

УДК 564.581

## ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ И СИСТЕМАТИКА ЮРСКИХ И МЕЛОВЫХ БЕЛЕМНИТОВ

*B. A. Густомесов*

**Содержание.** На основании личных наблюдений и анализа литературных данных дается и обосновывается новая схема филогении и систематики юрских и меловых белемнитид, генетических связей между семействами отряда Belemnitida и соотношения между подотрядами Belemnitina и Belemnopseina. Все выводы основаны на комплексе признаков. Особое внимание уделено боковым бороздам, которые отражают структуру мантии, связанную со строением боковых плавников. Хотя боковые борозды белемнитов слабо заметны и часто их рисунок можно выяснить только при изучении массового материала, ряд основных вопросов разрешается именно при их использовании. Ранее этот признак мало или совсем не использовался при построении филогенетической систематики белемнитид.

Изучение эволюции ископаемых групп животных всегда сопряжено с исключительно большими трудностями, так как процесс эволюции сам по себе весьма сложный, приходится выяснять лишь по твердым неполным остаткам. Особенно проблематичны, условны и искусственны выводы о филогенезе и филогенетической систематике тех организмов, от которых остается только очень небольшая часть, мало отражающая всю организацию животного. К таким относятся белемноиды. В представлениях об историческом развитии этой группы много субъективного, спорного и невыясненного. И все же только в процессе изучения филогенеза возможно познавать объективную сущность систематических категорий и затем наиболее надежно использовать их для геологии. Истинная филогения белемнитов во многом познается даже при использовании одних только ростров.

В последнее время появились работы, внесшие много нового и ценного в познании белемнитов. Однако некоторые их группы исследованы очень слабо даже по рострам. Что касается фрагмоконов, конотеки и проостракумов, то здесь остается масса неизученного. Все эти недостатки в изучении сказываются и в филогенетических построениях.

Прояснить картину эволюции белемноидей пытались с конца прошлого века. Уже тогда, например, «выдающиеся палеонтологи Французского геологического общества обсуждали вопрос о том, каким путем отдельные группы белемнитов можно связать друг с другом филогенетически» [36, с. 103]. Выяснением филогенеза белемнитов занимались многие специалисты. Генетические связи между видами и

родами внутри отдельных групп устанавливали А. П. Павлов [18], К. Трипп [42, 43], Э. Швеглер [34], Д. П. Найдин [14, 15, 16], В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева [19, 20, 22, 23], Ак. А. Али-Заде [1] и другие, а также автор [3, 5]. Попытку наметить генетические связи между юрскими видами и родами делал М. Лиссажу [29]. Вопросов родственных связей между некоторыми группами касался Э. Штоллей [39, 40, 41] и др. Общие схемы развития юрских и меловых белемнитов дали несколько исследователей. В 1922 г. А. Нэф [31] в общей схеме филогении внутреннераковинных головоногих показал свои представления о взаимоотношениях между подсемействами, большинство из которых были выделены им. В 1948 г. Г. Я. Крымгольц [12] проанализировал развитие юрских и меловых белемнитов и составил схему генетических связей между их родами, а затем и между подсемействами [13]. В 1967 г. В. Н. Сакс и Т. И. Нальняева [21] опубликовали новую схему филогенетических связей родов и семейств белемнитид, отдельные части которой обоснованы и развиты в других работах [19, 20, 22, 23]. В 1966 г. Ю. А. Елецкий [27] составил схему генетических соотношений семейств белемнитид, при этом выделил три крупнейших филогенетических ствола: подотряды Belemnitina, Belemnopseina, Diplobelina.

Все названные схемы филогении отражают прогресс в понимании эволюции белемнид. Однако, естественно, они содержат спорные положения, явные нерешенные вопросы и ошибки, которые, как представляется автору, можно устранить при учете новых данных касающихся: 1) выяснения происхожде-

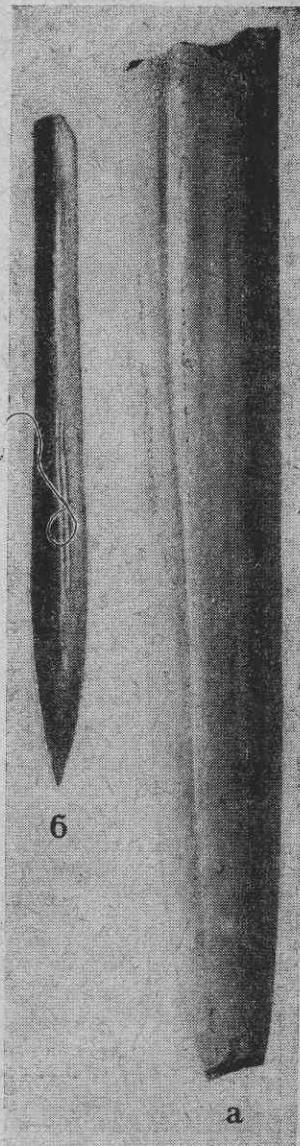
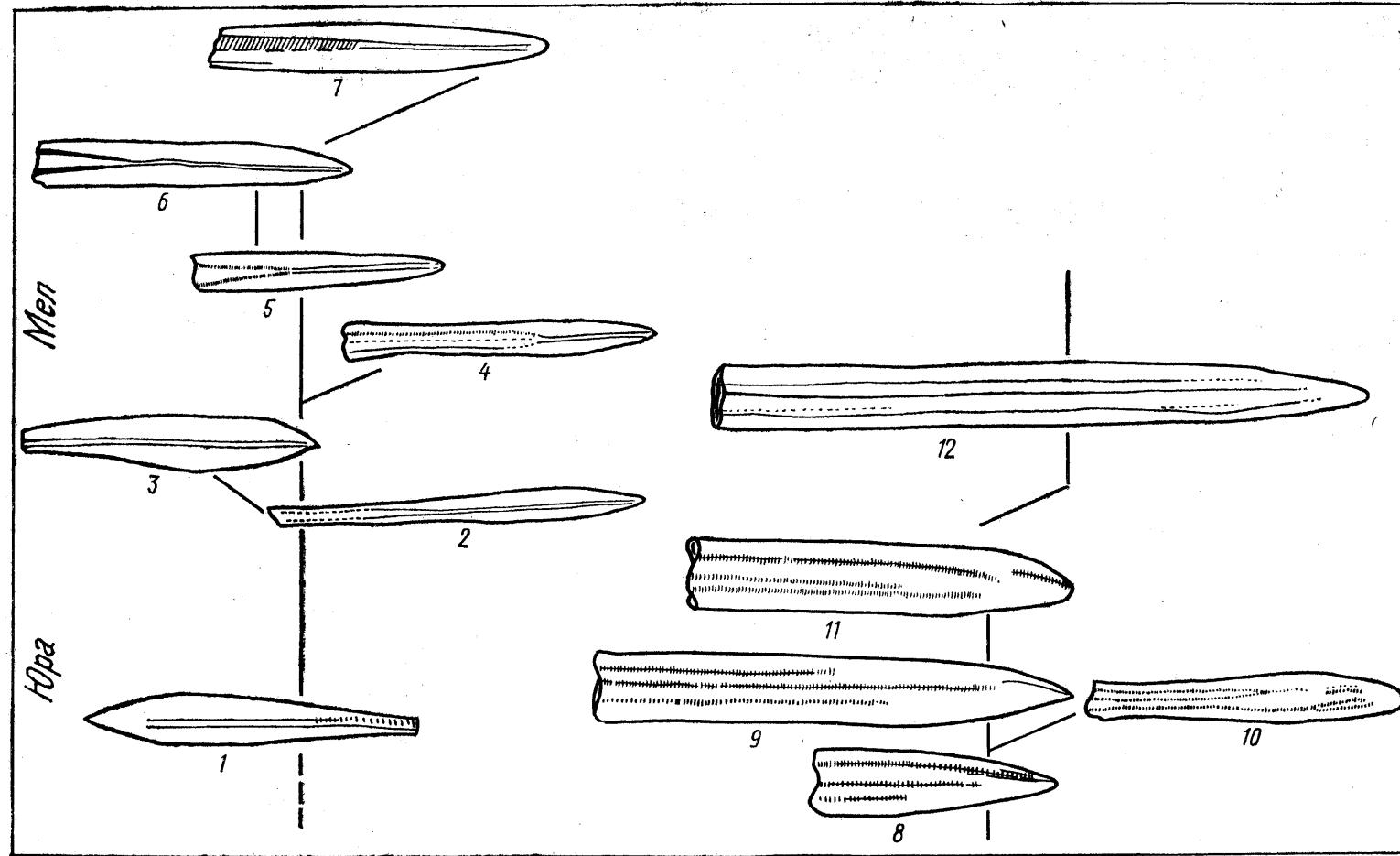


Рис. 1. Типы боковых борозд: а) тип 1 — три боковые борозды, характерные для подотряда Belemnitina при исключительно отчетливой пропечатанности; *Lagomibelus magnifica* (Orb.); экз. № VI—147/1, музей Павловых МГРИ; Среднее Поволжье; волжский ярус (по В. А. Густомесову [4]); б) тип 2 — «двойные линии», характерные для подотряда Belemnopseina, *Belemnopsis latesulcatus* (Orb.) (= *Belemnites semihastatus depresus* Quenstedt), ФРГ; келловей (по Ф. А. Квенштедту [32]).

ния отдельных групп — Dimitobelidae [4, 25, 26, 38], Duvaliidae [11] и др.; 2) уточнения представлений о Hastites и Hastitidae [8] и др.; 3) установления новых филогенетических звеньев родов *Lenobelus*, *Sachsibelus*, *Pseudodicoelites* [6, 21] и др.; 4) установления специфики некров у Duvaliidae, не встречающейся у других семейств [2, 7]; 5) использования всех накапливающихся данных и, что необходимо подчеркнуть, данных о боковых бороздах.

Роль боковых борозд до сих пор еще не оценена всеми специалиста-



ми должным образом, хотя на нее обращали особое внимание Э. Штоллей [41] и автор [4]. Причина этого состоит в том, что эти борозды зачастую наблюдаются с большим трудом из-за слабой пропечатанности и могут быть выявлены лишь на массовом материале, хотя они и отражают структуру мантии, связанную с особенностями плавников — важнейших органов в области ростра. Специалисты, изучая ростры и не видя эти борозды (их часто можно заметить только при очень тщательном рассмотрении, поворачивая ростр в косом освещении), относятся скептически к их использованию в систематике и предпочитают другие, более заметные борозды. Нисколько не умаляя значения последних, мы, однако, убедились, что боковые борозды являются ведущим признаком для уяснения систематики и филогении белемноидей [4, 10]. В ходе эволюции белемноидей боковые борозды появились раньше альвеолярных и вершинных борозд, они четко выражены уже у раннепермского *Stenoconites* и затем стали наиболее консервативным признаком у крупнейших групп. Очень хорошо выделяются два типа рисунков боковых борозд (рис. 1): 1) три боковые борозды, тянувшиеся вдоль всего ростра, одна из них (средняя или верхняя) в некоторых случаях редуцируется; 2) двойные линии — две тонкие борозды, идущие параллельно, рядом друг с другом на большей или меньшей части ростра. Кпереди «линий» расходятся, становятся шире, а между ними возникает более или менее выраженная площадка.

Как и каждый признак у каждой группы организмов, боковые борозды белемнитов подвержены изменчивости, особенно далеко заходит их изменчивость в отдельных ветвях. Так, у *Sachsibelinae* боковые борозды сдвигались к спинной стороне, и у части видов параллельность двойных линий при этом исчезла; у *Conobelus*, *Somalibelus* и некоторых других расхождение линий происходит близ вершины ростра, и двойные линии просматриваются на очень коротком расстоянии или не видны совсем. Процент форм с резкими уклонениями невелик. Просматривая ряды изменчивости и эволюционные ряды, можно распознать существование уклоняющихся форм.

Замечательно, что каждый из указанных типов боковых борозд не переходит в другой. По крайней мере в настоящее время не известны случаи взаимопереводов. Каждый тип боковых борозд характеризует только один из подотрядов белемнитид — соответственно *Belemnitina* и *Belemnopseina* (рис. 2). Боковые борозды не только подтверждают правильность выделения этих таксонов Ю. А. Елецким, но и позволяют определить систематическое (филогенетическое) положение ряда больших и малых групп белемнитов, у которых альвеолярные и вершинные борозды, расположенные в основу выделения подотрядов [27], отсутствуют или появляются конвергентно и место в системе которых было неясным или показывалось неверно. Те же борозды позволяют судить о соотношении подотрядов *Belemnitina* и *Belemnopseina*.

Не требует особого пояснения, что при восстановлении филогении и для систематики белемнитов важен весь комплекс признаков,

Рис. 2. Выдержанность типов расположения боковых борозд на рострах основных филогенетических стволов белемнитид:

1—7 — подотряд *Belemnopseina* Jeletzky, 1965, семейства: 1 — *Hastitidae* (род *Hastites*), 2 — *Belemnopseidae* (род *Hibolites*), 3 — *Duvaliidae* (род *Rhopaloteuthis*), 4 — *Oxyteuthidae* (род *Oxyteuthis*), 5 — *Belemnopseidae* (род *Neohibolites*), 6 — *Dimitobelidae* (род *Dimitobelus*), 7 — *Belemnitellidae* (род *Actinocamax*); 8—12 — подотряд *Belemnitina* Zittel, 1895, семейства: 8 — *Coeloteuthidae* (род *Nannobelus*), 9 — *Passaloteuthidae* (род *Passaloteuthis*), 10 — *Passaloteuthidae*, подсемейство *Subhastitinae* (род *Gastrobelus*), 11 — *Mesoteuthidae* (род *Dactyloteuthis*), 12 — *Cylindroteuthidae* (род *Cylindroteuthis*). Все изображения, кроме фиг. 6, из работ автора [4, 8, 11]; фиг. 6 по Ф. В. Вайтхаузу [44].

а именно: все борозды, развитые на рострах, вся скульптура, особенности формы ростров, внутренняя структура ростров, отражающая развитие его признаков в онтогенезе. Краткая оценка их уже была дана автором [10]. Здесь было остановлено внимание лишь на боко-

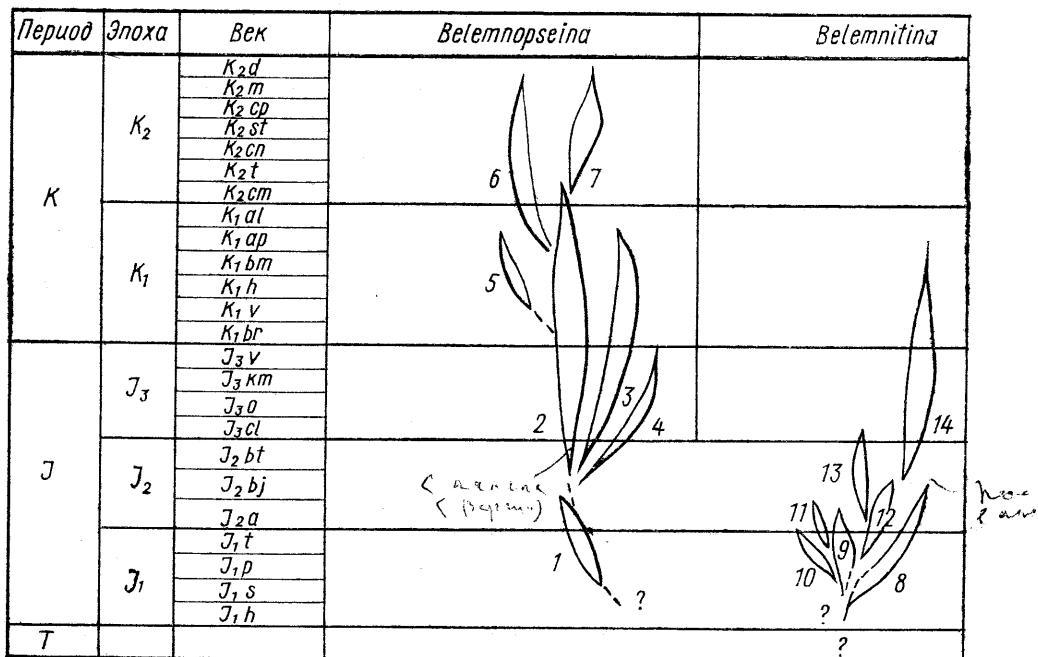


Рис. 3. Схема филогении юрских и меловых белемнитов:

1—7 — подотряд *Belemnopseina*, семейства: 1 — *Hastitidae*, 2 — *Belemnopseidae*, 3 — *Duvaliidae*, 4 — *Dicoelitidae*, 5 — *Oxyteuthidae*, 6 — *Dimitobelidae*, 7 — *Belemnitellidae*; 8—14 — подотряд *Belemnitina*, семейства: 8 — *Coeloteuthidae*, 9 — *Passalocteuthidae*, 10 — *Pleurobelidae*, 11 — *Pseudodicoelitidae*, 12 — *Mesoteuthidae*, 13 — *Megateuthidae*, 14 — *Cylindroteuthidae*.

вых бороздах, поскольку они имеют принципиальное значение и в предыдущих работах по общей филогении и систематике белемнитов учитывались мало или совсем не учитывались. Вполне понятно, что сейчас, когда известны в основном только признаки ростров, приходится опираться почти только на них.

Самыми крупными стволами филогенетического древа юрских и меловых белемнитов являются подотряды *Belemnitina* и *Belemnopseina* (третий подотряд *Diplobelina* включает немногочисленные виды, в основном с мало развитым ростром, и в данной статье рассматриваться не будет).

Ранее был сделан вывод о происхождении *Belemnopseina* от *Belemnitina* в байосе? [27] на том, видимо, основании, что наиболее древние виды белемнитид лишены альвеолярной борозды (свойство *Belemnitina*) и что эта борозда, характерная для *Belemnopseina*, появляется позже. Этот вывод был подготовлен и другими соображениями [42]. Такую филиацию принимает, по существу, В. Н. Сакс [21]. Более детальное рассмотрение вопроса, однако, заставляет отказаться от такого представления. Нам очень мало известно о самых ранних юрских белем-

нитах. В геттангском и синемюрском ярусах белемниты очень редки, сведения о них крайне скучны. Из геттанга ФРГ Э. Швеглером [35] описаны три вида. Два из них — *Nannobelus feifeli* Schw. и *Nannobelus praesox* Schw. — принадлежат к *Belemnitina*, но третий — *Holcoteuthis (?) psilonotus* Schw. — не исключено, что относится к *Belemnopseina*.

В плинсбахе, где белемниты уже часты, мы видим типичных представителей как *Belemnitina*, так и *Belemnopseina* с характерными типами боковых борозд. Причем никакого сближения видов разных подотрядов ни в этом признаке, ни в других не обнаруживается. Очень вероятно, что уже в начале юры существовали сформировавшиеся представители обоих подотрядов (рис. 3). Далее рассматривается филогенез и систематика белемнитид по подотрядам.

### Подотряд *Belemnitina* Zittel, 1895

Самый характерный признак — наличие трех, иногда двух слабозаметных борозд на каждой боковой стороне ростра, обычно относительно широких и выявляемых лишь на массовом материале. Никогда не бывают развиты боковые борозды типа двойных линий. Из наиболее заметных борозд присутствуют вершинные спиннобоковые и брюшная, много реже брюшнобоковые и спинные борозды (у разных семейств разное сочетание этих борозд). Обычны многочисленные тонкие вершинные бороздки, короткие у поздних и довольно длинные у ранних представителей. Брюшная вершинная борозда нередко заходит далеко вперед, вплоть до альвеолярной части. Альвеолярные борозды развиваются много реже вершинных. Форма ростров в основном субконическая, субцилиндрическая, реже вздутая позади альвеолы. Это относится к рострам всех стадий индивидуального развития. Поперечное сечение различное, но часто субтрапецидальное из-за спиннобоковых уплощений или широких и пологих желобков, развившихся на месте боковых борозд. Апикальная линия часто сильно эксцентричная, но у многих субцентральная.

К подотряду относятся следующие семейства и подсемейства.

Семейство *Coeloteuthidae* Naef, 1922

Подсемейство *Coeloteuthinae* Naef, 1922

Подсемейство *Nannobelinae* Sachs et Nalnjaeva, 1970

Семейство *Passaloteuthidae* Naef, 1922

Подсемейство *Passaloteuthinae* Naef, 1922

Подсемейство *Subhastitinae* Gustomesov, 1977

Семейство *Pleurobelidae* Gustomesov, 1977

Семейство *Pseudodicoelitidae* Sachs et Nalnjaeva, 1967

Подсемейство *Pseudodicoelitinae* Sachs et Nalnjaeva, 1967

Подсемейство *Lenobelinae* Gustomesov, 1977

Семейство *Mesoteuthidae* Gustomesov, 1977

Подсемейство *Mesoteuthinae* Gustomesov, 1977

Подсемейство *Holcobelinae* Gustomesov, 1977

Семейство *Megateuthidae* Sachs et Nalnjaeva, 1967 em.

Семейство *Cylindroteuthidae* Stolley, 1919

Подсемейство *Cylindroteuthinae* Stolley, 1919

Подсемейство *Lagonibelinae* Gustomesov, 1977

Подсемейство *Pachyteuthinae* Stolley, 1919.

Уже в самых низах геттангского яруса встречаются ростры весьма различного строения. Э. Швеглер [35] описал отсюда два вида, отнесенные им к роду *Nannobelus*, и один вид под сомнением к *Holcobelus* (= *Passaloteuthis*). Если последний вид действительно относится к

*Passaloteuthis*, то, значит, уже в самом начале юры существовали представители двух семейств рассматриваемого подотряда: *Coeloteuthidae* и *Passaloteuthidae*. Возникновение их, возможно, произошло еще в триасе, но о триасовых представителях этих семейств ничего не известно.

Семейство *Coeloteuthidae* Naef, 1922 (геттанг — баюс). Состоит из двух подсемейств: *Nannobelinae* (геттанг — баюс), включает роды *Nannobelus* Pavlow, 1914; *Clastoteuthis* Lang, 1928; *Brachybelus* Naef, 1922 и *Coeloteuthinae* (синемюр — плинсбах), включает один род *Coeloteuthis* Lissajous, 1906.

К семейству достоверно относятся самые древние белемнитиды, отличающиеся коротким субконическим ростром с глубокой альвеолой, со спиннобоковыми вершинными бороздами и как исключение, вероятно, также с брюшной бороздой (*N. pgaesox* Schw.). В главной ветви — *Nannobelinae* — с многочисленными видами развитие шло в направлении удлинения послеальвеолярной части ростра и приобретения большей массивности ростра в целом (от *Nannobelus* к *Brachybelus*). Подсемейство *Coeloteuthinae*, состоящее из немногих видов, представляет специфическую деривацию, шедшую с возникновением чехловидного ростра с особенно глубокой альвеолой.

Семейство *Passaloteuthidae* Naef, 1922 (геттанг — ален). Состоит из двух подсемейств: *Passaloteuthinae* (геттанг? — верхний синемюр — ален) с родами *Passaloteuthis* Lissajous, 1915; *Cataleuthis* Nalnjaeva, 1967; *Homaloteuthis* Stolley, 1919; (?) *Pseudohastites* Naef, 1922 и *Subhastitinae* (плинсбах — нижний ален) с родами *Subhastites* Gustomesov, 1977; *Parahastites* Nalnjaeva, 1967; (?) *Gastobelus* Naef, 1922.

По общей смене ростров в разрезах юры, появлению более удлиниенных ростров в более высоких горизонтах создается впечатление, что семейство происходит от *Nannobelinae*. Однако, как уже отмечалось, возможно, что оно существует с начала юры, но быстрое развитие получило лишь с конца синемюра, т. е. с того времени, когда начинается пышная адаптивная радиация белемнитид вообще. В короткий срок семейство достигло большого разнообразия. В некоторых ветвях прогressive черты или специализация (длинноконические, длинные субцилиндрические, веретеновидные ростры) возникают рано. Например, уже с раннего плинсбаха существует подсемейство *Subhastitinae* — группа с мелкими сильно вытянутыми веретеновидными рострами. Форма ростра ранних стадий индивидуального развития, в общем, эволюционирует в направлении удлинения, в отдельных филогенетических ветвях становится длинноконической, субцилиндрической, хотя в других линиях, видимо, долго остается короткоконической. Ранняя разноплановость развития семейства приводит не только к дифференциации его представителей, но и к возникновению новых семейств. В связи с этим у *Passaloteuthidae* мы видим в зачатке некоторые черты потомков, например одновременно спиннобоковые и брюшную вершинные борозды (более развитые у *Mesoteuthidae*), иногда боковую сдавленность, сочетающуюся со вздутостью позади альвеолы (признаки, более характерные для *Pleurobelidae*) и др.

Семейство *Pleurobelidae* Gustomesov, 1977 (плинсбах — тоарап). Включает три рода: *Pleurobelus* Naef, 1922; *Duvalibelus* Gustomesov, 1977; *Phillipsibelus* Gustomesov, 1977, объединяющие своеобразные небольшие формы, часть из которых давно вызывала сомнения в их систематической принадлежности [29, 31]. Из-за большой боковой сдавленности их сравнивали с родом *Duvalia*, и не исключалась возможность отнесения их к этому роду. Однако с некоторыми дували-

идами, принадлежащими к другому подотряду, они имеют конвергентное сходство: у них нет двойных боковых линий, а имеются борозды другого типа [10] и, кроме того, развиты вершинные спиннобоковые борозды. По сумме признаков их следует считать потомками *Passaloteuthidae*. Развитие в пределах семейства шло в направлении увеличения относительной вздутости ростра позади альвеолы и сдавленности с боков, а также увеличения относительной длины послеальвеолярной части (*Duvalibelus*). У одного рода (*Phillipsibelus*) возникает альвеолярная (!) брюшная борозда. Плеуробелиды не дали потомков и исчезли в тоаре.

Семейство *Pseudodicoelitidae* Sachs et Nalnjaeva, 1967 (тоар — аален — нижний байос). Подразделено на два подсемейства: *Lenobelinae* (тоар — аален), включающее роды *Lenobelus* Gustomesov, 1966; *Sibiribelus* Gustomesov, 1977, и *Pseudodicoelitinae* (тоар — аален — нижний байос), состоящее из одного рода *Pseudodicoelites* Sachs, 1967. Эта исключительно своеобразная группа с характерными небольшими вытянутыми рострами возникла от *Passaloteuthidae* с веретеновидным ростром. Эволюция пошла здесь в другом (по сравнению с *Pleurobelidae*) направлении. Сначала возникает глубокая и длинная брюшная вершинная борозда (род *Sibiribelus*), затем появляется альвеолярная спинная борозда (род *Lenobelus*), а позднее происходит смещение брюшной вершинной борозды к переднему краю, здесь возникает альвеолярная брюшная борозда (род *Pseudodicoelites*), и, наконец, эта борозда исчезает и сохраняется только спинная. Вполне возможно, что эволюция в отмеченном направлении происходила за более короткий срок, чем это считалось сначала [6], а виды изначального рода *Sibiribelus* доживают до аалена, что и создает, на первый взгляд, несколько иную картину развития [23].

Большое различие форм, находящихся на противоположных концах филогенетической ветви, привело к необходимости выделения подсемейств [10]. В. Н. Сакс [21, 23] относит характеризуемую группу к *Duvaliidae*, основываясь, в основном на наличии у неё спинной борозды. Однако с этим не согласуется ряд фактов. У *Pseudodicoelitidae* нет свойственных *Duvaliidae* двойных линий [6, 8, 21, 23], септальные некки у них ортоханитовые, тогда как у дувалиид локсоханитовые [2, с. 56, табл. 6, фиг. 4; 7]. Генетическая связь типичных *Pseudodicoelitidae* с родом *Sibiribelus*, имеющим пассалотеутидные черты, подтверждаемая морфологически, хронологически, а также общим местообитанием, противоречит связи *Pseudodicoelitidae* с *Duvaliidae*. Спинные борозды у этих семейств развиваются независимо.

Семейство *Mesoteuthidae* Gustomesov, 1977 (плинсбах — байос). Подразделяется на два подсемейства: *Mesoteuthinae* (плинсбах — байос), включает роды *Mesoteuthis* Lissajous, 1915; *Dactyloeteuthis* Bayle et Zeiller, 1878; *Acrocoelites* Lissayous, 1915; *Orthobelus* Nalnjaeva, 1970; *Cuspiteuthis* Abel, 1916 (последний не синоним *Salpingoteuthis*, так как его тип *Belemnites acuaricus ventricosus* Quenst.) и *Holcobelinae* (плинсбах — байос), включает роды *Holcobelus* Stolley, 1927; *Salpingoteuthis* Lissajous, 1915 (типовой вид *Belemnites trisulcatus* Blainville); *Hartmannibelus* Gustomesov, 1977; *Praepachyteuthis* Gustomesov, 1977.

Наиболее древние представители семейства имеют очень коротко-конический ростр на начальных стадиях индивидуального развития, и это сближает их с *Nannobelidae*. Однако более вероятно происхождение мезотеутид от пассалотеутид с коротко-коническим начальным ростром, так как ростры взрослых экземпляров всех мезотеутид достаточно вы-

тянутые, а общая тенденция развития семейства как бы продолжает направление, наметившееся у пассалотеутид. *Mesoteuthidae* эволюционировали по пути развития спиннобоковых и брюшной вершинных борозд и удлинения ростра начальной стадии онтогенеза. Менее удлиненные борозды развиты у *Mesoteuthinae* и более — у *Holcobelinae*. У последних, у рода *Hartmannibelus*, кроме того, развивается спинная вершинная борозда. Замечательно, что у некоторых видов этого семейства (род *Cuspiteuthis*) возникает эпиростр, появляющийся также у части потомков в семействе *Megateuthidae*.

**Семейство *Megateuthidae* Sachs et Nalnjaeva, 1967, e.m. Gustomesov, 1977 (аален — келловей).** Семейство понимается в узком смысле [10], в него включаются только роды *Megateuthis* Bayle et Zeiller, 1878 и *Paramegateuthis* Gustomesov, 1956. Кроме того, в новые роды, вероятно, в дальнейшем должны быть выделены некоторые виды, описанные в работе С. Цитена [45], с очень длинными спиннобоковыми и другими вершинными бороздами. В семействе устанавливается специфика: ростры, достигающие часто очень большой величины, почти всегда имеют субконическую форму на всех стадиях онтогенеза и плавно овальное сечение. На ранних стадиях они короткоконические и тем напоминают род *Nannobelus* и даже *Coeloteuthis*, но по всей сумме признаков более вероятно происхождение *Megateuthidae* от *Mesoteuthidae*, что признается почти всеми исследователями [12, 13, 21, 29, 34]. Э. Швеглер [34] по смене форм в геологическом разрезе довольно убедительно показал такую связь. С этим согласуется и развитие привершинных борозд. У мегатеутид имеются те же спиннобоковые и брюшная борозды, что и у мезотеутид, но в ходе эволюции к ним прибавляются еще брюшнобоковые и многие более короткие бороздки, создающие морщинистость вершины ростра. Впрочем, в некоторых линиях эти борозды не всегда достаточно выражены или могут утрачиваться. Специфичность и обособленность мегатеутид увеличивается тем, что у них не наблюдается боковых борозд даже у экземпляров исключительной сохранности, что связано, очевидно, с особенностями структуры мантии.

**Семейство *Cylindroteuthidae* Stolley, 1919 (байос — апт).** Состоит из трех подсемейств: *Cylindroteuthinae* (байос — готерив), включает род *Cylindroteuthis* Bayle et Zeiller, 1878 (с подродом *Acroteuthis* Sachs et Nalnjaeva, 1964), *Lagonibelinae* (келловей — апт) с родами *Lagonibelus* Gustomesov, 1956; *Halcobeloides* Gustomesov, 1956; *Communicobelus* Gustomesov, 1964 и *Pachyteuthinae* (байос — апт) с родами *Pachyteuthis* Bayle et Zeiller, 1878; *Acroteuthis* Stolley, 1919; *Microbelus* Gustomesov, 1956; *Spanioteuthis* Gustomesov, 1956.

Эта обширная группа несомненно происходит от *Mesoteuthidae*, хотя конкретные роды-предки еще не вполне ясны. Такие роды мезотеутид, как *Holcobelus* и *Praerachyteuthis*, очень напоминают представителей *Cylindroteuthidae*. Становление этого семейства сопровождалось развитием брюшной борозды, более или менее длинной и широкой, или брюшного уплощения и утратой спиннобоковых вершинных борозд, а также удлинением ростров юных стадий. У поздних представителей в некоторых ветвях юный ростр становится веретеновидным и длинным, тогда как у других семейств подотряда *Belemnitina* он не достигает такой длины. Интересно, что ростры приобретают свойство продольно раскальваться в плоскости симметрии в связи с возникновением у них спайки, отличающейся от спайки *Belemnopseina* меньшей выраженностью. Кроме *Cylindroteuthidae* в подотряде *Belemnitina* спайка имеет только у *Holcobelus*, вероятного предка семейства, и у части *Pseudo-*

dicoelitidae. Для всех видов семейства характерен очень сходный рисунок боковых борозд [4]: три борозды, расположенные несколько иначе, чем у Passaloteuthidae и тех представителей Mesoteuthidae, у которых боковые борозды изучены. Это заставляет считать, что Cylindroteuthidae имеют монофилетическое происхождение, хотя по общей форме ростров и развитию брюшной борозды может показаться, что каждое подсемейство Cylindroteuthidae имело разных предков.

### Подотряд **Belemnopseina Jeletzky, 1965**

Подотряд характеризуется развитием на ростре двойных боковых линий, которые тянутся на большую или меньшую длину; лишь в некоторых случаях они оказываются видоизмененными и не наблюдаются. В типичных случаях впереди двойные линии переходят в более или менее выраженную площадку, четко заметную только в отдельных группах. Ниже площадки, в передней части ростра, у некоторых групп наблюдается третья, обычно короткая бороздка. У большинства представителей развита хорошо заметная альвеолярная брюшная или спинная борозда или обе со спайкой или щелью. Вершинные борозды обычно отсутствуют, но иногда хорошо развиты. Форма ростра взрослой стадии разная, но особенно характерна и часта веретеновидная. Еще в большей степени это относится к рострам ранних стадий развития. В поперечном сечении там, где проходят боковые линии, ростр обычно округлен и только впереди, где выражены спиннобоковые уплощения, он приобретает субтрапецидальный вид. Исключение составляют дувалииды, у которых ростр в сечении очень разнообразен. К подотряду Belemnopseina относятся следующие семейства и подсемейства.

Семейство Hastitidae Naef, 1922

Подсемейство Hastitinae Naef, 1922

Подсемейство Sachsibelinae Gustomesov, 1973

Подсемейство Quasidicoelitinae Gustomesov, 1977

Семейство Belemnopseidae Naef, 1922

Семейство Duvaliidae Pavlow, 1914

Подсемейство Duvaliinae Pavlow, 1914

Подсемейство Rhopaloteuthinae Gustomesov, 1977

Семейство Dicoelitidae Sachs et Nalnjaeva, 1967

Семейство Oxyteuthidae Stolley, 1919

Семейство Dimitobelidae Whitehouse, 1924

Семейство Belemnitellidae Pavlow, 1914

Семейство Hastitidae Naef, 1922 (плинсбах — нижний байос). В трех подсемействах роды распределяются так: Hastitinae (плинсбах — нижний байос) — два рода: *Hastites* Mayer-Eymar, 1883 и *Rhabdobelus* Naef, 1922; Sachsibelinae (аален — нижний байос) — один род: *Sachsibelus* Gistomesov, 1966 и Quasidicoelitinae (плинсбах) — один род: *Quasidicoelites* Gustomesov, 1977.

Ростры хаститид в основном мелкие, тонкие, удлиненные, веретено-видные, но также субцилиндрические без резко выраженных борозд. Объем семейства уточнен недавно [8, 10]. Нет достаточных оснований выводить его от Passaloteuthidae, как это делалось раньше. Хаститиды представляют древнейшую группу подотряда Belemnopseina и, хотя достоверные представители известны с плинсбаха, их существование с геттанга весьма вероятно. Не исключено, что хаститиды возникли от триасовых белемноидей. Устанавливается большое разнообразие хаститид [6, 8, 10]. Причем в деривациях наблюдается появление необычных признаков: у *Quasidicoelites*, выделенного в отдельное подсемейство.

во, возникают хотя и очень тонкие, но длинные брюшная и спинная альвеолярные борозды, а у *Sachsibelinae* двойные линии сдвигаются к спинной стороне и у крайних форм симметрия их расположения теряется.

Семейство *Belemnopseidae* Naef, 1922 (байос — сеноман). Включает много родов: *Hibolites Montfort*, 1808; *Belemnopsis Bayle et Zeiller*, 1878; *Neohibolites Stolley*, 1911; *Mesohibolites Stolley*, 1919; *Parahibolites Stolley*, 1919; *Pseudohibolites Blüthgen*, 1936; *Curtohibolites Stojanova-Vergilova*, 1963; *Somalibelus Jeletzky*, 1972; *Microhibolites Nazarischvili*, 1968; *Quasihastites Gustomesov*, 1977.

Ростры основной массы представителей этого семейства напоминают ростры хаститид по общей веретеновидной форме, хотя часто больше по размерам, отчего оба семейства даже рассматриваются иногда в составе одного семейства [33]. Сходны у них и боковые борозды [8]. Во времени белемнопсеиды сменяют хаститид и естественно считать последних предками первых. Важнейшая новоприобретенная отличительная черта белемнопсеид — развитая брюшная альвеолярная борозда, которая выражена у большинства видов, в том числе у самых ранних. Хотя родство белемнопсеид и хаститид несомненно, связующие звенья между ними неизвестны, а в отношении времени возникновения белемнопсеид имеются неясности. Дело в том, что М. Лиссажу [30] описал из тоара и плинсбаха Франции *Aulacoteuthis harley Mayer-Eymag*, которого он сближал с *Belemnopsis* или даже относил к этому роду. Хотя принадлежность этого вида к *Belemnopsis* сомнительна [33], она может подтвердиться, и тогда время возникновения семейства отодвинется с байоса в средний или даже ранний лейас. В ходе эволюции белемнопсеид форма ростра нередко становится субконической, редко — как у *Duvalia* [28]. Брюшная борозда очень варьирует по длине, ширине и глубине, а иногда исчезает совсем и в этом случае ростры мало отличаются от хаститов. Боковые линии обычно хорошо видны, но иногда не наблюдаются из-за расхождения у вершины (*Somalibelus* [28]) или вследствие слияния [9]. В отличие от предков положение двойных линий становится устойчиво среднинобоковым.

Семейство *Duvaliidae* Pavlow, 1914 (бат — апт). Состав двух подсемейств таков: *Duvaliinae* (келловей? — оксфорд — апт), включает роды *Duvalia Bayle et Zeiller*, 1878; *Pseudoduvalia Naef*, 1922; *Pseudobelus Blainville*, 1927; *Rhopaloteuthinae* (бат — готерив) — *Rhopaloteuthis Lissajous*, 1915; *Conobelus Stolley*, 1919 (= *Berriasibelus Delattre*, 1952); *Castellanibelus Combemorel*, 1972; *Crimobelus Gustomesov*, 1977; *Praesopobelus Gustomesov*, 1977.

Для первого подсемейства характерна сильная боковая сдавленность ростров, для второго — почти одинаковые размеры поперечных диаметров или даже спиннобрюшная сдавленность. Эти подразделения не формальные и не искусственные. Весь известный материал указывает на их параллельное существование. *Duvaliidae* возникли или от белемнопсеид в начале их существования, или от одних с ними предков, причем *Rhopaloteuthinae* появляются раньше. Типичные дувалииды с сильно сдавленным с боков ростром, видимо, развиваются с оксфорда. Виды, описанные недавно М. Стояновой-Вергиловой [24], возможно, одни из наиболее древних, могущих вести начало от таких форм, как *Rhopaloteuthis Pugatschevskae Gust.* [11]. Для выяснения происхождения семейства важно знать историю возникновения спинной борозды — важнейшего признака дувалиид. Интересно, что древнейший род семейства *Duvaliidae* — *Crimobelus* — имеет как спинную, так и брюшную альвеолярные борозды. Спинная борозда встречается и у *Belemnopseidae*, но только у древних видов этого семейства (*Hibolites württembergicus*

Opp.), причем она бывает у них меньше, чем брюшная. Получается, что при переходе к древним представителям обоих семейств мы находим среди них таких, которые имеют некоторые общие черты. Это, конечно, свидетельствует о связи дувалийд с белемнопсеидами особенно в сочетании со сходными двойными боковыми линиями у тех и других. Двойные линии у дувалийд обычно видны четко, но иногда не наблюдаются, например из-за того, что их расходжение происходит у вершины ростра (*Conobelus conicus* Blv. и др.). В пределах каждого из двух подсемейств развитие шло по-разному. У *Rhopaloteuthinae* общая форма ростра варьировала от веретеновидной к субцилиндрической и субконической с неоднократным повторением в ходе эволюции. У *Duvaliinae* боковая сдавленность в некоторых линиях достигала очень большой величины, вздутие позади альвеолы колебалось от очень большого до полного исчезновения, возникали продольные гребни и ложбинки. Ни в одном семействе форма ростра не становилась столь разнообразной.

Семейство *Dicoelitidae* Sachse et Naipjaeva, 1967 (байос — волжский ярус). Состоит из двух родов: *Dicoelites* Boehm, 1906 и *Conodicoelites* Stevens, 1965 [21, 37, 38]. Важнейшая особенность ростров — наличие как брюшной, так и спинной альвеолярных борозд, могущих достигать большой длины (спинная несколько короче). Эти борозды не дают возможности с точностью установить подотрядную принадлежность, так как они встречаются в обоих подотрядах, хотя чаще у *Belemnopseina*. Форма ростров также не позволяет этого сделать, она бывает разная: субконическая, субцилиндрическая, веретено-видная. *Dicoelitidae* — единственное семейство из включаемых в подотряд *Belemnopseina*, у которого достоверно не известны двойные линии. Боковые борозды у них — это две расходящиеся к переднему концу ростра борозды, иногда сливающиеся в одну борозду в задней части ростра [38]. Данные Г. Стивенса [38] о характере боковых борозд подтверждаются и нашими наблюдениями. Таким образом, и этот признак не позволяет определенно судить о систематическом положении семейства. Не решает вопроса и внутренняя структура ростров. На ранних стадиях онтогенеза у дицоелитид ростры субконические, как и у дувалийд и псевдодицоелитид.

Определить систематическое положение дицоелитид помогает сравнение строения фрагмоконов. У дицоелитид оно несравненно ближе к строению фрагмоконов дувалийд и белемнопсеид, чем псевдодицоелитид, по небольшому размеру протоконха, по сильному смещению его к брюшной стороне и малой длине начальных камер. Дицоелитиды — своеобразная ветвь *Belemnopseina*. Развитие альвеолярных как спинной, так и брюшной борозд отмечалось у древних дувалийд и белемнопсеид. Вероятно, от подобных форм и берут свое начало дицоелитиды. Но не исключена их связь с *Hastitidae*, часть из которых также имеет спинную и брюшную альвеолярные борозды.

Семейство *Oxyteuthidae* Stolley, 1919 (валанжин — апт). Объединяет два рода: *Oxyteuthis* Stolley, 1911 и *Aulacoteuthis* Stolley, 1911, ростры которых небольшие или средние, часто несколько суживающиеся впереди. Весьма удлиненная и веретеновидная форма характерна для ранних стадий онтогенеза. Все эти признаки присущи подотряду *Belemnopseina* вообще и семейству *Belemnopseidae* в частности, которое мы и считаем предком *Oxyteuthidae*. На такую связь указывает и характер боковых борозд — двойные боковые линии (см. рис. 2). Черты сходства *Oxyteuthidae* с *Hibolites*, т. е. с представителями белемнопсеид, отмечал Э. Штоллей [41], но он полагал, что родство окситеутид с другими группами недоказуемо [40], так как они появля-

ются внезапно, без связи с более древними белемнитидами. По существу, все специалисты в настоящее время связывают окситеутид с цилиндротеутидами [13, 21, 31]. Правда, недавно Ю. А. Елецкий [27] на схеме филогении показал неопределенность их положения. Все это объясняется тем, что у рода *Aulacoteuthis* развивается длинная и широкая брюшная вершинная борозда и ростры становятся похожими на ростры цилиндротеутид. Такая борозда не наблюдается ни у одного типичного семейства подотряда *Belemnopseina*. По нашему мнению, окситеутиды не связаны с цилиндротеутидами, а брюшная борозда у них возникает независимо.

Семейство *Dimitobelidae* Whitehous, 1924 (апт — маастрихт). В этом семействе сначала различались четыре рода: *Dimitobelus*, *Tetrabelus*, *Perafobelus*, *Cheiobelus*, выделенные одним автором [44]. Позже было высказано мнение, что *Cheiobelus* и *Tetrabelus* должны быть включены в *Dimitobelus* [26, 38]. Сужающиеся кпереди или субцилиндрические ростры этого семейства своеобразны: в передней части у них имеются брюшнобоковые борозды, могущие глубоко врезаться в тело ростра, и менее заметные спиннобоковые, тогда как брюшная и спинная альвеолярные борозды отсутствуют (как нет и вершинных). Эти свойства столь необычны, что систематическое положение димитобелид долгое время оставалось неясным. Да и в настоящее время представляется иногда неопределенным, от какого семейства они произошли и к какому подотряду относятся [27]. Их связывают и сейчас связывают предположительно с *Oxyteuthidae* [27], *Hastitidae* [21] и другими группами. Правильнее считать, что наиболее близкородственные к ним группы — *Belemnopseidae* и *Belemnitellidae* и что *Belemnopseidae* — родоначальное для них. К такому выводу пришел сначала М. Глесснер [25], затем независимо, не зная о работе Глесснера, автор данной статьи [4]. К такому выводу пришел также Г. Стивенс [38]. Отсутствие брюшной альвеолярной борозды у димитобелид — не достаточный аргумент для отрицания происхождения димитобелид от белемнопсеид, так как некоторые белемнопсеиды тоже не имеют ее. Характерные брюшнобоковые и спиннобоковые борозды в передней части ростра у части димитобелид являются теми бороздами, в которые переходят впереди двойные линии (но только углубленными). У других эти борозды в той или иной степени обособляются, особенно брюшнобоковые, что и придает им необычный вид. Брюшнобоковые борозды могут развиваться и как самостоятельные без связи с двойными линиями, что связано с тем, что на брюшнобоковых сторонах в передней части ростра вообще характерны третьи боковые борозды [4]. Они периодически появляются у разных групп подотряда *Belemnopseina* — у *Belemnitellidae* [4], *Hastitidae* [8], *Belemnopseidae*. Интересно, что у близкородственных димитобелид и белемнителлид, существовавших частично одновременно, но в весьма удаленных районах (первые — в южном полушарии и в области Индостана, вторые — в Северном полушарии), параллельно возникают врезы в теле ростра: у димитобелид — брюшнобоковые глубоко врезающиеся борозды (у части видов), у белемнителлид — брюшная щель.

Семейство *Belemnitellidae* Pavlow, 1914 (сеноман — маастрихт). В него объединяются роды: *Belemnitella* Orbigny, 1842; *Belemnella* Nowak, 1913; *Actinocamax* Miller, 1823; *Gonio-teuthis* Bayle, 1879; *Belemnellocamax* Najdin, 1964; *Fusiteuthis* Kongiel, 1962.

Ростры у представителей этого семейства веретеновидные, субцилиндрические и субконические, т. е. обычные по форме для белемноп-

сейн, отличаются рядом особенностей, которых нет у других семейств: наличием альвеолярной брюшной щели, разветвленных отпечатков, так называемых кровеносных сосудов, и разнообразной мелкой скульптурой. Несмотря на столь специфичные особенности, происхождение и систематическое положение семейства не составляет особой проблемы. Щель — это своеобразная короткая и глубокая брюшная альвеолярная борозда. У белемнопсид — несомненных предков белемнителлид — эта борозда сопровождается спайкой. Развитие спайки приводит к образованию щели. У белемнителлид имеются настоящие двойные линии, которые отличаются от таковых у предков только тем, что они несколько смещены к спинной стороне — и поэтому называются спиннобоковыми бороздами — и расстояние между линиями несколько больше. Кроме того, у белемнителлид более резко развиваются спиннобоковые площадки. Их подобие мы видим еще у хаститин [8], но у последующих групп они выражены слабее. Сходство с *Hastitinae* проявляется еще в том, что, как и у них, у белемнителлид развиваются в той или иной форме брюшнобоковые борозды. Очевидно, здесь мы имеем итерацию признаков. Недавно Д. П. Найдин и А. С. Алексеев [17] описали из Крыма виды *Neohibolites* с некоторыми белемнителлидными чертами. Вероятно, именно от этого рода ведут свое начало белемнителлиды, что признавалось и ранее [12, 13, 14].

Все рассмотренные семейства и подсемейства — в разной степени обособленные группы. Связующие звенья между семействами-предками и семействами-потомками, как правило, не известны или предположительны, и филогенетические связи устанавливаются при анализе комплекса признаков и тенденций в их эволюции, по сближению в этих признаках изначальных представителей каждого подразделения группы семейства с видами предшествовавших групп белемнитид. Обособленность семейств не означает, что все они четко ограничены друг от друга, так как сложность изменчивости ростров при простоте строения, немногочисленности признаков, которыми приходится пользоваться, повторное и независимое возникновение признаков даже у далеких в родственном отношении групп запутывает картину их соотношений. Недостатки в систематике белемнитид обусловлены всеми этими явлениями, недостаточным изучением их эволюции и тем, что при систематизации белемнитов специалисты выделяют какой-то обычно броский признак без учета возможности его возникновения у разных групп, без учета скрытых различий и всей сложности переплетений признаков. Раскрыть недостатки и ликвидировать их возможно только при поиске истинных частных и общих филогенетических связей во всей сложности процесса развития.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Али-Заде Ак. А. Меловые белемниты Азербайджана. М., 1972.
2. Барсков Г. С. Микроструктура слоев скелета белемнитов и их сопоставление со слоями наружной раковины других моллюсков. — «Палеонтол. журн.», 1972, № 4.
3. Густомесов В. А. Верхнеюрские белемниты Русской платформы. — Автoref. канд. дис. М., 1956.
4. Густомесов В. А. О значении боковых борозд ростра для разработки систематики белемнитов. — «Палеонтол. журн.», 1962, № 1.
5. Густомесов В. А. Позднеюрские boreальные белемниты (*Cylindroteuthidae*) Русской платформы. — «Тр. ГИН АН СССР», 1964, вып. 107.
6. Густомесов В. А. Новые белемниты из тоара и аалена Сибири. — «Палеонтол. журн.», 1966, № 1.
7. Густомесов В. А. Об использовании фрагментов белемнитов для систематики. — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1972, т. 47, вып. 1.

8. Густомесов В. А. О хаститах и хаститоподобных белемнитах. — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1973, т. 48, вып. 2.
9. Густомесов В. А. О позднеюрских белемнитах рода *Hibolites* Русской платформы. — «Палеонтол. журн.», 1976, № 4.
10. Густомесов В. А. К ревизии юрских белемнитов. — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1977, т. 52, вып. 2.
11. Густомесов В. А., Успенская Е. А. О роде *Rhopaloteuthis* (Belemnitidae) и его крымских представителях. — «Бюл. МОИП. Отд. геол.», 1968, т. 43, вып. 5.
12. Крымгольц Г. Я. Генетические связи родов в семействе Belemnitidae Orb. — «Мат-лы Всесоюз. н.-и. геол. ин-та. Общ. сер.», 1948, сб. 8.
13. Крымгольц Г. Я. Внутреннераковинные. — В кн.: Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. Т. II. М., 1958.
14. Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты Западной Украины. — «Тр. МГРИ», 1952, т. 32.
15. Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты Русской платформы и сопредельных областей. Изд-во МГУ, 1964.
16. Найдин Д. П. Верхнемеловые белемниты (семейство Belemnitellidae Pavlow) Русской платформы и сопредельных областей. — Автореф. докт. дис. М., 1965.
17. Найдин Д. П. и Алексеев А. С. Новые неогиболиты из сеномана Крыма. — «Палеонтол. журн.», 1975, № 3.
18. Павлов А. П. Белемниты Спитона и их отношение к белемнитам других стран. — В кн.: Академик А. П. Павлов. Сравнительная стратиграфия бореального мезозоя Европы. М., 1965.
19. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. Роды *Cylindroteuthis* и *Lagonibelus*. Л., 1964.
20. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. Л., 1966.
21. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. К систематике юрских и меловых белемнитов. — В кн.: Пробл. палеонтол. обоснов. детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Л., 1967.
22. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Ранне- и среднеюрские белемниты Севера СССР. *Nannobelinae*, *Passaloteuthinae* и *Hastitinae*. Л., 1970.
23. Сакс В. Н., Нальняева Т. И. Ранне- и среднеюрские белемниты Севера СССР. *Megateuthinae* и *Pseudodicoelitinae*. Л., 1975.
24. Стоянова-Вергилова М. Няколко горноюрски Duvaliinae Pavlow. — Годишник на висшия Минно-геологични институт. София, т. 16 (1969—1970), СВ. 11, 1972.
25. Glaessner M. Cretaceous Belemnites from Australia, New Zealand and New Guinea. — «Australian Journ. Sci.», 1957, vol. 20, N 3.
26. Glaessner M. New Cretaceous Fossils from New Guinea. — «Rec. Austral. Mus.», 1958, vol. 13, N 2.
27. Jeletzky J. A. Comparative Morphology, Phylogeny and Classification of fossil Coleoidea. — Univ. Kansas Paleontol. Contrib. Mollusca. Art. 7, 1966.
28. Jeletzky J. A. Morphology and taxonomic status of the Jurassic belemnite *Rhopaloteuthis somalibelus* Spath, 1935. — «Palaeontology», 1972, vol. 15, part. 1.
29. Lissajous M. Répertoire alphabétique de Belemnites Jurassiques. — «Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon», 1925, fasc. 8, mem. 7.
30. Lissajous M. Description de quelques nouvelles Espèces de Bélemnites Jurassiques. — «Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon», 1927, fasc. 10, mem. 7 (suppl.).
31. Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena, 1922.
32. Quenstedt F. A. Petrefactenkunde Deutschlands, vol. 1. Die Cephalopoden. Tübingen, 1846—1849.
33. Roger J. Souse-classe des Dibranchiata. — In: Traté Paleontol., t. 2. Paris, 1952.
34. Schwegler E. Ueber einige Formen aus der Belemniten Gattung *Megateuthis* Bayle und ihre Stammesgeschichtliche Bedeutung. — «Zentralbl. Miner. Geol. und Paläontol.», 1938, Abt. B, N 12.
35. Schwegler E. Belemniten aus den Psilonotentonen Schwabens. — «Zentralbl. Miner. Geol. und Paläontol.», 1939, Abt. B, N 2.
36. Steinmann G. Zur Phylogenie der Belemnoidae. — «Zeitschr. Indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre», 1910, vol. 4, N 2.
37. Stevens G. R. The belemnite genera *Dicoelites* Boehm and *Prodicoelites* Stolley. — «Palaeontology», 1965, vol. 7, pt. 4.
38. Stevens G. R. The Jurassic and Cretaceous Belemnites of New Zealand and a review of the Jurassic and Cretaceous Belemnites of the Indo-Pacific region. — «New Zealand Geol. Surv. Paleontol. Büll.», 1965, N 36.
39. Stolley E. Die Systematik der Belemnoidae. — «Niedersächs. Geol. Verein.», Jahrest. 11, Hannover, 1919.

40. Stolley E. Beiträge zur Kenntnis der Cephalopoden der Norddeutschen Unteren Kreide 1. Die Belemniten der norddeutschen Neocom. — «Geol. und Paläontol. Abhandl.», N. F., 1925, Bd 14 (43), H. 4.
41. Stolley E. Zur Systematik und Stratigraphie median gefürchten Belemniten. — «Niedersachs. Geol. Verein», Jahressb. 20, Hannover, 1927.
42. Tripp K. Die Abstammung des Belemnites clavatus Schl. — «Paläontol. Zeitschr.», 1936, Bd 18.
43. Tripp K. Der Stammbaum der Belemniten des Lias Schwabens. — «Paläontol. Zeitschr.», 1937, Bd 19.
44. Whitehouse F. W. Dimitobelidae — a new family of cretaceous Belemnites. — «Geol. Mag.», 1924, vol. 61.
45. Zieten C. H. Die Versteinerungen Württembergs. Stuttgart, 1830.
-