

УДК 564.53 : 551.763.12

И. А. МИХАЙЛОВА

ЭВОЛЮЦИЯ АПТСКИХ АММОНОИДЕЙ

Рассматриваются филогенетические взаимоотношения трех основных семейств аптского века: *Deshayesitidae* Stoyanow, *Parahoplitidae* Spath и *Douvilleiceratidae* Pagona et Bonarelli. Этапность развития первых двух семейств позволяет обосновать подъярусное и зональное деление аптских отложений, ранний апт можно назвать временем деезитов, а средний – поздний апт – временем парагоплитов. Для всех трех семейств установлена пятилопастная примасура с последующей редукцией первой пупковой лопасти, что является косвенным свидетельством происхождения их от гетероморфных предков.

Аптские моря населяли наряду с другой фауной разнообразные аммоноидеи. Среди них преобладающая роль принадлежала представителям семейств *Parahoplitidae*, *Deshayesitidae* и *Douvilleiceratidae*. На рис. 3 показаны филогенетические взаимоотношения внутри этих семейств. В основу схемы положены онтофилогенетические исследования аммоноидей в сочетании с разработкой зональной шкалы аптских отложений юга СССР (Друщиц и Михайлова, 1963, 1966, 1977; Решения..., 1977).

Филогенетические взаимоотношения родов трех упомянутых семейств в первую очередь базируются на анализе всех признаков в онтогенезе раковины. Изучение онтогенеза большого числа представителей позволило четко сформулировать основные критерии всех представленных на схеме родов. Единный тип примасуры, редукция первой пупковой лопасти, появление новых элементов в результате деления лопастей U и I (семейство *Douvilleiceratidae*), седла U/I (семейство *Parahoplitidae*) или седла I/D (семейство *Deshayesitidae*) позволяют четко обособить все таксоны семейственного ранга (рис. 1). Скульптурные особенности в сочетании с формой раковины характеризуют роды в пределах семейств. Время появления и становление скульптуры в некоторых случаях вносят существенные коррективы в предполагаемые родственные связи между родами.

Ранний апт можно с полным правом назвать временем деезитов, появившихся на рубеже баррема и апта и вымерших к началу среднего апта. Появление новых элементов, начинающееся у всех родов этого семейства в начале третьего оборота, происходит однотипно, хотя, по мнению Т. Н. Богдановой (1971), детально изучившей туркменицерасов и ранних деезитов, между ними по характеру лопастной линии можно найти некоторые различия.

Форма раковины и скульптура позволяют четко разграничить роды *Turkmeniceras*, *Deshayesites* и *Dufrenoya*. Скульптура у рода *Deshayesites* появляется в первой половине четвертого оборота в виде продолговатых вздутых, развитых в нижней половине боковой стороны (рис. 2, а), в конце четвертого оборота можно различить ребра, отходящие от пупковой стенки и развитые только на боковой стороне. Позднее раковина покрыта частыми тонкими ребрами. Несколько раньше, на третьем обороте, ребра появляются у рода *Dufrenoya* (рис. 2, б).

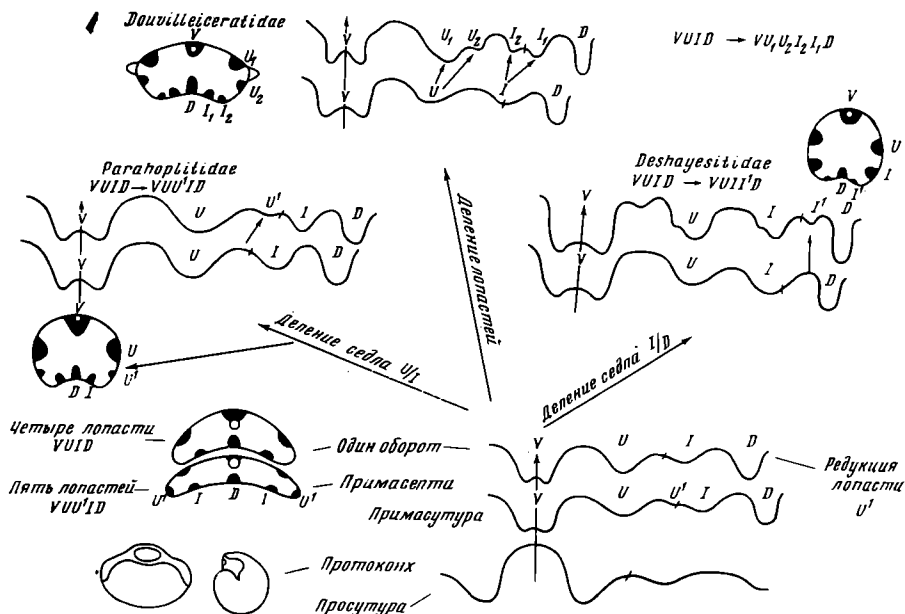


Рис. 1. Способ появления новых элементов у семейств Deshayesitidae, Parahoplitidae и Douvilleiceratidae

Весьма интересным представляется вопрос о предках семейства Deshayesitidae. В настоящее время можно достаточно убедительно утверждать, что в данном случае мы имеем дело с переходом от гетероморфных аммонитов к мономорфным. Изучение семейства Heteroceratidae — типичных гетероморфных аммонитов — выявило определенную тенденцию в изменении формы раковины (табл. 1).

Переход от Heteroceras к Colchidites знаменует собой возникновение между геликсом и крючком стадии плоской спирали. Дальнейшие преобразования внутри рода Colchidites идут по пути постепенного сокращения геликса и крючка, с редукцией последнего у некоторых видов, и одновременного увеличения числа оборотов плоской спирали. Полная редукция геликса и крючка знаменует исчезновение гетероцератид и появление первых десезитид (род *Turkmeniceras*). Сходство скульптуры, поперечного сечения оборотов, единый способ изменения лопастной линии последних колхидитов и первых туркменицеров не оставляют сомнений в их родстве (Товбина, 1965; Schindewolf, 1966; Kemper, 1967; Богданова, 1971; Wiedmann, 1969; Михайлова, 1970). Более того, некоторые (более примитивные) туркменицеры между первым и вторым оборотом имеют пупочную щель, свидетельствующую о гетероморфности их предков.

В пользу гетероморфного происхождения десезитов также свидетельствует редукция первой пупковой лопасти и возврат к четырехлопастной линии. Объяснить это явление стало возможно после установления подобного изменения лопастной линии у *Ammonitoceras* (*Caspianites*) *wasiliewskyi* Renng. (Богданова и Михайлова, 1975). Этот вид относится к гетероморфным аммонитам с пупочным зиянием. Наличие короткого бакулитовидного прямого ствола непосредственно после первого оборота говорит о коренной перестройке организма после выхода эмбриональной раковины из яйцевых оболочек. Изменение формы сечения (круглое сечение прямой трубки вместо полулунного серповидного сечения эмбриональной раковины) повлекло редукцию одной лопасти. Общность эмбрионального развития мономорфных и гетероморфных меловых аммоноидей документально подтверждается наличием как у тех, так и у других планоспи-

Форма раковины гетероцератид и деззитид

Род	Форма раковины	
Deshayesites	Спирально-плоскостная	Мономорфная. Все обороты соприкасаются
Turkmeniceras		Мономорфная или диморфная: начальные обороты иногда не соприкасаются, последующие обороты соприкасаются
Colchidites	Имеет геликс	Триморфная или диморфная: геликс + плоская спираль + крючок (не у всех форм)
Heteroceras		Диморфная: геликс + крючок

рального первого оборота. Только после пережима у гетероморфных аммонитов изменяется форма раковины и трубка обычно отклоняется от плоскости симметрии или резко отходит от первого оборота.

Признание гетероморфного происхождения есть одновременное признание возможности вторичного возникновения мономорфных раковин аммонойд и отказ от привычных, издавна сложившихся представлений об эволюции формы раковины аммонойд вообще. Говоря о путях развития мезозойских и в особой степени меловых аммонойд, давших подавляющее число гетероморф, мы замалчиваем тот факт, что возникновение аммонойд само по себе есть переход от прямых раковин к согнутым и далее свернутым, причем некоторые древнейшие аммонойды из-за неполного смыкания первого оборота имели пупочное зияние (Богословский, 1969). Однако пупочное зияние, наблюдающееся у целого ряда меловых гетероморф, представляет собой свободное пространство между первым соприкасающимся и вторым свободным оборотом, а у древнейших девонских аммонойд прямая или в различной степени изогнутая трубка раковины отходит непосредственно от протоконха. Иными словами, следует признать факт, что в эволюции аммонойд возможно не только «раскручивание», но и повторное «скручивание» аммонойд.

Согласившись со сказанным выше, мы должны согласиться и с тем, что гетероморфность, присущая резко уклоняющимся, безусловно специализированным, скорее всего бентосным формам, сама по себе не является признаком конечных форм и гетероцерасы не представляют собой слепую ветвь развития барремских аммонойд. Итак, видимо, придется отказаться от привычных традиционных представлений и признать реальным для меловых аммонитов переход от гетероморфных раковин аммонитов к мономорфным.

Внутри семейства *Deshayesitidae* развитие шло по пути замыкания пупковой щели (род *Turkmeniceras*), увеличения объемности оборотов (род *Deshayesites*), уплощения брюшной стороны и возникновения резкого перегиба ребер по ее краям (род *Dufrenouya*). Роды семейства *Deshayesitidae* имеют очень четкие стабильные признаки, позволяющие обосновывать зональное подразделение нижнего апта этапностью их развития (рис. 3). Нижняя зона определяется присутствием рода *Turkmeniceras*, верхняя — рода *Dufrenouya*, а две средние устанавливаются по смене часторебристых *Deshayesites weissii* и близких ему видов более редкорреб-

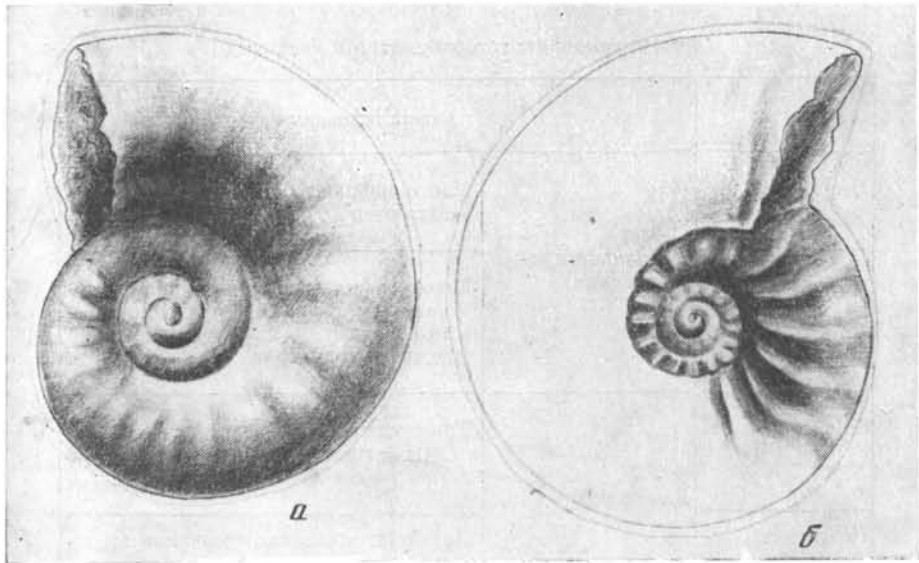


Рис. 2. Появление скульптуры у родов *Deshayesites* и *Dufrenoya*: *a*: — *Deshayesites dechyi* Papp.; экз. № 7/657 ($\times 7,5$); Дагестан, сел. Ая-Махи; нижний апт; *б* — *Dufrenoya subfurcata* Kasan; № 7/1843 ($\times 4,5$); Дагестан, сел. Мурада, нижний апт

ристыми *D. deshayesi*, *D. dechyi* и др. Деззитиды, видимо, не дают потомков, и существовавшее мнение об их возможном родстве с парагоплитидами в свете последних данных не находит подтверждения.

Средний и поздний апт определяют прежде всего парагоплитиды. Развитие этого семейства, а также взаимоотношение отдельных родов между собой неоднократно рассматривалось ранее (Михайлова, 1957, 1960, 1963). Как и в предыдущем семействе, все роды характеризуются единым типом морфогенеза лопастной линии.

Главный ствол — род *Acanthoplites* — эволюционировал в среднем апте по двум основным направлениям, давая к позднему апту, с одной стороны, формы тонкоресчатые, нередко безбугорчатые на последних оборотах (*A. polani*, *A. uhligi*), а с другой — груборесчатые, с отчетливыми, нередко шипообразными бугорками (*A. bigoureti*, *A. aschiltaensis*, *A. abichi*). Последняя из названных групп, представленная типовым видом *A. aschiltaensis*, сформировалась ко второй половине среднего апта (зона *Parahoplites melchioris*).

В низах среднего апта от рода *Acanthoplites* в результате скульптурных преобразований (уплощения ребер, особенно на брюшной стороне) отделился род *Colombiceras*. Как видно на рис. 4, *a, б*, скульптура появляется очень рано. Примерно в середине второго оборота на середине боковых сторон возникают редкие бугорки, а на третьем обороте от них начинают отходить ребра.

Вспышка видообразования внутри рода *Colombiceras* приурочена к нижней части среднего апта, что и обусловило выбор в качестве индекса одного из видов данного рода, а именно *C. crassicostatum*. К верхам среднего апта видовое разнообразие *Colombiceras* резко сокращается, и обычным компонентом в ассоциации с другими парагоплитами является *Colombiceras tobleri*, нередко предлагаемый в качестве вида-индекса второй зоны среднего апта.

Низами среднего апта ограничен весьма малочисленный и пока слабо изученный род *Gargasiceras*. Этот род был предложен Р. Кейси (Casey, 1954) и практически ограничивался типовым видом *C. gargasense*, описанным А. Орбиньи из гаргаса (среднего апта) юго-восточной Франции.

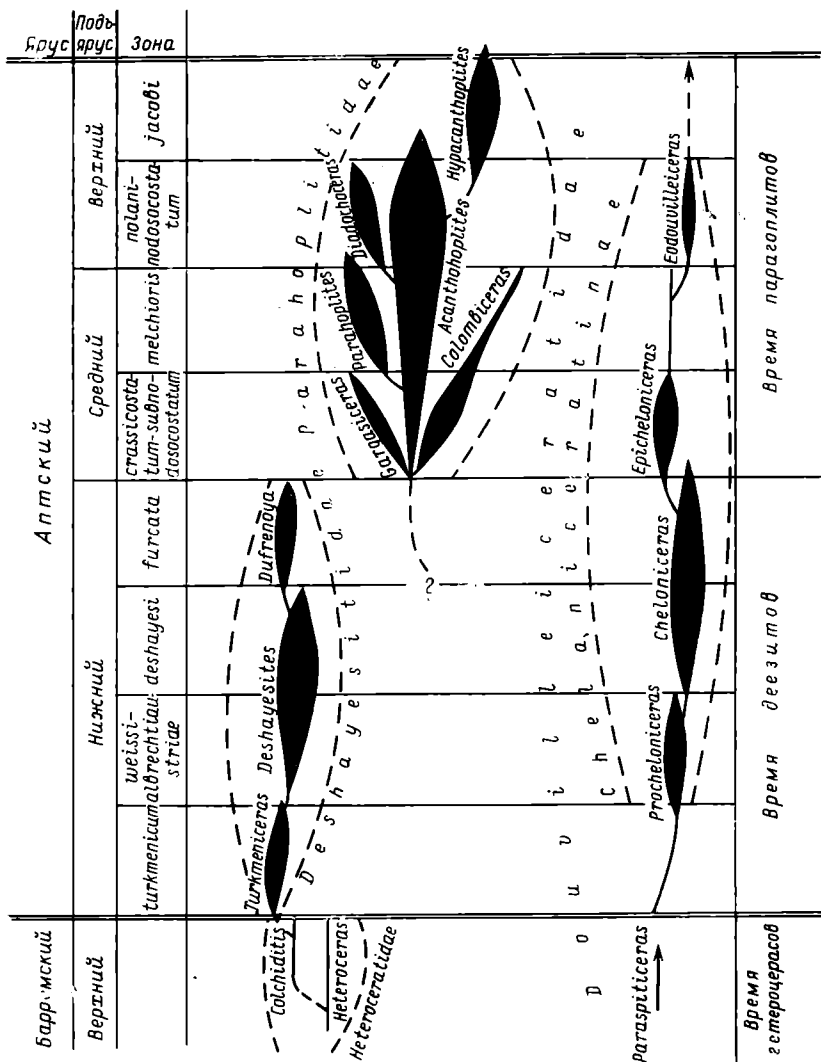


Рис. 3. Филогенетические взаимоотношения внутри семейств Deshayesitidae, Parahoplitidae и Douvilleiceratidae

Описание *S. ex gr. gargasense* из клансея (верхнего апта) Западного Кавказа (Егоян, 1969) вызывает недоумение и существенные возражения. *Ammonites gargasensis*, описанный и изображенный Орбиньи, не имеет даже отдаленного сходства с формой, приведенной В. Л. Егояном на фиг. 10 табл. XII. Как отмечает и автор, его экземпляр приближается к группе волановых тонкоробристых акантогоплитов, переходных к диадохцерасам. Как видно на таблице и отмечено в тексте (Егоян, 1969, стр. 164), имеются слабые сифональные бугорки, свойственные роду *Diadochoceras*.

Несколько позднее от *Acanthohoplites* отделился род *Parahoplites*, унаследовавший форму раковины предков, но утративший на взрослых стадиях развития бугорки, столь характерные для среднеаптских акантогоплитов. Свидетельством в пользу того, что эволюция шла именно в направлении от *Acanthohoplites* к *Parahoplites*, а не наоборот, является изучение скульптуры на ранних оборотах раковины. У *P. melchioris* в конце второго и начале третьего оборота на раковине наблюдаются четко выраженные микроскопические бугорки. Их число не превышает 8–10. К се-

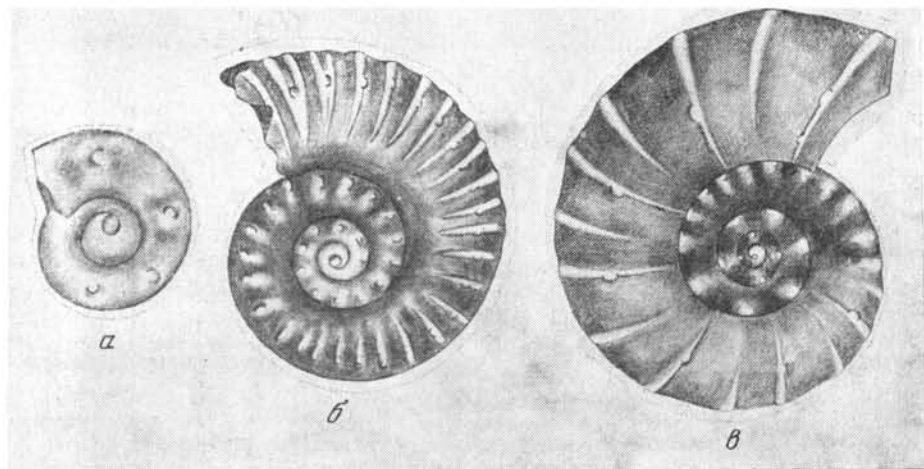


Рис. 4. Появление скульптуры у родов *Colombiceras* и *Epicheloniceras*; а, б — *Colombiceras* sp. juv.: а — экз. № 7/2542 (×16); Дагестан, сел. Акуша; средний апт; б — экз. № 7/5616 (×8); Северный Кавказ, р. Урух; средний апт; в — *Epicheloniceras* sp. juv.; экз. № 7/2342 (×3,5) Северный Кавказ, р. Малка; средний апт

редине четвертого оборота бугорки исчезают, и раковина на некотором протяжении вновь становится гладкой. Только в конце четвертого оборота появляются ребра (при диаметре свыше 10 мм). Связывать появление бугорков с укреплением раковины вряд ли справедливо, так как при такой трактовке становится неясна стадия гладкой раковины. Поэтому мы вынуждены считать, что бугорки унаследованы от предковых форм, а значит, следует согласиться с тем, что *Parahoplites* произошел от рода *Acanthohoplites*.

Весьма существенные скульптурные отличия поздних оборотов *Parahoplites* и *Acanthohoplites* позволяют не только обособить между собой два упомянутых рода, но и утверждать, что это отличие достаточно для разделения семейства *Parahoplitidae* на два подсемейства. Дополнительный диагностический признак для обособления подсемейств намечился при изучении лопастной линии парагоплитид. Спинная лопасть подсемейства *Parahoplitinae* (род *Parahoplites*) одноконечная, а у подсемейства *Acanthohoplitinae* (все остальные роды) двураздельная в основании (Михайлова, 1957).

Богатая ассоциация разнообразных парагоплитов юга СССР позволяет обособлять вторую зону среднего апта, носящую название зоны *Parahoplites melchioris*, ибо именно данный вид и близкие ему четко определяют облик аммонитовой фауны в этот промежуток времени.

В позднем апте скульптурные преобразования среди акантогоплитин привели к отделению от основного ствола своеобразного рода *Diadochoceras*, характеризующегося появлением сифональных бугорков, обычно наблюдающихся на главных ребрах. Всестороннее изучение диадохоцерасов начато только в последние годы, и пока нельзя с уверенностью говорить о конкретной предковой группе. Попытка, предпринятая Егояном (1965), подразделить этот род на два самостоятельных — *Nodosohoplites Egoian* и *Diadochoceras* s. str. — на данном этапе представляется несколько преждевременной. Внутри рода *Diadochoceras* действительно выделяются две группы видов — тонкоробристые и более груборобристые, подобно тому как это наблюдается и в пределах самого рода *Acanthohoplites*, однако эти признаки в лучшем случае достаточны для категорий подродового ранга.

Значительное число видов в роде *Acanthohoplites* появляется в начале позднего апта. В это время видовой состав акантогоплитов обновляется более чем на $\frac{2}{3}$. Своеобразие видов *Acanthohoplites* и строгая стратиграфическая приуроченность большинства из них к нижней зоне верхнего апта определили выбор в качестве вида-индекса представителя тонкорестристой группы — *A. polani*. Только пределами этой зоны ограничено распространение рода *Diadococeras*, в связи с чем *D. nodosocostatum* избран как второй вид-индекс данной зоны.

Изменение формы поперечного сечения — уплощение сифональной стороны, наблюдающееся у некоторых акантогоплитов нолановой группы, привело к возникновению рода *Huracanthoplites*, расцвет которого определяет облик второй зоны верхнего апта — зоны *H. jacobii*.

Для решения вопроса о предках семейства *Parahoplitidae* в настоящее время имеются некоторые предпосылки, позволяющие высказать только общие соображения. Изучение признаков на взрослых стадиях породило господствовавшее длительное время мнение о близости деезитов и парагоплитов. Первые онтофилогенетические наблюдения, проведенные более 20 лет назад (Михайлова, 1957), поставили это родство под сомнение, а исследования последних лет полностью исключили такую возможность (Михайлова, 1976), так как новые элементы у этих двух семейств возникают в результате деления различных седел. Установление у парагоплитид пятилопастной примасуры (*VUU'ID*) с последующей редукцией первой пупковой лопасти диктует необходимость искать предков для этой группы среди гетероморфных аммонитов. Иначе невозможно объяснить редукцию пятой лопасти и достаточно длительную промежуточную стадию, когда лопастная линия состоит из четырех лопастей. В дальнейшем (начиная с третьего оборота) происходит увеличение числа элементов лопастной линии, и на конечных стадиях она состоит из шести-семи лопастей.

Как было показано выше, можно считать установленным единство эмбрионального развития, поэтому одинаковое изменение лопастной линии на начальных оборотах с гетероморфами должно отражать происхождение парагоплитид от гетероморфных аммонитов. Видимо, парагоплиты не имели потомков. К сожалению, онтофилогенетическое изучение гетероморфных аммоноидей находится в зачаточном состоянии. Очень редко сохраняются начальные части раковины, так как у большинства форм они не перекрыты последующими оборотами, а поэтому не защищены и легко уязвимы. Недостаточность наших знаний о гетероморфах заставляет в вопросе о предках семейства *Parahoplitidae* ограничиться сказанным выше, т. е. согласиться с тем, что это семейство возникло от каких-то раннеаптских *Ancylocerataceae*.

Совместно с деезитами (в раннем апте) и парагоплитами (в среднем и позднем апте) обитали представители семейства *Douvilleiceratidae*. Эволюция этого семейства шла по пути скульптурных изменений от грубо-ребристых, достаточно крупных *Procheloniceras* через более мелкие, однобугорчатые, имеющие частую ребристость *Cheloniceras* к трехбугорчатым *Epicheloniceras*.

Как и у парагоплитид, у *Douvilleiceratidae* скульптура появляется очень рано (рис. 4, в). Уже в середине второго оборота наблюдаются редкие пупковые бугорки, а позднее возникают главные и промежуточные ребра. Некоторое сходство скульптуры рода *Cheloniceras* и ранних *Acanthohoplites* привело к тому, что иногда в качестве предков для семейства *Parahoplitidae* указываются хелоницерасы. В пользу этого достаточно давно высказывался Ф. Уайтхауз (Whitehouse, 1927), говоря о возникновении *Parahoplites* от *Cheloniceras*. Общность этих двух семейств отстаивается в последние годы И. Видманном (Wiedmann, 1972), который объединяет их в надсемейство *Douvilleicerataceae*, противопоставляя его надсемейству *Deshayesitaceae*. Видманн считает, что появление новой (пятой) лопасти у парагоплитид связано с делением внутренней боковой лопасти (I), а не

седла U/I. Однако общность парагоплитид и дувиллейцератид представляется маловероятной, и сходство ограничивается однообразием скульптуры *Chelonicerias* и ранних акантогоплитин (Михайлова, 1976б).

Род *Prochelonicerias* постоянно присутствует в ассоциации с ранними *Deshayesites*, и поэтому *P. albrechtiaustriae* предложен в качестве второго вида-индекса. Род *Chelonicerias* существует на протяжении второй половины раннего апта, поднимаясь в низы среднего апта, т. е. его виды обитали с поздними *Deshayesites* и с *Dufrenoyia*. Трехбугорчатые *Epichelonicerias* практически ограничены низами среднего апта. Приуроченность их к этому уровню нашла отражение и в зональной шкале: *E. subnodosocostatum* избран в качестве второго вида-индекса. Эволюция названных хелоницератид по темпам и характеру появления новых родов внешне имеет много общего с дезезитидами: последовательное возникновение родов, короткий интервал существования раннего рода *Prochelonicerias*, более длительное существование *Chelonicerias* и вновь короткий временной интервал для рода *Epichelonicerias*. Трехбугорчатые *Epichelonicerias* в позднем апте дали начало весьма немногочисленной переходной группе, получившей недавно название *Eodouvilleicerias* Casey. У этих форм сифональные бугорки расширяются, уплощаются и раздваиваются, предвосхищая тем самым появление раннеальбских многобугорчатых *Douvilleicerias*. Такие скульптурные изменения позволяют четко отделить род *Eodouvilleicerias*, но в то же время делают спорным его отнесение к тому или иному подсемейству. Кажется более правильным рассматривать этот род среди хелоницератид, так как общий облик этих родов очень сходен и различие затрагивает только форму сифональных бугорков. Предков семейства *Douvilleiceratidae*, как и двух ранее рассмотренных семейств, на основании изучения ранних частей раковины (наличие пятилопастной примасуры и редукция пятой лопасти) следует искать среди гетероморфных аммонитов. Видманн (Wiedmann, 1969) в качестве такового предложил барремский род *Paraspiticerias*, имеющий «хелоницератидный» облик последних оборотов. Обособление двух пупковых лопастей ($U \rightarrow U_1, U_2$), столь характерное для типичных дувиллейцератид, проявляется у *Paraspiticerias* в двураздельности пупковой лопасти.

Форма раковины *Paraspiticerias* близка к таковой *Ammonitoceras*, но пупочное зияние у первого рода заметно меньше, чем у второго. Менее вероятной представляется попытка Видманна в качестве предка для *Paraspiticerias* предложить род *Leptoceras*, обнаруживающий тенденцию к повторному закручиванию. Однако только на основании этого признака при резком различии лопастных линий подобная связь маловероятна.

Более логично предположение Видманна о повторном раскручивании дувиллейцератид и возникновении в среднем альбе рода *Astiericeras*, имеющего столь характерную для этого семейства двураздельную пупковую лопасть. Иначе говоря, семейство *Douvilleiceratidae*, в отличие от *Deshayesitidae* и *Parahoplitidae*, видимо, не представляет собой слепо заканчивающуюся ветвь аммонитид, а дает вновь гетероморфных потомков.

Многообразие аптских аммонитов определяется одновременным существованием различных таксонов, которые иногда обитали не только одновременно, но и совместно. К числу таких форм, видимо, принадлежали филлоцератиды и мономорфные литоцератиды. Отряд *Phylloceratida* представлял собой консервативный, медленно эволюционирующий отряд мезозойских аммоноидей. Инволютные раковины, обычно со слабой скульптурой, но крайне сложной лопастной липией, представляли собой ту конструкцию, которая на ранних этапах развития этого отряда, видимо, была оптимальной для пелагических организмов. Именно в силу этого филлоцератиды являются частым компонентом аммонитовых сообществ. Однако в апте они всегда играли подчиненную роль. Совместно с ними существовали также *Desmocerataceae* (*Pseudosaynella*, *Zurcherella* и др.) и немногочисленные *Naplocerataceae* (*Aconecerias*, *Submartinoceras*). Более важ-

ная роль принадлежит мономорфным литоцератидам и среди них бурно развивавшимся в среднем и позднем апте *Tetragonitaceae*, представленным разнообразными *Tetragonites* и *Jauberticeras*.

Заметное место среди придонных форм занимали гетероморфные аммониты. В среднем апте узкий возрастной интервал характерен для *Ammonitoceras* и близких ему родов. Однако, как уже отмечалось выше, онтофилогенетические исследования гетероморфных аммонитов только начинаются, и говорить о путях развития аптских гетероморф пока рано.

Итак, рассмотрение взаимосвязей аптских аммоноидей позволяет в настоящее время с известной долей уверенности наметить филогенетические связи внутри трех семейств, определяющих облик аммонитовой фауны аптского века, — *Deshayesitidae*, *Parahoplitidae* и *Douvilleiceratidae*. Значение первых двух семейств для аптского века позволяет говорить о времени деэзитов (ранний апт) и парагоплитов (средний и поздний апт).

ЛИТЕРАТУРА

- Богданова Т. Н. 1971. Новые барремские аммониты Западной Туркмении. Палеонтол. ж., № 3, стр. 60–71.
- Богданова Т. Н. и Михайлова И. А. 1975. Об онтогенезе *Ammonitoceras wassiliewskyi* Renng. Докл. АН СССР, т. 225, № 2, стр. 197–200.
- Богословский Б. И. 1969. Девонские аммоноидеи. 1. Агониатиты. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 124, стр. 1–341.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1963. О границе между аптом и альбом. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 38, № 6, стр. 84–93.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1966. Биостратиграфия нижнего мела Северного Кавказа. Изд-во Моск. ун-та, стр. 1–190.
- Друщиц В. В. и Михайлова И. А. 1977. Аптский ярус и его зональное деление. Тез. докл. научно-техн. конф. «Методы стратиграфических исследований», состоявшейся 21–25 ноября 1977 г. в г. Волгограде. М., стр. 59–60.
- Егоян В. Л. 1965. О некоторых аммонитах клансея Западного Кавказа. Тр. Краснодарск. фил. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та, вып. 16, стр. 126–188.
- Егоян В. Л. 1969. Аммониты из клансейских слоев Западного Кавказа. Тр. Всес. нефтегаз. н.-и. ин-та, вып. 19, стр. 112–160.
- Михайлова И. А. 1957. О систематике семейств *Parahoplitidae* Spath и *Deshayesitidae* Stoyanow. Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., геол. и геогр., № 3, стр. 173–182.
- Михайлова И. А. 1960. Онтогенез и систематическое положение рода *Colombiceras* Spath. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 35, вып. 2, стр. 116–122.
- Михайлова И. А. 1963. О систематическом положении и объеме рода *Diadochoceras* Nyatt. Палеонтол. ж., № 1, стр. 65–77.
- Михайлова И. А. 1970. О положении горизонта с *Turkmeniceras turkmenicum* (к границе баррема и апта). Изв. АН СССР. Сер. геол., № 6, стр. 107–113.
- Михайлова И. А. 1976а. Новые данные об онтогенезе некоторых парагоплитид. Палеонтол. ж., № 1, стр. 57–66.
- Михайлова И. А. 1976б. Систематическое положение и особенности морфогенеза представителей семейства *Douvilleiceratidae* Parona et Bonarelli. Списание Българск. геол. друж., годишн. 37, кн. 3, стр. 256–273.
- Решения Межведомственного стратиграфического совещания по мезозою Средней Азии (Самарканд, 1971 г.). Л. 1977, стр. 1–48.
- Товбина С. З. 1965. Об онтогенезе аммонитов рода *Colchidites*. Палеонтол. ж., № 3, стр. 40–48.
- Casey R. 1954. New genera and subgenera of Lower Cretaceous ammonites. J. Wash. Acad. Sci., vol. 44, p. 106–115.
- Kemper E. 1967. Die älteste Ammoniten-Fauna in Aptium Nord-West-Deutschland. Paläontol. Z., Bd 41, № 3, 4, S. 119–131.
- Schindewolf O. 1966. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Abhandl. Akad. Wiss. Mainz, math.-naturwiss. Kl., S. 643–730.
- Whitehouse F. W. 1927. Additions of the Cretaceous ammonite fauna of Eastern Australia. Pt 1. Simbirskitidae, Aconeceratidae and Parahoplitidae. Mem. Queensland Museum, vol. 9, pt 1, 109–206.
- Wiedmann J. 1969. The heteromorphs and ammonoid extinction. Biol. Rev., vol. 44. № 4, p. 563–602.
- Wiedmann J. 1972. Neue Vorstellungen über Stammesgeschichte und System der Kreideammoniten. Proc. Intern. Paleontol. Union. Intern. Geol. Congr. 23 sess. Czechoslovakia, 1968. Evolut. Ostracoda, paleontol. and paleobiogeogr., other subjects. Warszawa, p. 93–120.