

УДК 564.53

МОРФОГЕНЕЗ СКУЛЬПТУРЫ РАННЕМЕЛОВЫХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ РОДА *AUDOULICERAS* THOMEL, 1964

И.М. Стеньшин

Ульяновский областной краеведческий музей им. И.А. Гончарова

Поступила в редакцию 01.02.11

Для раннемеловых гетероморфных аммонитов рода *Audouliceras* Thomel, 1964 (семейство Ancyloceratidae Gill, 1871) из аптского яруса Поволжья предложен графический метод изучения скульптуры раковин, который позволяет получить ее модель и объективно сравнивать скульптуру различных экземпляров.

Ключевые слова: онтогенез, скульптура, аммоноидеи, ранний мел, Поволжье.

К изучению морфогенеза мезозойских аммонитов ученые обращались неоднократно (Демченко, 2008; Друщиц, Догужаева, 1981; Друщиц, Михайлова, 1974; Друщиц и др., 1983, 1985; Друщиц, Хиами, 1970; Ломинадзе и др., 1985). Именно скульптура (ребра, шипы, бугры) имеет решающее значение. Ее изменения в онтогенезе в сочетании с формой раковины обычно детально характеризуются при описании новых таксонов. Однако словесное описание не позволяет передать во всей полноте строение скульптурных элементов, особенно если это касается мелких, но таксономически важных деталей. Решением этой проблемы является переход от текстовой характеристики к текстово-графической. Подобный анализ применялся при изучении аммонитов (Демченко, 2008; Ломинадзе и др., 1985), но в довольно упрощенной форме.

На наш взгляд, изучение скульптуры должно быть более детальным и точным, поскольку таким способом можно достичь более успешных результатов в изучении особенностей морфогенеза скульптуры у аммонитов.

В качестве примера был выбран один из самых сложных в скульптурном отношении среди гетероморфных аммонитов род *Audouliceras* Thomel, 1964. Его раковины часто встречаются в нижнеаптских отложениях Ульяновского Поволжья, отличаются хорошей сохранностью и значительной вариацией скульптуры. Визуально различимы несколько самостоятельных форм, таксономический статус которых пока не определен. В данной статье излагается текстово-графический анализ схем морфогенеза скульптуры раковины с целью последующей ревизии видового состава этого рода.

Методика

Для изучения особенностей скульптуры выбраны три экземпляра хорошей сохранности, любезно

предоставленные И.А. Шумилкиным и Г.Н. Успенским (Музей экологического факультета Ульяновского государственного университета). Все три экземпляра подвергнуты текстово-графической обработке, включавшей следующие этапы:

Фотосъемка. Фотографирование раковины осуществлялось с применением напыления. Поверхность, покрытая тонким слоем хлористого аммония, не дает бликов, а скульптурные особенности при этом четко различимы.

Измерения. Измерения раковины проводились по прилагаемой схеме (рис. 1). Основные измерения раковины проводились штангенциркулем. Криволинейные участки измерялись нитью, длина которой определялась путем прикладывания к линейке.

Разворачивание образца. Гетероморфное строение облегчает эту задачу, но на спиральной части некоторые элементы скульптуры остаются невидимы. Разламывание спирали нужно производить тупым неметаллическим предметом над большим листом

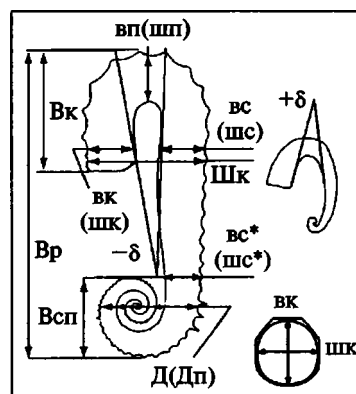


Рис. 1. Схема измерений раковины (Mikhailova, Baraboshkin, 2002, с дополнениями): Вк — высота крючка, вк — высота устья, вл — высота перегиба, Вр — высота раковины, вс — конечная высота ствола, вс* — начальная высота ствола, Всп — высота спиральной части, Д — диаметр спиральной части, Дп — диаметр пупка спиральной части, Шк — ширина крючка, шк — ширина устья, шп — ширина перегиба, шс — конечная ширина ствола, шс* — начальная ширина ствола, δ — угол крючка, для обозначения угла при изгибе крючка наружу от ствола используется знак (+), а к стволу знак (—)

бумаги, что предупреждает потерю важных мелких фрагментов. По завершении исследования раковина восстанавливается путем склеивания отдельных ее частей по фотографии. Для этого наиболее подходит эпоксидная смола.

Изображение скульптуры. Наиболее сложная часть — перенос скульптуры в графическое изображение на плоскости. Удобнее это делать в векторных графических редакторах (в данной работе использовался CorelDRAW). Скульптура рисуется при помощи инструментов «Свободная форма», «Ломаная линия», «Безье», «Кривая через 3 точки». Также используются различные фигуры: «Многоугольник», «Эллипс» и др. Кроме того, достаточно изобразить только одну из сторон. Несимметричные признаки, как показали наши многочисленные наблюдения, являются либо следствием прижизненных повреждений, либо индивидуальных особенностей развития, которые не имеют таксономического значения.

Перед началом работы необходимо определить еще один параметр раковины — длину вентральной стороны по ее середине, которая обозначается индексом V. Это измерение не случайно выполняется после раскола раковины на фрагменты, так как иначе на некоторых участках раковины ее вентральная сторона просто не доступна. На фрагментах длина вентральной стороны определяется для каждой части отдельно, затем измерения суммируются. В описании скульптуры расстояние, отмеренное по стороне V, обозначено индексом L.

Длина боковой стороны измеряется в начальной (первой доступной для измерения) и в устьевой частях раковины как длина окружности на поперечном сечении раковины, разделенная пополам. Эти измерения необходимы для создания развертки, напоминающей по форме половину вытянутой трапеции. Линия, обозначенная на контуре индексом D, является срединной линией дорсальной стороны. Ее длина в действительности может сильно варьировать, но при исследовании скульптуры эта особенность не учитывается. В противном случае создание изображения (модели) скульптуры было бы очень сложной задачей, решение которой препятствует ускоренной обработке результатов.

Линия D является прямой, которая соединяет две стороны контура, соответствующие длинам боковых сторон начальной и устьевой частей раковины, и отвечает ее реальному положению только в этих двух участках.

На внешней части стороны V показывается шкала, единицы длины которой соответствуют «расстоянию учета» (элементарный интервал, в котором ведется подсчет деталей скульптуры на раковине). «Расстояние учета» может быть любым удобным интервалом в несколько миллиметров или сантиметров. На схеме «расстояние учета» принимается за единичный масштаб для визуализации скульптуры и поперечных сечений.

Скульптура тщательно отслеживается на раковине, каждое ребро наблюдается по всей его длине и изображается с детальным соблюдением изгибов и других морфологических особенностей. Первыми изображаются ребра начальной (сохранившейся) части раковины, их толщина показывается относительной, с учетом удобства для зрительного восприятия. В противном случае схема будет перегружена и тяжела для сравнения. К тому же на раковине довольно сложно определить границу ребер и разделяющих уплощенных участков, переход очень часто столь постепенен, что одно ребро плавно переходит в другое. Изображение завершающих скульптуру ребер раковины особых трудностей не вызывает, хотя они чаще имеют более сложное строение. В итоге получается завершенная модель скульптуры раковины. Если имеется оформленное устье, то она завершается и его контуром.

Составление схемы (рис. 2—4). Проводится с использованием тех же редакторов. В центре располагается развертка с изображением скульптуры раковины. С дорсальной стороны от развертки помещается фото раковины. Рядом располагают индексы стадий роста и указывают их границы на скульптуре: Сп — спиральная стадия, (O₁, 2, 3, 4 — обороты спиральной стадии); Ст — стволовая стадия (рст — ранний ствол, пст — поздний ствол); К — крючок.

Перечисленные стадии ограничены резкими онтогенетическими изменениями формы раковины у гетероморфных аммонитов. Каждой из стадий соответствует определенная часть раковины. Первый оборот спирали (O₁) формируется еще на личиночной стадии моллюска, он почти всегда не сохраняется. Число последующих оборотов (O₂, O₃, ...) может варьировать (для рода *Audouliceras* Thomel, 1964 характерно наличие четырех полных оборотов). Выпрямленная часть раковины, следующая за спиралью, называется стволовой стадией (Ст), она делится на раннюю (рст) и позднюю (пст) части по границе изменения скульптурных особенностей (ранняя часть имеет скульптуру, близкую к таковой на спирали, поздняя — к скульптуре начала крючка). Завершающей онтогенез стадией является крючок (К).

С вентральной стороны от скульптуры приводится нумерация ребер и цепь контуров сечений, направленных вентральной стороной вверх (стороны также обозначаются индексами V и D). Изображение контуров сечения особых сложностей не представляет. Важно соблюдать масштаб и отмечать места прохождения на скульптуре. К контурам сечений привязывается вертикальная форма ребра, которая дополнит понятие о скульптуре раковины. С этой же стороны проводится граница жилой камеры и фрагмокона.

Масштаб на схеме используется линейный и изображается отдельно для скульптуры (сечений) и фотографии. Данное решение позволяет привести фотографию в увеличенном виде.

Морфогенез скульптуры

Скульптура у рода *Audouliceras* резко изменяется в онтогенезе. Начальные обороты плоскоспиральной части украшены тонкими одинаковыми ребрами, на которых местами развиты краевые, верхнебоковые и пупковые бугорки, расположенные одновременно на двух или трех соседних ребрах. Имеются также промежуточные и вставочные ребра. Последние часто несут только краевые бугорки. На более взрослой стадии плоской спирали бугорки в некоторых случаях исчезают, хотя иногда присутствуют до начальной части ствола. На остальной части ствола прослеживается безбугорчатая скульптура и лишь позже, на изогнутой части крючка появляются широкие трехбугорчатые ребра, между которыми развиты безбугорчатые, более тонкие промежуточные ребра. На конечной части крючка бугорки сильно сглажены.

Морфология оборотов и тип скульптуры на плоскоспиральной части описываемого рода проявляют сходство с таковой раннебарремского рода *Joubertites* Sarkar, 1955, но отличаются от него наличием развернутой стадии (ствол, крючок). Общей формой раковины и исчезновением бугорчатой скульптуры в начале ствола род *Audouliceras* приближается к *Australiceras* (*Proaustraliceras*), но отличается от него типом бугорчатой скульптуры на плоской спирали (Какабадзе, 1981).

Нами исследованы 3 экземпляра этого рода, для которых получены развертки их скульптуры.

Экземпляр № 1, МЭФ УлГУ, № 182 (рис. 2).

Место находки. Ульяновская область, Сенгилевский район, окрестности г. Сенгилей; нижний апт, зона *D. deshayesi* — *A. gepauxianum*, уровень А 12 (Шумилкин, 1999).

Форма. Раковина достаточно крупная (см): $L = 74,0$; $Vp = 23,5$; $Vk = 8,8$; $Шк = 15,8$; $Всп = 9,8$; $Д = 10,9$; $Дп = 3,8$; $вс^* = 5,0$; $шс^* = 3,8$; $вс = 6,0$; $шс = 4,5$; $вп = 5,4$; $шп = 4,8$; $вк = 5,5$; $шк = 5,4$; $+δ = 20^\circ$. Жилая камера занимает крючок и значительную часть ствола ($L = 37,7$ см). Устьевой край довольно четок и характеризуется сужением раковины. Ранние обороты спирали неизвестны. Поперечное сечение изменчиво в морфогенезе — слабоовальное, с незначительным превышением высоты над шириной в ранней части спирали, высокотрапезиевидное со слабо закругленной дорсальной стороной в поздней части спирали, высокоовальное на протяжении ствола и почти округлое в терминальной части.

Скульптура состоит из 199 ребер. Форма ребер существенно изменяется в морфогенезе. На ранней части спирали это однотипные одиночные ребра с тремя — двумя рядами бугорков (вентральными, латеральными и парадорсальными). Через три сантиметра ($L = 3,0$ см) от начальной (сохранившейся) части появляются крупные трехбугорчатые ребра и скульптура частично принимает вид типичной анцилоцератидной, основные ребра несут один ряд бугорков.

При длине $L = 8,5$ см крупные ребра исчезают, а основные сменяются ребрами с незначительным утолщением на месте вентрального бугорка. На $L = 5,8$ см появляются ветвистые ребра, которые чередуются с одиночными и иногда сменяются наружными вставочными. Такая скульптура наблюдается до ранней части ствола (рст) $L = 39,0$ см, затем исчезают ветвистые ребра без вентрального утолщения и скульптура характеризуется чередованием одиночных и наружных вставочных ребер. На середине поздней части ствола (пст), в интервале между $L = 43,5$ и $47,0$ см, вставочные ребра временно исчезают. Отметка $L = 52,3$ см соответствует начальной части крючка и характеризуется появлением двух двухбугорчатых ребер с раздвоенной вентральной частью. Начиная с $L = 55,4$ см появляется вентральное утолщение ребер, продолжающееся до геронтических (поздних) трехбугорчатых петленосущих ребер крючка ($L = 64,1—70,6$ см). Два сложноустроенных ребра наблюдаются на участке $L = 59,8—62,7$ см. Эти ребра несут парадорсальный бугорок и латеральное возвышение, сближающее 2—3 близрасположенных ребра. Участок на $L = 64,0$ см является границей смены вставочных наружных ребер вставочными внутренними. Такие ребра группируются парой на трех участках геронтической скульптуры. Устьевая часть раковины характеризуется двумя терминальными ребрами, имеющими вид грубой складки.

Ребра этого экземпляра до стадии крючка имеют устьевой изгиб (направленный к устью) в вентральной и парадорсальной частях, дорсальная часть всех ребер имеет только четкий устьевой изгиб. Толщина ребер закономерно уменьшается на дорсальной стороне раковины. Исключением является стадия ствола, где толщина ребер не изменяется. Угол наклона ребер по отношению к оси вентральной стороны прямой, небольшое отклонение наблюдается на геронтической стадии.

Экземпляр № 2 (предоставлен И.А. Шумилкиным, рис. 3).

Место находки. Ульяновская область, Сенгилевский район, окрестности с. Шиловка; нижний апт, зона *D. deshayesi* — *A. gepauxianum*, уровень А 12.

Форма. Раковина средних размеров (см): $L = 63,4$; $Vp = 19,6$; $Vk = 4,55$; $Шк = 13,1$; $Всп = 8,3$; $Д = 10,27$; $Дп = 3,5$; $вс^* = 4,5$; $шс^* = 3,7$; $вс = 4,9$; $шс = 4,15$; $вп = 4,9$; $шп = 4,35$; $вк = 4,55$; $шк = 4,3$; $+δ = 21^\circ$. Жилая камера занимает крючок и значительную часть ствола ($L = 31,8$ см). Устьевой край выражен довольно четко. Два ранних оборота спирали неизвестны. Поперечное сечение изменчиво в морфогенезе — округлое у ранней части быстро сменяется овальным, а затем высокотрапезиевидным с почти прямой дорсальной стороной. Такое сечение сохраняется до конца спирали. Далее дорсальная сторона незначительно округляется и к крючку устье меняется на более округлое.

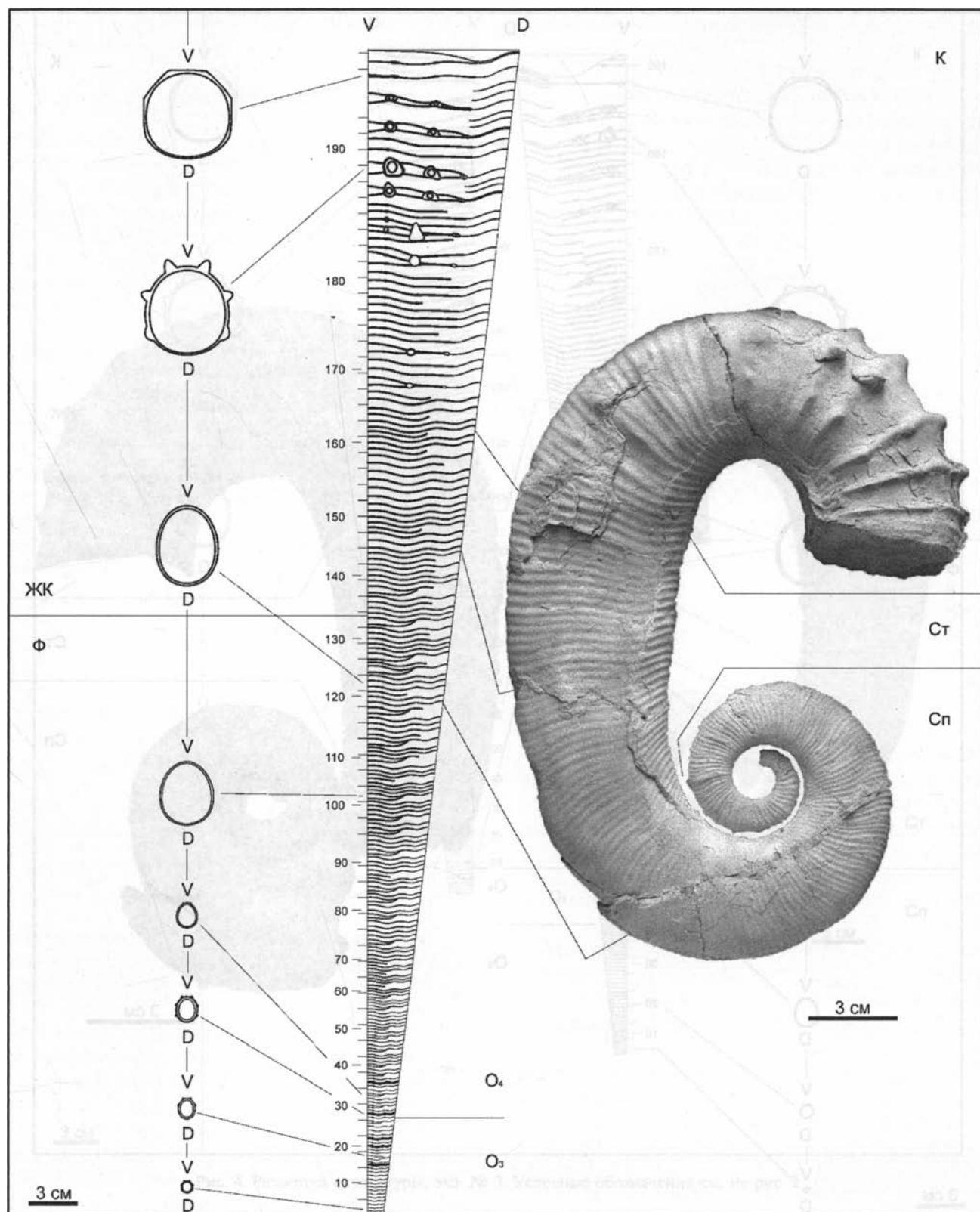


Рис. 2. Развертка скульптуры, экз. № 1: ЖК — живая камера, К — крючок, O_3 и O_4 — третий и четвертый обороты спирали, Сп — спираль, Ст — ствол, Ф — фрагмон, D — середина дорсальной стороны, V — середина вентральной стороны, 10–190 — нумерация ребер; шкала на стороне V — расстояние учета

Скульптура представлена 191 ребром. На ранней части спирали она состоит из однотипных одиночных ребер с тремя рядами бугорков (вентральными, латеральными и парадорсальными). При длине

2,6 см от начальной (сохранившейся) части скульптура меняется на двухбугорчатую, а на 3,5 см — на одnobугорчатую, которая наблюдается до $L = 11,5$ см. Через четыре безбугорчатых ребра на месте вент-

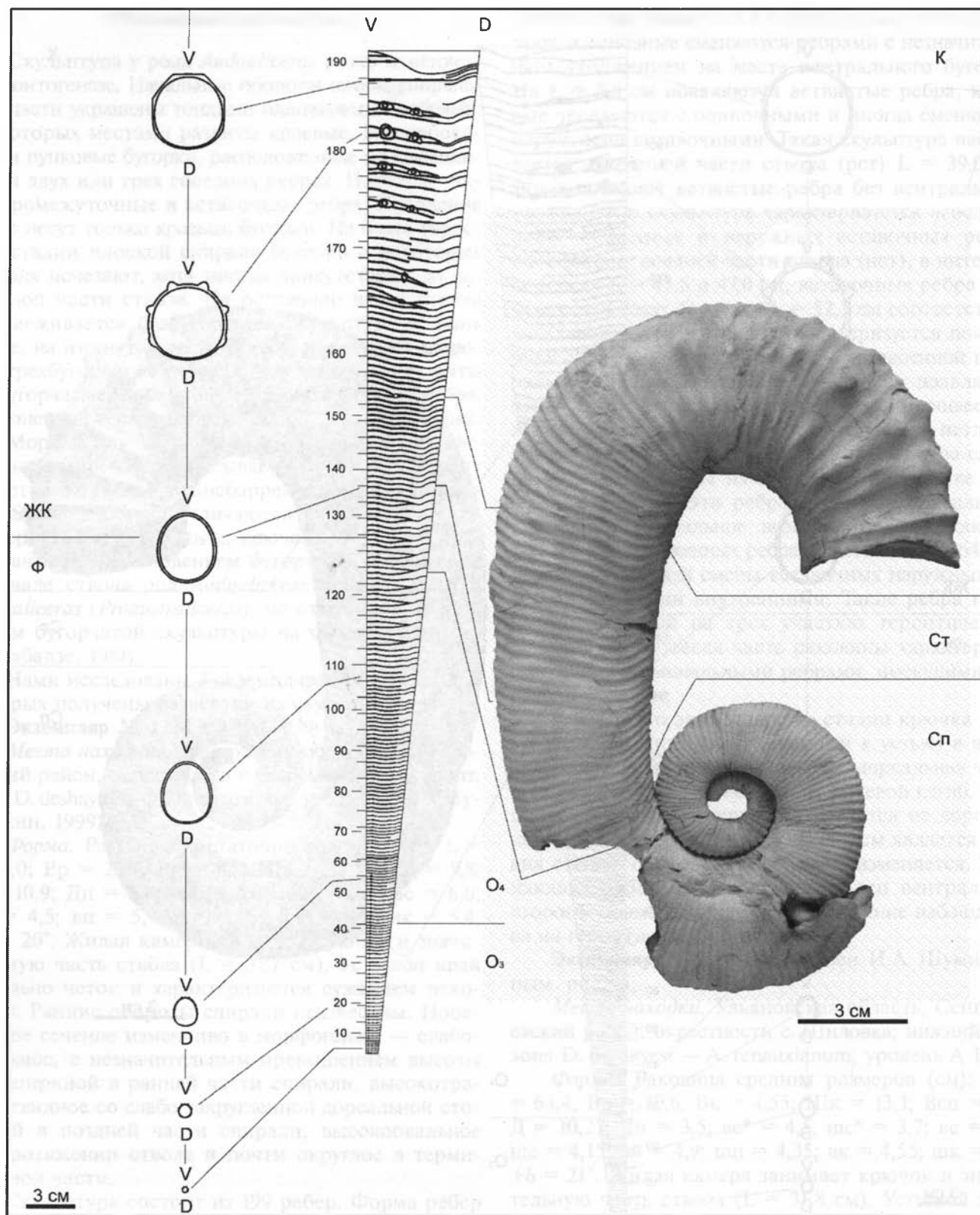


Рис. 3. Развертка скульптуры, экз. № 2. Условные обозначения см. на рис. 2

рального бугорка проявляется незначительное утолщение, сохраняющееся до $L = 35,3$ см (граница раннего и позднего ствола). На этом же участке отмечаются сначала наружные вставочные ребра, затем ветвистые ребра. До $L = 45,7$ см скульптуру состав-

ляют однотипные простые ребра. Стадия крючка начинается одним двухбугорчатым ребром с раздвоенной вентральной частью ($L = 40,6$ см). С отметки $46,1$ см вновь появляются ребра с утолщением на месте вентрального бугорка. В интервале $L =$

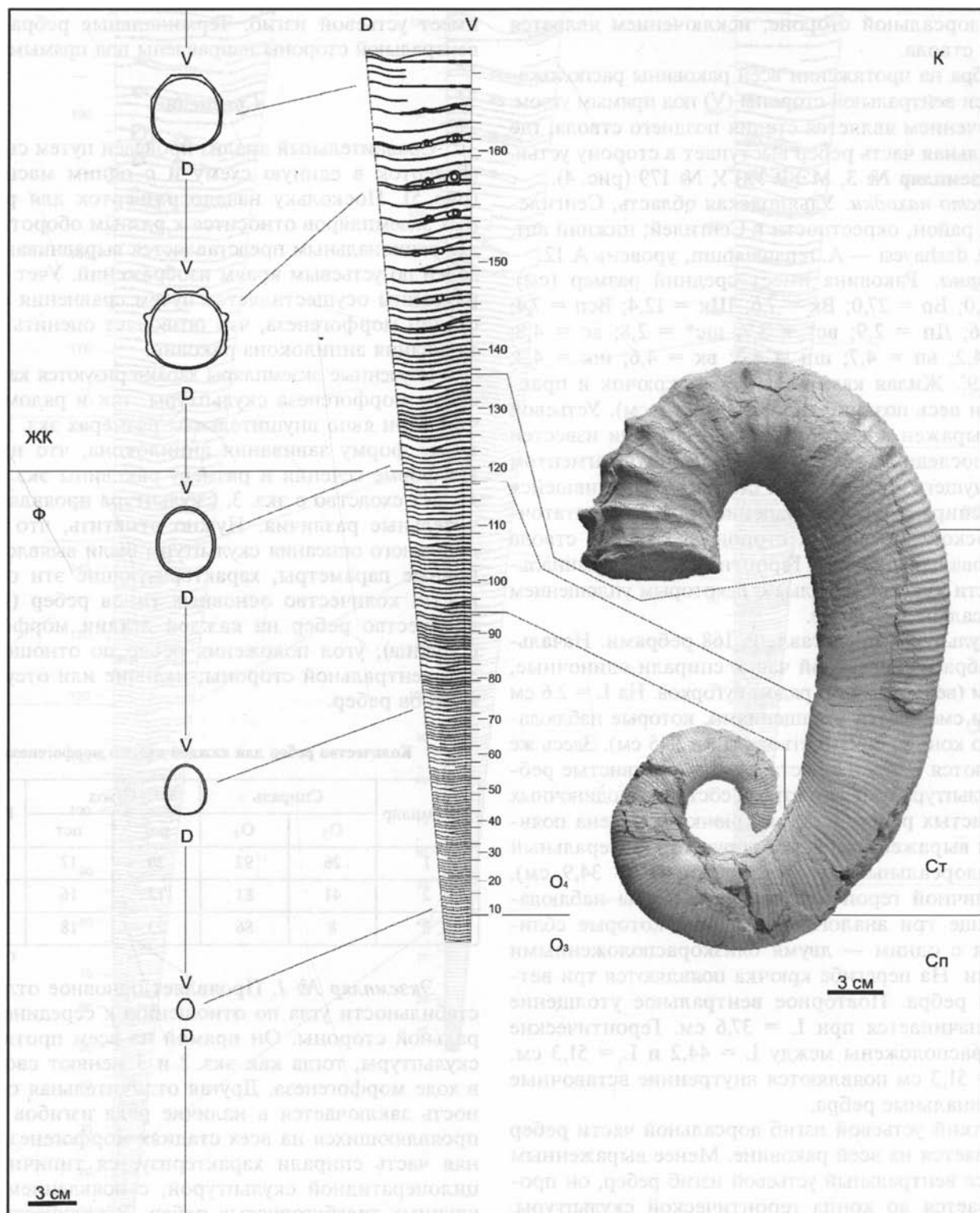


Рис. 4. Развертка скульптуры, экз. № 3. Условные обозначения см. на рис. 2

= 46,8—48,8 см присутствуют два ребра с латеральным возвышением, которое сближает 2—3 близрасположенные ребра. Геронтические трехбугорчатые петленесущие ребра возникают на участке $L = 52,1\text{—}58,7$ см, по завершению которого появляются внутренние вставочные ребра. Терминальные ребра представлены одним полным и одним несформированным до конца ребром.

Дорсальная часть ребер имеет четкий устьевой изгиб. На протяжении всей спирали до стадии позднего ствола наблюдается постепенное формирование устьевого изгиба вентральной стороны (изгиб ребра, направленный в сторону устья), который четко представлен до геронтических ребер. Геронтические и терминальные ребра имеют лишь дорсальный устьевой изгиб. Утончение ребер происходит толь-

ко на дорсальной стороне, исключением является стадия ствола.

Ребра на протяжении всей раковины расположены к оси вентральной стороны (V) под прямым углом. Исключением является стадия позднего ствола, где вентральная часть ребер выступает в сторону устья.

Экземпляр № 3, МФУ УлГУ, № 179 (рис. 4).

Место находки. Ульяновская область, Сенгилевский район, окрестности г. Сенгилей; нижний апт, зона D. deshayesi — A. gepauxianum, уровень A 12.

Форма. Раковина имеет средний размер (см): L = 56,0; Вр = 27,0; Вк = 7,6; Шк = 12,4; Всп = 7,4; Д = 8,6; Дп = 2,9; вс* = 3,7; шс* = 2,8; вс = 4,8; шс = 4,2; вп = 4,7; шп = 4,3; вк = 4,6; шк = 4,3; + δ = 19°. Жилая камера занимает крючок и практически весь поздний ствол (L = 28,8 см). Устьевой край выражен довольно четко. В спирали известен лишь последний оборот с небольшим фрагментом предыдущего. Поперечное сечение сохранившейся части спирали высокотрапецевидное с достаточно плоской дорсальной стороной. Сечение ствола имеет овальную форму. Геронтическая и терминальная части крючка округлые с некоторым уплощением на дорсальной стороне.

Скульптура представлена 168 ребрами. Начальные ребра на известной части спирали одиночные, с одним (вентральным) рядом бугорков. На L = 2,6 см бугорки сменяются утолщениями, которые наблюдаются до конца раннего ствола (L = 28,5 см). Здесь же появляются наружные вставочные и ветвистые ребра. Скульптура позднего ствола состоит из одиночных и ветвистых ребер. Стадия крючка отмечена появлением выраженного двухбугорчатого (латеральный и парадорсальный бугорок) ребра (L = 34,9 см). До типичной геронтической скульптуры наблюдаются еще три аналогичные ребра, которые сближаются с одним — двумя близкорасположенными ребрами. На перегибе крючка появляются три ветвистые ребра. Повторное вентральное утолщение ребер начинается при L = 37,6 см. Геронтические ребра расположены между L = 44,2 и L = 51,3 см. На L = 51,3 см появляются внутренние вставочные и терминальные ребра.

Четкий устьевой изгиб дорсальной части ребер наблюдается на всей раковине. Менее выраженным является вентральный устьевой изгиб ребер, он прослеживается до конца геронтической скульптуры. Вентральная и латеральная стороны терминальных ребер не имеют изгибов. Утончение ребер происходит на дорсальной стороне и исключение представляют ребра ствола.

Угол наклона ребер изменчив в морфогенезе. На протяжении всей спирали он достаточно прямой и лишь к началу раннего ствола незначительно меняется. Ранний ствол имеет ребра, ориентированные под прямым углом к оси вентральной стороны (V). На стадии позднего ствола вентральная часть ребер

имеет устьевой изгиб. Терминальные ребра к оси вентральной стороны направлены под прямым углом.

Сравнение

Сравнительный анализ проведен путем сведения разверток в единую схему и с одним масштабом (рис. 5). Поскольку начало разверток для различных экземпляров относится к разным оборотам, более рациональным представляется выравнивание моделей по устьевым краям изображений. Учет формы раковины осуществляется путем сравнения границ стадий морфогенеза, что позволяет оценить форму завивания анцилокона раковин.

Изученные экземпляры характеризуются как сходством морфогенеза скульптуры, так и рядом отличий. При явно внушительных размерах экз. 1 имеет ту же форму завивания анцилокона, что и экз. 2. По форме сечения и размеру раковины экз. 2 проявляет сходство с экз. 3. Скульптура проявляет значительные различия. Нужно отметить, что в ходе детального описания скульптуры были выявлены основные параметры, характеризующие эти особенности: количество основных типов ребер (рис. 6); количество ребер на каждой стадии морфогенеза (таблица); угол положения ребер по отношению к оси вентральной стороны; наличие или отсутствие изгибов ребер.

Количество ребер для каждой стадии морфогенеза

Экземпляр	Спираль		Ствол		Крючок
	O ₃	O ₄	рст	пст	
1	26	92	26	17	38
2	41	81	12	16	41
3	8	86	23	18	33

Экземпляр № 1. Проявляет основное отличие в стабильности угла по отношению к середине вентральной стороны. Он прямой на всем протяжении скульптуры, тогда как экз. 2 и 3 меняют свой угол в ходе морфогенеза. Другая отличительная особенность заключается в наличии ряда изгибов ребер, проявляющихся на всех стадиях морфогенеза. Ранняя часть спирали характеризуется типичной анцилоцератидной скульптурой, с появлением более крупных трехбугорчатых ребер. В количественном отношении и по типам ребер и по стадиям морфогенеза, скульптура экз. 1 близка к экз. 3, отличается лишь увеличением количества вставочных (с утолщением) ребер.

Экземпляр № 2. Его скульптура отличается более прямыми (без изгибов) ребрами. Поздний ствол и начало крючка характеризуются изменением угла расположения ребер, по отношению к середине вентральной стороны, ребра имеют наклон в сторону, противоположную устьевому краю.

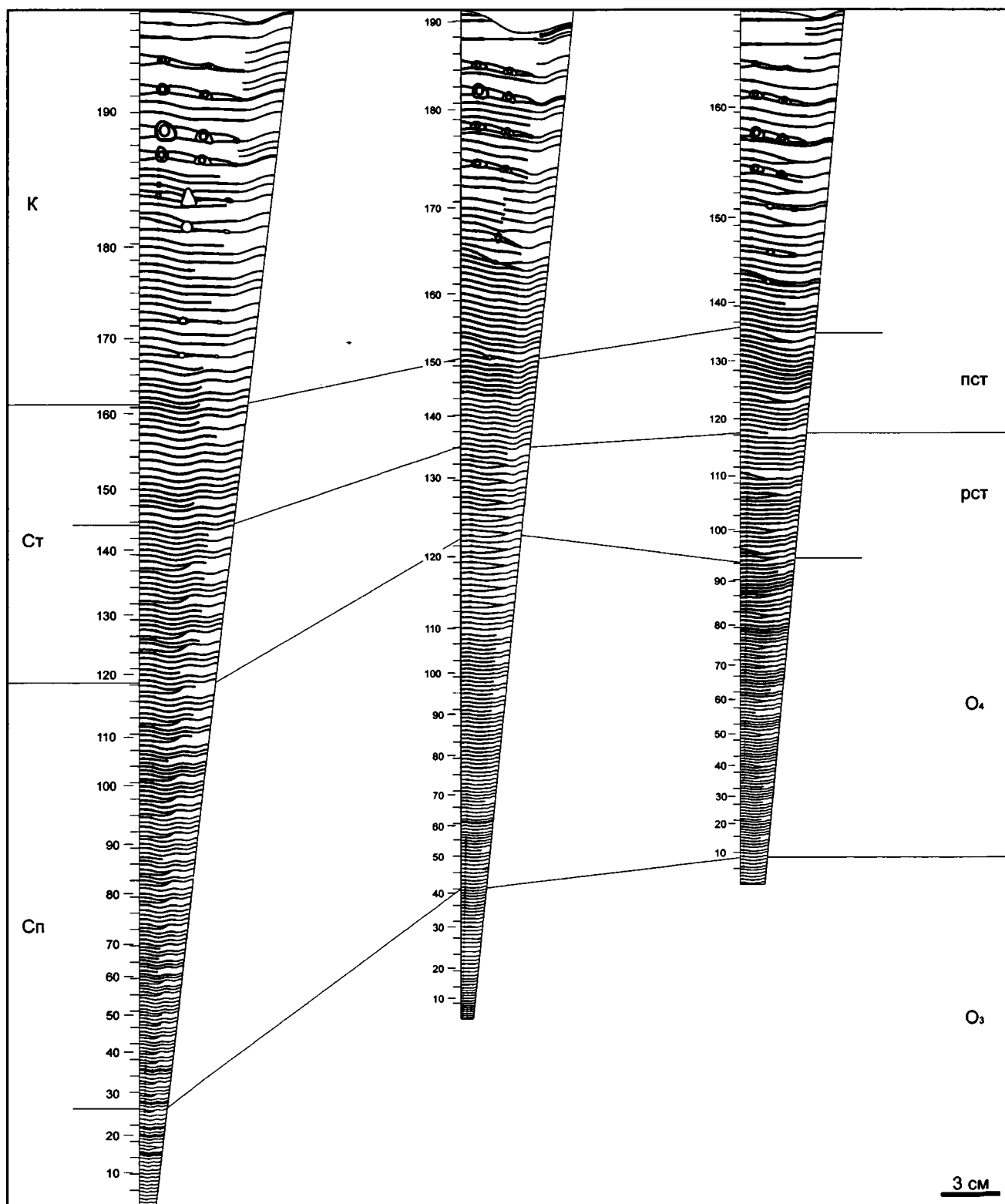


Рис. 5. Схема сравнительного анализа разверток скульптур экземпляров: пст — поздний ствол, рст — ранний ствол. Остальные обозначения см. на рис. 2

Экземпляр № 3. Близок по числу типов ребер к экз. 1, но отличается отсутствием изгибов ребер, чем похож на экз. 2. Наиболее ярким отличием является изменение угла положения ребер в конце спирали. На вентральной стороне ребра имеют небольшой наклон в сторону устья. Поздний ствол и ранний

крючок характеризуются отклонением ребер в сторону, противоположную устью.

Число ребер оборота O_3 не принимается во внимание, так как сохранность раковин достаточно разная. Основные отличия видны на стадии раннего ствола и последнего оборота спирали, что касается

Основные типы ребер	Экземпляр № 1	Экземпляр № 2	Экземпляр № 3
	15	15	—
	5	4	—
	21	37	13
	24	31	21
	8	—	1
	—	—	2
	1	—	—
	78	65	82
	16	11	8
	17	9	17
	2	—	—
	2	1	—
	4	4	4
	6	4	3
	2	2	2

Рис. 6. Количество основных типов ребер скульптуры

позднего ствола и крючка, то на этих стадиях отличия несущественны.

По типам ребер скульптура (рис. 6) также имеет некоторые закономерности. Основное количество

элементов скульптуры приходится на одиночные (с утолщением) ребра (8). Число геронтических (13) и терминальных (15) ребер у всех экземпляров одинаково.

Заключение

Основные отличия исследуемых экземпляров проявляются в морфологии скульптуры. Преимущество текстово-графического описания скульптуры заключается в выявлении детальных (частных и мелких) отличительных признаков скульптуры, важных для диагностики видов гетероморфных аммонитов. Такая методика является особенно пригодной для изучения родов со сложной скульптурой. Не исключаем, что в данном описании отражается и онтогенетическая изменчивость. Признаки, являющиеся диагностическими для видов, могут быть выявлены только на основании описания скульптуры и результатов статистической обработки больших выборок. Ревизия рода *Audouliceras* Thomel, 1964 на основании особенностей скульптуры возможна в несколько упрощенном виде. Для этого достаточно свести построенные изображения скульптуры в один масштаб (рис. 5).

Автор выражает искреннюю благодарность И.А. Шумилкину и Г.Н. Успенскому за возможность ознакомления с коллекцией и исследования наиболее ценных образцов, И.А. Михайловой и И.А. Шумилкину за методические рекомендации и консультации при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Демченко А.Н. К систематике Holcodiscidae Spath, 1924 (Ammonoidea, Desmoseratacea) // Мат-лы Четвертого всерос. совещ. «Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии», Новосибирск, 19–23 сентября 2008 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. С. 71–73.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А. Аммониты под электронным микроскопом (внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитид). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. 237 с.
- Друщиц В.В., Михайлова И.А. К систематике нижнемеловых аммонитов // Палеонтол. журн. 1974. № 4. С. 32–44.
- Друщиц В.В., Муравин Е.С., Баранов В.Н. Морфогенез раковин средневожских аммонитов родов *Virgatites*, *Lomonosovella*, *Epivirgatites* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 4. Геол. 1983. № 1. С. 35–44.
- Друщиц В.В., Муравин Е.С., Баранов В.Н. Морфогенез раковин поздневожских аммонитов *Craspedites* и *Kachpurites* из Ярославского Поволжья // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 132–145.
- Друщиц В.В., Хиами Н. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов // Палеонтол. журн. 1970. № 1. С. 35–47.
- Какабадзе М.В. Анцилоцератиды юга СССР и их стратиграфическое значение // Тр. Геол. ин-та им. А.И. Дзержинского АН ГрССР. Нов. сер. 1981. Вып. 71. 192 с.
- Ломинадзе Т.А., Кванталиани И.В., Шарикадзе М.З. Морфогенез раковины вожских родов аммонитов *Pavlovvia* Ilovaisky и *Laugeites* Spath (Ammonoidea, Cephalopoda) // Ископаемые головоногие моллюски. М.: Наука, 1985. С. 121–131.
- Шумилкин И.А. Моменты биостратиграфии гетероморфных аммонитов в отложениях нижнего апта Ульяновского Поволжья // Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск: Печатный двор, 1999. С. 132–134.
- Mikhailova I.A., Baraboshkin E.J. *Volgoceratoides* and *Koeneniceras* — new small-size Lower Aptian heteromorphs from the Ulijanovsk Region (Russian Platform) // H. Summesberger, K. Histon, A. Daurer (eds). *Cephalopods: Present and Past* / J. Geol. Bundesanstalt. Wien. Abh. 2002. Bd 57. P. 539–553.

SCULPTURE MORPHOGENESIS IN EARLY CRETACEOUS
HETEROMORPH AMMONITE GENUS *AUDOULICERAS* THOMEL, 1964

I.M. Stenshin

The graphic method of sculpture analysis is proposed for early Cretaceous heteromorph ammonites *Audouliceras* Thomel, 1964 (family Ancyloceratidae Gill, 1871) from Aptian of Povolzhie. This method permits to receive the sculpture model for each specimen and to compare specimens in objective way.

Key words: ontogenesis, sculpture, Ammonoidea, Early Cretaceous, Povolzhie.

Сведения об авторе: Стеньшин Илья Михайлович — зав. сектором «Палеонтологическая галерея» отдела природы Ульяновского обл. краевед. музея; *e-mail:* cosmopolit4@yandex.ru