована за ненадобностью, поскольку эти головоногие полностью перешли на питание микропланктоном. Однако у современных головоногих-планктонофагов, таких как *Vampyroteuthis* или глубоководные цирратные осьминоги, капюшон не редуцируется (Qui et

al., 2023). Кроме того, на некоторых снимках верхних челюстей аптихофорных аммонитов наружные пластины или их фрагменты хорошо видны (Lehmann, 1970, 1972; Wiprich, 2005; Kruta et al., 2011). Ранее Ю.Д. Захаров отмечал отсутствие фронтальной (наружной) пластины на скафитоидной челюсти в работе Мика и Гайдена (Meek, Hayden, 1864), но присутствие ее в челюсти *Hildoceras* Hyatt в работе У.Лемана (Lehmann, 1972; см. Захаров, 1979).

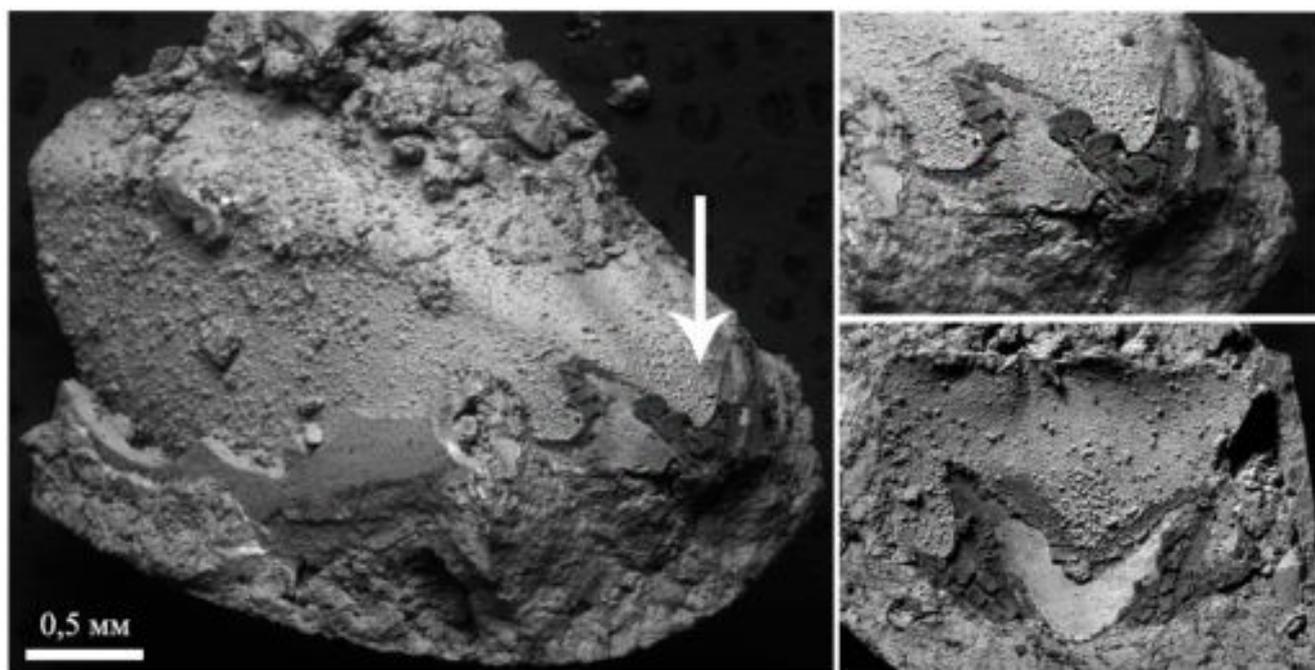


Рис. 47. Верхняя челюсть аммонита Kachpurites. Слева внутренняя пластина верхней челюсти с сохранившейся областью соединения с капюшоном (отмечена стрелкой). Справа сверху та же самая область с большим увеличением, справа внизу — внутренняя поверхность капюшона с соединительной областью. Верхняя волга, Еганово, Московская область. СЭМ-снимки из Мироненко, 2014.

Как было установлено диссертантом, причина странного отсутствия наружной пластины у большей части образцов кроется в необычном устройстве сочленения пластин в верхней челюсти аммонитов (Мироненко, 2014). Если у наутилид и колеоидей пластины плотно срастаются вдоль переднего края, так, что границу между ними можно наблюдать только на срезах челюсти при помощи СЭМ (Liu et al., 2015), то у аммонитов пластины соединялись при помощи дополнительной органической прослойки, легко распадавшейся после смерти животного. Лишь в редких случаях эта прослойка, имеющая форму галстука-бабочки, сохраняется в виде слоя углефицированного вещества в передней части пластин (Мироненко,

2014: рис 2а,б; Рис. 47 здесь). Из-за быстрого разрушения этой связки после смерти моллюска, внутренние и наружные пластины верхних челюстей аммонитов очень часто захоранивались отдельно. Даже при сохранении *in situ*, в жилой камере моллюска совместно с нижней челюстью (аптихами), они могли оказаться на некотором расстоянии друг от друга. Необычность строения верхних челюстей аммонитов не ограничивается нетипичным для головоногих способом соединения пластин: строение наружных пластин (капюшонов) в этих челюстях также совершенно уникально. Палеонтолог-любитель А.В. Ступаченко, собравший большую коллекцию аммонитовых челюстей из нижнекелловейских отложений у д. Знаменка в Костромской области (см. Keupp, Mitta, 2013), обратил внимание на то, что среди челюстей головоногих в этом местонахождении встречаются «клювы» со странной трубкой в центральной части (см. Keupp, Mitta, 2013: figs. 25,26; Мироненко, 2021б: рис.1). Их химический состав (они замещены фторапатитом) полностью аналогичен составу аптихов и внутренних пластин верхних челюстей из данного местонахождения. В дальнейшем такие же клювообразные челюсти с трубками были обнаружены в нижнем валанжине у п. Унжа в Костромской области (Mironenko, Mitta, 2023: fig.5), в верхнем бате Мордовии в местонахождении Алатырь-1 (Репьёвка) (Mitta, Mironenko 2021: fig.7), а также в верхнем оксфорде Московской области у д. Рыбаки и в некоторых других местонахождениях юрского и мелового возраста.



Рис. 48. Трубки внутри челюстей (отмечены стрелочками) из нижнекелловейских отложений у д. Знаменка в Костромской области. Фото автора.

Трубка в таких челюстях, исходно пустотелая, располагается в полости между двух пластин и спереди заканчивается очень узким отверстием прямо под острием (Рис. 48). В задней части челюсти трубка резко расширяется, образуя каплевидное вздутие. Входное (заднее)

отверстие канала, проходящего внутри трубки в задней части челюсти очень широкое. Поверхность трубки покрыта низкими продольными ребрами (Мироненко, 2021б: рис.1).

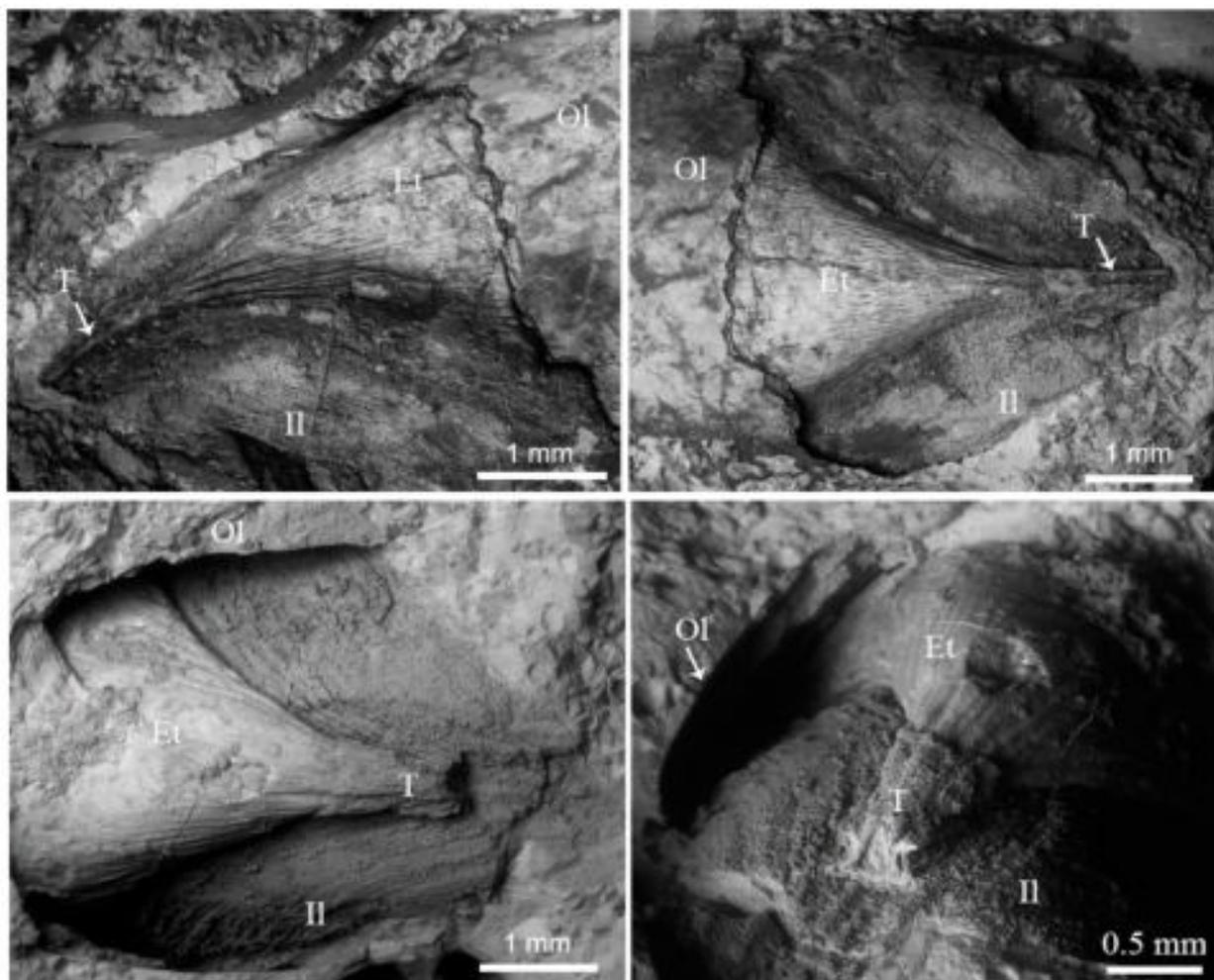


Рис. 49. Трубки в образцах верхней челюсти (Т) из нижнекелловейских отложений у д. Знаменка в Костромской области. СЭМ-снимки автора.

Так как полость, в которой находится трубка, на момент захоронения была замкнута, она, как правило, сохраняется пустой, в то время как сама трубка, особенно в широкой задней части, заполняется осадком. Впрочем, на хорошо сохранившихся образцах видно, что изначально полость вокруг трубки была заполнена ажурной губчатой тканью, расходящейся от продольных ребер трубки. Так как внешние поверхности пластин часто плотно сцепляются с субстратом, такие челюсти обычно раскалываются и обнажают трубку (Рис. 49).

Эти странные клювы из нижнего келловея Знаменки ранее были описаны как верхние и нижние челюсти октопод (Кеурр, Митта, 2013), однако авторы этой работы, скорее всего,

просто не обратили внимание на трубки, так как не только у октопод, но и вообще ни у кого из цефалопод подобное строение челюсти никогда не встречалось.

Проведенное диссертантом внимательное изучение сборов из Знаменки, Унжи и Алатыря-1, а также коллекций Г. Койпа в Баварском государственном музее палеонтологии и геологии Германии (SNSB-BSPG, колл. № SNSB-BSPG 2014 XXI) и коллекция аптихов и верхних челюстей аммонитов, собранной М. Виппихом и хранящаяся в Музее Естественной Истории в Мюнстере (LWL-Museum für Naturkunde, коллекция WMFN P), позволило установить, что на задней части этих странных клювов расположены такие же парные субтреугольные области, образующие очертания галстука-бабочки, как и на передней части внутренних пластин аммонитовых верхних челюстей в области соединения с наружной пластиной (Рис. 50). В некоторых случаях из-за деформации челюстей они просвечивают и на передней части клювов.

Также на некоторых полностью сохранившихся, но сильно сплюснутых челюстях туронских аммонитов из коллекции М. Виппиха в Мюнстере удалось увидеть остатки трубок. Таким образом, удалось установить, что странные «клювы» с трубками являются по сути наружными пластинами (капюшонами) верхней челюсти аптихофорных аммонитов.



*Рис. 50. Слева — область соединения внутренней и наружной пластины в верхней челюсти аммонита *Cashpirites*, напоминающая по форме галстук-бабочку. Справа — такая же по форме область, просвечивающая на наружной поверхности челюстного элемента с центральной трубкой-каналом.*

3.4.2 Функции необычных элементов верхней челюсти.

Трубка, присутствующая внутри наружной пластины верхней челюсти у аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата, по сути является каналом, соединявшим при жизни аммонита обширное пространство между двумя ветвями внутренней пластины верхней челюсти с узким отверстием под острием клюва (Рис. 51). Подобная пустотелая трубка не могла использоваться в качестве ребра жесткости для укрепления клюва, и скорее всего её единственной функцией была доставка яда к телу добычи в момент укуса.

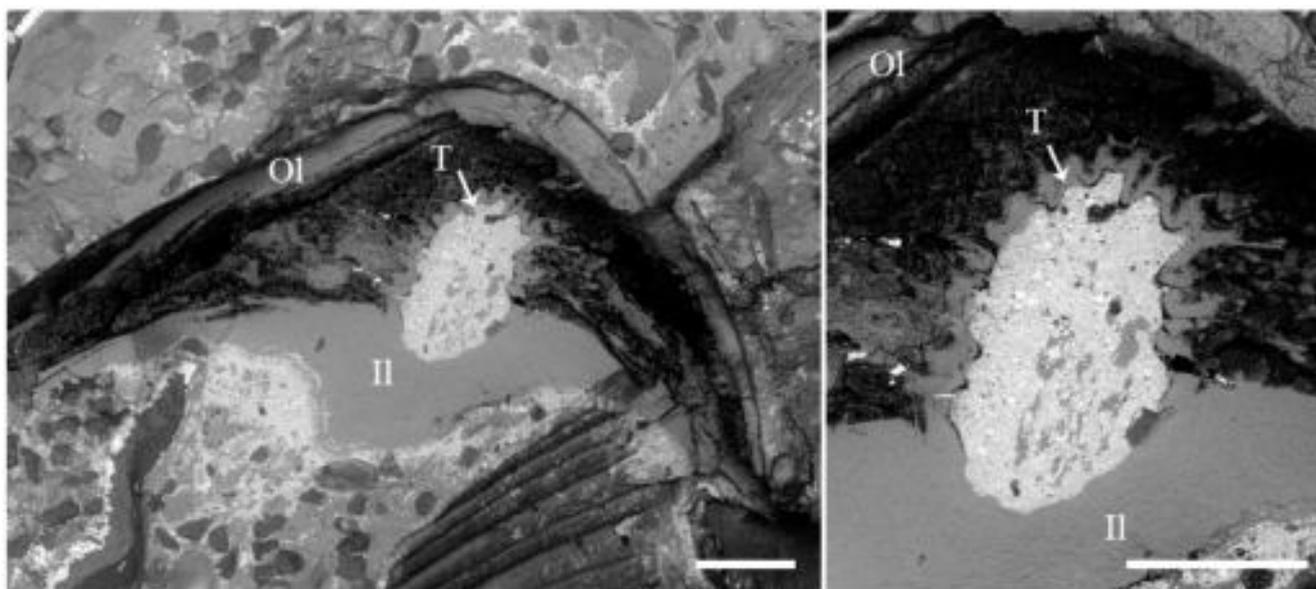


Рис. 51. Поперечный срез верхней челюсти аммонита с проходящей в ней трубкой (Т). Образец найден *in situ* в жилой камере *Rondiceras* в нижнекембрийских отложениях в разрезе Знаменка Костромской области. Масштабные отрезки 0.5 мм. СЭМ-снимки автора.

Яд вполне обычен для современных головоногих, они используют его для охоты, самозащиты и даже для наружного пищеварения. Головоногие применяют разные варианты ядов: цефалотоксин, тетродотоксин, тахикинины и пищеварительные ферменты (Kasugai et al., 2004; Fry et al., 2009; Whitelaw et al., 2020). Самыми известными представителями головоногих с ядовитым укусом являются синекольчатые осьминоги рода *Napalochlaena*, обитающие у побережья Австралии. Их слюна содержит тетродотоксин, которого в одном укусе оказывается достаточно, чтобы за 15 минут убить человека. Конечно, сами синекольчатые осьминоги, длина которых не превышает 12 см, никогда не нападают на человека первыми, а кусают людей лишь в случае самозащиты, когда их ловят и

вытаскивают из воды (Несис, 2005). В обычных ситуациях осьминоги используют яд при охоте, для того чтобы обездвижить добычу. Еще интереснее использует свой яд карликовая каракатица *Idiosepius paradoxus* (Ortmann): содержащиеся в ее слюне токсины и ферменты способны не только убивать жертву, но и растворить мягкие ткани ракообразных прямо внутри их панциря — по сути это пример наружного пищеварения (Kasugai et al., 2004).

Наличие совершенно разных вариантов яда у разных головоногих моллюсков и тот факт, что ядовитые головоногие присутствуют в разных эволюционных линиях колеоидей, говорит о том, что ядовитость неоднократно возникала у разных таксонов цефалопод (Fry et al., 2009). Яд также независимо возникал и в других группах морских животных (Williams, 2010). А значит, в прошлом яд мог появиться и у аммоноидей.

Не вызывает сомнений, что яд, способный как минимум обездвижить или убить, а как максимум и частично подготовить добычу к поеданию, был бы очень удобен для аммонитов, скорость и маневренность которых была ограничена наружной раковиной. Особое значение яд мог иметь для аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата, в котором нижняя челюсть вследствие компромисса между челюстной и защитной функциями не была пригодна для крепкого захвата или для разрывания добычи. О том, что аммониты с аптиховым типом челюсти теоретически могли использовать яд для обездвиживания добычи или даже внешнего пищеварения упоминали Н.Мортон и М.Никсон (Morton, Nixon, 1987). Не исключено, что именно появление яда у аммонитов, наряду с усложнением строения их радулы в ранней юре (Keupp et al., 2016) открыло дорогу для превращения нижней челюсти в многофункциональный инструмент, использовавшийся не только для питания, но и для защиты.

Логично предположить, что крупная ядовитая железа у аммонитов находилась позади капюшона верхней челюсти, между двумя ветвями внутренней пластины. Возможно, редукция верхней (дорсальной) части внутренней пластины у юрских аммонитов как раз и была связана с развитием этой железы. Органическая связка между капюшоном и внутренней пластиной, наверняка бывшая эластичной при жизни моллюска, скорее всего служила для того, чтобы гасить отдачу при ударе верхней челюсти по твердым покровам добычи.

Здесь стоит отметить, что вряд ли аптихофорные аммониты могли охотиться на добычу, обладавшую по-настоящему толстыми и мощными раковинами или панцирями, эту нишу

заняли наутилиды и аммоноидеи с ринхаптиховым типом челюсти. Но даже для того, чтобы пробить эластичный панцирь небольшой креветки или тонкую раковину маленького аммонита, тоже нужно было приложить определенное усилие. При этом плоские передние концы аптихов могли играть роль своеобразной наковальни, в то время как верхняя челюсть играла роль молота (способного после удара еще и впрыснуть яд в жертву).

Наличие канала внутри верхней челюсти, с большой долей вероятности указывающего на использование яда при укусе, опровергает предположения о микрофагии аптихофорных аммонитов и их питании исключительно микропланктоном. Яд мог позволять им обездвиживать и убивать и довольно крупную добычу. Конечно, использующие яд тетродотоксин современные морские стрелки (*Chaetognatha*) являются микрофагами и с помощью своего яда убивают мелкие планктонные организмы, но они и сами имеют очень небольшие размеры и чаще всего используют яд при охоте на добычу соизмеримой с ними длины (Thuesen et al., 1988). Подобным образом могли использовать яд и конодонттофориды, также имевшие небольшие размеры (Szaniawski, 2009). Взрослые аммониты были куда крупнее морских стрелок и при наличии яда наверняка могли охотиться на значительно более крупную добычу.

Важно отметить, что у всех современных головоногих яд находится в слюне и специальных средств для его введения у них нет. Первоначально, скорее всего, не было его и у аммоноидей. Тем не менее, наличие специализированного канала имеет множество плюсов по сравнению с размещением яда в слюне: можно использовать более концентрированный яд, и при этом расходовать его более экономно (что важно для животного, охотящегося часто), а также впрыскивать яд глубже в ткани жертвы, используя мускулатуру, окружающую ядовитую железу. Как именно мог возникнуть канал внутри верхней челюсти у аммонитов пока можно только предполагать. Скорее всего, по аналогии с ядовитыми каналами у других беспозвоночных и позвоночных животных, сначала на внутренней поверхности верхней челюсти образовалась канавка для стекания яда, и затем она превратилась в замкнутый канал (Jackson, 2002, 2007; Zahradnicek et al., 2010; Mitchell et al., 2010). Затем вокруг него образовалось пространство, заполненное губчатой тканью, скорее всего для защиты канала и смягчения ударов при укусах.

3.4.3 Время возникновения канала в верхней челюсти.

На текущий момент самыми древними верхними челюстями аммоноидей, в которых

обнаружена трубка с проходящим внутри нее каналом, являются верхнебатские челюсти, принадлежавшие аммонитам семейства *Kosmoceratidae* (Mitta, Mironenko, 2021). Однако тот факт, что верхние челюсти такого же строения были обнаружены у представителей и *Cardioceratidae* и *Polyptychitidae* (Mironenko, Mitta, 2023) свидетельствует о том, что они уже были у последнего общего предка этих групп аммонитов, жившего в ааленском веке средней юры (см. Page, 2008; Yacobucci, 2015).

Верхние челюсти триасовых аммоноидей имеют вполне типичное для головоногих строение, нет никаких признаков каналов или трубок и в верхних челюстях литоцератин и филлоцератин, разошедшихся с аммонитинами в конце триаса или начале юры, следовательно, яд появился у аммоноидей не раньше ранней юры. Если разделение внутренней пластины верхней челюсти на две боковые ветви и редукция ее дорсальной части связаны с формированием крупной железы, продуцировавшей яд, то время возникновения такой конфигурации внутренней пластины указывает и на время появления яда у аммоноидей. Самые древние челюсти с разветвленной внутренней пластиной описаны у геттангских аммонитов рода *Psiloceras* (Lehmann, 1970), имевших анаптиховый тип челюстного аппарата. Однако наружные пластины верхней челюсти у раннеюрских аммонитов с анаптиховым типом челюстного аппарата часто сохраняются *in situ*, трубки-каналы из них никогда не описывали и косвенно всё это свидетельствует о том, что в ранней юре эти пластины еще имели типичное для головоногих строение.

Таким образом, можно с осторожностью предположить, что способность использовать яд могла появиться у аммонитов в ранней юре, скорее всего уже в геттанге (что нашло отражение в строении внутренней пластины верхней челюсти), но специализированный аппарат для транспортировки и введения яда возник позже: либо одновременно с появлением аптихов в конце плинсбаха, либо чуть позже - в конце тоара-начале аалена.

Глава 4. Ринхаптиховый тип челюстного аппарата

4.1 Общая характеристика челюстного аппарата ринхаптихового типа

Нижние челюсти ринхаптихового типа по сути мало отличаются от анаптихов и от нижних челюстей базального для аммоноидей нормального типа. Они имеют выпуклую наружную пластину, не разделенную на створки, и довольно выраженную, но все же более короткую внутреннюю пластину (Рис. 52). Отличие ринхаптихов от других типов челюстей заключается в том, что в их острие, в области срастания центральных частей внутренней и наружной пластин, располагается известковый элемент - конхоринх. Здесь стоит отметить, что хотя название «ринхаптих» для обозначения нижней челюсти прижилось в научной литературе, его сложно назвать удачным: оно образовано от слов «ринхолит» и «аптих», но ринхолиты присутствуют только в верхней челюсти, а к аптихам этот тип челюстного аппарата прямого отношения не имеет. К сожалению, это может приводить к путанице с пониманием соответствующих терминов.

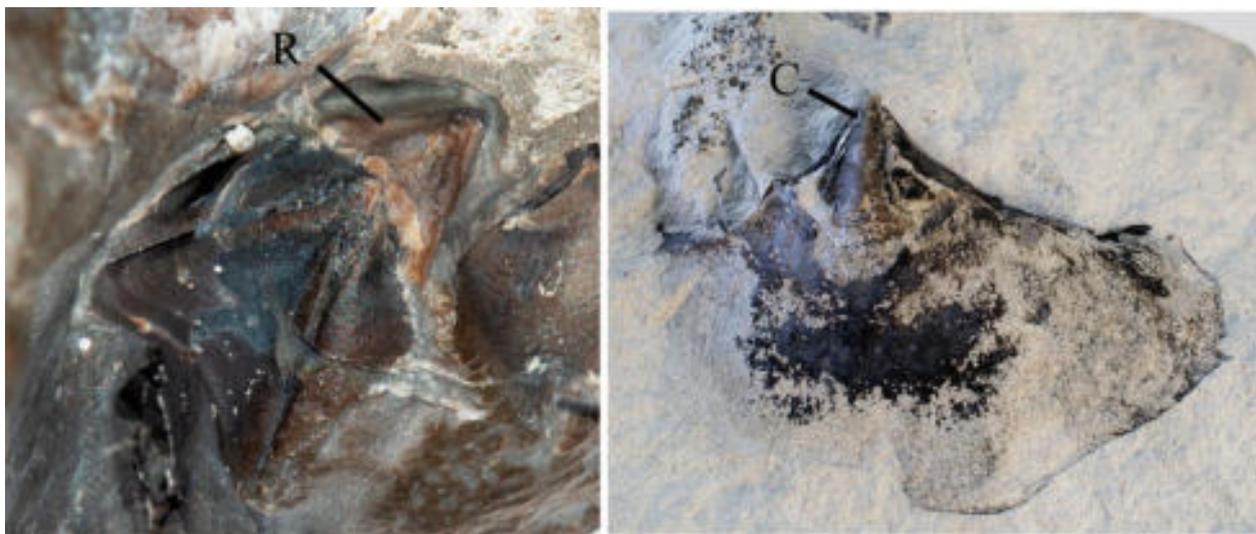


Рис. 52. Челюсти ринхаптихового типа. Слева — верхняя челюсть с ринхолитом (R), справа — нижняя челюсть с конхоринхом (C). Слева находка В.В. Митта, справа — М.А. Рогова.

Конхоринх в нижней челюсти ринхаптихового типа состоит из удлиненной части («рукоятки»), располагающейся вдоль середины внутренней пластины челюсти и короткой передней части («капюшона»), дорсальная поверхность которой может быть покрыта различной скульптурой, состоящей из зубчиков и ребер. Также в челюстях этого типа, как правило, внешняя поверхность нижней челюсти также покрыта более или менее толстым

слоем карбонатного вещества. Было установлено, что у меловых литоцератин этот слой арагонитовый (Tanabe et al., 2012), а у филлоцератин — кальцитовый (Tanabe et al., 2013), что, по-видимому, связано с его независимым возникновением в этих подотрядах аммоноидей.

Практически аналогичное строение имеют и нижние челюсти современных наutilus — *Nautilus* и *Allonautilus* (Рис. 53). В их передней части тоже располагается кальцитовый конхоринх, хотя и имеющий у наutilus несколько иное строение. Внешний слой, покрывающий, как правило, лишь переднюю половину нижней челюсти, у наutilus кальцитовый.

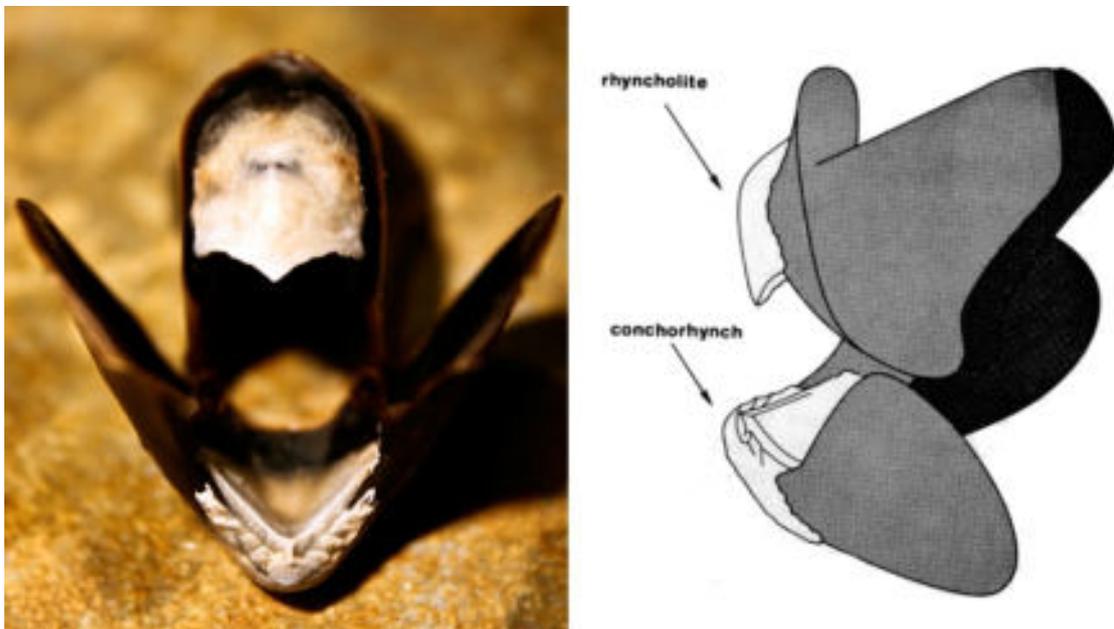


Рис. 53. Челюсти современных *Nautilus* с ринхолитом в верхней челюсти и конхоринхом в нижней.

Верхняя челюсть аммоноидей ринхаптихового типа до сих пор была изучена значительно хуже нижней. Достоверно было известно лишь несколько находок верхних челюстей этого типа, принадлежащих филлоцератинам, описанные же в качестве верхних челюстей находки, ассоциированные с литоцератинами, впоследствии были интерпретированы как деформированные нижние челюсти (Tanabe, Landman, 2002; Tanabe et al., 2015). Несколько верхних челюстей неясной таксономической принадлежности также были изображены Тиллем (Till, 1906: taf.IV, figs.20-23).

Как и у всех головоногих, верхняя челюсть ринхаптихового типа состояла из наружной и внутренней органических пластин, однако, неизвестно, были ли внутренняя пластина сплошной, как в челюстях нормального типа, или ее задняя часть разделялась на две боковые ветви, как в челюстях анаптихового и аптихового типов. Известно, что в передней части верхней челюсти, как и в нижней, имелся заостренный кальцитовый элемент. По аналогии с такими же кальцитовыми элементами верхней челюсти современных наутилид, он называется ринхолитом. Ринхолиты и у наутилид и у аммоноидей более массивные, чем конхоринхи, и в ископаемом состоянии в качестве изолированных находок встречаются значительно чаще последних.

4.2 Стратиграфическое и систематическое распространение челюстей ринхаптихового типа

Ранее целые челюсти ринхаптихового типа были известны только из верхнего мела Хоккайдо и Сахалина (Kanie et al. 1978; Lehmann et al., 1980; Tanabe et al., 1980, 2015; Kanie 1982; Tanabe, Landman, 2002), но недавно они были описаны из нижнего мела Крыма (Mironenko, Rogov, 2018) и средней юры Северного Кавказа (Mironenko, Gulyaev, 2018; Митта, Мироненко, 2024). Однако из более древних отложений (начиная со среднего триаса) известны изолированные находки кальцитовых элементов — ринхолитов и конхоринхов. Поскольку очень похожие элементы присутствуют в челюстях наутилид, вопрос о принадлежности тех или иных ринхолитов и конхоринхов аммоноидеям или наутилидам является предметом длительных дискуссий. Хотя полной ясности в данном вопросе пока нет, по наиболее распространенным современным представлениям древнейшие ринхолиты, принадлежавшие аммоноидеям появляются в плинсбахке, а все триасовые формы принадлежат наутилидам (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Schmitt-Riegraf 1995; Klug, 2001). Высказывалось предположение о принадлежности ринхолитов аммоноидеям отряда Ceratitida (Schmidt-Effing, 1972), однако вскоре оно было опровергнуто (Mundlos, 1973). Таким образом, представляется наиболее вероятным, что впервые ринхолиты возникли в среднем триасе у наутилид, а у аммоноидей ринхаптиховый тип челюстного аппарата впервые возник в ранней юре, в плинсбахском веке.

Ринхаптихи были характерны для аммонитов двух подотрядов: *Phylloceratina* и *Lytoceratina* (Tanabe et al., 2015). Они возникли независимо в этих эволюционных линиях (Mironenko, Gulyaev, 2018), однако кому именно принадлежат самые древние (нижнеюрские)

аммоноидные ринхолиты пока достоверно неизвестно. Данные о возможном распространении ринхаптихов у аммонитин (Kulicki et al., 1988; Догужаева, Мутвей, 1990; Doguzhaeva, Mutvei, 1993) в настоящее время признаны ошибочными (Tanabe et al., 2015; Rogov, Mironenko, 2016). Исчез ринхаптиховый тип челюсти при вымирании аммоноидей на рубеже мела и палеогена.

4.3 Различия в строении ринхолитов и конхоринхов аммоноидей и наутилид

Кальцитовые элементы челюстей ринхаптихового типа (ринхолиты и в меньшей степени конхоринхи) сохраняются в ископаемом состоянии значительно лучше, чем сами челюсти, состоявшие из органического вещества (хитина). Поскольку принадлежность абсолютного большинства этих изолированных находок является предметом споров, для их классификации, как и для аптихов, используются паратаксоны. Число паратаксонов, признаваемых разными авторами, варьирует в диапазоне от полудюжины до нескольких десятков. Наиболее широко признаются такие паратаксоны ринхолитов как *Akidocheilus* Till, *Gonatocheilus* Till, *Hadrocheilus* Till, *Leptocheilus* Till, *Mesocheilus* Till, *Palaeoteuthis* d'Orbigny, *Rhyncolites* Faure-Biguet и *Rhynchoteuthis* d'Orbigny, а также конхоринхи *Conchorhynchus* Blainville и *Tillicheilus* Shimansky (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Комаров 2008а, 2021; Košťák et al., 2010; Riegraf, Moosleitner, 2010; Weaver et al., 2012; Souquet et al. 2024). Древнейшие достоверные находки ископаемых ринхолитов (относящиеся к формальному роду *Rhyncolites*) известны из отложений анизийского века среднего триаса (Saunders et al., 1978; Klug, 2001; Riegraf, Moosleitner, 2010). В некоторых источниках упоминались и более древние единичные находки, в том числе палеозойские, но современными исследованиями они не подтверждаются (Yochelson, 1971).

Сложным вопросом, который палеонтологи пытались решить на протяжении всего XX века, является установление связи паратаксонов ринхолитов и конхоринхов (Рис. 54) с теми или иными группами цефалопод. Так как среди современных головоногих моллюсков ринхолитами и конхоринхами обладают только наутилиды (*Nautilus* и *Allonautilus*), в течение долгого времени только ископаемые представители этого отряда считались обладателями древних ринхолитов. Однако разнообразие ископаемых ринхолитов и заметные отличия их формы от таковой у современных наутилусов приводили к появлению гипотез, согласно которым эти кальцитовые элементы были распространены у древних головоногих шире, чем в настоящее время. Однако в качестве потенциальных обладателей ринхолитов и

конхоринхов обычно назывались внутрираковинные головоногие — колеоидеи (Bellardi, 1873; Till, 1906, 1907).

В.Н. Шиманский в 1949 году был, по-видимому, первым, кто выдвинул предположение, что некоторые ископаемые ринхолиты принадлежали аммоноидеям (Шиманский, 1949). Однако на тот момент он не сумел найти никаких подтверждений этой версии. После того как на рубеже 70-х и 80-х годов XX века челюсти с ринхолитами и конхоринхами *in situ* были обнаружены у аммоноидей подотрядов *Lytocerotina* и *Phyllocerotina* (Lehmann et al., 1980; Tanabe et al., 1980; Kanie, 1982) дискуссия о принадлежности изолированных кальцитовых элементов разгорелась с новой силой.

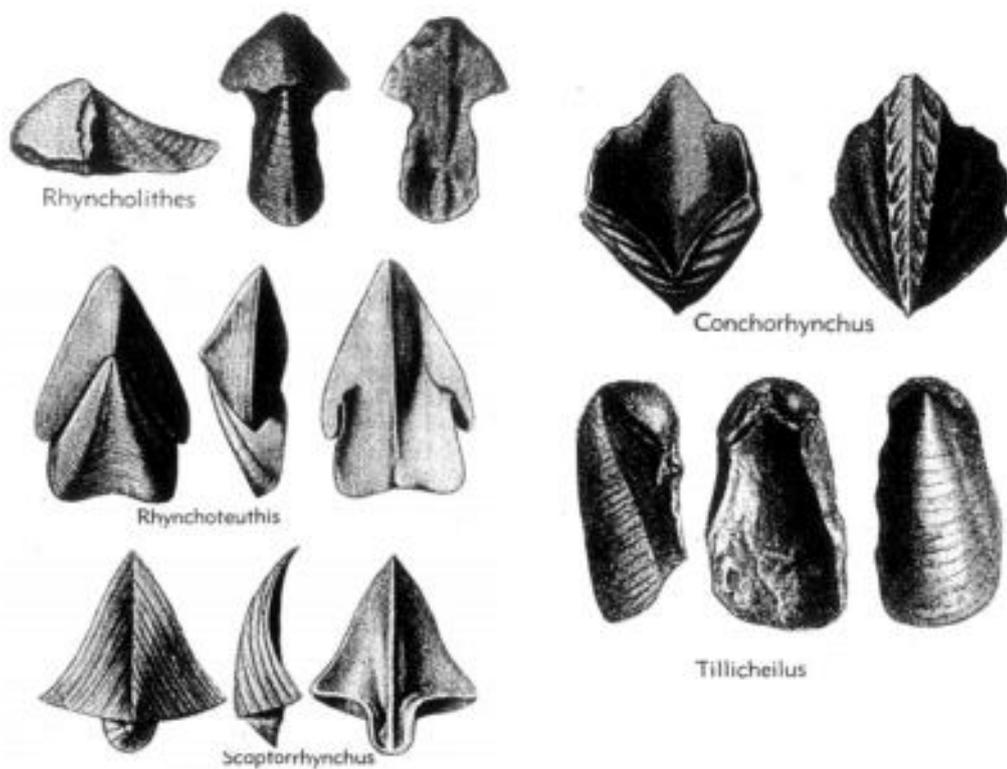


Рис. 54. Ринхолиты (слева) и конхоринхи (справа). Рисунки из Teichert et al, 1964.

К сожалению, авторы первых находок челюстей ринхаптихового типа не уделили внимания подробному описанию строения их ринхолитов и конхоринхов. Объяснить это можно не только малыми размерами и посредственной сохранностью находок, но и тем, что большинство обнаруженных ими челюстей были нижними и содержали конхоринхи, в то время как в изолированном состоянии конхоринхи встречаются очень редко и изучены

плохо, находки изолированных ринхолитов на порядок, а то и два, превышают их по численности.

Однако после того, как в начале 80х годов стало ясно, что предвидение В.Н. Шиманского оказалось верным и что часть ринхолитов действительно должна была принадлежать аммоноидеям, исследователи стали искать их среди описанной к этому моменту массы паратаксонов этих окаменелостей. Как уже говорилось выше, на сегодняшний день самые древние достоверные находки ринхолитов известны из анизийского века среднего триаса (Saunders et al., 1978; Klug, 2001; Riegraf, Moosleitner, 2010). Все триасовые ринхолиты относятся к формальному роду *Rhyncolites* и очень похожи на ринхолиты современных наutilusид (Шиманский, 1985; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Klug, 2001; Riegraf, Moosleitner, 2010). Кроме того, часть таких находок обнаружены *in situ* в жилых камерах триасовых наutilusид (Klug, 2001). Ринхолитам рода *Rhyncolites* соответствуют конхоринхи формального рода *Conchorhynchus*, также очень похожие на конхоринхи современных наutilusов и на образцы, встреченные *in situ* в жилых камерах наutilusид в триасовых отложениях.

Многочисленные находки таких ринхолитов и конхоринхов известны и из кайнозойских отложений (Teichert, Stanley, 1975; Pascaud, 2010; Weaver et al. 2012). Следовательно, ринхолиты *Rhyncolites* и конхоринхи *Conchorhynchus* принадлежали наutilusидам. Никаких других типов ринхолитов и конхоринхов в триасе пока не найдено, поэтому принадлежность всех кальцитовых элементов триасового возраста представителям отряда Nautilida в настоящее время не вызывает особых сомнений (Saunders et al. 1978; Шиманский, 1985; Riegraf, Moosleitner, 2010).

Однако начиная с первой половины плинсбаха в юрских отложениях Евразии появляются ринхолиты формального рода *Hadrocheilus*, заметно отличающиеся от *Rhyncolites* крупным капюшоном и рукояткой с уплощенной либо вогнутой дорсальной стороной (Шиманский, 1985; Комаров, 2008а, 2021). Эти массивные ринхолиты, подразделяющиеся на несколько подродов, в нижнеюрских отложениях относительно редки, однако, они становятся массовыми находками в нижнем мелу Западной Европы и Крыма (Комаров, 2008а; 2021). Правда, некоторые европейские исследователи считают *Hadrocheilus* младшим синонимом другого формального рода — *Rhynchoteuthis*, в который также входят и другие типы юрских ринхолитов (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995), и из-за разного понимания объема этих паратаксонов в отечественной и зарубежной литературе возникает путаница. Тем не менее, относительно нижней юры мнения всех исследователей сходны:

наряду с перешедшими из триаса наутилидными *Rhyncholites*, в раннеюрское время появился только один новый тип ринхолитов, именуемый разными авторами либо *Hadrocheilus* (Шиманский, 1973, 1985, 1986) либо *Rhynchoteuthis* (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995). В настоящее время этот возникший в плинсбахе вариант ринхолитов большинством исследователей рассматривается как аммоноидный, из-за его отличия от современных и триасовых *Rhyncholithes* и из-за того, что последние его представители известны из верхов маастрихта (Riegraf, Luterbacher, 1989; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995).

В ааленском и байосском веках средней юры появились ринхолиты совершенно нового типа: очень изящные, чаще всего небольшие, отличающиеся крупным размером капюшона относительно рукоятки, наличием широкой продольной борозды на дорсальной стороне рукоятки и продольного гребня на брюшной стороне капюшона (Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995). Их относят к формальным родам *Leptocheilus*, *Acidocheilus*, *Mesocheilus*, *Gonatocheilus* и *Palaeoteuthis* (Septfontaine, 1970; Riegraf, Moosleitner, 2010; Комаров, 2008а, 2021; Мироненко, Комаров, 2019; Souquet et al. 2024). Их заметные внешние отличия от типичных ринхолитов современных и триасовых наутилид, стратиграфическое распространение (самые молодые находки известны из верхов маастрихта) и встречаемость совместно с раковинами аммоноидей позволили предположить, что подобные ринхолиты принадлежали аммоноидеям (Шиманский, 1985; Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Riegraf, Moosleitner, 2010). Наиболее массовыми они стали в оксфорде и кимеридже Европы (Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Riegraf, Moosleitner, 2010). В Крыму до самого недавнего времени они в этом интервале не встречались, но недавно были найдены и описаны (Мироненко, Комаров, 2019). Редкость их находок в этом регионе, скорее всего, связана с недостаточной изученностью оксфордских и кимериджских отложений Крыма и с малыми размерами этих ринхолитов. Часть этих паратаксонов отождествляется с *Rhynchoteuthis*, что делает их «родственниками» или даже потомками возникших в плинсбахе *Hadrocheilus* (Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Riegraf, Moosleitner, 2010), однако, данная точка зрения не может считаться общепринятой (Шиманский, 1985; Комаров, 2008а; 2021; Мироненко, Комаров, 2019). Тем не менее сходства между ними больше, чем между каждым из этих родов и ринхолитами наутилид. Некоторые исследователи до сих пор интерпретируют все ринхолиты как наутилидные (Souquet et al. 2024), однако приводимые ими доказательства ограничиваются ссылками на отсутствие детального изображения ринхолитов в челюстях ринхаптихового типа и ошибочными указаниями на отсутствие находок ринхаптихов в юре, в то время как

проведенный ими же самими морфометрический анализ (Рис. 55) показывает четкое разделение несомненно наутилидных (современных и возникших в триасе) и появившихся в юре ринхолитов на две отдельные группы (Souquet et. al. 2024:fig.8).

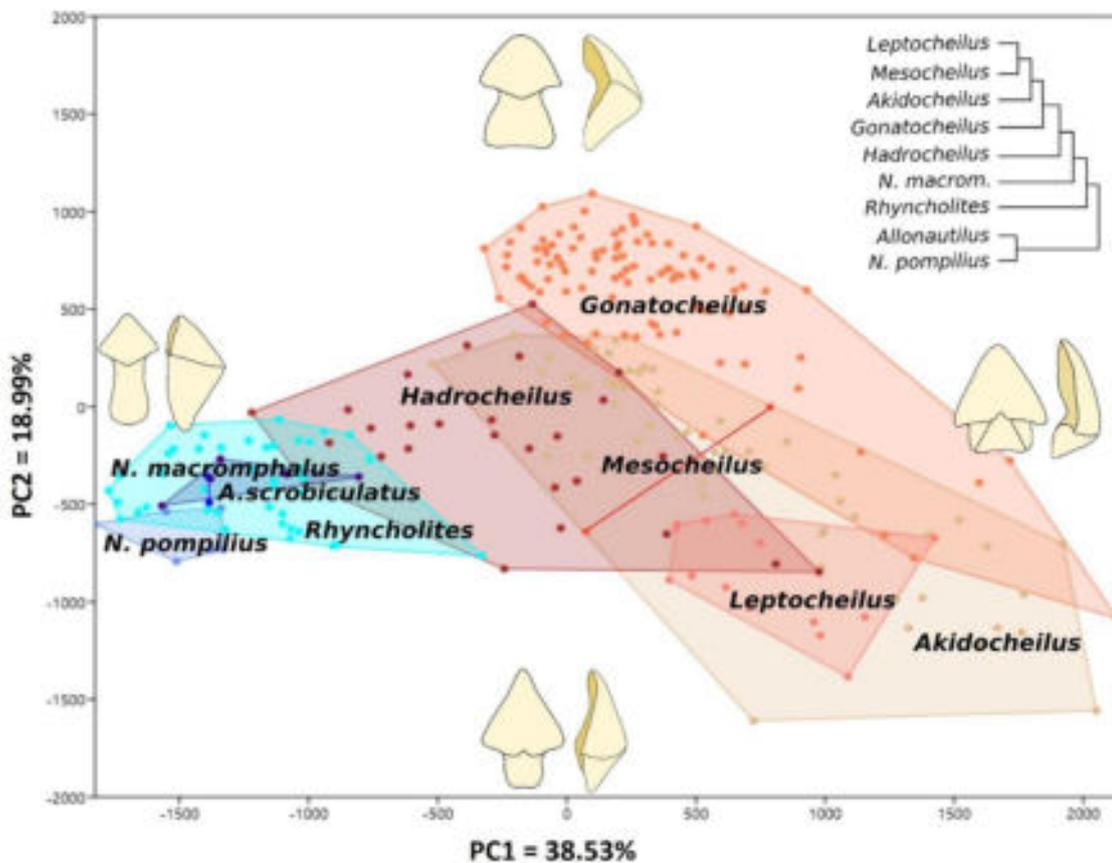


Рис. 55. Морфометрический анализ ринхолитов, показывающий, что они распадаются на две отдельные морфологические группы. Схема из Souquet et. al. 2024.

После средней юры новые паратаксоны ринхолитов родового уровня больше не появлялись, хотя возникло несколько малочисленных подродов и множество формальных видов (Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Riegraf, Moosleitner, 2010; Комаров, 2008а, 2021; Мироненко, Комаров, 2019).

С конхоринхами (кальцитовыми элементами нижней челюсти) ситуация немного иная. Из нижнемеловых отложения описаны самые древние известные на сегодняшний день находки нового типа конхоринхов, которые относятся не к существовавшему с триаса роду *Conchorhynchus*, а к другому формальному роду - *Tillicheilus* (Till, 1906, Шиманский, 1947). Эти конхоринхи несомненно принадлежали аммоноидеям, об этом говорят не только их

стратиграфическое распространение а также внешнее отличие от наутилидных конхоринхов, но и принципиальные отличия в строении (Riegraf, Schmitt-Riegraf, 1995; Riegraf, Moosleitner, 2010; Мироненко, 2018; Mironenko et al., 2022). Хотя самые древние тиллихейлюсы до сих пор были найдены только в отложениях нижнего мела, не вызывает сомнения их существование и в средней и поздней юре, так как базовая часть (рукоятка) среднеюрских конхоринхов, найденных *in situ* в челюстях ринхаптихового типа (Мироненко и др., 2018; Mironenko, Gulyaev, 2018) неотличима от таковой у нижнемеловых тиллихейлюсов (Мироненко и др., 2018; Mironenko, Rogov, 2018; Мироненко, 2018). Отсутствие же изолированных находок конхоринхов *Tillicheilus* в юрских отложениях, несомненно связано с малыми размерами и хрупкостью этих челюстных элементов. Стратиграфическое распространение и возможная принадлежность ринхолитов и конхоринхов представлены на следующей таблице:

Таблица 2. Стратиграфическое распространение паратаксонов ринхолитов и конхоринхов.

| Таксон | Время существования | Принадлежность |
|-----------------------|------------------------|----------------|
| Ринхолиты | | |
| <i>Akidocheilus</i> | Аален — апт (?) | Аммоноидеи |
| <i>Gonatocheilus</i> | Байос — апт (?) | Аммоноидеи |
| <i>Hadrocheilus</i> | Плинсбах - маастрихт | Аммоноидеи |
| <i>Leptocheilus</i> | Байос — ? | Аммоноидеи |
| <i>Mesocheilus</i> | Аален — ? | Аммоноидеи |
| <i>Palaeoteuthis</i> | Байос — апт (?) | Аммоноидеи |
| <i>Rhyncolites</i> | Анизий - современность | Наутилиды |
| <i>Rhynchoteuthis</i> | Плинсбах - маастрихт | Аммоноидеи |
| <i>Scaptorhynchus</i> | Миоцен - ? | Наутилиды |
| <i>Acutobeccus</i> | Эоцен - ? | Наутилиды |
| Конхоринхи | | |
| <i>Conchorhynchus</i> | Анизий - современность | Наутилиды |

| | | |
|---------------------|---------------------------|------------|
| <i>Tillicheilus</i> | Байос (?) - маастрихт (?) | Аммоноидеи |
|---------------------|---------------------------|------------|

К сожалению, время исчезновения тех или иных типов ринхолитов до сих пор изучено крайне слабо. Во многих источниках указывается, что почти все они исчезли к концу раннего мела (Teichert et al, 1964; Шиманский, 1985; Souquet et al. 2024), однако, это противоречит данным по распространению ринхаптихов в позднем мелу (Tanabe et al. 2015).

Также стоит отметить, что в течение долгого времени приведенное в данной таблице разделение ринхолитов из отложений юры и мела (то есть эпох, когда сосуществовали наутилиды и аммоноидеи с ринхаптиховым типом челюсти) на наутилидные и аммоноидные базировалось не на строгих общепризнанных критериях, а на внешнем сходстве или несходстве этих образцов с триасовыми или кайнозойскими *Rhyncholites*. Однако недавно автором был предложен признак, позволяющий надежно различать ринхолиты наутилид и аммоноидей (Mironenko, Mitta, in press). Дело в том, что верхние челюсти аммоноидей отличаются от верхних челюстей остальных головоногих формой внутренней пластины верхней челюсти. У наутилид и колеоидей дорсальная сторона внутренней пластины выпуклая и округлая. У аммоноидей же, начиная еще с палеозойского нормального типа челюстного аппарата центральная часть внутренней пластины вогнутая (Tanabe et al. 2015).



Рис. 56. Внутренние пластины верхней челюсти с треугольной центральной частью. Слева рисунок из Meek, Hayden, 1864, в центре — из Lehmann, 1978, справа — фото из Mitta, Bogomolov 2014.

В челюстях анаптихового, аптихового и, возможно, ринхаптихового типов задняя и центральная часть внутренней пластины укорачивается относительно ее латеральных сторон, но оставшийся передний участок также имеет вогнутую либо плоскую форму (Рис. 56). То же самое различие видно и на рукоятке ринхолитов: наутилидные *Rhyncholites* имеют округло-выпуклую дорсальную сторону рукоятки, в то время как ринхолиты, возникшие в

ранней и средней юре всегда имеют более или менее выраженную дорсальную борозду (median furrow), ограниченную с двух сторон латеральными гребнями. Эта форма идеально совпадает с формой внутренней пластины верхней челюсти, уникальной для аммоноидей. Следовательно, все ринхолиты с уплощенной или вогнутой дорсальной частью рукоятки принадлежали аммоноидеям (Рис. 57).



Рис. 57. Различия в форме рукоятки аммоноидных и наутилидных ринхолитов. Слева — *Gonatocheilus* с треугольной дорсальной частью рукоятки (аммоноидный ринхолит), справа — *Rhyncholites* с округло-выпуклой дорсальной частью рукоятки (наутилидный ринхолит).

Фото из Souquet et al. 2024 с изменениями.

Этот вывод подтверждается и изучением двух родов ринхолитов, описанных из кайнозойских отложений: *Scaptorhynchus* Bellardi и *Acutobeccus* Teichert et Spinosa (Bellardi 1873; Till, 1906, 1907; Teichert et al., 1964; Teichert, Spinosa 1971). *Scaptorhynchus* был описан еще в 19 веке из миоцена Италии (Bellardi, 1873) по единственному слегка растворенному экземпляру, *Acutobeccus* — в 1971 году, также по единственному и очень сильно эродированному экземпляру из верхнего эоцена США (Teichert, Spinosa, 1971). Так как ни в миоценовую, ни в эоценовую эпоху аммоноидеи уже не существовали, большинство исследователей признают эти ринхолиты наутилидными просто в силу их возраста (Till, 1906, 1907; Шиманский, 1985; Riegraf, Moosleitner, 2010). Но оба этих ринхолита совершенно не похожи на наутилидные *Rhyncholites*, они ближе к «изящным» морфотипам, появившимся в начале средней юры и в настоящее время считающимися принадлежащими аммоноидеям

(Riegraf, Moosleitner, 2010). При этом единственный экземпляр *Scaptorrynychus* похож на некоторые варианты нижнемеловых *Akidocheilus* (см. Комаров, 2021), а *Acutobeccus* очень напоминает юрские *Leptocheilus* (см. Geysant, Geyer, 1972). Поскольку оба паратаксона до сих пор известны по единственным экземплярам, можно даже предположить, что голотипы *Acutobeccus* и *Scaptorrynychus* были переотложены из более древних отложений, либо имела место ошибка с определением их возраста. Однако в распоряжении автора имеются фотографии пяти неописанных экземпляров *Acutobeccus* из эоцена США, предоставленные А. Кломпмэйкером, на которых хорошо видно, что дорсальная сторона редуцированных рукояток этих ринхолитов имеет выпуклую форму, что характерно для ринхолитов наutilus, а не аммоноидей. На голотипе *Scaptorrynychus* также не видно дорсальной депрессии на рукоятке (Teichert et al., 1964). Сходство же капюшонов *Acutobeccus* и *Scaptorrynychus* с капюшоном юрских аммоноидных ринхолитов несомненно вызвано конвергенцией, то есть сходным типом питания обладателей этих ринхолитов.



Рис. 58. Хорошо сохранившийся экземпляр *Tillicheilus* с рукояткой, капюшоном и фрагментом хитиновой челюсти между ними из титон-бериасских отложений Крыма.

Масштабный отрезок 1 мм. Фото из Mironenko, Rogov, 2018.

Ситуация с ископаемыми конхоринхами — кальцитовыми элементами нижней челюсти, до самого недавнего времени была примерно такой же, как и с ринхолитами: конхоринхи

формального рода *Conchorhynchus*, известные начиная с триаса и встречающиеся в кайнозойских отложениях, считались наутилоидными, а конхоринхи *Tillicheilus*, известные только из отложений мелового возраста — аммоноидными (Riegraf, Moosleitner, 2010). Но отнесение тиллихейлюсов к аммоноидеям было обосновано лишь отличием их формы от таковой у *Conchorhynchus*, а некоторые исследователи и вовсе рассматривали *Tillicheilus* как род ринхолитов (Teichert et al., 1964; Шиманский, 1985; Комаров, 2005, 2008a). Однако обнаружение ринхаптихов хорошей сохранности с конхоринхами *in situ* в сеноманских отложениях Крыма, а также отдельных *Tillicheilus* в пограничных титон-берриасских отложениях этого же региона позволили диссертанту детально изучить их строение (Рис. 58). Было подтверждено, что *Tillicheilus* действительно являются конхоринхами и именно они входят в состав нижних челюстей ринхаптихового типа аммоноидей (Mironenko, Rogov, 2018; Mironenko et al., 2018; Мироненко, 2018).



Рис. 59. Необычный наутилоидный конхоринх из верхнего маастрихта Нидерландов.

Масштабный отрезок 5 мм. Фото из Mironenko et al., 2022

Чуть позже диссертантом в соавторстве с Дж.Яхтом и Е.А.Яхт-Языковой был изучен необычный конхоринх из маастрихта Нидерландов (Рис. 59), принадлежность которого к наутилидам или аммоноидеям на протяжении многих лет оставалась неопределенной (см.

Van der Tuuk, Jagt, 1999). Для того, чтобы выяснить природу этого необычного конхоринха, отличающегося длинной и узкой формой и заостренным передним концом, был разработан набор признаков, характеризующих конхоринхи, и выявлены те из них, которые позволяют различать конхоринхи наutilus и аммоноидей (Mironenko et al., 2022). Так, было показано, что ширина конхоринха не является пригодным признаком для определения его принадлежности, а наличие шевронообразного узора на вентральной стороне однозначно указывает на принадлежность наutilus, но его отсутствие ни о чем не говорит, так как даже у некоторых современных конхоринхов наutilus он отсутствует. Самыми важными критериями оказались ширина гребня на вентральной стороне конхоринха в его передней части (он всегда широкий у аммоноидей и узкий у наutilus) и характер соединения капюшона и рукоятки конхоринха: у наutilus они слиты в единую структуру, а у аммоноидей соединены слабо и после смерти моллюска могут распадаться (Mironenko et al., 2022).



Рис. 60. Экземпляры Tillicheilus с сохранившимся капюшоном (слева) и без него (справа). На левом фото заметна разница в цвете между капюшоном и рукояткой, характерная для конхоринхов аммоноидей. Берриас, Феодосия, Крым. Фото из Mironenko, Rogov, 2018.

Различия в строении капюшона и рукоятки у принадлежавших аммоноидеям *Tillicheilus* видны даже невооруженным глазом и заключаются в разнице в цвете (например Mironenko,

Rogov, 2018:fig.7; Рис. 60 здесь), а у наутилидных *Conchorhynchus* различия можно заметить только на шлифованных срезах (Müller, 1963:abb.11). Стоит отметить, что именно из-за такого необычного строения часть образцов *Tillicheilus* состоит только из заостренной рукоятки и не имеют капюшона (Комаров, 2005, 2008а; Mironenko, Rogov, 2018), который отделился еще до захоронения челюсти в донном осадке. Сама необычная челюсть из маастрихта Нидерландов по совокупности всех этих признаков оказалась наутилидной, и это говорит о большем разнообразии вариантов конхоринхов (а следовательно и ринхолитов) у ископаемых наутилид по сравнению с современными наутилусами.

4.4 Микроструктура ринхолитов и продолжительность роста челюстей ринхаптихового типа

Наличие в челюстях ринхаптихового типа массивных кальцитовых образований, хорошо сохраняющихся в палеонтологической летописи, предоставляет потенциальную возможность установить продолжительность жизни или, по крайней мере, роста обладателей этих челюстей. Подобно рострам белемнитов или статолитам колеоидей (Hoffmann, Stevens, 2020; Saunders, 2022) ринхолиты и конхоринхи головоногих, по мере роста их обладателя, нарастают слой за слоем (Рис. 61), слои эти с некоторой периодичностью формируются в задней и боковых частях данных кальцитовых элементов (Комаров, 2008б; Кузьменко, Комаров, 2008). В свою очередь, продолжительность роста ринхолитов и конхоринхов может пролить свет на принадлежность этих образований представителям аммоноидей или наутилид, так как ход онтогенеза и продолжительно роста в этих группах головоногих несомненно различались.

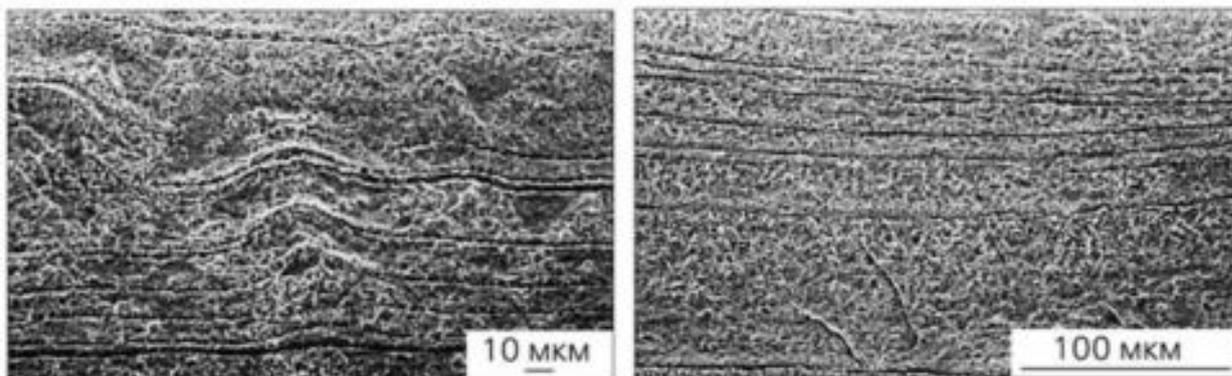


Рис. 61. Слоистое строение ринхолитов *Hadrocheilus*. СЭМ-снимки из Комаров, 2008б.

В.Н. Комаров изучил микроструктуру нескольких экземпляров ринхолитов родов

Hadrocheilus и *Akidocheilus* (подрод *Planecapula* Shimansky), найденных в нижнемеловых отложениях Крыма (Комаров, 2008б; Кузьменко, Комаров, 2008). Это исследование показало, что каждый ринхолит состоит из множества очень тонких (от нескольких мкм до нескольких десятков мкм) слоев кальцита, причем слои мелкокристаллического и скрытокристаллического кальцита попарно чередуются. Самые тонкие слои были названы слоями третьего порядка. Два соседних слоя, всегда различающиеся по структуре (мелкокристаллический и скрытокристаллический), образуют слой второго порядка. Серии таких парных слоев (в среднем по 15 пар слоев) образуют слои первого порядка, их в исследованных ринхолитах оказалось от 17 до 21 (Комаров, 2008б; Кузьменко, Комаров, 2008). Авторы предположили, что слои третьего порядка формировались в течение полусуток, соответственно каждая пара таких слоев соответствует суточному росту ринхолита, а разница в микроструктуре слоев связана с изменением суточной активности моллюсков и их вертикальными миграциями в толще воды. Соответственно, продолжительность формирования этих ринхолитов была относительно небольшой: «изящные» ринхолиты *Akidocheilus* формировались за 4,5—5,5 месяцев, а более мощные *Hadrocheilus* за 7,2—10,2 месяца. В исследовании использовались ринхолиты среднего, а не максимального размера и экстраполяция полученных данных на самые крупные ринхолиты дала продолжительность их формирования, приблизительно равную 1,3—2,5 года.

Исследования скорости роста современных наутилусов показывают, что эти головоногие растут очень медленно, и достигают своего максимального размера и половой зрелости по разным данным только к 10 или даже 16 годам (Несис, 2005). С соответствующей скоростью растут и их челюсти. Хотя продолжительность роста аммоноидей оценить сложнее, практически все исследования, посвященные этому вопросу и базирующиеся на потенциальной скорости формирования перегородок фрагмокона, линиях нарастания на раковине и на внутренней стороне кальцитовой пластины аптихов (см. Hewitt et al., 1993), дают оценки порядка 1-7 лет, в основном от двух до трех лет (Doguzhaeva, 1982; Bucher et al., 1996). Даже если авторы исследования ринхолитов ошиблись с оценкой времени формирования самых тонких слоев и каждый из них отвечает не полусуточному, а суточному циклу роста, все равно общее время формирование каждого ринхолита оказывается равным 1-3 годам. Хотя сами исследователи на тот момент полагали, что изученные ими ринхолиты принадлежали наутилидам, быстрая скорость роста и его относительно небольшая длительность являются очень сильным аргументом в пользу

принадлежности данных ринхолитов аммоноидеям.

Правда, нельзя исключать возможность того, что скорость роста современных наутилид лимитируется средой, в которой они живут в современных морях: бедной пищей и кислородом и отличающейся пониженной температурой. В теплых морях на окраине Тетис в раннем мелу они могли развиваться гораздо быстрее. Чтобы проверить эти предположения, необходимо изучить также и ринхолиты, принадлежность которых к наутилидам не вызывает сомнений, и ископаемые, и современные (которые позволят провести своего рода «калибровку» данного метода), но пока это остается делом будущего.

4.5 Эволюция челюстей ринхаптихового типа

Ринхаптиховый тип челюстного аппарата, открытый последним из всех известных на сегодняшний день основных вариантов челюстей аммоноидей (Kanie et al., 1978; Lehmann et al., 1980; Tanabe et al., 1980; Kanie, 1982), до сих пор остается и самым загадочным в плане понимания его эволюции. Находки ринхаптихов у верхнемеловых литоцератин *Gaudryceras* и *Tetragonites*, а также филлоцератин *Hypophylloceras*, *Phyllopachyceras* и *Neophylloceras* (Tanabe, Landman, 2002; Tanabe et al., 2013, 2015) позволяют предполагать, что в позднем мелу все представители *Lytoceratina* и *Phylloceratina* характеризовались этим типом челюстного аппарата.

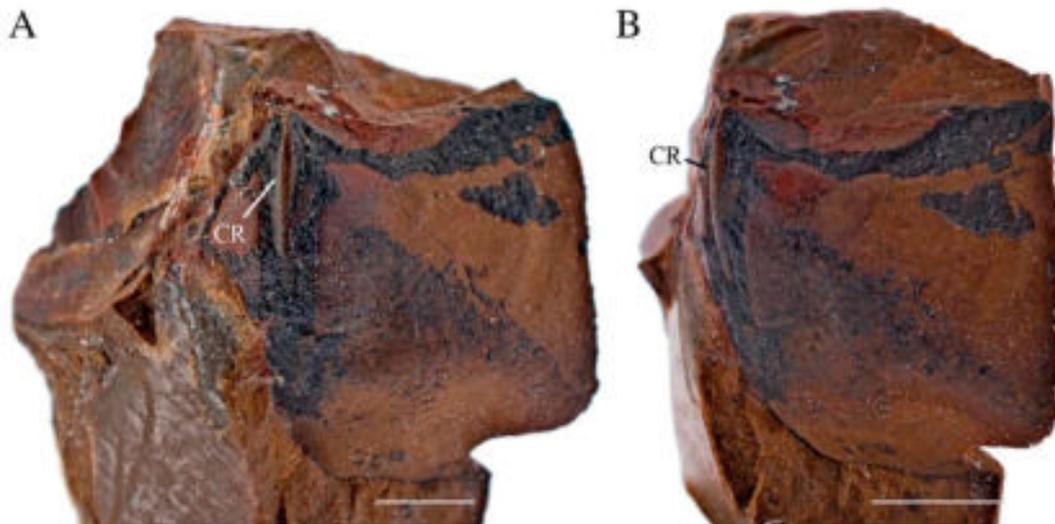


Рис. 62. Нижняя челюсть ринхаптихового типа с конхоринхом (CR) из пограничных отложений байоса-бата Горного Дагестана. Длина масштабных отрезков 2,5 мм. Фото из Mironenko, Gulyaev, 2018

В средней юре ситуация явно была сложнее. В пограничных отложениях байоса-бата Горного Дагестана были найдены нижние челюсти ринахптихового типа (Рис. 62), принадлежавшие филлоцератам *Adabofoloceras* и *Calliphylloceras* и, возможно, литоцератам *Nannolytoceras* (Мироненко и др., 2018; Mironenko, Gulyaev, 2018).

При этом одна крупная нижняя челюсть, не имевшая конхоринха и несомненно относящаяся к анаптиховому типу была найдена *in situ* в жилой камере крупного *Lytoceras* (*Dinolytoceras*) *zhivagoi* Vesnosov — то есть по крайней мере части литоцератин в это время были свойственны анаптихи, а не ринахптихи. Однако позже в среднеюрских (байосских) отложениях Карачаево-Черкесии были найдены очень крупная нижняя и верхняя челюсти ринахптихового типа, судя по размерам принадлежавшая литоцератам (Мита, 2021; Митта, Мироненко, 2024). Также многочисленные нижние и верхние челюсти ринахптихового типа были обнаружены в отложениях зоны *Strenoceras niortense* верхнего байоса в Карачаево-Черкесии (Mitta, 2024), на сегодняшний день это древнейшие известные ринахптихи (Рис. 63).



Рисунок. 63. Древнейшие известные на сегодняшний день целые находки челюстей ринахптихового типа. Слева верхняя челюсть, справа — нижняя. Верхний байос, Карачаево-Черкесия. Длина масштабного отрезка 3 мм. Сборы В.В. Митта.

Предковым для ринахптихового был анаптиховый тип челюстного аппарата, причем, скорее

всего, ринхаптихи у филлоцератин и у литоцератин возникли независимо друг от друга, а не были унаследованы от общего предка (Tanabe et al. 2015). Это предположение основывается на находках анаптихов у юрских литоцератин (Hoffmann, 2010; Mironenko, Gulyaev, 2018) и на том, что у меловых литоцератин наружный известковый слой ринхаптихов состоит из арагонита, а у филлоцератин — из кальцита (Tanabe et al., 2012, 2013, 2015). Р. Хоффманн высказал предположение, что ринхаптиховый тип возник у литоцератин только в семействе Tetragonitidae, которое появилось в готериве, а для Lytoceratidae были характерны анаптихи (Hoffmann, 2010). Однако недавно в отложениях среднего апта Горного Дагестана в жилой камере крупного *Lytoceras* была найдена нижняя челюсть (шириной 8 см) с прекрасно сохранившимся конхоринхом, практически идентичным изолированным находкам из титон-бериасских отложений Крыма (Mironenko et al., 2018; Mironenko, Rogov, 2018). Этот факт позволяет предположить, что уже на рубеже юры и мела литоцератины имели ринхаптиховый тип челюстного аппарата. С другой стороны, из среднеюрских (верхний байос) отложений Кавказа известна необычная нижняя челюсть, найденная в жилой камере крупного *Calliphylloceras*, и получившая название «*phyllyptychus*» (Mitta, Schweigert, 2016). Пока не ясно, является ли этот образец отдельным типом челюстного аппарата или просто результатом аномального развития, но челюсть не имеет кальцитового конхоринга и не может быть отнесена к ринхаптикам — следовательно, и среди филлоцератин в средней юре не все имели ринхаптихи. Особенно интересно, что и филлаптих (Mitta, Schweigert, 2016) и ринхаптихи (Mironenko, Gulyaev, 2018) найдены у представителей одного и того же рода *Calliphylloceras*. Если в обоих случаях родовое определение верно, это может указывать на возникновение ринхаптихового типа челюстей у филлоцератин в средней юре (что совпадает с появлением нескольких морфотипов ринхолитов, скорее всего принадлежавших аммоноидеям), причем скорее всего у тех же *Calliphylloceras*. Однако однозначные выводы здесь делать рано.

Если судить по находкам изолированных ринхолитов в мезозойских отложениях, то обращают на себя внимание три основных события, связанных с появлением различных типов ринхолитов и конхоринхов. Первое событие - это возникновение в анизийском веке среднего триаса первых достоверных ринхолитов (*Rhyncolites* spp.) и конхоринхов (*Conchorhynchus* spp.), по общему мнению связанных с наутилидами; второе - появление в первой половине плинсбахского века ранней юры массивных ринхолитов *Hadrocheilus* (частью исследователей принимающихся за подрод или синоним *Rhynchoteuthis*) и третье -

появление в средней юре группы «изящных» ринхолитов — *Acidocheilus* и *Mesocheilus* в аалене и *Gonatocheilus* и *Palaeoteuthis* в байосе. Позже — ни в поздней юре, ни в мелу, никаких принципиально новых типов ринхолитов не возникало, появлялись и исчезали лишь слабо отличающиеся друг от друга формальные виды этих кальцитовых элементов.

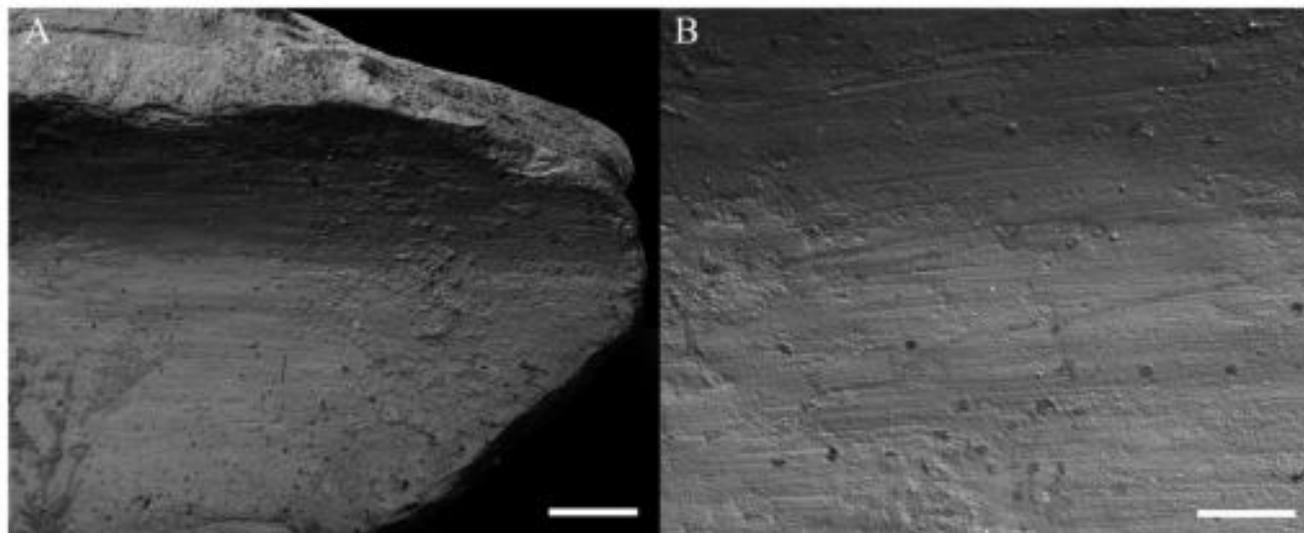
Все возникшие в юре типы ринхолитов, как говорилось выше, большинством исследователей рассматриваются как аммоноидные, но остается нерешенным вопрос об их точной принадлежности. В связи с характерными для представителей *Lytoceratina* крупными размерами раковин, крупные массивные ринхолиты *Hadrocheilus*, получившие максимальное распространение в раннем мелу, на взгляд автора выглядят более подходящими для литоцератин, чем для филлоцератин, раковины которых обычно имели меньшие размеры. Последним больше подходят ринхолиты «изящных» морфотипов, возникшие в средней юре. Если это так, то получается что у литоцератин ринхаптиховый тип челюстного аппарата возник в плинсбахе, а у филлоцератин в аалене. При этом среди литоцератин обладатели анаптихового и ринхаптихового типов существовали параллельно в промежутке между первой половиной плинсбаха и концом байоса (а может быть и дольше), а среди филлоцератин как минимум на протяжении байоса.

Также необходимо упомянуть сообщения о находках ринхолитов и конхоринхов в подотряде *Ammonitina*. В 1988 году К.Кулицкий с соавторами описали кальцитовые кончики челюстей ювенильной особи (диаметром 0,96 мм) нижнеаптского аммонита *Sinzovia* из Поволжья (Kulicki et al., 1988). Род *Sinzovia* относится к надсемейству *Haploceratoidea*, для которого характерен аптиховый тип челюстного аппарата с аптихами *Lamellaptychus* (Trauth, 1938; Engeser, Keupp, 2002). Обнаружение кальцитовых элементов на одной из самых ранних стадий развития особи позволило Кулицкому с соавторами высказать предположение, что ринхаптиховый тип челюсти мог быть исходным для всех наружнораковинных головоногих, как наутилоидей, так и аммоноидей, и это нашло отражение в онтогенезе аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата (Kulicki et al., 1988). Однако вскоре Л.А. Догужаева и Г. Мутвей (Догужаева, Мутвей, 1990; Doguzhaeva, Mutvei, 1993) описали такие же кальцифицированные кончики аптихов у взрослых особей *Sinzovia* из тех же отложений. В связи с этим Энгезер и Койп (Engeser, Keupp, 2002) предложили исключить данный род из состава *Haploceratoidea*, все представители которого характеризуются аптиховым типом челюстного аппарата. Однако позже было высказано предположение, что кальцит на этих челюстях был вторичным, появившимся в результате диагенеза (Tanabe et al., 2015). Это

предположение получило подтверждение после изучения большой коллекции *Sinzovia* с сохранившимися челюстями, собранной в апте Поволжья, которое показало, что для этого рода характерны типичные *Lamellaptychi* с хорошо выраженным наружным кальцитовым слоем (Rogov, Mironenko, 2016). Следовательно, данные о наличии ринхолитов или конхоринхов у аммонитин ошибочны и связаны либо с формированием вторичного кальцита в отдельных образцах, либо с несовершенством использовавшихся методик исследования.

4.6 Палеоэкологическое значение челюстей ринхаптического типа.

У современных наutilusов кальцитовые элементы челюстей служат для укрепления их кончиков, на которые приходится основная нагрузка во время охоты и в процессе питания. Усиленные ринхолитами и конхоринхами челюсти позволяют наutilusам разгрызть и поедать даже очень прочные панцири донных ракообразных, являющиеся для них важным источником кальция (Saunders et al., 1978; Несис, 2005). Также предполагается, что ринхолиты и особенно конхоринхи обеспечивают более прочное сцепление челюсти с панцирем или раковиной добычи и не позволяют ей выскользнуть (Захаров, 1979).



*Рисунок 64. Продольные царапины на внутренней поверхности конхоринхов *Tillicheilus*. Масштабные отрезки A equal 500 мкм для A и 200 мкм для B. Фото из публикации Mironenko, Rogov, 2018.*

На ринхолитах и конхоринхах современных наutilusов часто наблюдаются следы износа, связанные с питанием хорошо защищенной добычей с твердыми покровами (Saunders et al., 1978). Аммоноидеи, по-видимому, так же использовали свои ринхолиты и конхоринхи для

разламывания твердых покровов своих жертв: об этом говорят следы износа и царапины от твердых частиц пищи (Рис. 64), обнаруженные автором на внутренней поверхности конхоринхов нижнемеловых аммоноидей (Mironenko, Rogov, 2018). Можно предположить, что многие вооруженные ринхаптихами океанические литоцератины и филлоцератины были специализированными дурофагами.

Однако разнообразие форм ринхолитов, ассоциирующихся с аммоноидеями велико, и среди них есть формы с очень изящным строением, отличающиеся тонкими заостренными кончиками. Вполне возможно, что ринхолиты подобного типа могли использоваться скорее для прокалывания покровов добычи и ее удержания, чем для разрушения прочных раковин и панцирей. Заостренная передняя часть крупного конхоринха из маастрихта Голландии свидетельствует о том, что переход от давящего и раскалывающего типа к прокалывающему мог быть свойственен и некоторым мезозойским наутилидам (Mironenko et al., 2022).

Обладатели таких тонких и острых ринхолитов и конхоринхов могли быть специализированными охотниками на рыб и колеоидей, обладавших относительно мягкими покровами, но сильных и подвижных, которых нужно было не только суметь укусить, но и удержать.

4.7. Сложности в изучении ринхаптихов и проблемы их определения

В заключении необходимо упомянуть о некоторых трудностях и проблемах в изучении ринхаптихового типа челюстного аппарата аммоноидей. О сложностях в соотнесении изолированных кальцитовых элементов челюстей с их обладателями подробно сказано выше. Однако имеются значительные трудности и в отношении изучения самих сохранившихся челюстей.

Основная сложность заключается в том, что ринхаптихи зачастую оказывается трудно отличить от анаптихов. Тонкий слой кальцита на наружной поверхности нижней челюсти, характерный для ринхаптихов, также встречается и у некоторых нижнеюрских анаптихов (Tanabe et al., 2015) и не может считаться однозначным признаком челюстей ринхаптихового типа. Однако сохранившийся только в передней части челюсти, такой слой может очень напоминать расширенную часть конхоринха, и для того чтобы понять, присутствует в таком случае в челюсти конхоринх, или это только наружное известковое покрытие, требуется либо очень аккуратная препарация, либо использование микротомографии.

Кроме того, кальцитовые элементы могут оказаться растворены или отделены от челюсти до

ее захоронения. Для верхней челюсти механическое отделение ринхолита практически однозначно означает разрушение передней части образца, а вот из нижней в связи с особенностями его расположения, конхоринх вполне может вывалиться, и при этом органическая часть челюсти сохранится. Дело в том, что конхоринх формируется в области стыка наружной и внутренней пластин, и частично выступает из центральной части наружной пластины. При его отделении остается небольшая щель, однако точно такое же явление возникает и на месте отделившейся внутренней пластины многих анаптихов, и в случае неполной сохранности челюсти ринхаптихового типа вполне могут быть приняты за анаптихи. В челюстях небольшого размера и кальцитовые элементы невелики, что облегчает их разрушение и затрудняет изучение. Также кальцитовые элементы в челюстях небольшого размера могут быть разрушены в результате неосторожной препарации, особенно в полевых условиях.

Верхние челюсти ринхаптихового типа, судя по редкости их полных находок, отличались плохим фоссилизационным потенциалом и сохранялись редко. Все это значительно снижает вероятность обнаружения достоверных челюстей ринхаптихового типа и затрудняет их изучение.

Глава 5. Анаптиховый тип челюстного аппарата

5.1 Общая характеристика челюстного аппарата анаптихового типа

Нижние челюсти анаптихового типа у юрских аммоноидей имеют крупную выпуклую наружную пластину, и довольно мощную, но все же более короткую внутреннюю пластину. В отличие от аптихов, они не разделены на створки, а в отличие от ринхаптихов не имеют кальцитовых кончиков, хотя наружная поверхность некоторых анаптихов покрыта тонким известковым слоем (Tanabe et al., 2015). В апикальной части анаптихов наружная пластина либо сплошная, либо имеет вырез, в котором расположен утолщенный выступ внутренней пластины. Анаптихи имели более толстые органические пластины, чем аптихи аналогичного размера, и поэтому лучше сохраняются в ископаемом состоянии (Мироненко, Митта, 2020).

Верхние челюсти анаптихового типа изучены слабо. Известно, что в отличие от более древних челюстей нормального типа, их внутренняя пластина разделена на две симметричные боковые ветви (Tanabe et al., 2015). Такое же строение было унаследовано верхними челюстями аптихового типа. Строение наружных пластин верхней челюсти анаптихов подробно не изучалось.

5.2 Стратиграфическое и систематическое распространение челюстей анаптихового типа

Исторически название «анаптихи» закрепилось за всеми челюстями аммоноидей, имеющими широкую, не разделенную на отдельные створки нижнюю челюсть. Соответственно, до недавнего времени можно было говорить, что анаптиховый тип челюстного аппарата возник одновременно с появлением аммоноидей в раннем девоне. Однако недавно на основании строения верхней челюсти был выделен новый тип челюстного аппарата, названный «нормальным», и в него были включены все аммоноидные челюсти до конца триаса включительно (Tanabe et al., 2015). Таким образом, в настоящее время считается, что анаптиховый тип челюстного аппарата возник на рубеже триаса и юры, первыми его обладателями были геттангские *Psiloceras* (Tanabe et al., 2015).

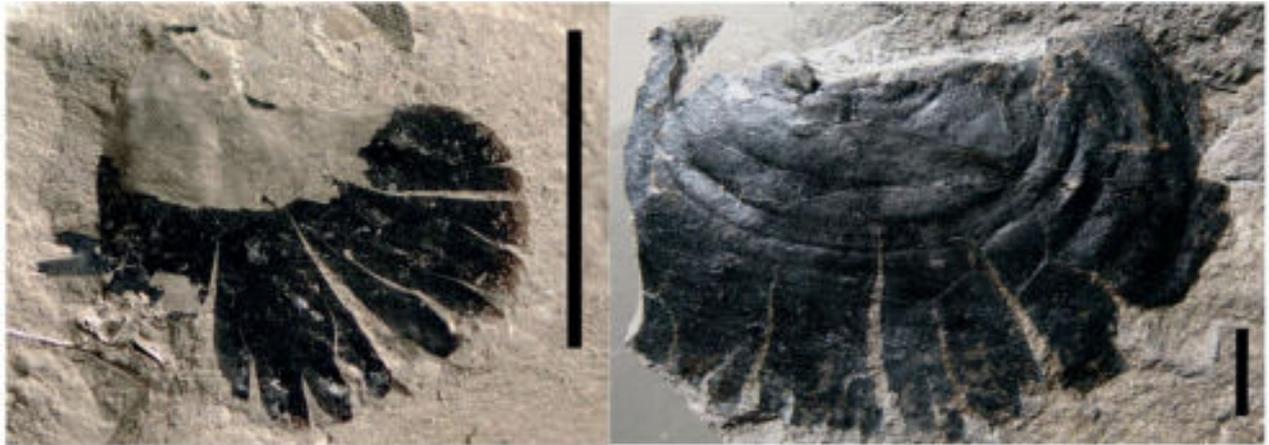


Рис. 65. Изолированные анаптитхи плохой сохранности, верхний кимеридж, Нусплинген, Германия. Масштабные отрезки 1 см. Фото из Schweigert et al., 2016

Верхняя граница существования анаптитхового типа в настоящее время достоверно не определена. Среди аммонитин последние носители анаптитхов вымерли во второй половине тоара. Однако в средней юре анаптитхи сохранялись у части литоцератин, и, возможно, филлоцератин (Mironenko, Gulyaev, 2018; Мироненко, Митта, 2020). Самые молодые находки достоверных анаптитхов (Рис. 65), которые принадлежали представителям *Lytoceratina* или *Phylloceratina*, известны из верхней юры Европы (Lehmann, 1980; Schweigert et al., 2016). Вполне возможно, что носители анаптитхов вымерли в раннем мелу, будучи вытесненными своими родственниками, имевшими ринхаптитховый тип челюсти. Однако из маастрихта Греции недавно были описаны челюсти, очень похожие на анаптитхи (Klug et al., 2020a). Они были идентифицированы как нижние челюсти колеоидей-вампироморф, поскольку челюсти современного *Vampyroteuthis* действительно имеют несомненное сходство с анаптитхами, но точно их принадлежность не определена и эта находка может свидетельствовать о том, что кто-то из обладателей анаптитхов (скорее всего из числа филлоцератин) мог дожить и до конца мела.

5.3 Юрский этап развития нижней челюсти анаптитхового типа

Хотя, как уже говорилось выше, исторически сложилась традиция называть анаптитхами все аммоноидные челюсти, имеющие широкую наружную пластину, не разделенную на отдельные створки, согласно современной классификации, предложенной К. Танабе с соавторами (Tanabe et al. 2015), к анаптитховому типу относятся только соответствующие челюсти пост-триасовых аммоноидей, а более древние формы отнесены к так называемому нормальному типу челюстного аппарата. Различия между этими типами заключаются в

строении верхней челюсти, которая у пост-триасовых аммоноидей имеет разделенную на две отдельные ветви внутреннюю пластину. Среди раннеюрских аммоноидей анаптихи известны у Psiloceratidae и Arietitidae (Psiloceratoidea), а также у Dactylioceratidae, Eoderoceratidae, и Amaltheidae (Schmidt, 1928; Lehmann, 1979; Cope, 1994; Cope, Sole, 2000; Keupp, 2000). Согласно классическому определению Аркелла (Arkell et al., 1957), анаптихи полностью состоят из хитинового материала. Однако более поздние исследования показали, что это определение верно для нижних челюстей псилоцератид, дактилиоцератид и амальтеид, но не для челюстей ариетитид (*Asteroceras* и *Arnioceras*) и эодероцератид (*Promicroceras*), чья наружная хитиновая пластинка была полностью покрыта тонким известковым слоем (Lehmann, 1971; Cope, 1994; Cope, Sole, 2000; Keupp, 2000; Tanabe et al., 2015).

Таким образом, анаптихи были широко распространены в ранней юре, но никто из представителей подотряда Ammonitina, обладавших анаптиховым типом челюстного аппарата не перешагнул рубеж ранней и средней юры. Эту границу преодолели лишь аммонитины с появившимся в тоарском веке аптиховым типом челюстного аппарата, о котором говорилось выше. Однако анаптихи сохранились в подотрядах Phylloceratina и Lytoceratina. Средне- и позднеюрский этапы эволюции анаптихов до сих пор изучены очень слабо. Находки нижних челюстей юрских Phylloceratina и Lytoceratina до недавнего времени были очень немногочисленны и встречались в основном либо в полностью раздавленных раковинах аммоноидей с растворенным арагонитовым веществом (Schmidt, 1928; Hauff, 1953), либо отдельно от раковин (Quilty, 1970; Lehmann, 1980; Westermann et al., 1999; Schweigert et al., 2016). Такие особенности сохранности затрудняют достоверное определение таксонов аммоноидей, которым принадлежали эти анаптихи. Из средней юры до недавнего времени было известно только два анаптихоподобных экземпляра (Quilty, 1970; Westermann et al., 1999). При этом, в первом случае даже нет уверенности в том, что изображенный экземпляр является частью челюстного аппарата, в во втором случае анаптит был найден отдельно от раковин аммоноидей. Также единичные находки изолированных анаптихов были известны из верхней юры (Lehmann, 1980; Schweigert et al., 2016).

Диссертантом в соавторстве с Д.Б.Гуляевым были изучены коллекции аммоноидных челюстей из пограничных байос-батских отложений Горного Дагестана, собранные Д. Гуляевым, О. Хаписовым и В. Китаиным. Среди этих образцов были обнаружены анаптихи, принадлежащие аммонитам подотряда Lytoceratina, в том числе крупный хорошо сохранившийся анаптит *in situ* в жилой камере *Lytoceras (Dinolytoceras) zhivagoi*.

Встреченные в тех же конкрециях нижние челюсти, принадлежавшие *Phylloceratina*, относились к другому — ринахптиховому типу челюстного аппарата и имели кальцитовые элементы — конхоринхи. У челюстей *Lytoceras* Suess кальцитовых элементов не было, но в передней части челюсти вместо них располагалась органическая структура (Рис. 66), образованная утолщением внутренней пластины нижней челюсти и очень похожая по форме на конхоринх (Mironenko, Gulyaev 2018:fig.4).

Эта структура, фактически представляющая собой органический конхоринх, выступает наружу через щель в передней части наружной пластины и, подобно кальцитовым конхоринхам, не всегда сохраняется на месте в изолированных челюстях, долгое время пребывавших на дне до захоронения: почти у всех находок средне и позднеюрских анаптихов вместо нее наблюдается щелевидное отверстие (Lehmann, 1968:taf.19,fig.5; Lehmann, 1980:fig.3; Westermann et al., 1999: fig.2). Данное отверстие в некоторых случаях трактовалось как место для смыкания нижней челюсти с верхней (Westermann et al., 1999), либо как след от выпавшего кальцитового конхоринха. Однако находки из средней юры Дагестана опровергают эти предположения.



Рис. 66. Органический конхоринх (OCR) в анаптихе среднеюрского *Lytoceras* (*Dinolytoceras*).
Справа для сравнения анаптих из среднего триаса, в котором такая структура отсутствует. Масштабный отрезок = 1 см для левого фото и 2 мм для правого. Фото из Mironenko, Gulyaev, 2018

Важно отметить, что у триасовых нижних челюстей и большей части нижнеюрских анаптихов нет ни такого выреза в наружной пластине, ни органического конхоринха (Schmidt, 1928; Lehmann, 1970; Захаров, 1974; Дагис, Дагис, 1975; Keupp, 2000; Rein, 2003; Mironenko, Gulyaev, 2018: fig.15). Нет его и у более древних палеозойских форм. Хотя одна из недавно описанных диссертантом в соавторстве с С.В. Наугольных нижних челюстей пермских гониатитид имеет небольшой треугольный вырез в передней части (Mironenko, Naugolnykh, 2022: fig.2B), его появление связано с растрескиванием кончика челюсти при компактизации осадка, а внутренняя пластина таких челюстей имела плоскую трапециевидную форму и выступа не образовывала (Mironenko, Naugolnykh, 2022: fig.3). Судя по отсутствию каких-либо признаков органических конхоринхов у триасовых и большей части нижнеюрских челюстей, эта особенность появилась только в ранней юре у аммонитов подотряда *Lytoceratina* и, возможно, *Phylloceratina*.

Скорее всего, именно органические конхоринхи были необходимым промежуточным этапом для возникновения ринхаптихового типа челюсти. Сначала происходило разрастание внутренней пластины нижней челюсти и формировался прочный заостренный элемент, а затем происходила его кальцификация. Судя по появлению разных типов ринхолитов в палеонтологической летописи, у части аммоноидей это произошло очень быстро, по-видимому еще в плинсбахском веке ранней юры, у других только в начале средней юры, при этом и сами анаптихи продолжали сохраняться, по крайней мере у части литоцератин в средней юре.

Также стоит отметить, что в апикальной части необычной нижней челюсти найденной *in situ* в жилой камере *Calliphylloceras* из нижнего байоса Северного Кавказа просматривается, хотя и не так ясно, как в случае *Lytoceras (Dinolytoceras)*, структура, похожая на органический конхоринх (Mitta, Schweigert 2016:fig.3). Из-за наличия слегка извилистой борозды в центральной части этой челюсти, похожей на симфизис аптихов, В.В. Митта и Г. Швайгерт назвали эту челюсть «филлаптихом» (*phyllaptychus*). Пока это единичная находка и не ясно, представляет ли она собой отдельный тип челюстей, развившийся у филлоцератид и конвергентно сходный с атихами, или это какая-то аномалия. Однако в контексте эволюции челюстного аппарата аммоноидей она очень интересна формой своей апикальной части: вместо кальцитового конхоринха, характерного для челюстей многих филлоцератид примерно того же возраста (см. Mironenko, Gulyaev 2018), здесь видна органическая структура, похожая на таковую у литоцератин, хотя и несколько более короткая и широкая.

Из этого можно сделать два вывода: во-первых, не все филлоцератиды в средней юре имели нижние челюсти ринхаптихового типа, а во-вторых, их анаптихи в ходе своей эволюции также пришли к развитию органической конхоринхоподобной структуры.

Также от анаптихов в тоарском веке произошел аптиховый тип челюсти, о котором говорилось выше. Таким образом, несмотря на кажущуюся консервативность анаптихового типа челюстного аппарата, в первой половине юры в нем произошли очень важные изменения, открывшие дорогу к появлению двух новых типов челюстных аппаратов.

5.4 Палеоэкологическое значение челюстей анаптихового типа

В отличие от аптихового типа челюстного аппарата, в котором нижняя челюсть, судя по всему, одновременно выполняла как минимум две различные функции (использовалась при питании и для защиты просвета жилой камеры), юрские анаптихи были только челюстями и никаких других функций не выполняли. Как было показано выше, у раннеюрских анаптихов кончики челюстей имели простое строение, аналогичное таковому у колеоидей и более древних аммоноидей, но на протяжении юры возникли анаптихи с более сложным строением передней части, в которых утолщенный выступ внутренней пластины образовывал подобие органического конхоринха. Этот выступ, несомненно, способствовал усилению челюсти, делал ее более прочной, а укус — более сильным. Интересно, что независимо подобная же структура возникла и в аптихах аммонитов семейства *Placenticeratidae*, которые, таким образом, оказались конвергентно сходны с анаптихами. На кого именно охотились юрские аммоноидеи с анаптиховым типом челюстного аппарата пока достоверно не известно, однако, не вызывает сомнений, что такие челюсти использовались для охоты на довольно крупную и хорошо защищенную добычу.

Также важно отметить, что анаптиховый тип челюстного аппарата был исходным для всех остальных типов юрских аммоноидных челюстей: именно от него произошел аптиховый тип, и как минимум дважды — ринхаптиховый тип челюсти.

Глава 6. Эволюция радулы аммоноидей

Радула головоногих моллюсков представляет собой узкую ленту, расположенную в ротовой полости (своеобразный аналог языка), которая покрыта рядами хитиновых зубчиков и пластинок. У аммоноидей, как и у большинства колеоидей, в каждом ряду располагается по 7 зубчиков и две плоские боковые пластинки (Kruta et al., 2015; Keupp et al., 2016). Зубчики радулы имеют различную форму, при этом средний зубчик обычно симметричный, в то время как боковые разделяются на правые и левые.

Находки ископаемых радул аммоноидей редки. Причина этого в миниатюрных размерах зубчиков большинства радул и в том, что удерживающая их вместе органическая основа обладала плохим фоссилизационным потенциалом вследствие чего радулы часто рассыпались еще до захоронения раковин аммоноидей. На сегодняшний день радулы описаны у пяти таксонов каменноугольных аммоноидей, у двух триасовых, шести юрских и четырех меловых (Keupp et al., 2016). По сравнению с челюстями, чьи находки *in situ* известны для более чем полутора сотен таксонов аммоноидей, это очень мало (Tanabe et al., 2015).

Однако и эти немногочисленные находки позволяют сделать важные выводы об эволюции радулы у аммоноидей. Так, у всех аммоноидей с нормальным и анаптиховым типами челюстей начиная с карбона и до тоарского века ранней юры каждый зубчик радулы имеет только одну вершину. Такие одновершинные зубчики были характерны для радул гониатитов, цератитов и представителей раннеюрских надсемейств аммонитов (Arietitoidea, Eoderoceratoidea). Однако начиная с тоара появляются находки радулы нового типа: это гребенчатая радула, каждый зубчик которой имеет несколько вершин (лишь крайние боковые зубчики могут оставаться одновершинными — см. Рис. 67).

Древнейшая такая находка известна из нижнетоарской аммонитовой зоны *Narproceras serpentinum*, она принадлежала аммониту рода *Eleganticeras* семейства *Hildoceratidae* (Lehmann, 1967; Kruta et al., 2015; Keupp et al., 2016). Это именно то семейство, у представителей которого в конце плинсбаха возник аптиховый тип челюстного аппарата (он был характерен и для *Eleganticeras*).

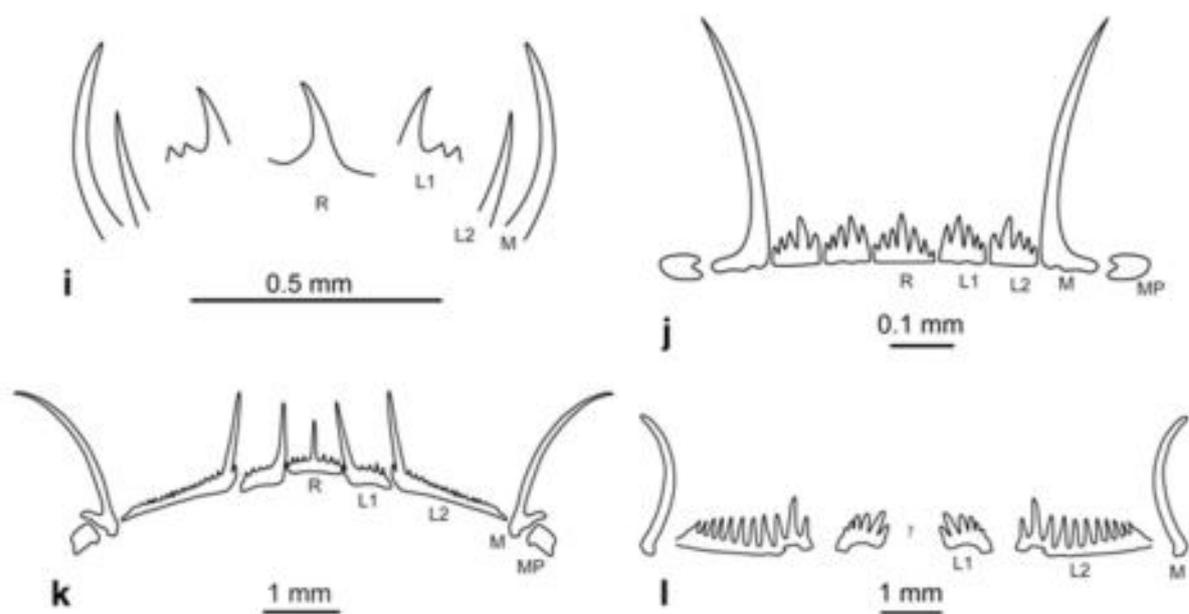


Рис. 67. Схема строения ряда зубчиков радулы у юрских и меловых аммонитов: i - *Eleganticeras elegantulum* (моар, Hildoceratidae, Hildoceratoidea), j - *Aconeceras trautscholdi* (анм, Oppellidae, Haploceratoidea), k - *Baculites* sp. (кампан, Baculitidae, Turrilitoidea), l - *Rhaeboceras halli* (кампан, Scaphitoidea). Фото из Kruta et al., 2016.

Г. Койп с соавторами предположили, что именно появление гребенчатой радулы, более эффективной для перетирания пищи, освободило нижнюю челюсть от части ее основных функций, связанных с питанием, и позволило ей стать одновременно защитной крышечкой (Keupp et al., 2016). Однако с учетом того, что древнейшие находки аптихов известны из верхов плинсбаха (Fucini, 1935; Hayami, 1961; Thomson, Smith, 1992; Clapham et al., 2001), сложно сказать, действительно ли появление гребенчатой радулы предшествовало возникновению аптихового типа нижней челюсти, или усложнение радулы произошло на рубеже плинсбаха и тоара вскоре после появления аптихов. В любом случае, скорее всего авторы данной гипотезы правы в том, что более эффективная радула действительно снижала нагрузки на челюсти и ее появление наряду с использованием яда было одной из причин эволюционного успеха аптихофорных аммонитов. И пока не найдены аммониты с аптиховым типом челюстного аппарата, но с одновершинными зубчиками радулы, можно предполагать, что гребенчатая радула является характерным апоморфным признаком всех аммонитов с этим типом челюсти.

К сожалению, до сих пор не известно ни одной находки радулы у аммонитов с ринхаптиховым типом челюстного аппарата (Kruta et al., 2015; Keupp et al., 2016) и остается

непонятным, как выглядела радула у представителей *Lytoceratina* и *Phylloceratina*: сохранялась ли у них простая однобугорчатая радула, характерная для их предков, либо в строении зубчиков и у них тоже происходили какие-то изменения.

Интересно, что среди современных колеоидей гребенчатая радула с многовершинными зубчиками характерна только для нескольких таксонов инцирратных осьминогов, объединенных А. Нэфом в группу *Ctenoglossa* (Naef, 1921). Это представители родов *Amphitretus*, *Bolitaena*, *Japetella* и *Vitreledonella* (Keupp et al., 2016; Strugnell et al., 2004). Все они — некрупные мезопелагические осьминоги, обитающие на глубине 100-1000 метров и обладающие полупрозрачными тканями. Хотя ранее высказывались предположения, что сходство в строении радулы современных гребенчаторадужных осьминогов и аптихофорных аммонитов может отражать их родство (Догужаева, Мутвей, 1990), в настоящее время можно считать доказанным, что у осьминогов такой тип радулы возник независимо, скорее всего в эоцене (Strugnell et al., 2004). Специалисты по современным осьминогам полагают, что гребенчаторадужные пелагические осьминоги возникли путем неотении (Strugnell et al., 2004), и то же самое происхождение путем неотении или педоморфоза предполагается для аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата (Захаров, 1979). Однако пока сложно сказать, могло ли образование сходных радуж у обеих групп головоногих быть связано именно с неотенией, так как ход эмбрионального развития и геномы современных гребенчаторадужных осьминогов пока еще остаются совершенно неизученными.

Может ли сходное строение радулы у мезопелагических осьминогов и аммонитов что-то сказать о пищевых стратегиях этих вымерших моллюсков? В желудках этих осьминогов найдены остатки различных планктонных ракообразных, хетогнат, моллюсков, других осьминогов и мелких рыб (Keupp et al., 2016). Впрочем, необходимо учитывать, что размеры большинства гребенчаторадужных осьминогов существенно уступают размерам многих аммонитов. Кроме того, мезопелагиаль современных океанов по продуктивности и разнообразию фауны очень сильно уступает мелководным континентальным морям, в которых жили и охотились аммониты с аптиховым типом челюстного аппарата.

Глава 7. Причины и направление эволюции челюстного аппарата аммоноидей в юрском периоде

В юрском периоде возникли три из пяти основных типов челюстных аппаратов аммоноидей: анаптиховый, аптиховый и ринхаптиховый, причем появление всех трёх пришлось на раннюю юру. В дальнейшем на протяжении юрского периода происходило динамичное развитие аптихов и ринхаптихов, выразившееся в усложнении их кальцитовых элементов. Хотя на эволюцию челюстного аппарата аммоноидей могли влиять различные факторы, не будет преувеличением сказать, что основной причиной стало явление, широко известное под термином «Мезозойская морская революция» (Mesozoic Marine Revolution - Vermeij, 1977). Мезозойская морская революция — это совокупность факторов, которые привели к значительному усложнению морских экосистем и росту хищничества, в первую очередь выразившемуся в увеличении числа мобильных хищников-дурофагов (Vermeij, 1977). Аммониты, обитавшие в усложняющихся экосистемах юрского времени, столкнулись как с ростом давления хищников, так и с конкуренцией со стороны позвоночных (в первую очередь рыб) и других головоногих: возникших в начале юры белемнитов (Iba et al., 2014) и наутилид, которые в середине триаса обзавелись кальцитовыми элементами в челюстях (Klug, 2001). Ответом на это и стали изменения в строении челюстного аппарата аммоноидей. Все они связаны либо с усилением хищничества самих аммоноидей (появление яда, укрепление челюстей минерализованными элементами), либо с использованием челюстей в качестве защитных приспособлений.

Так, появление в нижней челюсти аммоноидей анаптихового типа органической конхоринхоподобной структуры несомненно должно было увеличивать прочность челюсти и силу укуса и наверняка позволило аммоноидеям расширить спектр доступной добычи. Последующая минерализация этой структуры и появление минерализованного кончика верхней челюсти (то есть возникновение ринхаптихового типа челюстного аппарата) позволили аммоноидеям стать хищниками-дурофагами, способными раскалывать прочные панцири и раковины своих жертв. Скорее всего, они заняли экологические ниши, в значительной мере опустевшие после вымирания большой части наутилид на рубеже триаса и юры (Chirat, 1997). Также причиной появления ринхаптихового типа челюстей было увеличение доли морских организмов, хорошо защищенных прочными панцирями и раковинами вследствие общего увеличения числа и разнообразия duroфагов в юрских морях

(Vermeij, 1977).

Появившаяся у аммоноидей в ранней юре необходимость становится все более эффективными хищниками в условиях возрастающей конкуренции за добычу, привела к вероятному появлению яда и в дальнейшем к формированию специального механизма его доставки к мягким тканям жертвы, что отразилось на строении верхней челюсти аптихового типа. Как и в случае с анаптихами и ринхаптихами это было совершенствование орудий нападения в условиях конкуренции с другими хищниками. Изменения же нижней челюсти аптихового типа были вызваны необходимостью усовершенствования орудий защиты. Появившиеся в конце плинсбаха первые аптихи позволяли, в отличие от анаптихов, полностью перекрыть просвет жилой камеры и предотвратить проникновение хищников со стороны устья. Вероятно, наиболее актуально это было в отношении колеоидей: белемнитов и вампироморф, начало расцвета которых как раз пришлось на раннюю юру (Iba et al., 2014; Fuchs, 2020). Также нападать на аммонитов со стороны устья могли пелагические ракообразные вымершего класса Thylacocerphala, широко распространенные в юре (Broda et al., 2015). Они обладали клешнями, слишком слабыми для разрушения раковин аммонитов, однако тонкими и достаточно длинными, чтобы представлять опасность, атакуя моллюска через устьевой отверстие раковины.

В дальнейшем, по-видимому в ответ на адаптации хищников к преодолению появившейся защиты, наружный минерализованный слой аптихов стал увеличиваться в толщину. Увеличение толщины кальцитового слоя приводило к увеличению веса аптихов, что могло негативно сказываться на гидродинамике аммонитов, и требовало получения большого количества минеральных веществ с пищей. Поэтому в аптихах *Laevaptychus* и *Lamellaptychus* независимо возник внутренний губчатый слой, делавший эти аптихи легче при сохранении их прочностных характеристик. Также во многих эволюционных линиях аммонитов стала усиливаться рельефность скульптурных элементов на поверхности аптихов (ребер, бугорков и шипов). Возможно, что рельеф препятствовал оттягиванию аптихов при помощи присосок, которые были на руках у некоторых колеоидей. Стоит отметить, что изменения аптихов в сторону увеличения их толщины или усиления рельефа поверхности часто шло параллельно с появлением шипов на раковине аммонитов (например в семействе *Kosmoceratidae*, а также подсемействах *Aspidoceratinae* и *Peltoceratinae*). При этом у части аптихов, в первую очередь у *Praestriaptychus* в семействе *Perisphinctidae* s.l. на протяжении долго времени сохранялся тонкий и гладкий, неспециализированный наружный кальцитовый слой, что позволяло

потомкам перисфинктид производить на его основе новые варианты аптихов.

По-видимому, именно появление аптихового типа челюстей позволило аммонитам сохраниться в высококонкурентных континентальных морях, изобиловавших хищниками. В океанах ситуация была иная и там процветали обладатели ринхаптихов (*Phylloceratina* и *Lytoceratina*), а переселившиеся туда в мелу потомки перисфинктоидей *Desmoceratoidea* быстро утратили аптихи и приобрели взамен новый тип челюсти, очень похожий на триасовые анаптихи и получивший название промежуточного.

На протяжении юрского периода челюстной аппарат аммоноидей существенно усложнился. В нём впервые появились кальцитовые элементы (аптихи, ринхолиты и конхоринхи), сохранившиеся до самого вымирания группы на рубеже мела и палеогена. Эти кальцитовые элементы на протяжении юры также постоянно усложнялись: в них возникали дополнительные слои и новые скульптурные элементы поверхности. Заметно усложнилась и радула аммонитов с аптиховым типом челюстного аппарата. Все это говорит о том, что не только быстрая адаптация формы раковины к изменяющимся условиям делала аммоноидей самой успешной группой головоногих моллюсков в мезозое, но и эволюционная гибкость их челюстного аппарата.

Заключение

Юрский этап эволюции аммоноидей в плане изменения их челюстного аппарата был важнейшим в истории этой группы головоногих моллюсков. В ранней юре возникли три новых типа челюстных аппаратов: анаптиховый, аптиховый и ринхаптиховый, и именно это обеспечило процветание аммонитов на протяжении юры и мела. Появление новых типов челюстей позволило не только расширить занимаемые аммоноидеями экологические ниши (например, появление ринхаптихов сделало возможной специализированную duroфагию), но и, благодаря появлению аптихов с их защитной функцией, спасло аммонитов, обитавших в мелководных морях от вымирания под давлением новых хищников и позволило им до самого конца мела населять эти опасные, но высокопродуктивные экосистемы.

Проведенные автором исследования позволили уточнить непосредственный ход эволюции аптихового типа челюстного аппарата и строение нескольких важных вариантов аптихов. Исследования кальцитовой пластины юрских *Praestriptychus* показывают, что она имеет очень простое строение и состоит из монолитного кальцита. Тубулярный слой, характерный

для юрских аптихов *Laevaptychus* и *Lanellaptychus*, в ней отсутствует. Именно *Praestriaptychus* с его простым строением кальцитового слоя стал основой для формирования большинства юрских и меловых типов аптихов: предполагается, что такие типы аптихов как *Granulaptychus*, *Laevaptychus*, *Strigogranulaptychus*, *Rugaptychus*, *Spinaptychus* и т.д. произошли именно от *Praestriaptychus*. При этом из них только в лаеваптихах развился тубулярный слой (конвергентно сходный с таковым у *Lanellaptychus*), у остальных потомков престриаптихов он отсутствует. Высказывавшаяся ранее некоторыми исследователями точка зрения о присутствии тубулярного слоя во всех юрских типах аптихов, и, как следствие, гипотеза о независимом возникновении меловых типов аптихов, которые его не имеют, не подтверждается наблюдаемыми фактами.

Сравнение аптихов микроконхов и макроконхов в подсемействе *Aspidoceratinae* показало, что для этих аптихов характерен половой диморфизм, выражающийся не только в форме и размерах, но и в микроструктуре кальцитовой пластины аптихов у взрослых особей. Аптихи *Laevaptychus*, принадлежавшие макроконхам аспидоцератин, имеют хорошо развитый тубулярный слой, а в аптихах микроконхов он отсутствует. Единственным исключением является небольшой участок в апикальной части аптиха, формировавшийся на ранних стадиях онтогенеза — в это время, по-видимому, тубулярный слой присутствовал и у микроконхов. Также принципиально различается строение аптихов у макроконхов подсемейств *Aspidoceratinae* и *Peltoceratinae*, объединяемых в семейство *Aspidoceratidae*: аптихи пельтоцератин не имеют тубулярного слоя и отличаются необычной скульптурой поверхности, представленной глубокими ребрами. Так как тубулярного слоя нет и в аптихах предков этих аммонитов (*Praestriaptychus*), эти различия подтверждают высказывавшуюся ранее точку зрения, согласно которой эти подсемейства вероятнее всего возникли независимо друг от друга в конце келловоя. Соответственно, представляется правильной предложенная недавно точка зрения, согласно которой *Aspidoceratidae* и *Peltoceratidae* должны рассматриваться в ранге отдельных семейств в надсемействе *Aspidocetatoidea* (Parent et al., 2020).

Верхняя челюсть аптихового типа имеет совершенно уникальное для головоногих моллюсков строение: ее внешняя и внутренняя пластины соединялись друг с другом дополнительным органическим слоем, редко сохраняющимся в ископаемом состоянии, а внутри наружной пластины проходила полая трубка, открывающаяся небольшим отверстием под острием челюсти. Эта трубка, соединяющая полость позади челюсти с ее острием,

вероятнее всего использовалась для подачи яда в момент укуса. Яд характерен для многих современных головоногих, но специализированной системы его подачи нет ни у кого из них. Использовался яд, скорее всего, для иммобилизации добычи, так как практически все имеющие яд современные головоногие применяют его именно для этой цели. Возможно, что появление эффективного яда привело к снижению нагрузки на челюсти аммонитов и позволило им использовать нижнюю челюсть для пассивной защиты. В таком случае появление яда и механизма его доставки при укусе сделало возможным появление аптихового типа челюсти как такового.

Если у представителей подотряда *Ammonitina* анаптиховый тип челюстного аппарата в ранней юре сменился аптиховым, то в подотрядах *Lytocerotina* и *Phyllocerotina* анаптихи сменились на ринхаптиховый тип челюсти. Однако в обоих подотрядах это произошло независимо и в разное время. Первый раз ринхаптихи появились в плинсбахе и во второй раз — в аалене, но пока достоверно не установлено, кому именно из литоцератин и филлоцератин они принадлежали. Можно предположить, что крупные ринхолиты *Hadrocheilus* принадлежали литоцератинам, в среднем имевшим более крупный размер раковин. При этом как минимум до батского века средней юры в подотряде *Lytocerotina* продолжал существовать и аптиховый тип челюстного аппарата. Возникновению ринхаптихового типа предшествовало изменение строения анаптихов: в их апикальной части за счет разрастания внутренней пластины сформировалась органическая структура, похожая на конхоринх, последующая кальцификация которой, по-видимому, привела к появлению кальцитовых конхоринхов и возникновению ринхаптихов как таковых. Пока остается открытым вопрос о времени исчезновения анаптихов, однако и аптихи и ринхаптихи доказали свою функциональность и просуществовали до катастрофического вымирания аммоноидей на рубеже мела и палеогена.

Список литературы

1. Акимушкин И.И. Приматы моря. - М: Географгиз, 1963, 160 с.
2. Аркадьев В.В., Козлова Н.В. Микроструктура титон-нижнемеловых аптихов Горного Крыма // Стратиграфические и фациальные методы изучения фанерозоя. Ученые записки. 2000. Вып. 1. СПб. С. 81-84.
3. Барабошкин Е.Ю., Шумилкин И.А. Уникальная находка аптихов у аммонитов подсемейства *Sibirskitinae* Spath, 1924 // Садовничий В.А., Смуров А.В. (ред.). Жизнь Земли. Геология, геодинамика, экология, музеология. Сб. науч. тр. Музея Землеведения МГУ. М.: МГУ, 2010. С. 132–136.
4. Барабошкин Е. Ю., Шумилкин И. А. Редкая находка аптиха в жилой камере *Ancyloceras matheronianum* d'Orbigny Ульяновского Поволжья // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. 2018. С. 84-86.
5. Безносков, Н.В., Михайлова, И.А. Высшие таксоны юрских и меловых *Ammonitida* // Палеонтологический журнал. 1991. №4. С. 3-18.
6. Ворцепнева Е. В., Цетлин А. Б. Новые данные по тонкому строению крючьев *Clione limacina* (Gastropoda, Heterobranchia, Gymnosomata) и разнообразие челюстного аппарата *Gastropoda* // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. №. 3. С. 466-466.
7. Гуляев Д.Б. О зональной аммонитовой шкале верхов байоса, бата и низов келловея Восточно-Европейской платформы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. V Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, Б.Н.Шурыгин (редколлегия). Екатеринбург: ООО “Издательский дом “ИздатНаукаСервис”, 2013. с. 58-64.
8. Дагис, А.С., Дагис, А.А. Морфология функциональное значение анаптихов // Палеонтологический журнал. 1975. №2. С.55-68
9. Догужаева Л.А. 1999.Челюстной аппарат позднекаменноугольных аммоноидей Южного Урала / Ископаемые цефалоподы. Новейшие достижения в их изучении. Ред. А.Ю. Розанов, А.А. Шевырев. М.: ПИН РАН. С. 68–87.
10. Догужаева, Л.А., Михайлова, И.А., Кабанов Г.К. Аптихи - элемент челюстного аппарата аммоноидей // Доклады Академии Наук, 1995, том 342, №1, с. 127 - 130
11. Догужаева Л. А., Мутвей Х. Радула, аптихи и контраптихи мелового аммонита *Aconeceras* (Mollusca, Cephalopoda) // Доклады АН СССР. 1990. Т. 313. №. 1. С. 192.
12. Захаров Ю.Д. Новая находка челюстного аппарата аммоноидей // Палеонтологический журнал. 1974. №4. С.127-129.
13. Захаров, Ю.Д. Новые находки ринхолитов, анаптихов, аптихов и остатков радулы цефалопод на территории СССР. Ископаемые беспозвоночные Дальнего Востока

- (данные по новым находкам). АН СССР, Владивосток, 1979, С. 80-91.
14. Иванов А.Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро-и мегаконхов // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Сб. науч. тр. Ярославль: ЯПИ. 1975. С. 5-57.
 15. Ипполитов А. П. Морские раннебайосские отложения Нижнего Поволжья (Волгоградская область) и их стратиграфия по белемнитам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2018. Т.26, № 3. С. 62-98
 16. Козлова Н.В. Внутреннее строение рода *Punctartychus* (головоногие моллюски) из титон-берриасских отложений Горного Крыма. // Сборник трудов молодых ученых СПГГИ. Выпуск 7. 2001. с. 29-31.
 17. Козлова Н.В., Аркадьев В.В. Титонские – нижнемеловые аптихи (*Ammonoidea*) Горного Крыма // Палеонтологический журнал. 2003. № 4. С. 36-44.
 18. Комаров В.Н. Первая находка ринхолитов в средней юре Горного Крыма. Палеонтологический журнал. 2002. №4. С. 21-22.
 19. Комаров В.Н. Первая находка позднемеловых ринхолитов рода *Akidocheilus* Till // Палеонтологический журнал. 2003а. № 1. С. 21–23.
 20. Комаров В.Н. Новые данные о нижнемеловых ринхолитах Восточного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 2003б. № 3. С. 19–22.
 21. Комаров В.Н. *Nerodenkoina* – новый подрод ринхолитов из аптских отложений Горного Крыма // Палеонтологический журнал. 2003в. № 3. С. 39–41.
 22. Комаров В.Н. Новые ринхолиты подрода *Convexiterbeccus* из нижнего мела Юго–Западного Крыма // Палеонтологический журнал. 2004. № 2. С. 35–39
 23. Комаров В.Н. Первые находки представителей рода *Tillicheilus* (ринхолиты) в нижнемеловых отложениях Горного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 2005а. № 3. С. 65-66.
 24. Комаров В.Н. Новые представители рода *Rhyncolites* из нижнего мела Юго–Западного Крыма // Известия. вузов. Геология и разведка. 2005б. № 1. С. 16–18.
 25. Комаров В.Н. Первые находки ринхолитов *Nadrocheilus* (*Nadrocheilus*) *transcausicus* R. Aliev в нижнемеловых отложениях Горного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 2006. № 4. С. 69–71.
 26. Комаров В.Н. Атлас ринхолитов Горного Крыма - М: Творческий информационно-издательский центр, 2008а. 120 с.
 27. Комаров В.Н. Ринхолиты — стрелки геологических часов? // Природа. 2008б. №4. С.55-58.
 28. Комаров В.Н. Первая находка ринхолитов рода *Leptocheilus* Till в Крыму // Известия вузов. Геология и разведка. 2010. № 1. С. 70–71.

29. Комаров В.Н. Ринхолиты Горного Крыма - М.: ООО "ТИИЦ", 2021. – 210 с.
30. Комаров В.Н., Аглутдинова К.Р., Агафонова Г.В., Хузина И.Р., Бабицкий Е.Ф., Глухов М.А. Новый представитель подрода *Nadrocheilus* (*Arguatobeccus*) *Shimansky* (ринхолиты) из нижнего сеномана Юго–Западного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 2017. № 6. С. 62–67.
31. Комаров В.Н., Гапоненко Е.С., Тарасов М.С. *Nadrocheilus* (*Lozovskia*) – новый подрод ринхолитов из верхнебарремских отложений Юго–Западного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 2018. № 5. С. 69–71.
32. Комаров В.Н., Рыбакова А.В., Чеботарёва Я.И. Первые данные о структуре ринхолитов подрода *Leptocheilus* (*Leptocheilus*) *Till* // Известия вузов. Геология и разведка. 2012. № 5. С. 70–73.
33. Кузина Л.Ф. Аптихи. // Основы палеонтологии. Моллюски - головоногие. Ч. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 290 - 294.
34. Кузьменко П.С., Комаров В.Н. Новые данные о нижнемеловых ринхолитах Юго-Западного Крыма // Известия вузов. Геология и разведка. 2008. № 4. С. 3—10.
35. Лагузен И. Фауна юрских образований Рязанской губернии // Труды Геологического комитета. 1883. Т. 1. № 1. 94 с
36. Мироненко А. А. Первая находка челюстного аппарата верхневожских аммонитов *Kachpurites fulgens* (*Craspeditidae*) // Палеонтологический журнал. 2014. №. 6. С. 12-12.
37. Мироненко А.А. Микроструктура аптихов верхнеюрских аммонитов родов *Perisphinctes*, *Mirosphinctes* и *Euaspidoceras* // Алексеев А.С. (ред.). Палеострат-2017. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. Москва, 28 января - 1 февраля 2017 г. Программа и тезисы докладов. М.: ПИН РАН. 2017. С.47-48.
38. Мироненко А.А. *Tillicheilus* - загадочный "ринхолит" из меловых отложений Крыма // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Материалы IX Всероссийского совещания 17-21 сентября 2018 г., НИУ «БелГУ», г. Белгород / Под ред. Е.Ю. Барабошкина, Т.А. Липницкой, А.Ю. Гужикова. – Белгород: ПОЛИТЕРРА. 2018. С.194-197
39. Мироненко А.А. Новые данные по эволюции челюстного аппарата головоногих моллюсков // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Материалы LХV сессии Палеонтологического общества при РАН. ВСЕГЕИ. 2019. С.104-105
40. Мироненко А.А. Строение кальцитового слоя аптихов *Peltoceras*. // Палеострат 2021. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 25–26 января 2021 г. 2021а. С.52-53
41. Мироненко А.А. Особенности строения верхней челюсти юрских и меловых аммонитов. // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология,

- систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 25 – 27 октября 2021 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой и В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2021б. с 88-90.
42. Мироненко А. А., Комаров В. Н. Новые находки ринхолитов в средней и верхней юре Крыма // Известия высших учебных заведений. Геология и разведка. 2019. №. 1. С. 5-15.
 43. Мироненко А. А., Митта В. В. О новых находках челюстей цефалопод в верхнем байосе (средняя юра) Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) // Палеонтологический журнал. 2020. №. 5. С. 38-48.
 44. Мироненко А.А., Рогов М.А., Гуляев Д.Б. Новые находки челюстей ринхаптихового типа. // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Материалы совещания (Москва, 29 – 31 октября 2018 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2018. С.97-99
 45. Митта В.В. Первые находки аптихов в верхнем бате Русской платформы // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия / Ред. Леонова Т.Б., Барсков И.С., Митта В.В. М: ПИН РАН. 2009. С. 66-68.
 46. Митта В.В. Род *Kerpleritiana* gen. Nov. (Stephanoceratidae, Ammonoidea) из верхнего байоса Северного Кавказа // Палеонтологический журнал. 2017. №.3. С. 26-35.
 47. Митта В.В. Необычайно крупная нижняя челюсть *Lytoceratoidea* из верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтологический журнал. 2021. №.2. С. 29-32.
 48. Митта, В.В., Барсков, И.С., Грюндель, Й., Захаров, В.А., Сельцер, В.Б., Иванов, А.В., Ростовцева Ю.А., Тарасова, Л.О. Верхний байос и нижний бат в окрестностях Саратова. // VM-Novitates: Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского. 2004. № 12, с. 1-39.
 49. Митта В.В., Мироненко А.А. Необычайно крупная верхняя челюсть *Lytoceratoidea* из верхнего байоса (средняя юра) Северного Кавказа // Палеонтологический журнал. 2024. №.4. С. 65-73.
 50. Митта В.В., Шерстюков М.П. О находках челюстей цефалопод в средней юре Северного Кавказа (Карачаево-Черкесия) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2018. С. 80-83.
 51. Михайлова И.А., Барабошкин Е.Ю. Эволюция гетероморфных и мономорфных раннемеловых аммонитов подотряда *Ancyloceratina* Wiedmann // Палеонтологический журнал. 2009. №5. С.51-60.

52. Моров В. П., Кучера Я. Новые данные по верхней юре города Сызрань по результатам изучения обнажения Заводское // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Т. 21. №. 4. С. 139-147.
53. Мышкина Н.В., Аркадьев В.В. Титонские и берриасские аптихи (Ammonoidea) Горного Крыма и их стратиграфическое значение // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле. 2012. №. 4. С. 46-58.
54. Никитин С.Н. Общая геологическая карта России. Лист 71. Кострома, Макарьев, Чухлома, Любим // Труды Геологического комитета. 1885. Т. 2. № 1. 218 с.
55. Несис К. Н. Головоногие: умные и стремительные (Истории из частной и семейной жизни кальмаров, каракатиц, осьминогов, а также наутилуса помпилиуса). - М.:«Октопус», 2005. 208 с.
56. Рогов М.А. Юрские гаплоцератины (ammonoidea) Европейской части России. Диссертация на соискание ученой степени кандидата геолого-минералогических наук. Москва. 2001. 311 стр.
57. Рогов М.А. Кимериджские аптихи (Ammonoidea) Центральной России и их значение для биостратиграфии и палеогеографии // в: Богданов Н.А., Вержбицкий В.Е., Вишневская С.В. и др. (ред.) Современные вопросы геологии. Мат. Конф. 2-и Яншинские чтения. 2002а. М.: Научный мир. С.315-319.
58. Рогов М.А. Основные проблемы использования аптихов (Ammonoidea) для стратиграфии и корреляции // Первое Всероссийское совещание «Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии». Москва, 4-6 февр. 2002 г. Тезисы докладов. М.: Изд. МГУ. 2002б. С.88-89.
59. Рогов М.А. Аптихи из волжского яруса Русской платформы // Палеонтологический журнал. 2004а. №.2. С. 28-34.
60. Рогов М.А. Средне-и позднекелловейские аптихи (Ammonoidea) Русской плиты. // Палеонтологический журнал. 2004б. №.1. С. 1-8.
61. Рогов М.А. Аммониты и инфразональная стратиграфия кимериджского и волжского ярусов юга Московской синеклизы // Труды Геологического института. 2017. №. 615. С. 7-160.
62. Рогов М. А., Гуляев Д. Б. О первой находке аптихов у представителей подсемейства Proplanulitinae Buckman (Perisphinctidae, Ammonitida).// Палеонтологический журнал. 2003. №4. С.45-48
63. Рогов М. А., Михайлова И. А. Новые находки аптихов (Ammonoidea) в пограничных отложениях юры и мела и их значение для систематики аммонитов // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия. Под ред. И. С. Барскова, Т. Б. Леоновой. М.: ПИН РАН. 2006. С. 34-36.
64. Хориков И.П., Малев, М.Г. Новогреческо-русский словарь : Ок. 67000 слов / Под ред.

- П. Пердикиса, Т. Пападопулоса. - М. : Культура и традиции, 1993. 853 с.
65. Шиманский В.Н. К вопросу о систематике ринхолитов // Доклады Академии Наук СССР. 1947. Т.58. №.7. С. 1475-1478
 66. Шиманский В.Н. К вопросу о систематике ринхолитов // Доклады АН СССР. 1947. Т. 58, № 7. С. 1475–1478.
 67. Шиманский В.Н. О систематическом положении ринхолитов. Труды Палеонтологического института АН СССР. 1949. № 20. С. 199-208.
 68. Шиманский В.Н. Новый ринхолит из сеномана Крыма // Палеонтологический журнал. 1973. № 3. С. 132–134.
 69. Шиманский В.Н. Изученность ринхолитов // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. 1978. Т.53. В.4. С. 144.
 70. Шиманский В. Н. Историческая смена ринхолитов // Ископаемые головоногие моллюски. Основные направления изучения. (ред.) Меннер В.В.. М.: Наука. 1985. С. 155-167.
 71. Шиманский В.Н. Ринхолиты подродов *Arcuatobeccus* и *Dentatobeccus* из меловых отложений Крыма // Палеонтологический журнал. 1986. № 2. С. 13–22.
 72. Шиманский В.Н. О некоторых аномалиях в строении ринхолитов // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. 1987. Т. 62. В. 2. С. 110–117.
 73. Шиманский В.Н. Алексеев А.С. Ринхолиты из датского яруса Крыма // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1975. С. 87–90.
 74. Шиманский В.Н., Нероденко В.М. Новое о раннемеловых ринхолитах Крыма // Бюллетень МОИП. Отдел геологический. 1981. Т. 56. В. 4. С. 117–118.
 75. Шиманский В.Н., Нероденко В.М. Новый подрод ринхолитов *Microbeccus* из раннего мела // Палеонтологический журнал. 1983. № 4. С. 36–41.
 76. Янин Б.Т. Палеоэкология: учебник для студентов высших учебных заведений. М.: МГУ, 2016, 264 с.
 77. Arkell, W.J. A monograph on the ammonites of the English corallian beds. Part X. // Monograph of the Palaeontographical Society. 1945. V.98 (431). P. 269–296.
 78. Arkell, W.J., Fournish, W.M., Kummel, B., Miller, A.K., Moore, R.C., Schindewolf, O.H., Sylvester-Bradley, P.C., Wright C.W. Ammonoidea. Cephalopoda. Mollusca 4. Pt L // Treatise on Invertebrate Paleontology. Lawrence: Univ. Kansas Press, 1957. 490 p.
 79. Arnold, J.M. Reproduction and embryology of *Nautilus*. // In *Nautilus: The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*, Reprint with additions. 2010. P. 353-372. Dordrecht: Springer Netherlands.
 80. Baier J.J. Monumenta rerum petrificatarum praecipua oryctographiae noricae supplementi loco

iungenda interprete filio Ferdinando Iacobo Baiero [...]. in commissione Georgii Lichtenstegeri, Norimbergae [Nürnberg], 1757.

81. Barrande, J. Système silurien du centre de la Bohême. Ière partie: Recherches paléontologiques. privately published. 1872. Supplement I. 648 pp. Prague, Paris.
82. Bellardi, L. 1873, I Molluschi dei Terreni Terziarii del Piemonte e della Liguria Pt. I, Cephalopoda, Pleropoda, Heteropoda, Gasteropoda (Muricidae et Tritonidae): Acad. Sci. Torino Mem., ser. 2, v. 27, p. 33-293, pl. 1-15.
83. Bertrand, E. Dictionnaire Universel des Fossiles Propres et des Fossiles Accidentels,... Tome 1, 2. La Haye: Grosse et Pinet, 1763.
84. Blainville M.H.D. de. Mémoire sur les Belemnites, considérées zoologiquement et géologiquement. Paris: F.G. Levrault, 1827. 136 p.
85. Bonnot A. Les Aspidoceratidae d'Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur // Thèse de l'université de Dijon. 1995. 487 p.
86. Bourdet de la Nièvre. Notice sur des fossiles inconnus qui semblent appartenir à des plaques maxillaires de poissons, dont les analogues vivans sont perdus, et que j'ai nommé Ichthyosiagônes. 1822. Lue à la Société philomatique de Paris le 8 Juin 1822, et à la Société de physique et d'histoire naturelle de Genève, le 17 octobre 1822.
87. Broda, K., Hegna, T. A., Zatoń, M. Thylacocephalans // Geology Today. 2015. V.31(3). P. 116-120.
88. Buch von L. Sur un Scaphite avec Aptychus // Bulletin de la Société Géologique de France. 1849. V.6. p. 566
89. Bucher, H., Landman, N.H., Klofak, S.M., & Guex, J. (1996). Mode and rate of growth in ammonoids. // eds. Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A. Ammonoid paleobiology. Boston, MA, Springer US. 1996. P. 407-461.
90. Callomon J.H. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // Transactions of the Leicester Literary and Philosophical Society. 1963. V.57. P. 21-56.
91. Chirat, R. Les Nautilida post-triasiques: paléobiologie, paléoécologie, paléobiogéographie et systématique à la lumière des données récemment acquises sur Nautilus // Theses. fr (Doctoral dissertation, Caen), 1997. Département de Géologie de l'Université de Caen ERA Groupe d'Etudes en Géosciences et Environnement Régional (GEGER). 397 p.
92. Clapham, M. E., Smith, P. L., Tipper, H. W., Emond, D. S., Weston, L. H., Lewis, L. L. Lower to Middle Jurassic stratigraphy, ammonoid fauna and sedimentary history of the Laberge Group in the Fish Lake syncline, northern Whitehorse Trough, Yukon, Canada. // Yukon Exploration and Geology. 2001. P. 73-85.
93. Clarke, M.R. A Handbook for the identification of cephalopod beaks. Oxford: Clarendon Press, 1986, 273 pp.
94. Closs D. Goniatiten mit Radula und Kieferapparat in der Itararé-Formation von Uruguay //

- Paläontologische Zeitschrift. 1967. V. 41. P. 9-37.
95. Closs, D., Gordon Jr., M., Yochelson, E.L. Cornaptychi from the permian of Utah. // Journal of Paleontology. 1964. V.38(5). P. 899–903.
 96. Collins, D., Ward, P.D. Adolescent growth and maturity in *Nautilus*. // In *Nautilus: The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*, Reprint with additions. 2010. P. 421-432. Dordrecht: Springer Netherlands.
 97. Cope J.W. Preservation, sexual dimorphism, and mode of life of Sinemurian eoderoceratid ammonites. // Pallini G. (ed.) Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium “Fossili, Evoluzione, Ambiente”. Palaeopelagos, Special Issue. 1994. V.1. P.57–66
 98. Cope J.W., Sole D.T.C. Ammonite jaw apparatus from the Sinemurian (Lower Jurassic) of Dorset and their taphonomic relevance. // Journal of the Geological Society of London. 2000. V.157. P. 201–205
 99. Darwin, C. A Monograph on the fossil Lepadidae or Pedunculated Cirripedes of Great Britain. Palæontographical society. 1851. P. 1-44.
 100. De Baets, K., Klug, C., & Monnet, C. Intraspecific variability through ontogeny in early ammonoids. // Paleobiology. 2013. V. 39(1). P. 75-94.
 101. Deluc G.A. Description du Mont Voirons, près Geneve, et de deux fossiles qu'on y trouve - Journal de Phys., de Chirn., d'Hist. nat. et des Arts, An. VIII de la Republ. 1800. Tome L, Seite 421.
 102. Dernov, V. Late Bashkirian ammonoids from the Mospyne Formation of the Donets Basin, Ukraine. // Fossil Imprint. 2022. V. 78(2), P. 489–512
 103. Doguzhaeva, L.A. Rhythms of ammonoid shell secretion. // Leithaia. 1982. V. 15. P. 385-394.
 104. Doguzhaeva, L. A., Mapes, R. H. Beak from the body chamber of an Early Carboniferous shelled longiconic coleoid cephalopod from Arkansas, USA. // Lethaia. 2017. V.50(4). P. 540-547.
 105. Doguzhaeva L., Mapes R.H., Mutvei H., Beaks and radulae of Early Carboniferous goniatites. // Lethaia. 1997. V.30. P. 305–313
 106. Doguzhaeva L. A., Mikhailova I. A. The jaw apparatus of the heteromorphic ammonite *Australiceras whitehouse*, 1926 (Mollusca: Cephalopoda) from the Aptian of the Volga Region // Doklady Biological Sciences. // Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. V. 382. P. 38-40.
 107. Doguzhaeva L.A., Mutvei H. Shell ultrastructure, muscle-scars, and buccal apparatus in ammonoids // Geobios. 1993. V.26. P. 111-119.
 108. Donovan, D.T., Callomon, J.H., Howarth, M.K. Classification of the Jurassic ammonitina. // J.R. Senior (Ed.), The ammonoidea. Systematics association special volume. 1981. V.18. P. 101–155. London: Academic Press.

109. Durand-Delga M., Gąsiorowski S. Les niveaux a Aptychus dans le pays autor de la Mediterranen occidentales et dans les Carpathes. // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. 1970. V.270. P. 767-770.
110. Dzik J. Origin of the Cephalopoda // *Acta Palaeontologica Polonica*. 1981. V. 26(2). P. 161-191.
111. Dzik, J. Uncalcified cephalopod jaws from the Middle Jurassic of Poland. // *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*. 1986. V. 7. P. 405-417.
112. Engeser, T., Keupp, H. Phylogeny of the aptychipossessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda). // *Lethaia*. 2002. V.35. P. 79–96.
113. Esquivel-Macías, C., Zell, P., Moreno-Bedmar, J.A., Flores-Castro, K. Giant middle jurassic (bathonian) cf. *Laevaptychus* sp. of the Aztlan section, Hidalgo state, central Mexico. // *Journal of South American Earth Sciences*. 2021. V. 110. P. 103302
114. Farinacci, A., Mariotti, N., Matteucci, R., Nicosia, U., Pallini, G. Structural features of some Jurassic and early Cretaceous aptychi. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*. 1976. V. 15. P. 11–143.
115. Faure-Biguet J.N. Considérations sur les bélemnites, suivies d'un essai de Bélemnitologie synoptique. // De l'Imprimerie de JB Kindelem, 1819.
116. Frerichs, U. Anaptychen und Aptychen-Kieferapparate oder Deckel. // *Arbeitskreis Paläontologie Hannover*. 2004. V.32. P. 1–15
117. Fry, B.G., Roelants, K., Norman, J.A. Tentacles of venom: toxic protein convergence in the Kingdom Animalia. // *Journal of molecular evolution*. 2009. V. 68. P. 311-321.
118. Fucini, A. Fossili domeriani dei dintorni di Taormina; Parte V. // *Palaeontographia Italica*. 1935. V.35. P.85-100.
119. Gąsiorowski, S.M. Succession of Aptychi Faunas in the Western Tethys during the Bajocian-Barremian Time. // *Bulletin de l'Académie polonaise des Sciences, Série des sciences de géologie et géographie*. 1959. V.7(9). P.715–722.
120. Gąsiorowski, S.M. Remarques sur les *Laevaptychi*. // *Rocznik Polskiego towarzystwa geologicznego*. 1960. V.30. P.59–97.
121. Gąsiorowski, S.M. Sur les Aptychi a côtes. // *Rocznik Polskiego Towarzystwa geologicznego*. 1962a. V.32. P.227–280.
122. Gąsiorowski, S.M. Aptychi from the Dogger, Malm and Neocomian in the Western Carpathians and their stratigraphical value. // *Studia Geologica Polonica*. 1962b. V.10. P.1–144.
123. Geysant, J. R., Geyer, O. F. Rhyncholithes du Jurassique supérieur subbétique d'Espagne. // *PalZ*. 1972. V. 46. P. 151-179.
124. Gittenberger, A., Gittenberger, E. A hitherto unnoticed adaptive radiation: epitoniid species

- (Gastropoda: Epitoniidae) associated with corals (Scleractinia). // *Contributions to Zoology* 2005. V.74. P.125–203.
125. Głowniak, E., Kiselev, D.N., Rogov, M., Wierzbowski, A., Wright, J. The Middle Oxfordian to lowermost Kimmeridgian ammonite succession at Mikhalenino (Kostroma District) of Russian Platform, and its stratigraphical and palaeogeographical importance. // *Volumina Jurassica*. 2010. V.8. P. 8–45.
 126. Hantzpergue, P., Baudin, F., Mitta, V., Olferiev, A., Zakharov, V. A. Le Jurassique supérieur du bassin de la Volga: biostratigraphie des faunes d'ammonites et corrélations avec les zonations standards européennes. // *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science*. 1998. V. 326(9). P. 633-640.
 127. Harper, J.A. Occurrence of a cephalopod aptychus in the Ames Limestone (Virgilian) of western Pennsylvania. // *Journal of Paleontology*. 1989. V. 63. P. 119–121
 128. Hauff, B. *Das Holzmadenbuch*. Hohenlohesche Buchhandlung, Öhringen. 1953. 54 p.
 129. Hayami I. On the Jurassic pelecypod faunas in Japan // *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo*. 1961. Sec. II. V. 13(2). P. 243-343
 130. Hewitt R.A., Westermann G.E.G., Checa A. Growth rates of ammonites estimated from aptychi // *Geobios*. 1993. V. 26. P. 203-208.
 131. Hoffmann, R. New insights on the phylogeny of the Lytoceratoidea (Ammonitina) from the septal lobe and its functional interpretation. // *Revue de Paléobiologie, Genève*. 2010. V. 29(1) P. 1-156.
 132. Hoffmann R., Stevens K. The palaeobiology of belemnites—foundation for the interpretation of rostrum geochemistry // *Biological Reviews*. 2020. V. 95. P. 94-123.
 133. Holland, C.H. Aptychopsid Plates (Nautiloid Opercula) from the Irish Silurian. // *The Irish Naturalists' Journal*. 1987. V. 22. P. 347–351.
 134. Holland, C.H. More aptychopsid plates (nautiloid cephalopod opercula) from the Irish Silurian. // *Irish Journal of Earth Sciences*. 1996. V. 15. P. 91–92.
 135. Holland, B., Stridsberg, S. Bergström, J. Confirmation of the reconstruction of Aptychopsis. // *Lethaia*. 1978. V. 11. P. 144.
 136. Hölder, H. Über Anomalien an jurassischen Ammoniten. // *Paläontol Z*. 1956. V. 30 P. 95–107
 137. House, M.R. Fluctuations in ammonoid evolution and possible environmental causes // *The Ammonoidea: Environment, Ecology and Evolutionary Change*, Systematics Association. 1993. Spec. Vol. 47 (M. R. House, ed.), Clarendon Press, Oxford, pp. 13-34.
 138. Hoving H. J. T., Robison B. H. Vampire squid: detritivores in the oxygen minimum zone // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. V. 279. №. 1747. P. 4559-4567.

139. Howarth M.K. Treatise Online no. 57: Part L, Revised, Volume 3B, Chapter 4: Psiloceratoidea, Eodoceratoidea, Hildoceratoidea // Treatise Online. 2013. P.1-141
140. Iba, Y., Sano, S. I., Mutterlose, J. The early evolutionary history of belemnites: new data from Japan. // PLoS One. 2014. V.9(5). e95632.
141. Jackson, K. How tubular venom-conducting fangs are formed. // Journal of Morphology. 2002. V.252(3). P. 291–297.
142. Jackson, K. The evolution of venom-conducting fangs: Insights from developmental biology. // Toxicon. 2007. V. 49(7). P. 975–981.
143. Jardine W. Memoirs of Hugh Edwin Strickland. Cambridge University Press. 1858.
144. Kaiser P., Lehmann U. Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenter und fossiler Cephalopoden // Paläontologische Zeitschrift. 1971. V.45. P. 18-32.
145. Kanie, Y. Cretaceous tetragonitid ammonite jaws: a comparison with modern Nautilus jaws. // Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, new series. 1982. V. 25. P. 239-258.
146. Kanie, Y., Tanabe, K., Fukuda, Y., Hirano, H. Obata, I. Preliminary study of jaw apparatus in some late Cretaceous ammonites from Japan and Sakhalin. // Journal of the geological Society of Japan. 1978. V. 84. P. 629–631.
147. Kasugai, T., Shigeno, S., Ikeda, Y. Feeding and external digestion in the Japanese pygmy squid *Idiosepius paradoxus* (Cephalopoda: Idiosepiidae). // Journal of Molluscan Studies. 2004. V. 70(3). P. 231-236.
148. Kauffman, E.G., Kesling, R.V.. An Upper Cretaceous ammonite bitten by a mosasaur. Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan, 1960, V.15, P. 193-248.
149. Keferstein W. Kopftragende Weichtiere. // H.G. Bronn's Klassen und Ordnung des Tierreiches. 1862. Band III, Abteilung 2.
150. Keupp, H. 2000. Ammoniten. Paläobiologische Erfolgsspiralen. 165 pp. Thorbecke Species, Stuttgart.
151. Keupp, H. Atlas zur Paläopathologie der Cephalopoden. // Berliner paläobiologische abhandlungen. 2012. V. 12 P. 1–392
152. Keupp, H., Hoffmann, R., Stevens, K., Albersdörfer, R. Key innovations in Mesozoic ammonoids: the multicuspidate radula and the calcified aptychus. // Palaeontology. 2016. V.59(6). P. 775-791.
153. Keupp, H., Mitta, V.V. Cephalopod jaws from the Middle Jurassic of central Russia. // Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie - Abhandlungen. 2013. V. 270. P. 23-54.
154. Keyserling A. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer reise in das Petschora-land - 1846, St.-Petersburg, 465 p.

155. Kiselev D.N., Rogov M.A. Detailed biostratigraphy of the Middle Callovian–lowest Oxfordian in the Mikhaylov reference section (Ryazan region, European part of Russia) by ammonites // *Volumina Jurassica*. 2018. V. 16. 73–186.
156. Klug, C. Functional morphology and taphonomy of nautiloid beaks from the Middle Triassic of southern Germany. // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2001. V. 46. P. 43-68.
157. Klug, C., Davesne, D., Fuchs, D., Argyriou, T.. First record of non-mineralized cephalopod jaws and arm hooks from the latest Cretaceous of Eurytania, Greece. // *Swiss journal of Palaeontology*. 2020a. V. 139(1). P. 1-13.
158. Klug, C., Etter, W., Hoffmann, R., Fuchs, D., De Baets, K. Jaws of a large belemnite and an ammonite from the Aalenian (Middle Jurassic) of Switzerland. // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2020b. V. 139(1). P. 1-11.
159. Klug, C., Frey, L., Korn, D., Jattiot, R., Rücklin, M. The oldest Gondwanan cephalopod mandibles (Hangenberg Black Shale, Late Devonian) and the mid-Palaeozoic rise of jaws. // *Palaeontology*. 2016. V. 59(5). P. 611-629.
160. Klug, C., Kröger, B., Vinther, J., Fuchs, D., De Baets, K. Ancestry, Origin and Early Evolution of Ammonoids // *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography* / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 3–24 (Topics in Geobiology. V. 44).
161. Klug, C., Schweigert, G., Fuchs, D., De Baets, K. Distraction sinking and fossilized coleoid predatory behaviour from the German Early Jurassic. // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2021. V. 140(1). P. 1-12.
162. Koenen A. Die Kulm-Fauna von Herborn // *Neues Jahrbuch für Mineralogie*. 1879. V. 1879. P. 309-346.
163. Košťák, M., Vodrážka, R., Frank, J., Mazuch, M., Marek, J. Late Cretaceous nautilid beaks from nearshore/shallow water deposits of the Bohemian Cretaceous Basin (Czech Republic). // *Acta Geologica Polonica*. 2010. V.60. P.417-428.
164. Kröger, B., Vinther, J., Fuchs, D. Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules: extant cephalopods are younger than previously realised and were under major selection to become agile, shell-less predators. // *Bioessays*. V. 33(8). P. 602-613.
165. Kruta I., Landman N. H. Injuries on Nautilus jaws: implications for the function of ammonite aptychi // *Veliger*. 2008. V. 50(3). P. 241.
166. Kruta, I., Landman, N.H., Rouget, I., Cecca, F., Tafforeau, P. The role of ammonites in the Mesozoic marine food web revealed by jaw preservation. // *Science*. 2011. V. 331. P. 70-72.
167. Kruta, I., Landman, N., Rouget, I., Cecca, F., Tafforeau, P. The radula of the Late Cretaceous scaphitid ammonite *Rhaeboceras halli* (Meek and Hayden, 1856) // *Palaeontology*. 2013. V. 56(1) p. 9-14.
168. Kruta I., Landman N. H., Tanabe K. Ammonoid radula // *Ammonoid Paleobiology: from*

- Anatomy to Ecology / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 485-505.
169. Kruta, I., Landman, N.H., Mapes, R. Pradel, A. New insights into the buccal apparatus of the Goniatitina; palaeobiological and phylogenetic implications. // *Lethaia*. 2014. V. 47 P. 38–48.
 170. Kruta, I., Rouget, I., Landman, N.H., Tanabe, K. Cecca, F. Aptychi microstructure in Late Cretaceous Ancyloceratina (Ammonoidea). // *Lethaia*. 2009. V. 42. P. 312–321
 171. Kues B.S. Cephalopod aptychi from Los Moyos Limestone, Madera Group (Middle Pennsylvanian), near Albuquerque, New Mexico // *New Mexico Geology*. 1983. V.5(4). P. 78-80.
 172. Kulicki. C., Doguzhaeva, L.A. Kabanov, G.K. Nautilus-like jaw elements of a juvenile ammonite. In: Wiedmann, J. & Kullmann, J. (Eds.). *Cephalopods - Present and Past*. 1988. pp. 679-686. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.
 173. Landman, N.H., Garb, M.P., Rovelli, R., Ebel, D.S., Edwards, L.E. Short-term survival of ammonites in New Jersey after the end-Cretaceous bolide impact. // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2012. V. 57(4). P. 703–715.
 174. Landman, N.H., Kennedy, W.J., Cobban, W.A., Larson, N.L., & Jorgensen, S.D. A new species of Hoploscaphites (Ammonoidea: Ancyloceratina) from cold methane seeps in the Upper Cretaceous of the US Western Interior. // *American Museum Novitates*. 2013. V.3781 P. 1-39.
 175. Landman, N.H., Mapes, R.H., Cruz, C. Jaws and soft tissues in ammonoids from the Lower Carboniferous (Upper Mississippian) Bear Gulch Beds, Montana, USA. Eds. Tanabe, K., Shigeta, Y., Sasaki, T. Hirano, H. *Cephalopods - Present and Past*. Tokai University Press, Tokyo, 2010. p. 147-153.
 176. Landman, N. H., Sealey, P. L., Foley, M. P., Lucas, S. G. Lower Jaw of Spathites (Ammonoidea: Acanthoceratoidea) from the Upper Cretaceous (Turonian) of New Mexico. // *American Museum Novitates*. 2019. V. 3925. P. 1-12.
 177. Landman, N. H., Tsujita, C. J., Cobban, W. A., Larson, N. L., Tanabe, K., Flemming, R. L. Jaws of Late Cretaceous placenticeratid ammonites: how preservation affects the interpretation of morphology. // *American Museum Novitates*. 2006. V. 3500. P. 1–48.
 178. Lehmann U. Ammoniten mit Kieferapparat und Radula aus Lias-Geschieben // *Paläontologische Zeitschrift*. 1967. V.41. P. 38-45.
 179. Lehmann U. Stratigraphie und Ammonitenführung der Ahrensburger Glazial-Geschiebe aus dem Lias epsilon (Unt. Toarcium) // *Mitteilungen aus dem Geologischen Staatsinstitut in Hamburg*. 1968. V.37. P. 41-68.
 180. Lehmann, U. Lias-Anaptychen als Kieferelemente (Ammonoidea). // *Paläontologische Zeitschrift*. 1970. V. 44. P. 25–31.
 181. Lehmann, U. Jaws, radula, and crop of *Arnioceras* (Ammonoidea). // *Palaeontology*. 1971. V. 14. P. 338–341.

182. Lehmann, U. Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten. // *Paläontologische Zeitschrift*. 1972. V. 46. P. 34–48.
183. Lehmann, U. Über den Kieferapparat von Ammoniten der Gattung *Parkinsonia*. // *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg*. 1978. V. 48. P. 79–84.
184. Lehmann, U. The jaws and radula of the Jurassic ammonite *Dactylioceras*. // *Palaeontology*. 1979. V. 22. P. 265-271.
185. Lehmann U. Ammonite jaw apparatus and soft parts // *Systematics Association Special Volume No.18, "The Ammonoidea"*, edited by M. K. House and J. R. Senior, 1980, pp. 275-287. Academic Press, London and New York
186. Lehmann U., Kulicki C. Double function of aptychi (Ammonoidea) as jaw elements and opercula // *Lethaia*. 1990. V. 23(4). P. 325-331.
187. Lehmann, U., Tanabe, K., Kanie, Y., Fukuda, Y. Über den Kieferapparat der *Lytoceratacea* (Ammonoidea). // *Palaontologische Zeitschrift*. 1980. V. 54. P. 319-329.
188. Lehmann U., Weitschat W. Zur Anatomie und Ökologie von Ammoniten: Funde von Kropf und Kiemen // *Paläontologische Zeitschrift*. 1973. V. 47. P. 69-76.
189. Lemche, H., Wingstrand, K.G. The anatomy of *Neopilina galathea* Lemche, 1957. // *Galathea Report*. 1959. V.3. P. 9–71.
190. Liu, B.L., Chen, X.J., Chen, Y., Hu, G.Y. Determination of squid age using upper beak rostrum sections: technique improvement and comparison with the statolith. // *Marine Biology*. 2015. V. 162. P. 1685-1693.
191. Lu C.C., Ickeringill R. Cephalopod beak identification and biomass estimation techniques: tools for dietary studies of southern Australian finfishes. // *Museum Victoria Science Reports*. 2002. V.6. P. 1–65
192. Makowski, H. Problem of sexual dimorphism in ammonites. // *Palaeontologia Polonica*. 1962. V.12. P.1-92.
193. Mapes, R. H. Upper Paleozoic cephalopod mandibles: frequency of occurrence, modes of preservation, and paleoecological implications. // *Journal of Paleontology*. 1987. V. 61(3). P. 521-538.
194. Matyja B.A. Developmental polymorphism in the Oxfordian ammonite subfamily *Peltoceratinae* // *Palaeopelagos special publication*. 1994. V.1. P. 277-286.
195. Matyja B.A. Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites // *Acta Geologica Polonica*. 1986. V.36. №. 1-3. P. 37-68.
196. Měchová, L., Vašíček, Z., Houša, V. Early Cretaceous ribbed aptychi – a proposal for a new systematic classification. // *Bulletin of Geosciences*. 2010. V. 85(2). P. 219–274.
197. Meek, F.B., Hayden F.V. *Palaeontology of the Upper Missouri Invertebrates. Part I.* //

- Smithsonian contributions to knowledge. 1864. V. 172. P 118—121
198. Meneghini, G., Bornemann, G. Aptychus - Nota sulla struttura degli aptici. // Atti della Società toscana di scienze naturali. 1876. V.2(2). P. 1-13.
 199. Meyer, H.V. Das Genus Aptychus. // Verhandlungen der kaiserlich Leopoldinisch-Carolinischen Akademie der Naturforscher. 1831. V. 15. P. 125-170.
 200. Mironenko A.A. Microstructure of aptychi of Upper Jurassic (Upper Oxfordian) ammonites from Central Russia. // Lethaia. 2018. V. 51. P. 75–85.
 201. Mironenko, A.A. Early Palaeozoic Discinocarina: a key to the appearance of cephalopod jaws. // Lethaia. 2020a. V. 54. P. 457–476.
 202. Mironenko A.A. Endocerids: suspension feeding nautiloids? // Historical Biology. 2020b. V.32(2)/ P. 281-289
 203. Mironenko A. A. Structure of the calcitic layer of the aptychus of the ammonite genus *Peltoceras* // Annales Societatis Geologorum Poloniae. 2021. V. 91. P. 397-404.
 204. Mironenko, A.A., Gulyaev, D.B. Middle Jurassic ammonoid jaws (anaptychi and rhynchaptychi) from Dagestan, North Caucasus, Russia. // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2018. V. 489. P.117-128.
 205. Mironenko A. A., Gulyaev D. B., Rogov M. A. New data on ammonoid jaws of the rhynchaptychus type // 10th International Symposium "Cephalopods-Present and Past". 2018. P. 82-83.
 206. Mironenko A. A., Jagt J. W. M., Jagt-Yazykova E. A. An unusual conchorhynch from the upper Maastrichtian of the southeast Netherlands and the distinction between nautiloid and ammonoid conchorhynchs (Mollusca, Cephalopoda) // Cretaceous Research. 2022. V. 130. P. 105037.
 207. Mironenko, A. A., Mitta, V. V. The first record of jaws of Boreal Valanginian ammonites (Cephalopoda, Polyptychitidae). // Cretaceous Research. 2023. V. 142. P. 105370.
 208. Mironenko, A. A., Naugolnykh, S. V. Lower and upper jaws of the Early Permian goniatitid ammonoids. // Lethaia. 2022. V. 55(4). P. 1-9.
 209. Mironenko, A.A., Rogov, M.A. Ammonoid lower jaws of rhynchaptychus type from the Cretaceous of Crimea. // Cretaceous Research. 2018. V. 91. P. 350-361.
 210. Mironenko A., Rogov M., Ippolitov A., Smurova I., Zakharov V. Ammonoid and coleoid jaws from the Upper Cretaceous of northern Siberia (Nizhnyaya Agapa River sections). // Cretaceous Research. 2024. V.161. P. 105918.
 211. Mitchell J. S., Heckert A. B., Sues H. D. Grooves to tubes: Evolution of the venom delivery system in a Late Triassic “reptile” // Naturwissenschaften. 2010. V. 97. P. 1117-1121.
 212. Mitta V. V. First Records of Early Bajocian *Leptosphinctes* (Ammonoidea: Perisphinctidae) in the Northern Caucasus, Russia // Paleontological Journal. 2024. V. 58. №.6. P. 642-648.

213. Mitta V., Bogomolov Y. A discovery of coleoid jaws in the Valanginian of the Russian Platform // Ninth International Symposium on Cephalopods—Present and Past in Combination with the Fifth International Symposium on Coleoid Cephalopods through Time. Paläontologisches Institut und Museum Universität Zürich, Zürich. 2014. p. 128.
214. Mitta V. V., Keupp H. Ammoniten-Kiefer aus dem Callovium Russlands // Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg. 2004. V. 88. P 125-134.
215. Mitta V. V., Keupp H. Cephalopod jaws from the Lower Callovian of Kostroma region, Russia // 7th International Symposium Cephalopods—Present & Past, Sapporo 2007, Abstract. 2007. V. 39. P. 40.
216. Mitta V. V., Mironenko A. A. Middle Jurassic (Upper Bathonian and Lower Callovian) jaws of Kosmoceratid ammonites of Central Russia // PalZ. 2021. V. 95(1). P. 61-69.
217. Mitta V. V., Schweigert G. A new morphotype of lower jaw associated with Calliphylloceras (Cephalopoda: Ammonoidea) from the Middle Jurassic of the Northern Caucasus // PalZ. 2016. V. 90. P. 293-297.
218. Mitta, V. V., Schweigert, G., Sherstyukov, M. P., Dietze, V. First find of aptychi of Leioceras and Bredya (Ammonoidea, Hildoceratoidea) in the Aalenian of Northern Caucasus, Russia. // PalZ. 2018. V. 92. P. 605-615.
219. Moore R.C., Sylvester-Bradley P.C. Taxonomy and nomenclature of aptychi // Treatise on invertebrate paleontology, Part L, Mollusca. 1957. V. 4. P. L464-L471.
220. Morton N. Aptychi: the myth of the ammonite operculum // Lethaia. 1981. V. 14(1) P. 57-61
221. Morton, N., Mitta, V. V., Underhill, J. R. Ammonite occurrences in North Sea cores: implications for Jurassic Arctic–Mediterranean marine seaway connectivity. // Scottish Journal of Geology. 2020. V. 56(2). P. 175-195.
222. Morton N., Nixon M. Size and function of ammonite aptychi in comparison with buccal masses of modern cephalopods // Lethaia. 1987. V. 20(3) P. 231-238.
223. Müller J. Verslag van de veertiende openbare vergadering der eerste klasse van het koninklijk nederlandsche instituut van wetenschappen, letterkunde en Schoone Kunsten // Het instituut, of verslagen en mededeelingen, uitgegeven door de vier klassen van het koninklijk nederlandsche instituut van wetenschappen letterkunde en Schoone Kunsten. 1843. p. 237-256.
224. Müller A.H. Über Rhyncholithen aus dem Oberen Muschelkalk des germanischen Triasbeckens // Geologie. 1963. V. 12(7). P. 842-857.
225. Mundlos R. Ist Conchorhynchus ein ceratiten-kiefer? // Paläontologische Zeitschrift. 1973. V.47. P.156-162.
226. Naef, A. Die Cephalopoden. // Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Monographie. 1921. V.35. P. 1–863.
227. Nagao, T. The Occurrence of Anaptychus-like Bodies in the Upper Cretaceous of Japan. //

- Proceedings of the Imperial Academy of Tokyo. 1931. P. 106-109.
228. Naglik, C., De Baets, K., & Klug, C. (2019). Early Devonian ammonoid faunas in the Zeravshan Mountains (Uzbekistan and Tadjikistan) and the transition from a carbonate platform setting to pelagic sedimentation. // *Bulletin of Geosciences*. 2019. V. 94(3). P. 337-368.
 229. Nikitin, S. Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma // *Зап. Импер. СПб минер. О-ва. Сер. 2*. 1885. Ч. 20. С. 13-89.
 230. Novák, O. On the Occurrence of a New Form of Discinocaris in the Graptolitic Beds of the 'Colonie Haidinger' in Bohemia. // *Geological Magazine*. 1892. V.9. P. 148–149.
 231. Opperl A. Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands.// *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg*, 1856. V. 12. P. 121-556.
 232. Opperl, A. Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands. // *Separat-Adruck der Württemb. naturw. Jahreshefte*. 1856—1858. V. XII—XIV. P.1-825.
 233. Orbigny A. d'. *Cours élémentaire de Paläontologie et de Geologie stratigraphiques*. 1849. Vol. 1. p. 254-257
 234. Ottiger, R.E. Aptychen – Ein historischer Rückblick auf ein Rätsel der Paläontologie // *Begleitheft Fossiliengrabung MFFA 2016*. 2020. P. 1-22
 235. Owen, R. 1832. Memoir on the pearly Nautilus (*Nautilus Pompilius*, Linn.) with illustrations of its external form and internal structure. London, 122 p.
 236. Pacaud, J.M. Description des rhyncholites des Nautilus (Mollusca, Cephalopoda) du Paléogène des bassins de Paris et d'Aquitaine et des Corbières (France). // *Geodiversitas*. 2010. V. 32(1) P. 121-156.
 237. Page K.N. Mesozoic ammonoids in space and time // eds. Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A. *Ammonoid paleobiology*. Boston, MA, Springer US. 1996. P. 755-794.
 238. Page K.N. The evolution and geography of Jurassic ammonoids // *Proceedings of the Geologists' Association*. 2008. V. 119(1). P. 35-57.
 239. Parent H., Schweigert G., Scherzinger A. A review of the classification of Jurassic aspidoceratid ammonites – the Superfamily Aspidoceratoidea // *Volumina Jurassica*. 2020. V. 18(1). P. 47-52
 240. Parent H., Westermann G.E.G. Jurassic ammonite aptychi: functions and evolutionary implications // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2016. V.135(1) P. 101-108.
 241. Parent H., Westermann G.E.G., Chamberlain Jr J.A. Ammonite aptychi: Functions and role in propulsion // *Geobios*. 2014. V.47 (1-2). P. 45-55.
 242. Parkinson J. Organic Remains of a Former World: An examination of the mineralized remains of the vegetables and animals of the Antediluvian World; generally termed extraneous fossils.

- V.3 - London, 1811.
243. Quenstedt F.A. von. Petrefactenkunde Deutschlands 1. Die Cephalopoden. 1849. Tübingen. 580 p.
 244. Qiu D., Liu B., Guo Y., Lakmini W. A.S.W., Tan Y., Li G., Ke Z., Li K., Huang, L. (2023). *Vampyrotheuthis Southchinaseais* Sp. Nov. — A Second Recent Widely Distributed Species of *Vampyromorpha* (Cephalopoda, Coleoidea). // *BioRxiv*. 2023. <https://doi.org/10.1101/2023.02.13.526086>
 245. Quilty P.G. Jurassic ammonites from Ellsworth Land, Antarctica // *Journal of Paleontology*. 1970. V.44 (1). P. 110-116.
 246. Rein S. Die "Mundwerkzeuge" der Ceratiten des Oberen Muschelkalks // *Veröffentlichungen Naturhist. Museum Schleusingen*. 2003. V.18. P.17-26.
 247. Riegraf W., Luterbacher H. Jurassic and Cretaceous rhyncholites (Cephalopod jaws) from the North Atlantic Ocean (Deep Sea Drilling Project Leg 1–79) and their European Counterparts: Evidence for the uniformity of the Western Tethys // *Geologische Rundschau*. 1989. V. 78(3). P. 1141-1163.
 248. Riegraf, W., Moosleitner, G. Barremian rhyncholites (Lower Cretaceous Ammonoidea: calcified upper jaws) from the Serre de Bleyton (Departement Drome, SE France). // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 2010. V. 112. P. 627-657.
 249. Riegraf, W., Schmitt-Riegraf, C. Mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi). In: Ed. Westphal, F., *Fossilium Catalogus, I: Animalia, Pars 134*, 1995. Kugler, Amsterdam/New York, p. 219.
 250. Riegraf, W., Werner, G. Lörcher, F. *Der Posidonienschiefer – Biostratigraphie, Fauna und Fazies des südwestdeutschen Untertoarciums (Lias epsilon)*. Enke-Verlag, 1984, Stuttgart, 195 p.
 251. Rogov M.A., Mironenko A.A. Aptychi of the Boreal and Subboreal Middle Jurassic - Early Cretaceous ammonites: new records and review of published data // *9th International Symposium Cephalopods – Present and Past 2014*. Zürich, Switzerland. P. 68.
 252. Rogov M.A., Mironenko A.A. Patterns of the evolution of aptychi of Middle Jurassic to Early Cretaceous Boreal ammonites // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2016. V. 135(1) P. 139-151.
 253. Rogov M. A., Mironenko A. A. Jaw apparatuses of Jurassic Aspidoceratidae (Ammonoidea) and Cope's rule in evolution of aspidoceratid ammonites (comment on “Giant Middle Jurassic (Bathonian) cf. *Laevaptychus* sp. of the Aztlán section, Hidalgo State, central Mexico” by C. Esquivel-Macías, P. Zell, JA Moreno-Bedmar and K. Flores-Castro [Journal of South American Earth Sciences, 110, 103302]) // *Journal of South American Earth Sciences*. 2021. V. 112. P. 103529.
 254. Ruppell D.E. *Abbildung und Beschreibung einiger neuen oder wenig gekannten Versteinerungen aus der Kalkschieferformation von Solenhofen.* – Verlag der Brönnner'schen buchhandlung,(S. Schmerber), Frankfurt a. M., 1829.

255. Rüppell D.E. IX. Observations on the fossil genera Pseudammonites and Ichthyosiagonites of the Solenhofen Limestone, contained in a letter to R. I. Murchison, Esq., V.P.R.S. // *Philosophical Magazine Series 3*. 1836. V. 9(51). P. 32-34.
256. Salter, J.W. On Peltocaris, a new Genus of Silurian Crustacea. // *Quarterly journal of the Geological Society of London*. V.19. P. 87–92.
257. Saunders R.J. Squid statolith ageing feasibility study // *New Zealand Fisheries Assessment Report*. 2022. V.49. P.1-5.
258. Saunders, W.B., Spinosa C., Teichert C., Banks, R.C. The jaw apparatus of Recent Nautilus and its palaeontological implications. // *Palaeontology*. 1978. V.21. P.129-141.
259. Saunders, W.B., Richardson Jr, E.S. Middle Pennsylvanian (Desmoinesean) Cephalopoda of the Mazon Creek Fauna, Northeastern Illinois. In *Mazon Creek Fossils*. Academic Press, 1979. p. 333-359.
260. Scalia, S. Considerazioni sulle Ammoniti e sugli Aptici. // *Rivista italiana di paleontologia e stratigrafia*. 1922. V. 28. P. 31–40.
261. Scheuchzer, J.J. *Specimen lithographiae Helvetiae curiosae*. Zürich, 1702
262. Schindewolf, O. H. Über Aptychen (Ammonoidea). // *Palaeontographica, Abteilung A*. 1958. V. 111. P. 1–46.
263. Schlotheim, E.F. Die von Petrefactenkunde auf ihrem jetzigen Standpunkte: durch die Beschreibung seiner Sammlung versteinerner und fossiler Überreste des Thier- und Pflanzenreichs der Vorwelt erläutert. 1820, Vol. 1, Becker.
264. Schlotheim, E. F. von *Taschenbuch für die gesamte Mineralogie mit Hinsicht auf die neuesten Entdeckungen* herausgegeben von Dr. Carl Caesar Leonhard. - Frankfurt-a.M. 1813. V. 7(1). 312 p.
265. Schlumberger, C.. Notes paléontologiques I. Aptychus et Anaptychus. // *Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie 2e Série 1er Volume (Année 1866)*. 1868. P.92-107.
266. Schmidt, M. Anaptychen von *Lytoceras cornucopiae* Young & Bird. // *Neues Jahrbuch für Mineralogie und Geologie Beilagen*. Bandolier 61B. 1928. P. 399–432.
267. Schmidt-Effing R. Ein Ceratit mit Kiefer-Apparat aus dem Muschelkalk des Saarlandes // *Paläontologische Zeitschrift*. 1972. V.46. P.49-55.
268. Schweigert, G. Die Ammonitenfauna des Nusplinger Plattenkalks (Ober-Kimmeridgium, Beckeri-Zone, Ulmense-Subzone, Baden-Württemberg). // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie B (Geologie und Paläontologie)*. 1998. V. 267, P. 1–61.
269. Schweigert, G. Über den Aptychus der mitteljurasischen Ammonitengattung *Kosmoceras*. [On the Aptychus belonging to the Middle Jurassic ammonite genus *Kosmoceras*.] // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 2000. V.11. P. 698-704
270. Schweigert, G., Keupp H., Klug C., Scherzinger A. *Miscellanea aus dem Nusplinger*

- Plattenkalk (OberKimmeridgium, Schwäbische Alb). 17. Anaptychen. // Jahresberichte und Mitteilungen des oberrheinischen geologischen Vereins. 2016. V.98. P. 215–225.
271. Septfontaine M. Sur la presence de rhyncholites dans le Lias et le Dogger des Prealpes medianes romandes (Suisse). // Palaontologische Zeitschrift. 1970. V. 44(3/4), P. 103-127.
272. Souquet, L., Basuyaux, O., Guichard, G., Herrel, A., Rouget, I., Evans, S., Moazen, M. The growth of the buccal mass in *Sepia officinalis*: functional changes throughout ontogeny // Marine Biology. 2023. V.170 (82), P.1-12.
273. Souquet, L., Kruta, I., Roscian, M., Andreoletti, J., Sirot, C., Cornette, R., Dutel, H., Landman, N., Herrel, A., Rouget, I. Nautilid beaks: unsuspected disparity and palaeoecological interpretation. Lethaia. 2024. V.57(2). P. 1-19.
274. Spinosa, C. The Xenodiscidae, Permian Otoceratacean Ammonoids. Unpublished Ph.D. dissertation, University of Iowa, 1968.
275. Strickland H. E. On certain Calcareo-corneous Bodies found in the outer chambers of Ammonites // Quarterly Journal of the Geological Society. 1845. V.1(1). P. 232-235.
276. Stridsberg, S. Apertural constrictions in some oncocerid cephalopods. // Lethaia. 1981. V.14. P. 269–276
277. Stridsberg, S. 1984: Aptychopsid plates - jaw elements or protective operculum. // Lethaia. 1984. V. 17. P. 93–98.
278. Strugnell, J., Norman, M., Drummond, A. J., Cooper, A. Neotenus origins for pelagic octopuses. // Current Biology. 2004. V. 14(8). R300-R301.
279. Szaniawski H. The earliest known venomous animals recognized among conodonts // Acta Palaeontologica Polonica. 2009. V.54(4). P. 669-676.
280. Tanabe, K. Comparative morphology of modern and fossil coleoid jaw apparatuses. // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen. 2012. V. 266(1). P. 1-9.
281. Tanabe K., Aiba D., Abe J. The jaw apparatus of the Late Cretaceous heteromorph ammonoid *Turrilites costatus* from central Hokkaido, Japan // Bulletin of the Mikasa City Museum. 2021.V. 24. P. 1-8.
282. Tanabe K., Fukuda Y., Buccal mass structure of the Cretaceous ammonite *Gaudryceras*. // Lethaia. 1983. V.16. P.249–256
283. Tanabe K., Fukuda Y., Morphology and function of cephalopod buccal mass. // In: Savazzi E. (ed.) Functional morphology of the invertebrate skeleton. Wiley, London, 1999, pp. 245–262
284. Tanabe, K., Fukuda, Y., Kanie, Y., Lehmann, U. Rhyncholites and conchorhynchids as calcified jaw elements in some Late Cretaceous ammonites. // Lethaia. 1980. V. 13. P. 157-168
285. Tanabe, K., Hikida, Y., Iba, Y. 2006. Two coleoid jaws from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. // Journal of Paleontology. 2006. V.80(1). P.138-145.

286. Tanabe K., Kruta I., Landman N.H. Ammonoid buccal mass and jaw apparatus // *Ammonoid Paleobiology: from Anatomy to Ecology* / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 439–494 (Topics in Geobiology. V. 43).
287. Tanabe, K., Landman, N.H. Morphological diversity of the jaws of Cretaceous Ammonoidea. // *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt Wien*. 2002. V. 57. P. 157-165.
288. Tanabe, K., Landman, N.H. Kruta, I. Microstructure and mineralogy of the outer calcareous layer in the lower jaws of Cretaceous Tetragonitoidea and Desmoceratoidea (Ammonoidea). // *Lethaia*. 2012. V. 45. P. 191–199.
289. Tanabe K., Mapes R.H., Kidder D.L., A phosphatized cephalopod mouthpart from the Upper Pennsylvanian of Oklahoma, U.S.A. // *Paleontological Research*. 2001. V.5. P. 311–318
290. Tanabe, K., Misaki, A., Landman, N.H. Kato, T. The jaw apparatuses of Cretaceous Phylloceratina (Ammonoidea). // *Lethaia*. 2013. V. 46. P. 399–408.
291. Teichert, C., Moore, R.C., Nodine-Zeller, D.E. Rhyncholites. // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. 1964. Part K. P. 467-484. Lawrence (Geological Society of America & University of Kansas Press).
292. Teichert, C., Spinosa, C. Cretaceous and Tertiary rhyncholites from the western Atlantic Ocean and from Mississippi. // *Paleontological contributions Of the University of Kansas*. 1971. H.58. P. 1-10
293. Teichert, C., Stanley Jr, G. D. Eocene rhyncholite from California. // *Geology*. 1975. H.3(4). P. 178-180.
294. Till A. Die Cephalopodengebisse aus dem schlesischen Neokom // *Jb. kaiserlich-königlichen geol. Reichsanstalt*. 1906. Bd 56. H. 1. P. 89–154.
295. Till A. Die fossilen Cephalopodengebisse. // *Jb. kaiserlich-königlichen geol. Reichsanstalt*. 1907. Bd 57. H. 3. P. 535-682.
296. Till A. Über einige neue Rhyncholithen // *Verhandl. kaiserlich-königlich geol. Reichsanstalt*. 1911. № 16. P. 360–365.
297. Thomson, R. C., Smith, P. L. Pliensbachian (Lower Jurassic) biostratigraphy and ammonite fauna of the Spatsizi area, north-central British Columbia. // *Geological Survey of Canada*. 1992. No. 437. P. 1-87.
298. Thompson, E.H., Yochelson, E.L., Flower, R.H., Aptychi from the pennsylvanian of West Texas. *Journal of Paleontology*. 1980. V.54(5). P. 903–909
299. Thuesen, E.V., Kogure, K., Hashimoto, K., Nemoto, T. Poison arrowworms: a tetrodotoxin venom in the marine phylum Chaetognatha // *Journal of experimental marine Biology and Ecology*. 1988. V.116(3). P. 249-256.
300. Trauth, F. Aptychenstudien I. Über die Aptychen im Allgemeinen. // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 1927. V. 41. P. 171–259.

301. Trauth, F. Aptychenstudien. III–V. // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 1930. V. 44. P. 329–411.
302. Trauth, F. Aptychenstudien, VIII. // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. 1936. V.47. P. 127–145.
303. Trauth, F. Die Praestriptychi und Granulaptychi des Oberjura und der Unterkreide. *Palaontologische Zeitschrift*. 1937. V. 19(1).P. 134–162.
304. Trauth F. Die Lamellaptychi des Oberjura und der Unterkreide // *Palaeontographica Abteilung A*. 1938. P. 115-229.
305. Tsujita C. J., Westermann G. E. G. Were limpets or mosasaurs responsible for the perforations in the ammonite *Placenticeras*? // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2001. V. 169. №. 3-4. P. 245-270.
306. Turek, V. Biological and stratigraphical significance of the Silurian nautiloid *Aptychopsis*. // *Lethaia*. 1978. V. 11. P. 127–138.
307. Van der Tuuk, L.A., Jagt, J.W.M., An enigmatic cephalopod jaw element from the latest Maastrichtian of the Netherlands. In: V International Symposium, Cephalopods - Present and Past, Vienna, 6-9 September 1999. // *Institute of Palaeontology, University of Vienna/Geological Survey of Austria/Museum of Natural History, Vienna*. 1999. p. 113.
308. Vašíček Z. Aptychi and stratigraphy of the Lower Cretaceous in the Western Carpathians // *Mitteilungen aus dem Geologische– Paläontologische Institut der Universität Hamburg*. 1996. V. 77. P. 221-241.
309. Vašíček Z. Aptychi and their significance for taxonomy of Lower Cretaceous ammonites // *Journal of National Museum (Prague), Natural History Series*. 2010. V. 179. №. 18. P. 183-188.
310. Vašíček, Z., Company, M., Měchová, L. Lamellaptychi from the Lower Cretaceous of south-east Spain (Murcia and Jaen provinces). // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. 2015. V. 276/3. P. 335-351.
311. Vašíček Z., Janssen N.M.M., Klein J. The distribution of *Thorolamellaptychus* and some rare *Mortilletila-mellaptychus* (Cephalopoda) in the Valanginian of southeast France and Spain // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*. 2016a. V. 281(2). P. 111-121.
312. Vašíček Z., Klein J., Janssen N. M. M. Ontogeny and variability in ribbing of Late Valanginian lamellaptychi (*Ammonitina*) // *Annales Societatis Geologorum Poloniae*. 2016b. V. 86. P. 17-28.
313. Vašíček Z., Michalík J. The last lamellaptychi in the Hauterivian sequence of the Křížna Nappe, Central Western Carpathians. // *Geologica Carpathica*. 1995. V.46. P. 303-310.
314. Vašíček Z., Michalík J., Reháková D. Early Cretaceous stratigraphy, palaeogeography and life in Western Carpathians. // *Beringeria*. 1994. V.10 P. 3-168.

315. Vašíček, Z., Motchurova-Dekova, N., Ilcheva, A., Metodiev, L. Taxonomy of Late Jurassic-Early Cretaceous aptychi from Bulgaria. // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 2012. V. 265(3). P. 249-274.
316. Vašíček, Z., Rabrenović, D., Skupien, P., Radulović, B. Lower Berriasian ammonites from Dedina (Golubac Mountains, eastern Serbia) and their biostratigraphic implication. // *Cretaceous Research*. 2023. V. 151. P. 105623.
317. Vermeij, G. J. The Mesozoic Marine Revolution: Evidence from Snails, Predators and Grazers. // *Paleobiology*. 1977. V.3(3). P. 245–258.
318. Vischniakoff, N. Sur les Aptychus de Gorodische // *Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou*. 1875. V.3. P. 175–17
319. Voltz, Ph. L., Determination des fossiles connus sous le nom d'Aptychus, Trigonellites etc. // *L'Institut, Journal general des Soc. et Trav. scientif. de la France et de l'Etranger*. 1837. I. Sect, tome V, p. 48 (Paris).
320. Vortsepneva, E., Ivanov, D., Purschke, G., Tzetlin, A., Morphology of the jaw apparatus in 8 species of Patellogastropoda (Mollusca, Gastropoda) with special reference to Testudinalia tesulata (Lottiidae) // *Zoomorphology*. 2013. V 132. P. 359-377.
321. Vortsepneva, E., Ivanov, D., Purschke, G., Tzetlin, A. Fine morphology of the jaw apparatus of Puncturella noachina (Fissurellidae, Vetigastropoda) // *Journal of Morphology*. 2014. V 275. №. 7. P. 775-787.
322. Waagen W. Über die Ansatzstelle der Haftmuskeln beim Nautilus und den Ammonoiden. // *Palaeontographica*. 1870. V.17.
323. Weaver, P.G., Ciampaglio, C.N., Sadorf, E.M., Rhyncholites and conchorhynch (calcified nautiloid beaks) from the Eocene (Lutetian/Priabonian) Castle Hayne Formation, southeastern North Carolina. // *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie - Abhandlungen*. 2012. V.264. P. 61-75.
324. Westermann G.N. Ammonoid Life and Habitat // eds. Landman N.H., Tanabe K., Davis R.A. *Ammonoid paleobiology*. Boston, MA, Springer US. 1996. P. 608-695.
325. Westermann, G.E.G., Riccardi, A.C., Lehmann, U. A new Anaptychus-like jaw apparatus of Jurassic? Lytoceras from Argentina. // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*. 1999. V.1. P.21–28.
326. Whitelaw B.L., Cooke I.R., Finn J., da Fonseca R.R., Ritschard E.A., Gilbert M.T.P., Simakov O., Strugnell J.M. Adaptive venom evolution and toxicity in octopods is driven by extensive novel gene formation, expansion, and loss. // *GigaScience*. 2020. V.9(11) P. g1aa120.
327. Wiedmann J. Stammesgeschichte und System der postradiatischen Ammonoideen. Ein Überblick (2 Teil) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh*. 1966. V.127(1). P.13-81.
328. Williams, B.L. Behavioral and chemical ecology of marine organisms with respect to

- tetrodotoxin. // *Marine Drugs*. 2010. V.8(3). P. 381-398.
329. Wippich, M.G. Ammonoideen-Kiefer (Mollusca, Cephalopoda) aus Schwarzschiefern des Cenoman/Turon-Grenzbereichs (Oberkreide) im nördlichen Westfalen. // *Geologie und Paläontologie in Westfalen*. 2005. V. 65. P. 77-93.
330. Woodward, E. On a series of phyllopod crustacean shield from the Upper Devonian of the Eifel; and on one from the Wenlock Shale of S. Wales. // *Geological Magazine*. 1882a. V.9. P. 385–390.
331. Woodward, E. Note on *Ellipsocaris Dewalquei*, a new Phyllopod Crustacean Shield from the Upper Devonian of Belgium. // *Geological Magazine*. 1882b. V.9. P. 444–446.
332. Woodward, H. On a new genus of phyllopodous Crustacea from the Moffat Shales (Llandeilo Flags) Dumfriesshire. // *Quarterly Journal of the Geological Society*. 1866. V. 22. P. 503–505.
333. Wright T. On the Modern Classification of the Ammonitidae. // *Proceedings of the Cotteswold Naturalists' Field Club*. 1880. V7. P. 169-219
334. Wright, C.W., Callomon, J.H. Howarth, M.K. Cretaceous Ammonoidea. Treatise on invertebrate paleontology, part L, Mollusca 4 (revised). 1996. 1–362 pp. Geological Society of America and University of Kansas Press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
335. Yacobucci M.M. Macroevolution and paleobiogeography of Jurassic-Cretaceous ammonoids // *Ammonoid Paleobiology: From macroevolution to paleogeography* / Eds. Klug C., Korn D., De Baets K. et al. Dordrecht: Springer, 2015. P. 189-228. (Topics in Geobiology. V. 44).
336. Yochelson, E. L. The Permian nautiloid mandible *Rhynchoteuthis kaibabensis* reinterpreted as a polyplacophoran. // *Journal of Paleontology*. 1971. V. 45. P. 130-133.
337. Zahradnick, O., Horacek, I., Tucker, A. S. Viperous fangs: Development and evolution of the venom canal. // *Mechanisms of Development*. 2008. V.125(9-10). P. 786–796.
338. Zakharov, Y.D., Lominadze, T.A. New data on the jaw apparatus of fossil cephalopods. // *Lethaia*. 1983. V. 16(1). P. 67-78.
339. Zeiss, A., Leanza, H.A. Upper jurassic (tithonian) ammonites from the lithographic limestones of the zapala region, neuquen basin, Argentina. // *Beringeria*. 2010. V.41. P.25–76.
340. Ziegler, B. Über den Ammonites aporus Opper. // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde - Serie B (Geologie und Paläontologie)*. 1974. V.9. P. 1–6.
341. Zittel K.A. von. Die Cephalopoden der Stramberger Schichten. // *Paläontologische Mittheilungen aus dem Museum des königlich. Bayerischen Staates*. 1868. V. 2/1. P. 33–118.
342. Zittel, K.A. von *Text-book of Palaeontology*. 1900.V.1. 706 pp. Macmillan, London, New York.

Приложение

Таблица 3. Местонахождения аптихов на Восточно-Европейской платформе

| Название | Широта | Долгота | Возраст |
|---|-------------|-------------|---|
| Большая Пестровка (Мордовия) | 54.56577778 | 45.2474166 | Верхний бат |
| Порецкое (Чувашия) | 55.19984 | 46.334492 | Нижний келловей |
| Мантурово (Костромская обл.) | 58.339858 | 44.78265 | Нижний келловей |
| Знаменка (Костромская обл.) | 58.383709 | 44.84212 | Нижний келловей |
| Железногорск (Курская обл.) | 52.31663333 | 35.41029722 | Нижний келловей |
| Починки (Нижегородская обл.) | 54.689335 | 44.893527 | Нижний келловей и верхний оксфорд |
| Змеинка (Рязанская обл.) | 54.22993611 | 38.95773333 | Средний и верхний келловей |
| Михайловцемент (Рязанская обл.) | 54.20977778 | 38.93632222 | Средний и верхний келловей |
| Пески (Московская обл.) | 55.194088 | 38.802775 | Верхний келловей |
| Дубки (Саратовская обл.) | 51.6672 | 46.044366 | Верхний келловей и нижний оксфорд |
| Михаленино (Костромская обл.) | 57.9948 | 44.003 | Верхний оксфорд |
| Рыбаки (Московская обл.) | 55.4748 | 38.2246 | Верхний оксфорд |
| Марково (Московская обл.) | 55.443528 | 38.251917 | Верхний оксфорд |
| Дубровское (Мордовия) | 54.6565 | 45.4152 | Верхний оксфорд и верхний кимеридж |
| Исады (Нижегородская обл.) | 56.075 | 45.118 | Верхний кимеридж |
| Лада (Мордовия) | 54.574778 | 45.460111 | Верхний кимеридж |
| Липицы (Калужская обл.) | 54.31067 | 35.557025 | Верхний кимеридж |
| Мурзицы (Нижегородская обл.) | 55.306 | 46.1979 | Верхний кимеридж и нижняя волга |
| Городищи (Ульяновская обл.) | 54.574209 | 48.417261 | Верхний кимеридж нижняя и средняя волга |
| Тархановская пристань – Мемеи (Татарстан) | 54.656 | 48.5749 | Верхний кимеридж |
| Хвадукасы (Чувашия) | 55.77164722 | 46.08892222 | Верхний кимеридж |
| Совхозный – Засурье (Чувашия) | 56.031528, | 46.279280 | Верхний кимеридж |
| Полевые Бикшики (Чувашия) | 55.098 | 47.474 | Нижняя волга |

| | | | |
|--------------------------------|-----------|-----------|------------------------------------|
| Глебово (Ярославская обл.) | 58.001 | 38.443 | Средняя волга |
| Кашпир (Самарская обл.) | 53.043506 | 48.446059 | Верхний кимеридж, Верхняя волга |
| Марьевка (Ульяновская обл.) | 53.133938 | 48.155048 | Верхняя волга |
| Мневники (Москва) | 55.7677 | 37.474 | Верхняя волга |
| Кунцево (Москва) | 55.7419 | 37.44 | Верхняя волга |
| Мильково (Московская обл.) | 55.6097 | 37.801 | Верхняя волга |
| Еганово (Московская обл.) | 55.5377 | 38.063 | Верхняя волга |
| г. Улаган (Волгоградская обл.) | 49.168 | 46.862 | Верхний кимеридж |

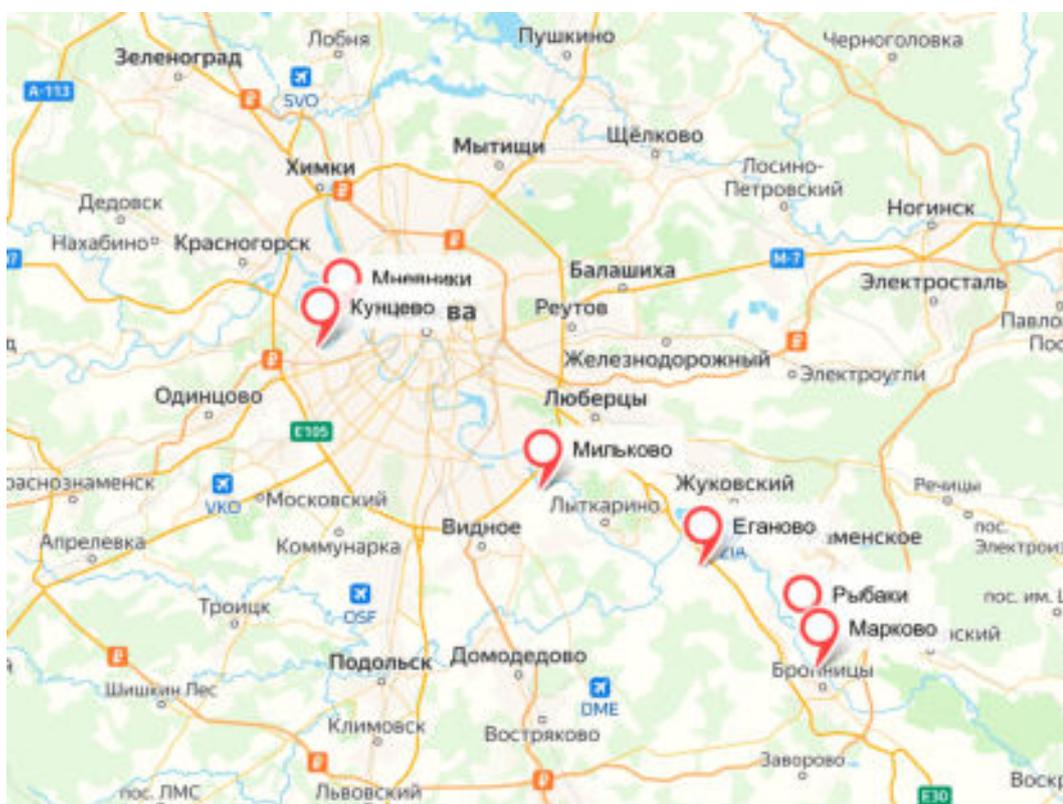


Рисунок 68. Местонахождения юрского возраста Московского региона, из которых известны аптихи. Графическая основа — Яндекс-карты.

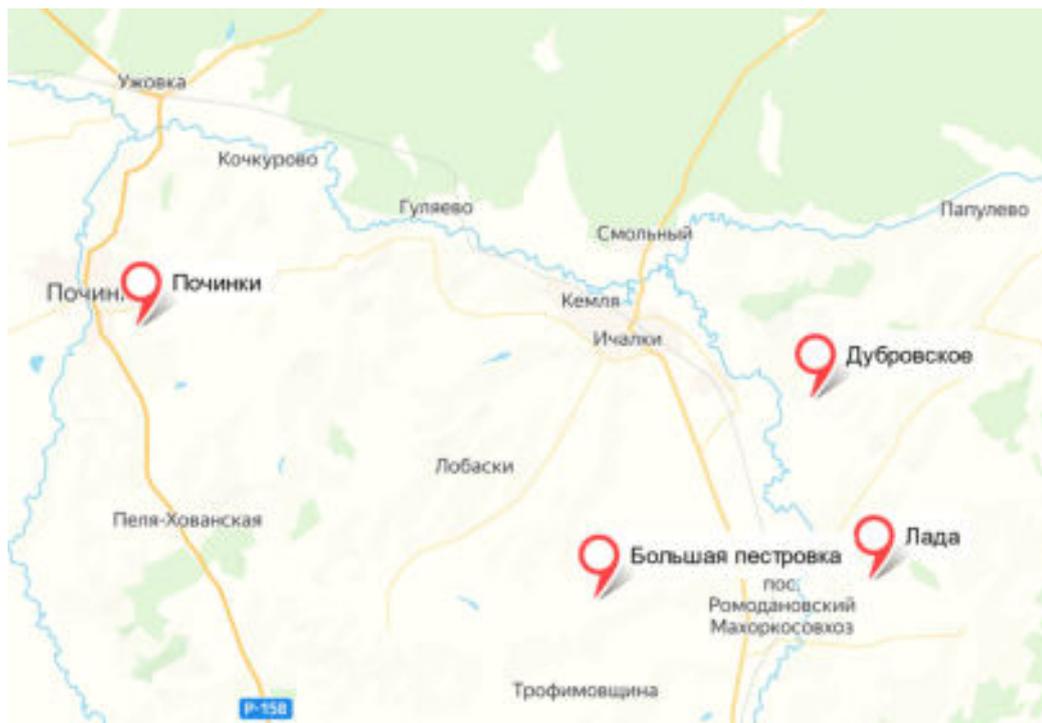


Рисунок 69. Местонахождения юрского возраста в Мордовии и Нижегородской области, из которых известны аптихи. Графическая основа — Яндекс-карты.

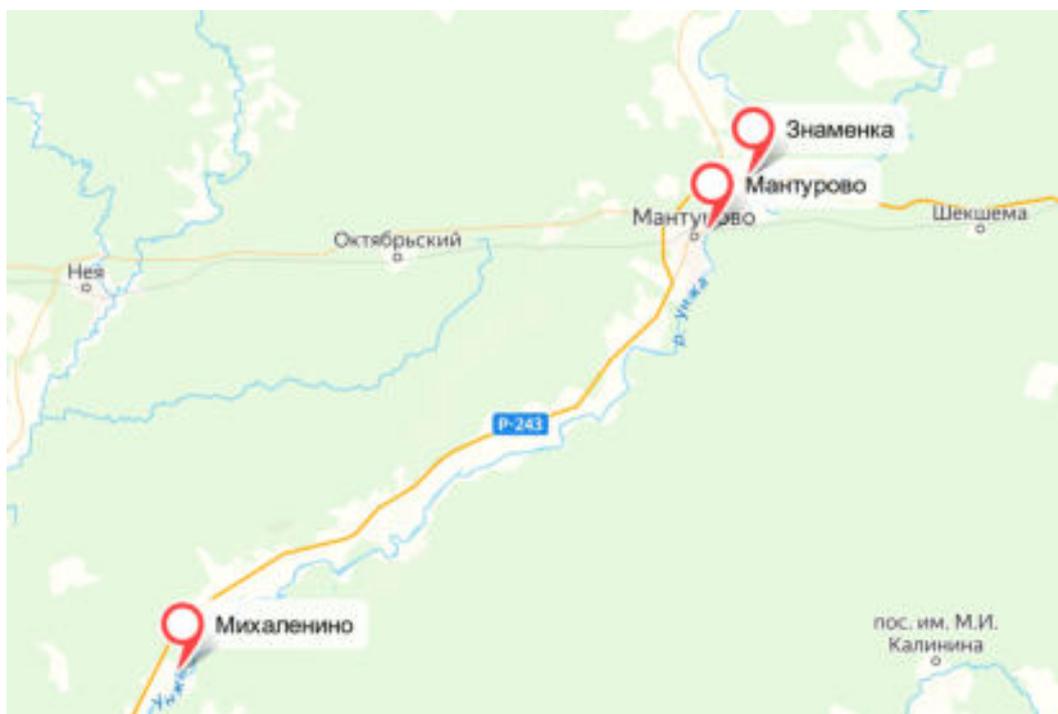


Рисунок 70. Местонахождения юрского возраста Костромской области, из которых известны аптихи. Графическая основа — Яндекс-карты.