

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

3

МОСКВА · 1965

УДК 564.53

С. З. ТОВБИНА

ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ АММОНИТОВ РОДА *COLCHIDITES*

Среди необъемлющих ребристых аммонитов неокома очень интересным и своеобразным является семейство *Heteroceratidae*. Необычность способа заворачивания оборотов раковины (по конической спирали) наводила на мысль об узкой специализированности организации его представителей. Принято было думать, что эти организмы на рубеже барремского и аптского веков полностью вымерли, не оставив потомков.

Изучение онтогенеза представителя рода *Colchidites*, входящего в упомянутое семейство, и сравнение его развития с развитием рода *Turkmeniceras* (Товбина, 1963) дают основание предположить, что филогенетическая ветвь гетероцератид не оканчивается тупиком. Изложенные ниже данные приводят к выводу, что ее продолжением является, по всей вероятности, филогенетическая ветвь, которую представляют объемлющие ребристые аммониты семейства *Deshayestidae*, жившие в раннеаптское время.

Таким образом, изучение онтогенезов позволяет наметить связующие звенья между двумя больными и резко различными на первый взгляд группами аммонитов: развернутыми аммонитами неокома и объемлющими аммонитами нижнего апта. Такими звеньями являются роды *Colchidites* и *Turkmeniceras*.

Следует остановиться кратко на истории изучения рода *Colchidites*. Этот род выделен и описан А. И. Джанелидзе (Djanelidze, 1924). Большое количество видов колхидитов описал И. М. Рухадзе (1938; Rouchadze, 1932). Все известные виды рода *Colchidites* он разделил на три хорошо различающиеся группы, а также указал виды, переходные от рода *Heteroceras*.

Работы Джанелидзе и Рухадзе дают представление об эволюции этого рода. Большая коллекция колхидитов Грузии была изучена М. С. Эристави (1955). Описания двух видов этого рода имеются в «Атласе нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма» (Друщиц, 1960). В статье автора (Товбина, 1963) описаны два вида *Colchidites* и один вариетет из верхнего баррема Западной Туркмении. Этим пока и ограничивается список работ, содержащих описание аммонитов рода *Colchidites*. Как видно из сказанного, хорошо и полно изучены колхидиты Грузии. Колхидиты других районов пока что почти не изучены, хотя представители этого рода фигурируют в списках аммонитов из пограничных слоев баррема и апта Северного Кавказа, Западной Туркмении и Юго-Восточной Франции.

Онтогенетическое развитие аммонитов рода *Colchidites* изучается впервые. Материалом для этой работы послужили несколько экземпляров *Colchidites* очень хорошей сохранности с Большого Балхана, любезно переданных автору В. А. Прозоровским вместе с другими аммонитами верхнего баррема. Эта коллекция была пополнена личными сборами автора на Большом Балхане летом 1962 г.

Автор глубоко признателен Н. П. Луппову и И. А. Михайловой, советы и ценные замечания которых очень помогли в работе над статьей.

Ниже описано онтогенетическое развитие *Colchidites* aff. *shaoriensis* Djanelidze.

Эмбриональная камера имеет валикообразную форму ($B = 0,44$ $мм$; $Ш = 0,64$ $мм$).

Первый оборот объемлет эмбриональную камеру и имеет в начале серповидное сечение (рис. 1, *а*), а в конце — поперечно-овальное с неглубокой выемкой на дорсальной стороне (рис. 1, *б*). В начале оборота $B : Ш = 0,45$, в конце — $0,50$. Высота оборота возрастает несколько быстрее ширины. Перегородочная линия состоит из шести лопастей: вентральной, дорсальной и по одной умбональной и внутренней боковой с каждой стороны (рис. 2, *а*, *б*).

При переходе от первого оборота ко второму форма сечения сильно меняется. Резко возрастает его высота. Отношение $B : Ш$ становится равным 0,67. Дорсальная сторона уплощается, и выемка на ней исчезает. Сечение приобретает почти полукруглую форму (рис. 1, *в*). Перегородочная линия по-прежнему шестилопастная. Внутренняя боковая лопасть расположена на умбональном перегибе (рис. 2, *б*, *в*).

В начале второго оборота ($B = 0,44$ $мм$) происходит разворачивание в одной плоскости, и этот оборот полностью отделяется от предыдущего. Сечение его имеет поперечно-овальную форму. Дорсальная и вентральная стороны слабо выпуклые (рис. 1, *г*). $B : Ш = 0,72$. В перегородочной линии намечается образование лопасти второго порядка в вершине внешнего седла и трехчленное деление умбональной лопасти (рис. 2, *в*). Внутренняя боковая лопасть по-прежнему расположена на умбональном перегибе. В конечной части второй оборот соприкасается с предыдущим.

В начале третьего оборота начинается заворачивание по конической спирали. Это происходило в результате скручивания тела аммонита влево и одновременного свертывания по спирали. При этом задняя часть мантии, выделяющая перегородку, также скручивалась, благодаря чему деформировалась сама перегородка. Это отразилось и на перегородочной линии: на одной ее стороне элементы сжимались, а на другой растягивались (рис. 2, *г*, *д*). Сечение раковины остается поперечно-овальным, симметричным, ось симметрии проходит через сифон. Вентральная лопасть смещается относительно сифона влево. Одновременно происходит усложнение элементов перегородочной линии: трехчленное деление умбональной и внутренней боковой лопастей, двучленное деление наружных седел. В начале четвертого оборота появляются слабые извилистые ребра. С растянутой стороны ребра почти не выделяются.

Заворачивание по конической спирали происходит на протяжении двух оборотов. При высоте 2,60 $мм$ скручивание в конус прекращается и начинается заворачивание в одной плоскости.

В начале пятого оборота (первого оборота плоской спирали) сечение имеет еще поперечно-овальную форму (рис. 1, *е*), но высота оборота быстро возрастает, и уже в середине пятого оборота сечение его имеет округленно-квадратную форму с уплощенными вентральной и дорсальной сторонами (рис. 1, *ж*). Перегородочная линия вновь становится симметричной. Внутренняя боковая лопасть смещается на край внешней стороны около умбонального перегиба и, таким образом, становится по расположению второй внешней боковой лопастью (рис. 2, *е*). Пятый оборот соприкасается. В начале его исчезает извилистость ребер, появляются промежуточные ребра по одному через два-три главных.

В начале шестого оборота (второго оборота плоской спирали) высота его немного превышает ширину (рис. 1, *а*). На шестом обороте сечение

имеет трапециoidalную форму с уплощенными боковыми и вентральной сторонами и слабо вогнутой дорсальной (рис. 1, *и*). В середине шестого оборота $B:III = 1,2$. Наибольшая ширина сечения — в нижней трети боковых сторон. В конце плоской спирали боковые и вентральная стороны несколько округляются. Второй оборот плоской спирали и сохранившаяся половина третьего слегка обушкованы.

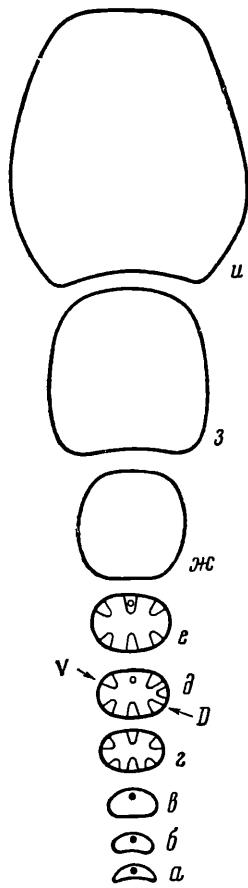


FIG. 1

Рис. 1. Изменение формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Colchidites aff. shaoriensis* Djanelidze, экз. № 844/3: *а* — первая половина первого оборота при $B = 0,21$ мм и $III = 0,49$ мм ($\times 19$); *б* — конец первого оборота при $B = 0,32$ мм и $III = 0,64$ мм ($\times 19$); *в* — начало второго оборота при $B = 0,44$ мм и $III = 0,68$ мм ($\times 19$); *г* — второй оборот при $B = 0,56$ мм и $III = 0,77$ мм ($\times 18$); *д* — четвертый оборот (второй оборот конической спирали) при $B = 1,26$ мм и $III = 1,54$ мм ($\times 12$); *е* — начало пятого оборота (первого оборота плоской спирали) при $B = 2,6$ мм и $III = 3,2$ мм ($\times 5$); *ж* — первая половина пятого оборота при $B = 3,9$ мм и $III = 3,95$ мм ($\times 5$); *з* — начало шестого оборота (второго оборота плоской спирали) при $B = 6,35$ мм и $III = 5,4$ мм ($\times 5$); *и* — середина шестого оборота при $B = 10,45$ мм и $III = 8,4$ мм; Туркменская ССР, Большой Балхан; верхний баррем



Рис. 2

Рис. 2. Изменение перегородочной линии в онтогенезе *Colchidites aff. shaoriensis* Djanelidze; экз. № 844/3: *а* — первая половина первого оборота при $B = 0,21$ мм ($\times 16$); *б* — копец первого оборота при $B = 0,35$ мм ($\times 16$); *в* — вторая половина второго оборота (развернутого) при $B = 0,49$ мм ($\times 16$); *г* — начало третьего оборота (первого оборота конической спирали) при $B = 0,98$ мм ($\times 16$); *д* — четвертый оборот (второй оборот конической спирали) при $B = 1,26$ мм ($\times 16$); *е* — пятый оборот (первый оборот плоской спирали) при $B = 4,42$ мм ($\times 3$); *ж* — середина шестого оборота (второго оборота плоской спирали) при $B = 10,25$ мм ($\times 3$); Туркменская ССР, Большой Балхан; верхний баррем

стороне ребра едва различимы, на умбональных стенках становятся отчетливыми и резко отклоняются назад, на боковых сторонах слегка серповидно изогнуты и на вентральной стороне слабо изгибаются в сторону устья.

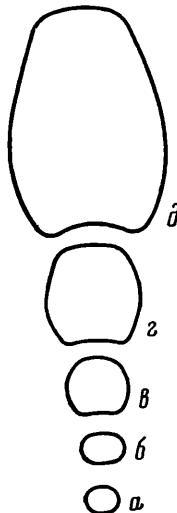


Рис. 3

Рис. 3. Изменение формы поперечного сечения оборотов в онтогенезе *Turkmeniceras turkmenicum* Tovbina; экз. № 844/1: *a* — второй оборот (развернутый) при $B = 0,7$ мм и $Ш = 0,84$ мм ($\times 9$); *б* — начало третьего оборота при $B = 0,77$ мм и $Ш = 0,98$ мм ($\times 9$); *в* — первая половина четвертого оборота при $B = 2$ мм и $Ш = 2,24$ мм ($\times 9$); *г* — начало пятого оборота при $B = 4,4$ мм и $Ш = 3,95$ мм ($\times 4$); *д* — вторая половина пятого оборота при $B = 8,2$ мм и $Ш = 6$ мм ($\times 4$); Туркменская ССР, Большой Балхан; верхний баррем

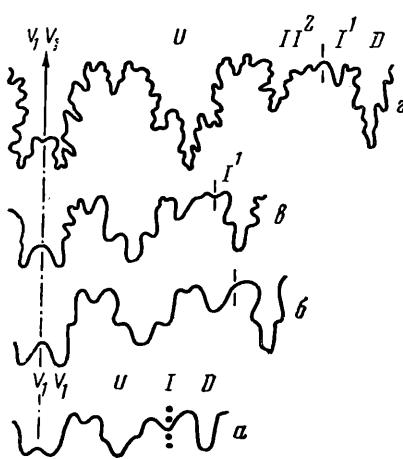


Рис. 4

Рис. 4. Изменение перегородочной линии в онтогенезе *Turkmeniceras turkmenicum* Tovbina; экз. № 844/1: *а* — второй оборот при $B = 0,7$ мм ($\times 12,5$); *б* — конец третьего оборота при $B = 1,53$ мм ($\times 12,5$); *в* — первая половина четвертого оборота при $B = 2$ мм ($\times 12,5$); *г* — середина пятого оборота при $B = 7$ мм ($\times 4$); Туркменская ССР, Большой Балхан; верхний баррем.

Экземпляры, по которым изучались онтогенезы, хранятся в Туркменском геологическом музее, коллекция № 844

В описанном онтогенезе можно выделить ряд последовательных характерных стадий развития:

1. Эмбриональная камера;
2. Первый оборот объемлет эмбриональную камеру. Перегородочная линия состоит из вентральной, дорсальной лопастей и с каждой стороны по одной умбональной и внутренней боковой. Формула ее ($V_1 V_2$) $U : ID$;
3. Второй оборот. Происходит разворачивание в одной плоскости. Исчезает выемка на дорсальной стороне, внутренняя боковая лопасть смещается на умбональный перегиб;
4. Третий и четвертый обороты. Происходит гетероцератидное заворачивание. Перегородочная линия асимметрично деформируется;
5. Пятый оборот. Заворачивание происходит в одной плоскости. Оборот соприкасающийся. Дорсальная и вентральная стороны уплощены. Внутренняя боковая лопасть смещается на внешнюю боковую сторону;
6. Шестой оборот едва объемлющий. Сечение округленно-трапециевидное. Вентральная сторона уплощенная. На дорсальной стороне появля-

ляется небольшая выемка. Внутреннее седло расчленяется, образуется лопасть I^1 , расположенная на умбональном шве.

В онтогенезе *Colchidites* обращает на себя внимание тот факт, что в процессе изменений перегородочной линии внутренняя боковая лопасть смещается вначале на умбональный край, а затем на внешнюю боковую сторону, т. е. происходит изменение по типу $(V_1V_1) U : tD \rightarrow (V_1V_1) UI : D$.

Сравнение онтогенезов *Colchidites* aff. *shaoriensis* и *Turkmeniceras turke-*

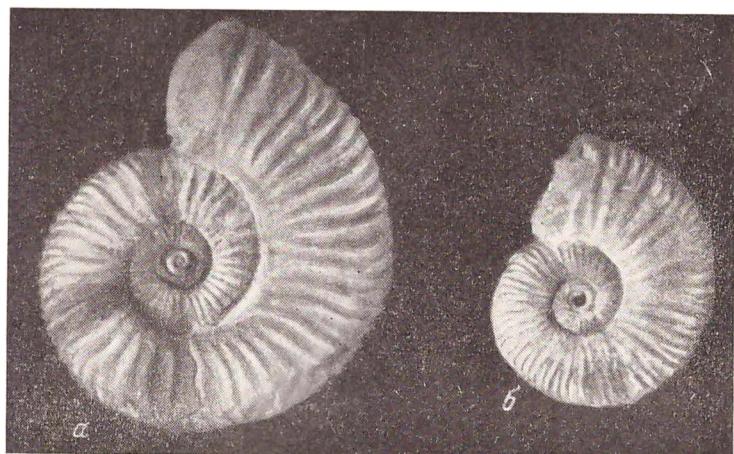


Рис. 5. Представители родов *Colchidites* и *Turkmeniceras* ($\times 1$):
 а — С. aff. *shaoriensis* Djanelidze; экз. № 844/3; Туркменская ССР,
 Большой Балхан, верхний баррем; б — Т. *turkmenicum* Tovbina;
 экз. № 844/1; местонахождение и возраст те же.

menicum показывает, что в онтогенезе последнего вида, как и у *Colchidites* aff. *shaoriensis*, выделяются стадии: 1) развернутого оборота (рис. 3, а), на котором внутренняя боковая лопасть в связи с исчезновением выемки на дорсальной стороне смещена на умбональный перегиб (рис. 4, а); 2) соприкасающегося оборота с почти плоской дорсальной стороной (рис. 3, б), когда внутренняя боковая лопасть в связи с возрастанием высоты оборота перемещается на боковую сторону (рис. 4, б), т. е. происходит изменение по формуле $(V_1V_1) U : tD \rightarrow (V_1V_1) UI : D$; 3) едва объемлющего оборота (рис. 3, в), на котором образуются слабая выемка на дорсальной стороне и лопасть I^1 в вершине внутреннего седла (рис. 4, в).

Взрослая стадия *Turkmeniceras turkmenicum* и плоскоспиральная часть раковины *Colchidites* aff. *shaoriensis* очень сходны по форме оборотов, облику скульптуры и очертаниям основных элементов перегородочной линии. Для них характерно более или менее регулярное чередование главных и промежуточных ребер, слабо серповидноизогнутых на боках и изгибающихся в сторону устья наentralной стороне. Главные ребра отклоняются назад на умбональной стенке (рис. 5).

Перегородочные линии взрослых экземпляров различаются только в пришовной части, где у *Colchidites* aff. *shaoriensis* лопасть I^1 остается на умбональном шве, а у *Turkmeniceras turkmenicum* она сместилась на внутреннюю боковую сторону.

Вместе с тем, в процессах онтогенеза и строении взрослых экземпляров имеется ряд существенных различий. Эмбриональная камера *Turkmeniceras* несколько меньшей ширины ($B : III = 0,78$ вместо $0,68$ у *Colchidites*).

	В : III		
	Начало первого оборота	Конец первого оборота	Второй оборот
Colchidites aff. shaoriensis, экз. № 844/3	0,45	0,50	0,72
Turkmeniceras, sp., экз. № 844/2	0,50	0,71	0,83

tes). Следующие стадии также с несколько более сжатыми оборотами, что видно из таблицы.

Продолжительность стадии развернутого оборота у *Turkmeniceras* сокращается до половины оборота (вместо трех четвертей у *Colchidites*). Стадия гетероцератидного заворачивания исчезает, две последующие стадии сильно сокращаются по своей продолжительности, и при этом несколько изменяется форма сечения оборота. Так, у *Colchidites aff. shaoriensis* соприкасающийся оборот имеет округленно-квадратное сечение, а у *Turkmeniceras turkmenicum* — почти круглое. Едва объемлющий оборот, характерный для взрослого *Colchidites aff. shaoriensis* (шестой оборот), имеет трапециевидную форму сечения, а у *Turkmeniceras turkmenicum* это состояние сдвигается на более ранний (четвертый) оборот, который имеет почти круглое сечение с небольшой выемкой на дорсальной стороне.

Образующаяся в вершине внутреннего седла лопасть l^1 у *Colchidites* всегда остается на умбональном шве, тогда как у *Turkmeniceras* в результате продолжающегося углубления выемки на дорсальной стороне она смещается на внутреннюю боковую сторону. Этот момент имеет важное значение в филогенезе, о чем сказано ниже.

Таким образом, *Colchidites aff. shaoriensis* является, по всей вероятности, предком рода *Turkmeniceras*, так как в онтогенезе последнего рекапитулируются начальные стадии развития первого. Рекапитуляция сопровождается сдвиганием, сокращением и выпадением стадий.

В опубликованной ранее статье (Товбина, 1963) на основе всестороннего сравнения и прежде всего сравнения онтогенезов родов *Turkmeniceras* и *Deshayesites* автор высказывает предположение, что эти роды генетически связаны, и род *Deshayesites* происходит от рода *Turkmeniceras*. Стратиграфическое положение аммонитов рода *Deshayesites* непосредственно выше горизонта, к которому приурочены аммониты рода *Turkmeniceras*, подтверждает это предположение.

Таким образом, род *Turkmeniceras* генетически связан с родами *Colchidites* и *Deshayesites*. Однако между *Turkmeniceras* и *Colchidites* существует гораздо более резкий скачок в эволюции, чем между *Turkmeniceras* и *Deshayesites*, так как возникновение рода *Turkmeniceras* сопровождается сменой основного звена развития, появлением объемлемости и усилением расчленения приумбональной части перегородочной линии, что является характерной чертой онтогенеза и представителей рода *Deshayesites*.

В свое время В. Килиан (Kilian, 1907—1913) производил «*Parahoplites*» *deshayesi* Leym. от *Thurmannia* Uhlig, а «*Hoplites*» *furcatus* относил уже к *Neocomites*.

П. А. Казанский (1914) обратил внимание на это несоответствие, так как «*Hoplites*» *deshayesi* и «*Hoplites*» *furcatus* имеют совершенно аналогичные перегородочные линии и, по мнению Казанского, не могут быть разного происхождения. Такой же точки зрения придерживались другие видные палеонтологи, включавшие эти роды в состав одного семейства или подсемейства¹.

¹ История развития представлений о систематическом положении родов *Deshayesites* и *Dufrenouya* подробно рассмотрена в статье И. А. Михайловой (1957).

И. А. Михайлова (1957) онтогенетическим методом подтвердила приналежность *Deshayesites* и *Dufrenoys* к одному семейству *Deshayesitidae* и высказала мнение о происхождении *Dufrenoys* от *Deshayesites*. Автору представляется, что с достаточной обоснованностью в это семейство можно включить род *Turkmeniceras*. И поскольку изучение онтогенезов показывает, что этот род ведет свое происхождение от *Colchidites*, то естественно предположить, что и все семейство *Deshayesitidae* происходит от этого рода.

Исходя из всего сказанного, семейство *Deshayesitidae* можно представить в виде филогенетического ряда, происходящего от *Colchidites* : *Colchidites* (группа *C. shaoriensis*) → *Turkmeniceras* → *Deshayesites* → *Dufrenoys*.

Этот вывод о происхождении дегезитид становится особенно понятным, если проанализировать ход эволюции рассматриваемых родов аммонитов по принципу основного звена развития, разработанному В. Е. Руженцевым (1960).

Данные о характере эволюции рода *Colchidites* имеются в работах А. И. Джанелидзе и И. М. Рухадзе.

Джанелидзе (Djanelidze, 1924) выделил описанные им виды *Colchidites colchicus* и другие в новый род в связи с тем, что у них между конической спиралью и выпрямленной частью появились обороты, заворачивающиеся в одной плоскости. Рухадзе (Rouchadze, 1932) все описанные виды рода *Colchidites* разделил на три группы, различающиеся по продолжительности стадий гетероцератидного и нормального заворачивания. Первая группа *Colchidites intermedius* Djan. объединяет виды, у которых коническая спираль высокая, состоит из большого числа оборотов, а плоская спираль едва намечается, не достигая и одного оборота. Виды группы *Colchidites colchicus* Djan. имеют сравнительно высокие конические спирали, но и плоские спирали их достигают полутора-двух оборотов. И, наконец, группа *Colchidites shaoriensis* Djan. объединяет виды с плоскими спиральюми, образованными двумя оборотами и меньше, но могущими достигать трех и более. Коническая спираль этих видов обычно низкая, состоящая из двух оборотов. Таким образом, от группы к группе уменьшается размер конической спирали и увеличивается размер плоской.

В настоящее время нет прямых доказательств, что этот процесс происходит во времени. Однако имеется ряд фактов, которые указывают на это косвенно.

Во-первых, уже тот факт, что род *Heteroceras* древнее рода *Colchidites* и, по мнению Рухадзе, является его предком (группа *Colchidites intermedius* по своей морфологии представляет, по-видимому, переход между этими родами), показывает, что эволюция гетероцератид пошла по пути возникновения в конце индивидуального развития нормального заворачивания в одной плоскости.

Стратиграфические наблюдения в Туркмении показали, что *Colchidites* ex gr. *shaoriensis* и другие близкие виды, у которых коническая спираль очень мала, являются самыми поздними из гетероцератид.

Вероятно, основное направление развития рода *Colchidites* состояло в сокращении в индивидуальном развитии периода гетероцератидного заворачивания и удлинении периода нормального заворачивания. Кроме того, у представителей группы *Colchidites shaoriensis*, по-видимому, редуцируется выпрямленная часть. По крайней мере, ни у одного вида этой группы она достоверно не известна.

Выше отмечалось, что в отличие от *Colchidites*, у которых лопасть \mathcal{I}_1 всегда остается на умбональном шве, у *Turkmeniceras* эта лопасть в результате продолжающегося углубления выемки на дорсальной стороне смещается на внутреннюю боковую сторону. Этот момент знаменует собой

становление семейства *Deshayesitidae*. После смещения лопасти I^1 на внутреннюю боковую сторону, внутреннее седло продолжает расчленяться, причем у *Deshayesites* и *Dufrenoys* это расчленение происходит раньше в онтогенезе и интенсивнее, чем у рода *Turkmeniceras*. У последнего седло между лопастями I^1 и I^2 остается очень узким и нерасчлененным до высоты оборота 8–10 мм, тогда как у *Deshayesites* уже на обороте с высотой 2,5 мм оно расчленяется.

Таким образом, основным звеном развития дегезитид является увеличение объемлемости и, в связи с этим, укрепление умбональной части оборота дополнительным расчленением внутреннего седла.

Итак, в процессе эволюции одного филогенетического ряда произошла смена основного звена развития, результатом чего и было возникновение семейства *Deshayesitidae*. Вместе с тем, характер эволюции рода *Colchidites* таков, что уже в самой этой эволюции имеются предпосылки для развития семейства *Deshayesitidae*; это уменьшение конической спирали, возрастание плоской спирали, увеличение сжатости ее оборотов и возникновение зачаточной объемлемости.

Появление семейства *Deshayesitidae* дало начало новому и, по-видимому, более прогрессивному направлению эволюции аммонитов, о чем свидетельствует тот факт, что потомки *Turkmeniceras* — роды *Deshayesites* и *Dufrenoys* — имеют более широкое географическое распространение, чем *Heteroceratidae*.

Восстановление филогенетии отдельных групп аммонитов может сыграть существенную роль при выяснении спорных проблем стратиграфии. Среди таких проблем стоит вопрос о проведении границы между барремом и аптом в южных районах Советского Союза, входящих в Средиземноморскую биогеографическую провинцию. Одна из причин разногласий в этом вопросе — существование различных мнений о возрасте отложений, в которых встречаются представители рода *Colchidites*. На Кавказе в слоях с колхидитами (зоны *Colchidites securiformis* в Грузии и *Matheronites ridzewskyi*, *Imerites densecostatus* на Северном Кавказе) встречены единичные аммониты родов *Deshayesites*, *Cheloniceras* и некоторых других. Это послужило основанием относить указанные слои к апту (Ренгарден, 1951; Эристави, 1961; Рouchadze, 1932). В Западной Туркмении колхидиты, в том числе виды, известные из Грузии, как например, *Colchidites nicortsmindensis*, встречаются в более низких горизонтах, чем самые ранние дегезиты. Поэтому в Туркмении возраст отложений с колхидитами определяется как барремский (Калугин, 1957; Луппов, 1957; Луппов, Сиротина, Товбина, 1960).

Установив генетические взаимоотношения рода *Colchidites* с дегезитидами, можно более или менее уверенно предположить, что время существования колхидитов предшествовало времени существования дегезитов. Следовательно, проведение границы между барремом и аптом в основании толщи, где появляются первые дегезиты, хорошо обосновывается данными о развитии аммонитов.

ЛИТЕРАТУРА

Друшниц В. В. 1960. Аммониты (часть I). Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. Гостоптехиздат, стр. 249–308.

Казанский П. А. 1914. Описание коллекции головоногих из меловых отложений Дагестана со списком форм других классов и стратиграфическим очерком. Изв. Томск. технол. ин-та, т. XXXIII, № 4, стр. 1–127.

Калугин П. И. 1957. Нижний мел. Копет-Даг и Малый Балхан. Геология СССР, т. XXII, стр. 132–143.

Луппов Н. И. 1957. Нижний мел. Большой Балхан и Куба-Даг. Туаркырский район. Геология СССР, т. XXII, стр. 143–155.

Луппов Н. П., Сиротина Е. А., Товбина С. З. 1960. К стратиграфии аптских и альбских отложений Копет-Дага. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 42 стр. 156—173.

Михайлов 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.

Ренгартен В. П. 1951. Палеонтологическое обоснование стратиграфии нижнего мела Большого Кавказа. В кн. «Памяти акад. А. Д. Архангельского». Изд-во АН СССР, стр. 36—64.

Руженцев В. Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 83, стр. 1—331.

Рухадзе И. М. 1938. Некоторые новые или малоизвестные аптские головоноги Грузии. Бюл. Ин-та геол. Грузии, т. IV, ч. 2, стр. 161—172.

Товбина С. З. 1963. О барремских аммонитах Западной Туркмении. Тр. Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., т. 109, стр. 98—120.

Эристави М. С. 1955. Нижнемеловая фауна Грузии. Монографии Ин-та геол. и минер. АН ГрузССР, № 6, стр. 1—224.

Эристави М. С. 1961. Нижний мел Кавказа и Крыма. Тр. Ин-та геол. и минер. АН ГрузССР, стр. 1—148.

Djanelidze A. 1924. Mélanges géologiques et paléontologiques. Bull. Univ. Tiflis p. 261—266.

Kilian W. 1907—1913. Paleocretacicum. In Frech Lethaea, geognostica, Th. II, Bd. II: Abt. I, Lief. 1—3, S. 1—398.

Rouchadze I. M. 1932. Les ammonites aptiennes de la Géorgie occidentale. Bul. Inst. Géol. Géorgie, vol. 1, fasc. 3, p. 1—273.

Управление геологии и охраны недр
при Совете Министров
Туркменской ССР

Статья поступила в редакцию
25 XI 1963