УДК 551.783.1:564.53

С.З. Товбина

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА PARAHOPLITIDAE

Семейство Parahoplitidae – одна из интереснейших и важных для стратиграфии нижнего мела групп аммонитов. Существовавшее в аптском веке, оно во второй его половине переживало расцвет и эволюционировало чрезвычайно быстрыми темпами; многие его роды достигли большого прогресса, освоив жизненные пространства в планетарном масштабе. Все это обусловило быстрые и сравнительно резкие в геологическом разрезе смены видовых комплексов и чрезвычайно широкое географическое распространение одних и тех же видов, что определило их первостепенное значение для детального расчленения и широких корреляций вмещающих толщ.

Накопление материала, находки все новых и разнообразных форм вызывают необходимость уточнения диагностики видов и родов и, в конечном итоге, уяснения закономерностей развития, которые позволили бы более обоснованно устанавливать характеристики, объемы и границы отдельных таксонов.

Некоторые из этих закономерностей филогении парагоплитид рассматриваются в данной статье на необычайно богатом палеонтологическом материале горных районов юга и запада Туркмении, где создана весьма детальная схема стратиграфического расчленения слоев с парагоплитидами.

Использованный палеонтологический материал собран частью автором, частью получен от сотрудников ВСЕГЕИ Т.Н.Богдановой, С.В. Лобачевой и др. и Управления геологии Туркменской ССР: В.Н.Крымуса, А.Алланова и др.

Автор использует генетическую терминологию элементов лопастной линии В.Е.Руженцова [7].

Основные особенности онтогенеза парагоплитид были установлены И.А.Михайловой [5]. Они заключаются в том, что возникновение новых лопастей происходит между первичными лопастями U и I (из седла U/I) [6], что определило принципиальное генетическое отличие семейства Parahoplitidae от семейства Deshayesitidae. Несколько позже Видманн [10] уточнил, что возникновению новых лопастей из седла U/I предшествует полное асимметричное деление лопасти I именно таким образом, как это происходит в онтогенезе родов Cheloniceras, Douvilleiceras. Сходство развития ранних стадий лопастной линии, а также раковины и скульптуры позволило Видманну предположить происхождение акантогоплитин от Cheloniceras x).

И.А.Михайлова [6] выступила с критикой в адрес новой индексации приумбональной части лопастной линии Parahoplitidae, предложенной Видманном. При этом она признает, что у ранних родов Gargasiceras и Colombiceras новая лопасть в приумбональной части возникает на боковой стороне умбонального седла; по существу, это то же самое, что на боковой стороне внутренней боковой лопасти. Седло, разделяющее лопасти I_2 и I_1 значительно ниже, чем седло U/I, и лишь позднее в онтогенезе седла выравниваются, то есть происходит как бы смещение в онтогенезе новой лопасти I_2 в вершину седла. Можно конечно спорить об индексации элементов, но нельзя отрицать факт сходства начальных стадий усложнения приумбональной части лопастной линии у Cheloniceras и ранних Parahoplitidae. Ранее автором было отмечено [8], что у более поздних парагоплитид (род Acanthohoplites) новая лопасть возникает почти в вершине седла U/I_2 и объяснялось это явлениями сдвигания и выпадения стадий в процессе филогенической рекапитуляции. Очевидно, что лопасть, возникающая на склоне лопасти I (или седла U/I, что одно и то же) у рода Colombiceras, гомологична лопасти, возникающей близ вершины седла у рода Acanthohoplites, и называться они должны одинаково.

Резюмируя все имеющиеся данные, можно следующим образом изо-

---

x) Этот род принадлежит семейству Douvilleiceratidae, включающему рода Cheloniceras, Epicheloniceras, Douvilleiceras. По-видимому, нет основания выделять среди этих родов несколько семейств. Это консервативная медленно и вяло развивающаяся группа, существовавшая сравнительно долгий период, на фоне которой появились и вымерли семейства Deshayesitidae, Parahoplitidae, Leymeriellidae.

бразить пути развития лопастной линии в системе надсемейства

Douvilleiceratacea $(V_1V_1)(U_2U_1U_2)U^2I_2I^1:I_1D$ Parahoplitidae

$(V_1V_1)U:ID$ $(V_1V_1)UI_2:I_1D$

$(V_1V_1)\ U_1U_2U^2I_2:\ I_1D$ Douvilleiceratidae.

К сохранению в онтогенезе Parahoplitidae цельной умбональной лопасти ($U_2U_1U_2$), очевидно, привело сокращение выпуклости боковых стенок в процессе роста раковины ранних парагоплитид. Боковые выступы, возникающие в верхней части лопасти U , из которых внутренний у дувиллеицератид развивается в самостоятельную лопасть, у парагоплитид остаются вторичными зубцами. Лопастная линия взрослых Epicheloniceras (рис.I) имеет сильно расчлененный рисунок, однако больше новых лопастей образовалось из седла V/U (2-3), и еще одна лопасть (U^2) из седла U/I.

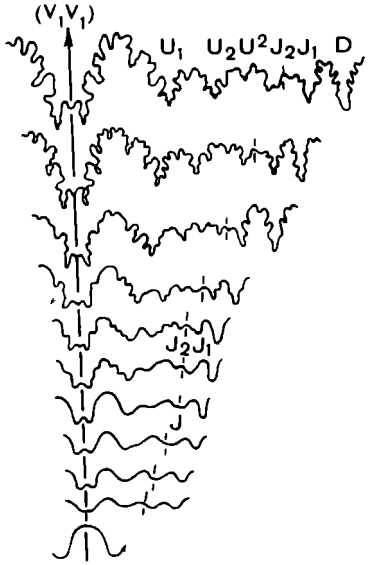

Рис.1 Изменение лопастной линии в онтогенезе Epichelointermedium Hasan.) (по И.А.Михайловой 1960).

Лопастные линии парагоплитид имеют, как правило, элементы менее изрезанные, в седле V/U образуется I-2 лопасти . Наиболее существенной чертой развития лопастной линии парагоплитид является возникновение и в процессе филогенеза усиление расчленения седла I_2/I_I (дополнительное расщепление между U_v и U_d по Видманну) (рис.I,2,3).

Парагоплитиды унаследовали от своих хелоницерасовых предков коронатовую форму оборотов ранних стадий и "хелоницерасовый" тип скульптуры по крайней мере на ранних стадиях.

Схематически стадийность развития скульптуры, которая условно названа здесь "хелоницерасовой", можно представить следующим образом:

I. Появляются боковые бугорки.

2. Боковые бугорки соединяются валикообразными главными ребрами, окруженными более или менее выраженными перекимами.

3. На центральной стороне поверхность между главными ребрами заполняется промежуточными.

Формирование типов взрослой скульптуры происходит по-разному у разных групп парагоплитид.

Рассмотрим характерные особенности развития этих групп, которые имеют решающее значение для их морфогенеза.

До настоящего времени семейство Parahoplitidae разделялось на два подсемейства [5] весьма различного объема, при этом номинативное подсемейство Parahoplitinae филогенетически представляет боковую ветвь основного ствола, образованного большой группой родов, которая объединялась в подсемейство Acanthohoplitinae. Автором [8] установлено, что группа родов, занимающих более низкое стратиграфическое положение (Gargasiceras, Colombiceras, Protacanthoplites), имеет ряд принципиальных отличий в онтогенезе от более поздних родов. Представляется справедливым выделить эти роды в особое подсемейство Colombiceratinae (типовой род Colombiceras Spath, 1923) сохранив название Acanthohoplitinae за группой родов в составе: Acanthohoplites, Diadochoceras, Hypacanthoplites.

Основные различия между подсемействами Colombiceratinae и Acanthohoplitinae сводятся к следующему:

	Colombiceratinae	Acanthohoplitinae
Размеры эмбриональной камеры	Д = 0,27 - 0,328 Ш = 0,45 - 0,495	Д = 0,368-0,470 Ш = 0,574-0,656
Развитие лопастной линии	сначала появляется лопасть U^2 в седле U/I_2	сначала появляется лопасть I^1 в седле I_2/I_1
Форма раковины	у большинства видов широкий пупок и слабая объемлемость	у большинства видов умеренно широкий или узкий пупок
Развитие скульптуры	утолщена передняя ветвь главного ребра	утолщена задняя ветвь главного ребра, или ветви одинаковые

Вместе с тем эти подсемейства имеют общие особенности, отличающие их от подсемейства Parahoplitinae:

1) Раздвоение вершины дорзальной лопасти $D - (D_1D_1)$

2) Формирование скульптуры взрослых форм из ранней скульптуры хелониперасового типа.

Подсемейство Parahoplitinae, представленное в Туркмении одним родом Parahoplites, появляющимся криптогенно, произошло, по-видимому, от каких-то ранних коломбицератин.

В отличие от Colombiceratinae и Acanthohoplitinae у Parahoplitinae вершина лопасти D всегда остается цельной, а хелоницерасовая скульптура присутствует только на очень ранних стадиях и очень слабо выражена. Скульптура взрослых форм в значительной мере является новообразованием.

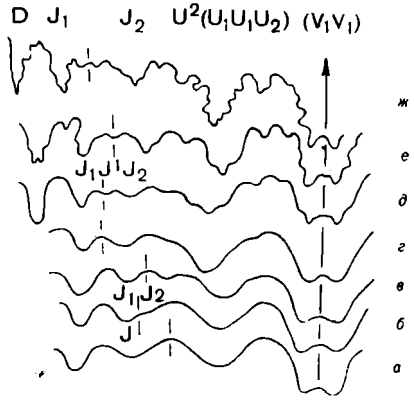

Рис.2 Изменение лопастной линии в онтогенезе Parahoplites melchioris (Anth.) экз. №1 11087 ИГМ им. Чернышова: *а* –при В=0,425мм. 1-ый оборот (х 48). *б* –при В=0,5мм середина 2-го оборота (х 32); *в*–при В=0,55 конец 2-го оборота (х 32); *г* –при В=0,876мм 3-й оборот (х 24); *д* –при В=1,5мм конец 3-го оборота (х16); *е* –при В=2,45мм 4-ый оборот (х 9,6); *ж* –при В=6мм. 5-ый оборот (х 4,6) Данатинский Кюрендаг, средний апт

И.А.Михайлова [5] обнаружила у Parahoplites на втором-третьем обороте бугорки, которые затем исчезают, и до появления на четвертом обороте ребер раковина остается гладкой. И.А.Михайлова предположила, что это не ценогенетическое приспособление, а рекапитуляция предковых признаков.

Полученные данные подтверждают это предположение. На ранних оборотах серии экземпляров видов Parahoplites melchioris (Anth.), P.aff. grossouwrei Sinz. и других удалось обнаружить кроме бугорков на той же стадии на брюшной стороне ребрышки, видные в косом освещении; иногда фиксировались перехваты, разветвление ребрышек на месте боковых бугорков. Степень выраженности в ядрах как ребрышек, так и бугорков (у некоторых экземпляров последние неразличимы) определяется их размерами, очевидно варьировавшими, а также особенностями фоссилизации раковин. С середины или конца третьего оборота ребрышки исчезают, а бугорки ослабляются; часто раковина в конце третьего и части четвертого оборота выглядит совершенно гладкой. Однако у некоторых экземпляров хорошо заметно, что боковые бугорки преобразуются в слабые продольно вытянутые вздутия (в косом освещении боковые стороны кажутся волнистыми). В конце четвертого, на пятом обороте эти вздутия перемещаются к пуп-

ковому краю, превращаясь в слабые пупковые утолщения, из которых выходят настоящие парагоплитовые ребра.

Система парагоплитид и их положение среди нижнемеловых аммонитов может быть проиллюстрирована следующей схемой (табл.I).

Как видно из приведенной схемы (табл.2), наиболее древние Parahoplitidae, относящиеся к подсемейству Colombiceratinae появляются в самом конце раннего апта. Во второй половине среднего апта Colombiceratinae существуют параллельно с другим подсемейством - Parahoplitinae, а на рубеже среднего и позднего апта Colombiceratinae смещаются Acanthohoplitinae. Имеющийся материал позволяет детализировать сам процесс морфогенеза. Так, в развитии Colombiceratinae большое значение имела, по-видимому, брадигения. Измерение начальных оборотов Colombiceras angulatum, Protacanthohoplites abichi и P. bigoti (табл.2) показывает, что у относительно вздутых на средних и взрослых оборотах Protacanthohoplites стадия низких внутренних оборотов оказывается более растянутой во времени, по сравнению с Colombiceras.

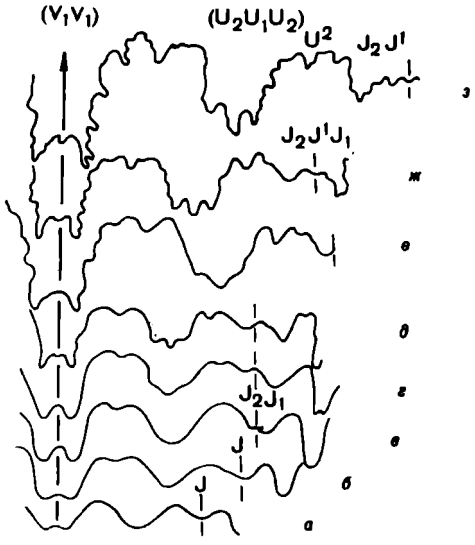

Рис.3 Изменение лопастной линии в онтогенезе Protacanthoplites bogdanovae Tovbina sp. nov. экз. №2 11087. ЦГМ им. Чернышева; *а* - при B=0.15мм (x60); *б* - при B=0.37 (x45); *в* - при B=0.55 (x30); *г* - при B=0.55мм (x24); *д* - при 1.1мм (x12); *е* - при B=2.0мм (x12); *ж* - при B=3.16мм (x7.5); *з* - при B=4.8 (x7.5) Малый Балкан. средний апт.

Само по себе возникновение видов со вздутой раковиной (Protacanthoplites) от видов с более плоской в дефинитивном состоянии, но со вздутыми ранними стадиями (Colombiceras), может произойти в результате замедленного проявления этих стадий в онтогенезе.

Явление "замедленного развития" можно проследить и при сравнении последовательности стадий развития скульптуры. У Colombiceras на следующей после "колонницерасовых" стадии развития скульптуры главные ребра разветвляются в пупковых бугорках, а мен-

Таблица 1

Филогенетическая схема семейства Parahoplitidae и его положение в системе меловых аммоноидей

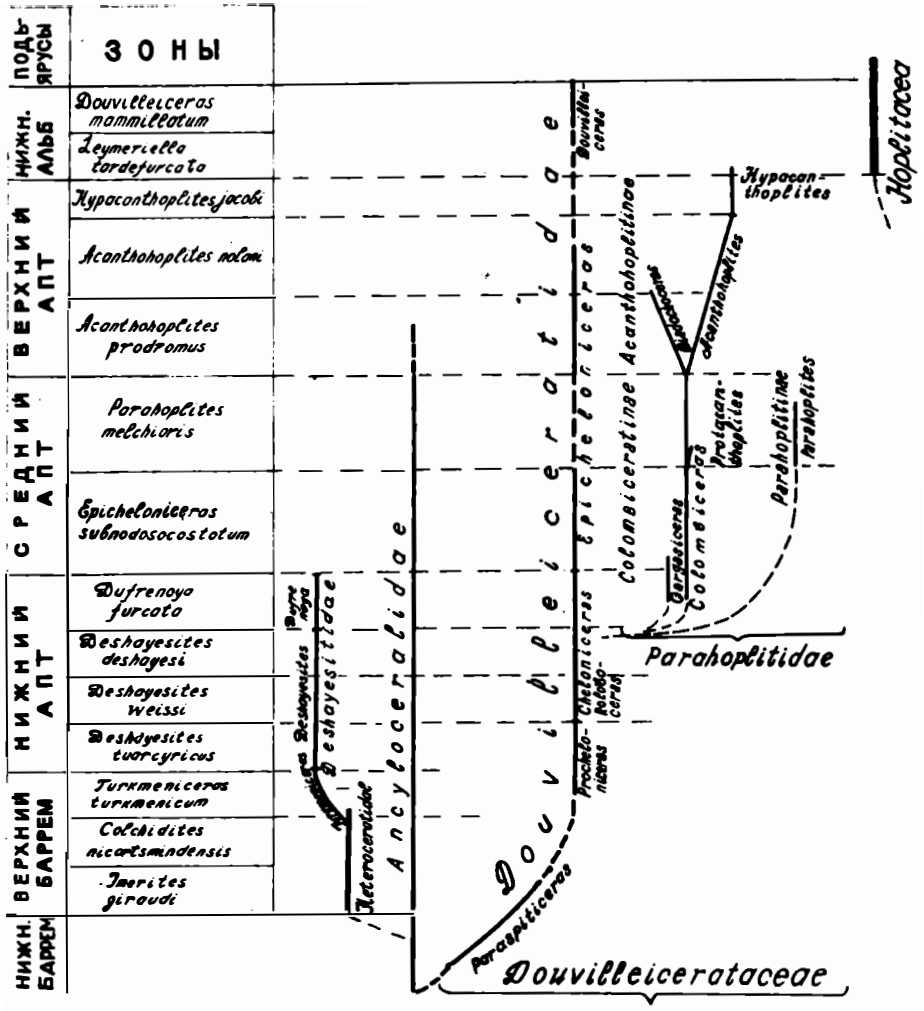

Таблица 2

Отношение B:T

Диам.в мм / Виды	5	7	9	I2	I5	I8	2I	25	30	35	40	45	54.4
Colombiceras angulatum Egoian ЦГМ им.Чернышева, Экз.4/II087, М.Балхая, ср.апт	0,73	0,853	0,836	0,887	0,975	0,957	I,02						
Protacanthoplites abichi (Anth.) Экз.3/II087 Б.Балхая, кол.Утулдже, ср.апт			0,795	0,807	0,789	0,835	0,882	0,835	0,905	0,957	0,979	I,0	I,I
Protacanthoplites bigoti (Seun.) Экз.5/II087 Туаркыр, Едисури, ср.апт	0,69	0,762	0,762	0,828	0,847	0,823	0,975	0,968	I,06	I,05	I,09		

ду ними имеется еще по 4–5 промежуточных. У Colombiceras эта стадия сохраняется до диаметров от 5 до 15 мм. Позже бугорки исчезают, точка ветвления главных ребер смещается на пупковый край или близ него, ветвление имеет V-образную форму, а между "вилками" – до трех, но чаще 1–2 одиночных ребра. Выражена эта стадия отчетливо у одних видов и мимолетна у других (Colombiceras angulatum Egoian). В последней стадии развития скульптура Colombiceras характеризуется чередованием главных и промежуточных ребер в соотношении 1:1, иногда 2:1, редко 1:2.

У Protacanthoplites стадия ребристости с боковыми бугорками с характерным для нее большим числом промежуточных ребер сохраняется значительно дольше (у P. abichi и P. bogdanovae до диаметров 28–43 мм). У большинства видов Protacanthoplites V-образное ветвление ребер отсутствует, и только у упомянутого раннего вида при диаметре более 30–40 мм, несколько таких ребер сохраняется. Эти особенности: позднее сохранение ветвления ребер в боковых бугорках, вздутые обороты взрослых форм у ранних Protacanthoplites как следствие брадигенического развития являются вместе с тем хорошими отличительными признаками этого рода от рода Colombiceras.

Имеющиеся данные о структуре, взаимосвязях, стратиграфической последовательности, онтогенетическом развитии родов парагоплитид позволяют высказать некоторые предположения о путях их эволюции.

Возникли парагоплитиды не позднее раннего апта[x)]. На Туаркыре обломки Gargasiceras и Colombiceras найдены в базальном конгломерате зоны Dufrenoya fircata.

Ни на материале Туркмении, ни по литературным данным нет возможности конкретно решить вопрос о происхождении парагоплитид. Не исключено, что ранние формы могли быть узко географически локализованы, подобно тому, как узко локализован в Туркмении род Turkmeniceras, связывающий Heteroceratidae и Deshayesitidae.

Как уже указывалось, основную филогенетическую линию представляют подсемейства Colombiceratinae и Acanthohoplitinae, испытавшие в целом последовательную прямолинейную эволюцию. Очевидно, в начале среднего, может быть в конце раннего, от нее отделилась боковая ветвь – подсемейство Parahoplitinae.

---

x) З. Хаас [9] указывает формы, очень похожие на Colombiceras, даже в бассейне Колумбии.

Самыми ранними из известных коломбицератин являются рода Gargasiceras и Colombiceras. Несомненно, это далеко не первые члены филогенетического ряда. Косвенным свидетельством этого является их значительное отличие от предковых форм – хелонитцерасов, а также широкое географическое распространение (Европа, Африка, Америка). Это формы, достигшие уже значительного прогресса в освоении жизненных пространств и значительно специализированные.

Рассматривая организацию рода Colombiceras как определенный этап в эволюции парагоплитид, можно видеть, что в ней сочетаются прогрессивные специализированные черты – дисковидная более или менее уплощенная раковина с перемещением области формирования новых лопастей с боковой стороны в приумбональную часть, и признаки анахроничные, унаследованные от хелонитцерасовых предков – сравнительно еще широкий пупок, малая объемлемость; возможности расчленения умбональной части лопастной линии ограничены более ранним расчленением седла U/I_2 (появление лопасти U^2).

Э.Майр [4, стр.386] указывал "Скорость эволюции различных органов неодинакова. Каждый эволюционирующий тип представляет собой мозаику из примитивных и продвинувшихся в своем развитии признаков из специализированных и неспециализированных черт". По-видимому, именно такого типа "мозаичная" организация характерна для рода Colombiceras. Этот род существовал в средне-аптское время и во второй половине его преобразовался в род Protacanthoplites путем брадигении как способа деспециализации.

Род Protacanthoplites испытал бурную адаптивную радиацию, следствием чего явилось значительное морфологическое разнообразие составляющих род видов[x)] (рис.4).

Роды Diadochoceras и Acanthohoplites представляют следующую стадию филогении парагоплитид, качественный скачок в развитии основного звена движения. Это выразилось в усилении расчленения приумбональной части лопастной линии, что было достигнуто более ранним расчленением седла I_2/I_1 и увеличением объемности раковины.

Эти роды возникли в результате дифференциации рода Protacanthoplites, внутри которого обособились три основные группы: группа P.abichi (Anth.), (анцестральная для Acanthoplites группы A. aschiltaensis (Ath.) с довольно вздутыми оборотами, грубыми ребрами и долго сохраняющимися боковыми бугорками; группа

---

x) В Туркмении встречен целый ряд этих видов, еще не описанных.

P. bigoti (Seun.), (анце - стральная для Acanthohopli - tes группы A.Uhligi (Anth.) с округло-квадратными оборотами с тенденцией преобладающего роста в высоту и более раннего исчезновения боковых бугорков; и группа P.mirus Tovbina, анцестральная для рода Diadochoceras, в общем близкая к группе P. bigoti (Seun.), но с тенденцией образования краевых утолщений у главных ребер на брюшной стороне.

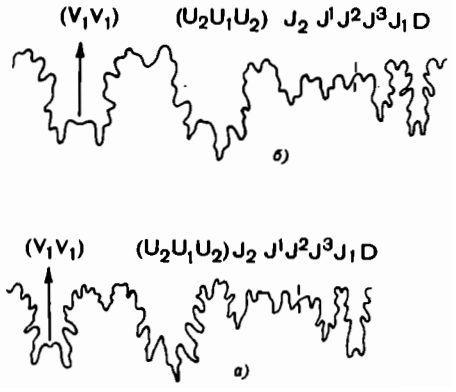

Рис.4 Пример гетероморфности рода Protacanthoplites: *а)* Protecanthoplites bogdanovae Tovbina sp. nov. (голотип №6 11087 (х 1) Данатинский Нюрендаг, средний апт. *а)* сбоку, *б)* с устья.

б) Protacanthoplites bigoti (Seun.) (xl) №3 11087; Туаркыр, юл. Едисури, средний апт; *а)* сбоку, *б)* с устья

Род Acanthohoplites знаменовал собой расцвет парагоплитид и одновременно стабилизацию в развитии основного звена. Он состоит из двух групп видов, по-видимому, возникших гетерогенно.

А.Стоянов отделил от типичных Acanthohoplites, у которых на ранней стадии раковина "коронатовая и хелоницерасовидная" и грубая скульптура, группу видов с сечением, изменяющимся от "круглого к овальному", тонкими сигмоидальными ребрами, почти не дифференцированными на ранних стадиях и редуцированными бугорками, в качестве нового рода Immunitoceras. Кроме северо-американского вида Immunitoceras immunitum Stoyanov он отнес к этому роду европейские виды: Acanthohoplites nolani(Seun.),Acanthohop - lites nolani Sinzow (non Seun.)с его вариететами pygmaea, crassa и subrectangulata и, с сомнением, Acanthohoplites uhligi (Anthula).

Большинство авторов, кроме Н.П.Луппова [3], не выделяют виды A. nolani и A.uhligi из состава рода Acanthohoplites.

Автору данной статьи также кажется более предпочтительным оставить эти группы (A.uhligi и A.aschiltaensis) в составе одного рода, так как существуют виды, такие как A.aplanatus Sina.,A.trautscholdi Sim., Bac. et Soroc., которые по форме раковины и скульптуре занимают промежуточное положение.

Род Acanthohoplites существовал в течение почти всего позднего апта. Он очень многочислен по видовому составу, в коллек-

ции автора представлен сотнями экземпляров, большинство которых принадлежит видам группы A.uhligi. Характерной особенностью структуры группы A.uhligi является многочисленность видов и незначительные морфологические различия между многими из них, которые зачастую сводятся к совокупности небольших количественных изменений.

На протяжении длительного существования этого рода и рода Hypacanthoplites не происходит значительного усложнения приумбональной части лопастной линии. Достаточно сравнить лопастные линии Acanthohoplites subangulicostatus Sinz. одного из более ранних видов и Hypacanthoplites jacobi Collet. Наиболее заметным прогрессирующим признаком является усиление ослабления ребер на брюшной стороне.

Ослабленность ребер на брюшной стороне совершенно отсутствует у первых видов Acanthohoplites: A. prodromus Tovbina и других, встречающихся в одноименной зоне, у несколько более поздних в зоне Acanthohoplites nolani ослабление или еще отсутствует (A. uhligi (Anth.), A. anthulai Kasan.) или только намечается (A. nolani (Seun.). У видов следующей в стратиграфической последовательности группы (A.subrectangulatus Sinz., A.compressus Kasan.) ребра на брюшной стороне существенно ослаблены. И наконец, встречающиеся в верхах зоны A.elegans Glasun., A.migneni (Seun.) и другие имеют почти гладкую брюшную сторону, окаймленную двумя рядами бугорков, которыми заканчиваются ребра. У рода Hypacanthoplites,в который преобразуется род Acanthohoplites, стадия с гладкой брюшной стороной сдвинута в онтогенезе на более ранние обороты, а у зрелых форм ребра на брюшной стороне сильные с резким изломом по ее краям.

Совокупность изложенных здесь хотя и фрагментарных сведений об истории развития семейства Parahoplitidae позволяет предварительно наметить в ней два крупных этапа.

Первый этап - период становления - отвечает в системе парагоплитид подсемействам Colombiceratinae и Parahoplitinae. Эволюция на этом этапе представляла собой сочетание различных модусов, одним из которых была брадигения. Систематические группы семейства на этом этапе отличаются значительным разнообразием морфологических форм. По времени период становления охватывает ранний апт (часть его или даже весь) и средний апт.

Второй этап - период расцвета и стабилизации. Он охватывает поздний апт и в системе парагоплитид соответствует подсемейству Acanthohoplitinae.

На этом этапе стабилизируется строение приумбональной части лопастной линии как наиболее общего значительного приспособления. Основное изменение происходит в скульптуре брюшной стороны - признака более частного. В целом, очевидно, это означает вступление группы на путь узкой специализации. Основным модулем эволюции на этом этапе была, по-видимому, анаболия. Роды образованы многочисленными, но в большинстве своем нерезко различающимися морфологически видами.

Род Hypacanthoplites завершил историю существования парагоплит. После кратковременного значительного расцвета резко сократилось число его видов, и род полностью вымер, по-видимому, в начале раннего альба.

Резюмируя все приведенные данные и предположения, можно высказать следующее:

I. Семейство Parahoplitidae состоит из трех подсемейств, каждое из которых является отражением определенной стадии в его эволюции. При этом подсемейства Colombiceratinae и Acanthohoplitinae представляют два последовательных этапа развития в едином направлении, тогда как подсемейство Parahoplitinae - по-видимому, уклонение в новом направлении и, вследствие этого, оно существенно отличается от первых двух подсемейств.

2. Семейство Parahoplitidae прошло сложный путь эволюции, в которой выделяются два крупных во многом противоположных этапа: этап становления и этап расцвета и стабилизации. При этом термин "становление" означает не становление самого семейства. С известной долей условности моментом становления семейства Parahoplitidae, по-видимому, можно считать возникновение в филогенезе расчленения седла I_2/I_1 как нового звена движения.

Однако уже после возникновения наиболее характерного признака нового семейства длительное время происходило формирование наиболее оптимальной формы организации, обеспечивающей в последующем в определенных благоприятных условиях среды широкое процветание группы. В таком качестве этап становления противопоставляется следующему этапу по темпам и формам эволюции, по видовой и популяционной численности, по структуре родов.

Если в период становления темпы эволюции, по-видимому, более быстрые и формы более разнообразные, то период расцвета значительно превосходит предыдущий по количеству видов и внутривидовой численности, в то же время структуры родов в этот период более однообразны.

Литература

1. Иванов А.Н. Изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления. Палеонтол.обозрение, вып. 5, 1945, с.3-7.

2. Иванов А.Н. К вопросу о так называемой профетической фазе в эволюции Kosmoceratidae. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., т.20 (1-2), 1945, с.11-32.

3. Луппов Н.П. Мезозойские аммоноидеи. Надсемейство Berriasellacrae. Основы палеонтологии. Моллюски-головоногие. 1958, с.96-103.

4. Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М., Мир, 1974, с.1-460.

5. Михайлова И.А. К систематике семейств Parahoplitidae Spath и Deshayesitidae Stoyanov. Вестн., Моск. ун-та, 1957, № 3, с.173-182.

6. Михайлова И.А. Новые данные об онтогенезе некоторых парогоплитид. Палеонт. журн., 1976, № 1, с.57-66.

7. Руженцов В.Е. К вопросу о терминологии лопастной линии аммоноидей. Палеонтол. журн., 1964, № 3, с.3-14.

8. Товбина С.З. Новый род семейства Parahoplitidae. Палеонтолог.журн., 1970, № 3, с.56-65.

9. Haas O. Lower cretaceous ammonites from Colombia South America, 1960.

10. Stoyanov A. Lower cretaceous stratigraphy in Southeastern Arisona. The Geol. Soc. of. America, Mem.38, 1949, p. 95-127.

11. Wiedmann I. Stammesgeschichte und System der posttriadischen Ammonoideen. Neues Jahrb. Geol. Palaontol., Abh., Vol.127, H.1, 1966, p.13-81.