

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემია
ალ. ჯანელიძის სახ. გეოლოგიური ინსტიტუტი
შრომები, ახალი სერია, ნაკვ. 115

Академия наук Грузии
Геологический институт им. А.И. Джanelidze
Труды, новая серия, вып. 115

Georgian Academy of Sciences
A.Janelidze Geological Institute
Proceedings, New Series, Vol. 115

აკადემიკოს ალ. ჯანელიძის დაბადებიდან
110 წლისთავისადმი მიძღვნილი სამეცნიერო სესიის მასალები

Материалы научной сессии, посвященной
110-летию со дня рождения академика А.И. Джanelidze

Transactions of the Scientific Session
Dedicated to the 110-th Anniversary of Academician A. Janelidze

თბილისი

Тбилиси

2000

Tbilisi

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ РАННЕМЕЛОВЫХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ

М.В. Какабадзе

Геологический институт АН Грузии
ул. М.Алексидзе, 1/9, 380093 Тбилиси

Рассмотрены вопросы внутривидовой изменчивости морфологических признаков некоторых представителей раннемеловых гетероморфных аммонитов. Показано, что различные размеры раковины, а также характер перегородочной линии и завивания оборотов на взрослой стадии онтогенеза во многих случаях не имеют значения для диагностики родов или более высоких таксонов, являясь на самом деле признаками проявления внутривидовой изменчивости или изменчивости в пределах рода. Рассмотрены некоторые вопросы систематики семейств *Ancyloceratidae* Gill, 1871 и *Heteroceratidae* Spath, 1922.

INTRASPECIFIC VARIATION AND SOME QUESTIONS OF SYSTEMATICS OF EARLY CRETACEOUS HETEROMORPH AMMONITES

M. Kakabadze

Geological Institute of Georgian Academy of Sciences
M. Alexidze str. 1/9, 380093 Tbilisi

Problems of the intraspecific variations of some representatives of Early Cretaceous heteromorph ammonites are considered. It is shown that dimensional variations of the shell, as well as some changes in suture line and mode of coiling on the mature ontogenetic stages in many cases have no taxonomic significance for determination of genera or higher taxons. It is accepted that in many cases such phenomena are related to the intraspecific variation, or variation within the genus. Some questions of systematics of the families *Ancyloceratidae* Gill, 1871 and *Heteroceratidae* Spath, 1924 are considered.

Гетероморфные аммониты по сравнению с мономорфными характеризуются значительным морфологическим разнообразием строения раковины и, как правило, широким спектром внутривидовой изменчивости. Такое особенное свойство отмечено многими исследователями, однако при непосредственном рассмотрении вопросов систематики разных групп гетероморфов эти особенности не всегда учтены должным образом. В первую очередь этим следует, по-видимому, объяснить то, что в таком сводном труде, как недавно вышедшая “Cretaceous Ammonoidea” (Wright, Callomon & Howarth, 1996), вопросы систематики многих гетероморфных групп, в отличие от мономорфных, все еще разработаны неудовлетворительно.

Помимо богатого палеонтологического материала раннемеловых гетероморфных аммонитов, добытого мною в течение многих лет в основном на Кавказе и в Крыму, были изучены также коллекции гетероморфов из Средней Азии (Какабадзе, 1971а, 1981; Богданова, Какабадзе 1976; Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978), Южной Африки (Klinger, Kakabadze & Kennedy, 1984) и Колумбии (Kakabadze & Thieuloy, 1991; Kakabadze & Hoedemaeker, 1997 и др.). Кроме того, я имел возможность ознакомиться с музейными коллекциями из Франции, Испании, Болгарии, Словакии, Чехии, Англии, Антарктиды, Мадагаскара, Средней Азии, Поволжья и др. Все это, вместе с изучением литературных источников, позволило проследить внутривидовую и внутривидовую изменчивость и пересмотреть некоторые высказанные в литературе взгляды об основах систематики этой весьма многочисленной и многообразной группы раннемеловых аммонитов.

Рассмотрим явления внутривидовой вариации у некоторых представителей раннемеловых гетероморфов, выраженные изменчивостью элементов перегородочной линии и скульптуры, а также размеров и формы навивания оборотов раковин в онтогенезе.

Перегородочная линия. Решающее значение типа перегородочной линии при выделении надсемейственных таксонов аммоноидей отмечено многими исследователями. Однако нет единого мнения о значении перегородочной линии для установления семейств и более низких

таксонов, так как если некоторые семейства или роды (особенно среди мономорфов) имеют свойственный только им тип (форма, а также способ возникновения и размещения отдельных элементов в онтогенезе) перегородочной линии, то у других семейств и родов (особенно среди гетероморфов) свойственные только им морфологические признаки перегородочной линии на имеющемся на сей день фактическом материале в основном не обнаруживаются. Так, входящие в надсемейство Ancylocerataceae Gill, 1871 семейства Ancyloceratidae Gill, 1871 и Heteroceratidae Spath, 1922 по типу перегородочной линии не отличаются друг от друга и различить отдельные роды, входящие в эти семейства, на основе формы и способов возникновения отдельных элементов перегородочной линии фактически (за редчайшим исключением) не представляется возможным. Кроме того, при сравнительном межвидовом анализе (в пределах рода) элементов перегородочных линий выясняется, что среди основных элементов (ELU₁I)¹ например, семейств Ancyloceratidae Gill или Ptychoceratidae Gill нестабильными являются не только лопасть U₁, но в некоторых случаях и лопасть L, которые могут быть трехраздельными, двураздельными или асимметрично-неяснораздельными. Например, некоторые виды рода *Ptychoceras* d'Orbigny довольно сильно отличаются друг от друга наличием различной морфологической комбинации лопастей L и U₁ на взрослой стадии онтогенеза (рис.1). Имеется и такой фактический материал, который показывает резкое отличие в онтогенетическом развитии перегородочной линии в разных индивидуумах вида *Ptychoceras minimum* Rouch. (Шарикадзе, 1986; Wiedmann, Kakabadze, Sharikadze, 1990).

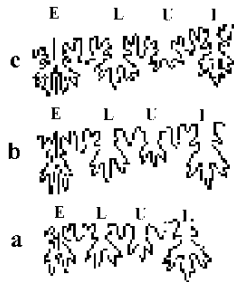


Рис. 1. Изменчивый характер перегородочной линии на взрослой стадии онтогенеза представителей рода *Ptychoceras* d'Orbigny: а - *P. cf. levigatum* Egoian, х 3, экз. 8-66/2; б - *P. cf. parvum* Egoian, х 4, экз. 8-66/4; с - *P. cf. renngarteni* Egoian, х 4, экз. 8-66/4 (по Wiedmann, Kakabadze & Sharikadze, 1990).

Сходная картина обнаруживается и при сравнении перегородочных линий двух видов рода *Lupprovia* Bogd., Kakab., & I. Mich. (семейство Ancyloceratidae). В частности, лопасть U₁ у *L. dostshanensis* Bogd., Kakab. & I.Mich. трехраздельная, а у *L. adjiderensis* Bogd., Kakab. & I.Mich. эта лопасть двураздельная (рис. 2). Интересная картина наблюдается в онтогенезе у пре-

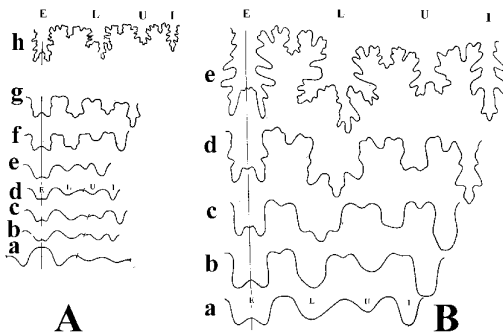


Рис. 2. Изменчивый характер перегородочной линии у рода *Lupprovia* Bogdanova, Kakabadze et I. Michailova: А - *L. Dostshanensis* Bogd., Kakab. et I. Mich. Экз. 1/97: а - е (х 18); f-h (х 6), Мангышлак, кладбище Дошан, средний апт, зона *E. subnodosocostatum*. Б - *L. Adjiderensis* Bogd., Kakab. Et I. Mich. Экз. 9/97: а - х 20, б - х 16,5, с - х 9, d - х 6,7, е - х 3,4. Туаркыр, колодец Мансу, средний апт, зона *E. subnodosocostatum* (Какабадзе, Богданова, Михайлова, 1978).

дставителей рода *Hemihoplites* Spath, 1924, а в частности, у большинства изученных нами экземпляров вида *H. ridzewskyi* Kar. (из верхнебарремских отложений Северного Кавказа) лопасть U₁ трехраздельная, а иногда – двураздельная (Шарикадзе, Какабадзе, Кванталиани, 1989). Бывают случаи, когда на одном и том же экземпляре на одной стороне оборота пупковая лопасть(U₁)

¹В работе использована терминология О. Шиндевольфа.

двураздельная, а на другой – трехраздельная (рис. 3). Примечательно также наличие на некоторых экземплярах вида *Hemihoplites ridzewskyi* Kar. одноконечной внутренней лопасти (I), тогда как у большинства экземпляров эта лопасть двураздельная (рис. 4).

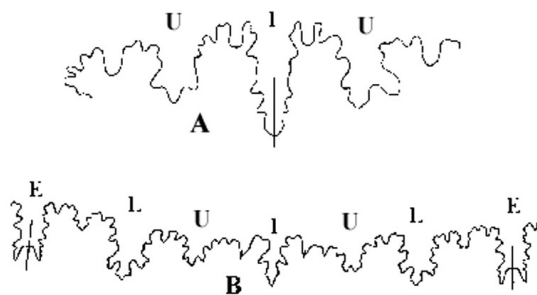


Рис. 3. Изменчивый характер перегородочной линии у *Hemihoplites* sp. на противоположных боковых сторонах одного и того же экземпляра: А - *Hemihoplites* cf. *ridzewskyi* Kar., экз. 253/90, х 7, Дагестан, слои со смешанной фауны верхнего баррема-нижнего апта. В - *Hemihoplites* sp., экз. 252/90, х 5, Северный Кавказ, южнее г. Нальчика, р. Белая речка, слои со смешанной фауны верхнего баррема-нижнего апта

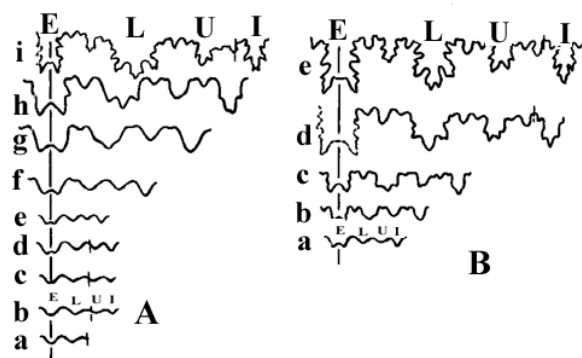


Рис. 4. Изменчивый характер перегородочной линии в *Hemihoplites ridzewskyi* Kar.: А - экз. 8 (108/4): а - g (х 12,5), h - х78, i - х 2. В - экз. 8 (108): а - х 16, b - d (х 58), e - х 3,2. Дагестан, с. Касумкент, верхний баррем (Шарикадзе, Какабадзе, Кванталиани 1989).

Изменчивые черты элементов перегородочной линии замечены и в *Heteroceratidae* Spath. Например, у *Colchidites longus* Rouch. (Rouchadze, 1933, 50, рис. 20) лопасть U в отличие от большинства других видов рода *Colchidites* Djan. имеет двураздельное, а не трехраздельное очертание.

Приведенные примеры являются показателем внутривидовой изменчивости и изменчивости в пределах рода у разных гетероморфных семейств, выраженных в основном различными морфологическими комбинациями элементов L и U, реже и I. В гетероморфах только на основе своеобразной формы элементов L и U выделение родов или семейств, как это предпринято некоторыми исследователями, неприемлемо. Например, для выделения рода *Pseudocrioceratites* Egojan, 1969, или семейства *Eracrioceratidae* Egojan, 1974 (Егоян, 1969, 1974), по нашему мнению, нет веских оснований (см. Wiedmann, Kakabadze, 1993, Wright et al., 1996).

Скульптура. В гетероморфных аммонитах особенности онтогенетического развития скульптуры являются одним из важных основных признаков при выделении видовых и родовых категорий.

Внутривидовая изменчивость скульптуры у них может быть выражена в основном различной частотой ребристости, непостоянностью чередования (или расположения) главных и вспомогательных ребер, неодинаково сильными (или слабыми) ребрами и бугорками на разных стадиях онтогенеза. Именно эти положения были взяты за основу при пересмотре объема многих видов гетероморфных аммонитов (Casey, 1960-1961; Wiedmann, 1962; Какабадзе, 1971; Rawson, 1975 a,b; Klinger & Kennedy; 1977, Kakabadze & Thieuloy, 1991; Ropolo, 1995; Hoedemaeker, 1994; Kakabadze & Hoedemaeker, 1997 и др.), т.е. объединение в один вид таких форм, которые в литературе были описаны как отдельные виды. Первая попытка, с целью исследования внутривидовой изменчивости морфологических признаков гетероморфов, мною была предпринята на материале представителей *Colchidites* и *Paraimerites* из верхнебарремских отложений Кавказа (Какабадзе, 1971). Количество установленных к тому времени видов этих родов в сумме достигало сорока. На основе обработки дополнительного материала в некоторых случаях нами были установлены более широкие пределы внутривидовой изменчивости. В частности выяснилось, что индивидуумы одного и того же вида в некоторых случаях отличаются друг от

друга неодинаковым чередованием главных и вспомогательных ребер, их частотой (а иногда и параметрами и морфологией поперечного сечения оборотов раковины). Руководствуясь этими данными, нами были объединены: 1) *Colchidites ellipticus* Rouch. и *C. horeshaensis* Rouch., 2) *C. costatus* Rouch. и *C. aff. costatus* Rouch. (Egojan, 1965), 3) *C. ratshensis* Rouch. и *C. nicortsmindensis* Rouch., 4) *C. rionensis* Sim., Bac. & Sor. и *C. lachepaensis* Rouch., 5) *C. shaoriensis* Djan. и *C. aff. shaoriensis* Djan. (Tovbina, 1963), 6) *Paraimerites semituberculatus* (Rouch.) и *P. microcostatus* (Rouch.), 7) *P. tsholashensis* (Rouch.) и *P. aff. tsholashensis* (Rouchadze, 1933). Однако как ни парадоксально, в той же работе было установлено 11 новых видов в составе этих родов, что было продиктовано наличием у всех 11 видов свойственного только им комплекса морфологических признаков. В связи с этим следует заметить, что наличие все еще большого количества выделенных (Rouchadze, 1933, 1938; Какабадзе, 1971а, и др.) видов в составе рода *Colchidites* на Кавказе и в соседних с ним регионах Средиземноморской провинции безусловно настораживает и ставит под сомнение достоверность некоторых из них.

Что касается элементов скульптуры анцилоцератид и гетероцератид, имеющих значение для разграничения видов внутри рода, в первую очередь следует отметить характер развития ребер в онтогенезе; это - тип изогнутости ребер, наличие (или отсутствие) главных и вставных ребер или пережимов, а при наличии бугорчатой скульптуры значение приобретает расположение и форма бугорков (шипов), особенности их появления или исчезновения и т. д. Перечисленные признаки наряду с другими морфологическими элементами раковины (поперечное сечение оборота, инволнутость, эволютность, развернутость и др.) в основном и составляют определенный комплекс, являющийся ведущим при установлении видовых категорий.

Теперь рассмотрим те особенности изменения скульптуры, на основе которых устанавливаются (совместно с другими признаками) роды (или подроды). В этом аспекте решающее значение имеет тип скульптуры, определяемый своеобразием ребристости, а при наличии бугорчатой скульптуры - количеством, расположением и формой бугорков, а в некоторых случаях характером их появления или исчезновения и особенностью комбинаций бугорчатых и безбугорчатых (одиночных, ветвистых, промежуточных и т. д.) ребер на разных стадиях онтогенеза. Так, например, род *Kutatissites* Kakabadze имеет сходную с родом *Colchidites* Djanelidze форму раковины; у представителей обоих родов в начале обороты завернуты геликоидально, затем плоскоспирально и некоторые представители обоих родов на этой стадии заканчивают развитие. Некоторые же представители после плоскоспиральной стадии характеризуются и развернутой стадией (стебель-крюк). Однако тип скульптуры у *Colchidites* явно гетероцератидный, а у *Kutatissites* как тип скульптуры, так и морфология поперечного сечения оборотов явно анцилоцератидного типа. Именно эти данные были приняты во внимание изучившими этот род исследователями (Какабадзе, 1970, 1977, 1981; Avram, 1976; Thieuloy; 1976; Etayo Serna 1983; Stoykova, 1992; Delano & Ebbo, 1997 и др.) и ими род *Kutatissites* единогласно был помещен в семейство *Ancyloceratinae*. В этой связи вызывает удивление решение К. Райта и др. (Wright et al., 1996), которые без какого-либо замечания помещают род *Kutatissites* в семейство *Heteroceratinae*.

Тип скульптуры является одним из основных признаков при установлении родовых категорий не только в *Ancyloceratinae*, но и в *Heteroceratinae*. Например, основной характерной чертой рода *Imerites* Rouch. является наличие двух пар бугорков (сифональных и краевых) на отрезке плоскоспиральной стадии онтогенеза. Иным типом бугорчатой скульптуры характеризуется род *Eristavia* Kakab. на плоскоспиральной стадии онтогенеза; а именно у него так же, как и у *Imerites*, развиты две пары бугорков (сифональные и краевые), однако *Eristavia* на отмеченной плоскоспиральной стадии характеризуется наличием вставных и двуветвистых ребер иного типа: двуветвистые ребра исходят от краевых бугорков и так же, как вставные ребра (последние начинаются в верхней части оборота), переходят не на сифональную, а на внутреннюю (дорсальную) сторону (рис. 5). Филогенетически *Imerites* и *Eristavia* представляют собой параллельно развивающиеся ветви, с вероятным общим предком из представителей "бугорчатого" подрода *Heteroceras* (*Argvethites*) Rouch. (Какабадзе, 1967, 1982). Принимая во внимание все вышесказанное, мы считаем что эти две группы следует рассматривать в ранге подродов в составе рода *Imerites* (Rouchadze, 1933).

И.М. Рухадзе (Rouchadze, 1933) включил в род *Imerites* и группу "*Imerites*" *densecostatus* Renng. - колхидитов с одной парой сифональных бугорков. Исследования показали (Какабадзе, 1967, 1982), что данная группа филогенетически связана не с родом *Imerites*, а происходит от "небугорчатого" рода *Colchidites* Djan. Хронологические данные и наличие переходных форм

указывают на непосредственную филогенетическую связь между *Colchidites* и группой *densecostatus*, вследствие чего эта группа была выведена из состава рода *Imerites* и рассмотрена как

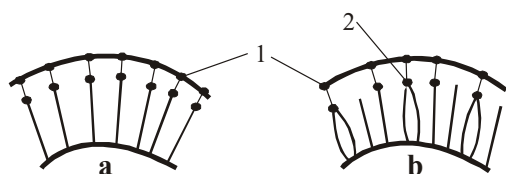


Рис. 5. Разные типы скульптуры: а - у *Imerites*; б - у *Eristavia*; 1 - сифональные бугорки; 2 - краевые бугорки

самостоятельный род - *Paraimerites* Kakabadze, 1967. Примечательно, что если отмеченные филогенетические выводы и, следовательно, исключение группы *densecostatus* из состава рода *Imerites* не вызывает возражений со стороны исследователей, то вопрос о валидности группы *densecostatus* как самостоятельного рода (также как и валидность подрода *Heteroceras* (*Argvethites*) Rouchadze, 1933) некоторыми авторами ставится под сомнение (Aguirre Urreta & Klinger, 1986, Delanoy, 1997), ссылаясь в основном на то, что в некоторых гетероморфных семействах присутствие или отсутствие бугорков не считается значительным родовым таксономическим признаком. Примечательно, что эти авторы все же оставляют имеющуюся таксономическую трактовку *Heteroceras* (*Argvethites*) Rouch. и *Paraimerites* Kakab., отмечая, что до появления дополнительного палеонтологического материала невозможно однозначно решить эту проблему.

Пересмотр имеющегося материала показал, что в систематике представителей надсемейства *Ancylocerataseae* одним из ведущих признаков является ход развития и формирования типа скульптуры. Многие роды установлены именно на основе своеобразности бугорчатой скульптуры (например, роды *Ancyloceras* d'Orbigny, *Audouliceras* Thomel, *Pseudocrioceras* Spath, *Australiceras* Whitehouse, *Ammonitoceras* Dumas, *Caspianites* Casey и др.) и поэтому мы считаем, что отмеченное выше замечание не является существенным. Более того, считаем, что тип скульптуры в систематике семейства *Heterocertatidae* является одним из ведущих признаков.

Размеры и форма навивания оборотов. Строение раковины на самой ранней стадии онтогенеза, как известно, у большинства раннемеловых гетероморфов, по всей вероятности, сходная. Эмбриональная раковина плоскоспиральная и фиксируется первичным пережимом в конце оборота. За ним оборот выпрямляется и загибается, описывая относительно широкую дугу (у симметричных гетероморфов в той же плоскости что у оборота эмбриональной раковины, а у большинства асимметричных - отклоняется от нее) и затем приближается или касается первого оборота с дорсальной стороны, вследствие чего внутри второго оборота образуется умбиликальное отверстие. Начиная в основном с третьего оборота (у асимметричных гетероморфов чуть раньше) проявляются различные варианты навивания и закладывается фундамент для формирования различных типов раковин - это криоконы, анцилоконы, колхиконы, птихоконы и др. (Kakabadze, 1988).

В систематике гетероморфных аммонитов тип и размер раковины в некоторых случаях являются значительным таксономическим признаком, однако нередко имеются примеры внутривидовой изменчивости, выраженные не только различными размерами раковин (напр., виды родов *Heteroceras*, *Colchidites*, *Crioceratites* и др.), но и формой навивания оборотов раковины. К тому же в некоторых филогенетических линиях обнаруживаются такие роды (*Karsteniceras*, *Tonohamites* и др.) и даже подсемейства (напр., *Leptoceratoidinae* Thieuloy, 1966), которые не проявляют значительной вариации размеров раковин. Следовательно, одним из основных диагностических признаков, например, у *Leptoceratoidinae*, помимо характерной для этой группы упрощенной перегородочной линии, считается и наличие маленьких размеров раковины. Однако такое заключение не подходит к *Helicancyliinae* Nyatt, 1894, валидность которого долгое время оставалась под вопросом. Дискуссия вновь разгорелась после того, как Р. Кейси (Casey, 1961) в семейство *Ancyloceratidae* включил и это подсемейство. По Р. Кейси *Helicancyliinae* характеризуется маленькими размерами раковины и упрощением скульптуры на геронтической стадии и этими признаками оно противопоставляется подсемейству *Ancyloceratinae*, представители которого характеризуются большими раковинами и грубой скульптурой на геронтической стадии. Многими авторами, в том числе и мною, такое решение не принято. Так, указывалось (Какабадзе, 1981, стр.74-76), что упрощение скульптуры на геронтической стадии замечается не только у представителей с маленькими раковинами, но и у родов с большими раковинами (например, *Tropaeum*, *Ammonitoceras*, *Australiceras* и др.). Как отмечалось, и в анцилоцера-

тидах и в гетероцератидах имеются роды, виды которых характеризуются как большими, так и маленькими размерами раковины.

Помимо размеров, изменчива и форма навивания оборотов, определяющая тип раковины, что во многих случаях является (вместе с некоторыми другими морфологическими признаками) одним из основных признаков для диагностики родовых категорий в различных семействах раннемеловых Heteromorpha. Однако выясняется, что в некоторых случаях форма навивания оборотов на взрослой (особенно на геронтической) стадии онтогенеза может быть неодинакова не только у разных видов одного и того же рода, но и в пределах одного и того же вида. Имеются наглядные примеры того, что роды, принадлежащие разным семействам, имеют сходный тип раковины.

Рассмотрим некоторые из этих вопросов на примере представителей семейств Ancyloceratidae Gill, 1871 и Heteroceratidae Spath, 1924. Так, например, основным диагностическим признаком рода *Acrioceras* Hyatt был отмечен анцилоконный тип раковины мелких размеров. Кроме того, скульптура характеризуется главными бугорчатыми (с 1-3 рядами бугорков) и промежуточными (в основном безбугорчатыми) ребрами. На выпрямленной части оборота, особенно в конце крючка бугорки в некоторых случаях частично или вовсе исчезают. Е. Саркар (Sarkar, 1954) в данном роде выделил подрод *Acrioceras* (*Protacrioceras*), отметив, что представители *A.* (*Protacrioceras*) отличаются от *A.* (*Acrioceras*) в основном наличием гоплокриоконной формой развернутой части раковины. Мной (Какабадзе, 1981) было указано, что выделенные Е. Саркаром представители подрода *Protacrioceras* в основном характеризуются сходными с *Acrioceras* всеми остальными морфологическими признаками как на ранней, так и на взрослой стадии онтогенеза; различие, выраженное формой гоплокриоконного развертывания, не должно быть принято за основу выделения новой подродовой категории. На основе сходного сравнительного анализа и подрод *Acrioceras* (*Aspinoceras*) Anderson, 1938 был сочтен младшим синонимом подрода *Acrioceras* (*Hoplocrioceras*) Spath, 1924.

Внутривидовая изменчивость, выраженная морфологией развернутой части, прослеживается и среди представителей рода *Pseudocrioceras* Spath, 1924. Так на материале из нижнеаптских отложений Грузии, а также из нижнего конкрециевого горизонта нижнего апта Колумбии мы изучили раковины представителей рода *Pseudocrioceras*, имеющие анцилоконную или гоплокриоконную формы развертывания на поздней стадии онтогенеза. На рис. 6 показана изменчивость формы развернутой части на поздней стадии онтогенеза у колумбийских индивидуумов, имеющих характерные для *P. anthulai* (Rouchadze, 1933) скульптуру, форму и параметры плоскоспиральной раковины, и скорее всего эти экземпляры относятся к данному виду. Явно изменчивый характер параметров, а также формы развернутой части раковины проявляется (Ropolo, 1999, 10, fig. 1,2) и в *Pseudocrioceras coquandi* (Math.) (рис. 7).

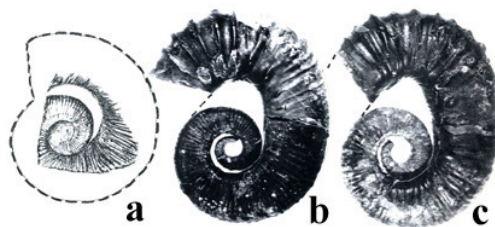


Рис. 6. Изменчивый характер формы развертывания у *Pseudocrioceras anthulai* (Rouch.): а - экз. 2003, х0,1, Колумбия, Гуане, ?низы нижнего апта, коллекция П. Кроицберга, Нац. Музей естественной истории, г. Лейден, Голландия. б - экз. ID 3013, х0,1 и с - экз. ID 3015, х0,1, Колумбия, Симити, ?верхний баррем. Коллекция М. Бреистроффера, Гренобльский университет, Франция.

Наглядным примером внутривидовой изменчивости формы и параметров раковины является род *Crioceratites* Léveillé, 1837, одним из основных родовых признаков которого до недавнего времени был указан криоконный тип раковины. Первое замечание по данному вопросу было сделано П. Раусоном (Rawson, 1975), высказавшим мысль о том, что гетероморфы с анцилоконным или аспиноконным типом раковины (мелких размеров), возможно, являются антидорморфами крупных криоконных аммонитов - рода *Crioceratites*. Позднее, Г. Клиндер и В. Кеннеди (Klinger, Kennedy, 1992) описали под наименованием *Crioceratites* (*C.*) *thiollieri* (Astier) один

экземпляр аммонита, который имеет анцилоконный тип раковины, но характеризуется типичной для вида *C. thiollieri* (Astier) скульптурой на криоконной части раковины.

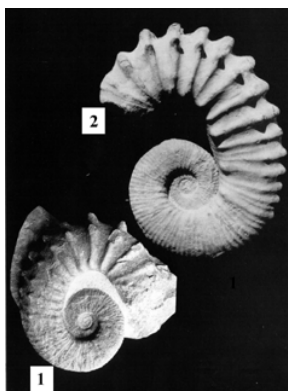


Рис. 7. Внутривидовая изменчивость морфологии у *Pseudocrioceras coquandi* (Math.):

1 - микроконх, х 0,1, Франция, окр. Бедуль, разрез Бригадон (слой 79), верхи верхнего баррема; 2 - макроконх, х 0,1, Франция, разрез Камерло (слой 75), верхи верхнего баррема (по Ropolo et al., 1999).

Наглядным примером внутривидовой изменчивости формы и параметров раковины является род *Crioceratites* L veill , 1837, одним из основных родовых признаков которого до недавнего времени был указан криоконный тип раковины. Первое замечание по данному вопросу было сделано П. Раусоном (Rawson, 1975), высказавшим мысль о том, что гетероморфы с анцилоконным или аспиноконным типом раковины (мелких размеров), возможно, являются антидиморфами крупных криоконных аммонитов - рода *Crioceratites*. Позднее, Г. Клингер и В. Кеннеди (Klinger, Kennedy, 1992) описали под наименованием *Crioceratites (C.) thiollieri* (Astier) один экземпляр аммонита, который имеет анцилоконный тип раковины, но характеризуется типичной для вида *C. thiollieri* (Astier) скульптурой на криоконной части раковины.

Именно в этой работе был поставлен под вопрос отмеченный выше диагноз рода *Crioceratites*. Кроме того, из барремских отложений Южной Африки авторы зафиксировали совместное нахождение и большое морфологическое сходство ранних оборотов у раковины представителей *Acrioceras (A.) zulu* Klinger & Kennedy и *Crioceratites (C.) yrigoyeni* (Leanza) и высказали мнение о возможности допущения того, что эти формы составляют диморфные пары. В этой же работе был поднят вопрос о правомерности объединения *Crioceratitinae* и *Ancyloceratitinae* в одно подсемейство, однако, за неимением дополнительного материала вопрос этот все же оставался открытым. Лишь недавно П.Рополо (Ropolo, 1995), изучивший богатую коллекцию аммонитов из готеривских отложений Франции, продемонстрировал, что вид *Crioceratites shibaniae* Sarkar, 1955 характеризуется весьма широким спектром внутривидовой изменчивости морфологии и параметров раковины. В частности, наличием как криоконного и гошлокриоконного, так и анцилоконного типов раковин разных размеров (рис. 8). Эти экземпляры характеризуются очень сходными остальными основными морфологическими признаками (скульптура, перегородочная линия). К тому же они были встречены совместно на одном и том же стратиграфическом уровне. Большая внутривидовая изменчивость выясняется и для видов *C. curnieri* Ropolo, *C. duvali* L veill , *C. majoricensis* Nolan, 1894 и *C. matsumotoi* Sarkar. Примечательно, что в этой же работе делается попытка выявления диморфных пар среди представителей отмеченных видов. Совместное нахождение отмеченных различных структурных типов раковин, по П.Рополо, следует рассматривать как проявления полового диморфизма. Следовательно, по данным этого автора, во всех перечисленных выше видах рода *Crioceratites* выявлены диморфные пары (см. Ropolo, 1995, pl. 2, fig. 1-3; pl.3, fig. 1-5; pl. 4, fig. 1-3; pl. 6, fig. 1-5).

Исследование П.Рополо безусловно имеет большое значение для изучения систематики гетероморфных аммонитов в целом. Однако выделение конкретных диморфных пар, по нашему мнению, все еще следует принимать с большой осторожностью. С другой стороны, эти данные довольно убедительно показывают, что объединение форм с довольно различными типами раковин некоторых родов семейства *Ancyloceratidae* Gill следует принимать как нормальное явление. Такое заключение подкрепляется также явлением изменчивости формы раковины, не связанным с диморфизмом. Кроме отмеченных выше собственных наблюдений об изменчивости формы навивания оборотов в родах *Acrioceras* Hyatt и *Pseudocrioceras* Spath, здесь имеются в виду как данные по изменению формы навивания оборотов раковины в филогенезе рода *Crioceratites* L veill  в течение готерив-барремского времени (Wiedmann, 1962; Thieuloy, 1964;

Kakabadze, 1994), так и данные о филогенетическом развитии (в течение апта) родов *Tropaеum* Sowerby, *Australiceras* Whitehouse и *Ammonitoceras* Dumas, выраженные постепенным редуцированием развернутой стадии (Casey, 1961).



Рис. 8. Внутривидовая изменчивость морфологии и параметров раковины у *Crioceratites shibaniae* (Sarkar): 1,2 - макроконхи, 3,4 - микроконхи, x 2,25, Франция, разрез Ravin du Cave de Diou (слой 92), верхний готерив, зона *S. sayni* (по Ropolo, 1995).

Таким образом, приведенные выше данные вполне отчетливо указывают на то, что некоторые роды анцилоцератид характеризуются довольно ощутимым внутривидовым полиморфизмом, объединяя в себе в некоторых случаях криоконные, аспиноконные и анцилоконные формы, нередко и различных размеров. По нашему мнению, все выше отмеченное дает основание: 1) объединить *Ancyloceratinae* Gill и *Crioceratitinae* Gill в одно подсемейство – *Ancyloceratinae* Gill, 1871 и 2) считать невалидным подсемейство *Helicancyliinae* Hyatt, 1894 (emend. Casey, 1961) и включенные сюда роды поместить в *Ancyloceratinae*.

Наконец, детально рассмотрим представителей рода *Colchidites* Djanelidze, 1926 (сем. *Heteroceratidae* Spath), который неоднократно подвергался “нападению” с целью систематического дробления (Егоян, 1977; Delanoy, 1994, 1997). Примечательно, что А.И.Джанелидзе (1926) и И.В.Рухадзе (Rouchadze, 1933) с самого начала очень четко отметили основные диагностические признаки рода *Colchidites*: это, помимо небугорчатой гетероцератидной скульптуры, наличие геликоидальной и плоскоспиральной стадий в онтогенезе. Что касается развернутой стадии, т.е. развернутой части раковины (ствол, крюк), то она не является основным характерным признаком для данного рода. Следовательно, в роде *Colchidites* были выделены 3 группы: *C. intermedius* Djan., *C. colchicus* Djan. и *C. shaoriensis* Djan. Группа *C. intermedius* Djan., которая является переходной между родами *Heteroceras* и *Colchidites*, характеризуется хорошо развитым геликсом (количество оборотов 5-8, возможно и больше) и слабо развитой плоскоспиральной частью (не достигает одного оборота), плоскость симметрии которой совпадает с плоскостью симметрии стебля и крюка. Представители группы *C. colchicus* Djan. имеют довольно хорошо развитую геликоидальную (4-7, возможно и более оборотов) и плоскую спираль (состоит из 1-2, а в некоторых случаях и более), а также хорошо развитую развернутую (стебель, крюк) часть. Третья группа - *C. shaoriensis* Djan- характеризуется геликоидальной и плоскоспиральной стадиями, а развернутая стадия для нее не характерна. Количество геликоидальных оборотов 2-7 (возможно и больше), а плоскоспиральных оборотов - обычно более двух².

Во всех трех группах встречаются виды как с крупными, так и мелкими раковинами, а в некоторых случаях разница в размерах зафиксирована и внутри вида (см. например, Kakabadze & Thieuloy, 1991). У плоскоспиральной и развернутой частей раковины плоскость симметрии общая, а ось геликса обычно отклонена (угол наклона изменчив) от этой плоскости и лишь в редких случаях совпадает с ней. Примечательно, что в некоторых случаях в пределах одного и того же вида имеются формы с правым и левым навиванием геликоидальных оборотов, а также

² Если принять гипотезу М. Агирре-Уррета и Г. Клингера (Aguirre Urreta & Klinger, 1986) о проявлении диморфизма среди представителей этой группы (см. ниже), тогда придется отметить, что у одних антидиморфов (данной группы) количество плоскоспиральных оборотов 2 (и возможно более), а у других (того же вида) - не достигает одного оборота. К этому можно добавить и то, что если в будущем выяснится наличие диморфных пар и среди представителей групп *C. intermedius* и *C. colchicus*, то тогда отмеченная выше группировка и их характеристики безусловно претерпят соответствующие изменения. Однако на данном этапе наших знаний мы вынуждены все еще принять группировку, предложенную И. М. Рухадзе (Rouchadze, 1933), лишь с некоторыми отмеченными выше уточнениями.

формы с неодинаковым углом наклона оси геликса от плоскости симметрии раковины (Какабадзе, 1971а).

Предком рода *Colchidites*, как это впервые отметил А.И.Джанелидзе (1926), является род *Heteroceras* d'Orb. Он указал на большое морфологическое сходство видов *Heteroceras astieri* d'Orb. и *Colchidites intermedius* Djan. и при этом заметил, что в будущем, возможно, найдутся и промежуточные между ними формы. Впоследствии эти предположения подтвердились, и сегодня несомненным показателем филогенетической связи между этими родами является наличие переходных форм, имеющих столько общих для обоих родов признаками, что среди исследователей нет единства при определении их принадлежности к *Heteroceras* или *Colchidites* (Какабадзе, 1971, стр. 24-25; Kakabadze & Thieuloy, 1991, стр.96). В основном эти данные послужили Г. Делануа (Delanoy, 1994, 1997) поводом для включения групп *Colchidites intermedius* Djan. и *Colchidites colchicus* Djan. в состав рода *Heteroceras*, а группы *Colchidites shaoriensis* Djan.³ – в *Martelites* Conte, 1992 и, таким образом, по мнению этого автора, род *Colchidites* Djanelidze, 1926 является невалидным. Несмотря на то, что это мнение вполне справедливо не нашло своего отражения в “новом третисе” (Wright, Callomon & Howarth, 1996), а также в некоторых новых публикациях (Bogdanova, Prosovsky, 1999; Ropolo et al., 1999; Богданова, Михайлова, 1999 и др.), считаю необходимым дать этому некоторые пояснения.

А.И.Джанелидзе (1926), соблюдая все номенклатурные нормы кодекса при выделении рода *Colchidites*, отметил, что в отличие от *Heteroceras*, у рода *Colchidites* в онтогении после геликоидальной стадии появляется плоскоспиральная стадия, которая в переходной группе - *C. intermedius* Djan. хотя и очень слабо, но развита, однако качественное изменение уже налично - это образование плоскоспиральной стадии, плоскость симметрии которой совпадает с плоскостью симметрии развернутой стадии раковины. Именно в этом проявилось прогрессивное развитие основного звена в гетероцератидах. По всей вероятности, именно на этом основано утверждение А.И.Джанелидзе (1926) и И.М.Рухадзе (Rouchadze, 1933), что основным диагностическим признаком рода *Colchidites* является наличие геликоидальной и плоскоспиральной стадий, а не развернутая стадия (ствол-крюк).

Группа *C. intermedius* Djan. действительно является переходной, и входящие в нее некоторые виды лишь условно отнесены к *Colchidites*, а не к *Heteroceras*. Такую картину можно увидеть нечасто. Это тот благоприятный случай, когда налично почти непрерывная линия филогенетического ответвления *Colchidites* от *Heteroceras*. Как отмечает Э. Майр (1974), определение границ высшего таксона и присвоение ему определенного ранга в иерархии в значительной мере условно. В данном случае важно уловить момент появления эволюционного новшества, которое может выполнять новую функцию и ранее существовавшая структура может видоизменяться вследствие интенсификации этой функции. Именно такой новой структурой был рассмотрен А.И.Джанелидзе (1926) признак появления новой, плоскоспиральной стадии. Возникновение плоской спирали, по всей вероятности, выполняло новую функцию, а именно, развития способности индивида к переходу на сравнительно активноплавающий образ жизни (Какабадзе 1967а, 1971а). Как показали последующие исследования (Товбина, 1963; Какабадзе, 1967б, 1971а,б; Богданова, 1971; Михайлова, 1983), именно развитие плоскоспиральной стадии стало основным звеном в филогенетическом развитии рода *Colchidites*. Таким образом, предложение Г.Делануа (Delanoy, 1994) считать род *Colchidites* Djan. невалидным, лишено какой-либо веской аргументации и, следовательно, не приемлемо.

Теперь рассмотрим более детально явление изменчивости формы разворачивания в роде *Colchidites*. На основе анализа дополнительного материала (из верхнего баррема Грузии и Колумбии) выясняется, что среди представителей рода *Colchidites* имеются виды с чрезвычайно изменчивыми формами разворачивания и заворачивания оборотов на взрослой или геронтической стадиях онтогенеза. Например, *C. breistrofferi* Kakabadze et Thieuloy, 1991 в онтогенезе характеризуется неоднократным (очень коротким) разворачиванием плоскоспирального оборота, а вид *C. djanelidzei* Rouch., 1933 на геронтической стадии не разворачивается, однако, как это видно из рис. 9d, у голотипа данного вида скульптура и форма жилой камеры последнего едва соприкасающегося оборота сходные с таковой у некоторых развернутых видов данного

³ Указание этого автора о том, что группа *C. shaoriensis* занимает более высокий стратиграфический уровень в разрезах, нежели группа *C. colchicus*, не соответствует действительности, так как представители группы *C. shaoriensis* появляются с началом зоны *Colchidites securiformis* и встречаются вместе с представителями группы *C. colchicus* во многих разрезах Грузии (Котетишвили, 1970, 1986; Какабадзе, 1971а).

рода. Кроме того, среди колхидитов имеются представители, имеющие как анцилоконный, так и явно выраженный гоплокриоконный типы разворачивания (рис. 9). Примечательно также, что среди развернутых и неразвернутых колхидитов, найденных на одном и том же стратиграфическом уровне, имеются и такие пары, у которых на геликоидальной и плоскоспиральной стадиях (до начала геронтической стадии) все основные морфологические признаки (скульптура, поперечное сечение оборота и др.) настолько сходны, что если отломать у них жилые камеры, то отличить их друг от друга практически не представляется возможным. Следовательно, в данном случае можно допустить, что эти формы являются представителями близкородственных видов одного и того же рода.

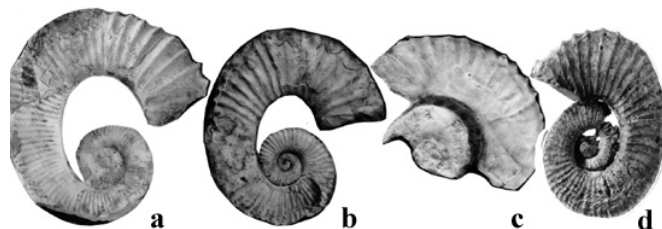


Рис. 9. Изменчивый характер формы завивания оборота на геронтической стадии в роде *Colchidites Djanelidze*: a - *C. aplinari* Royo у Gomez, экз. 3013/3, х 0,5, Колумбия, Гуане, верхний баррем; b - *C. riosuarensiensis* sp. nov., экз. 2178/1, х 0,25, Колумбия, Галан, верхний баррем; c - *C. cf. breistrofferi* Kakab. & Thieuloy, экз. 3016, х 0,3, Колумбия, Гуане, верхний баррем; d - *C. djanelidzei* Rouch., голотип; х 0,25, Западная Грузия, окр. г. Кутаиси, верхний баррем.

В связи с этим возникает вопрос, не имеется ли здесь явление внутривидовой изменчивости, выраженное половым диморфизмом. Сегодня на него ответить однозначно невозможно за неимением достаточного материала хорошей сохранности. Недавно в литературе появились весьма интересные высказывания. Первая попытка была предпринята М. Агирре Уррета и Г.Клингером (Aguerre Urreta & Klinger, 1986), которые, изучив гетероцератида Южной Африки и Патагонии, высказали мнение о том, что выделенные И. М. Рухадзе (Rouchadze, 1933) группы – 1) *Heteroceras emerici* d'Orb. (с крупными раковинами) и 2) *Heteroceras helicoceroides* Rouch. (с мелкими раковинами) отличаются друг от друга лишь размерами раковин и, вероятно, среди них следует искать диморфные пары. Кроме того, эти исследователи на основе анализа богатого материала колхидитов из верхнего баррема Южной Африки и Патагонии пришли к выводу, что в *Colchidites voulanensis australis* Klinger, Kakabadze & Kennedy можно выделить микро- и макроконхи, у которых скульптура (а также морфология раковины) на геликсе и первом обороте плоской спирали сходная и которые в разрезах встречаются вместе. При этом на некоторых микроконхах сохранились следы своеобразного очертания апертуры, и этот морфологический признак вместе с появлением в конце плоскоспирального оборота широко расставленных ребер в основном и послужил поводом интерпретировать их как микроконхи данного вида.

Интерес представляет также недавно вышедшая статья коллектива авторов (Delanoy et al., 1995) о диморфизме в гетероцератидах. Касаясь возможного проявления полового диморфизма в семействе Heteroceratidae, ими выдвигается гипотеза о том, что представители группы *Heteroceras baylei* с мелкими лонгигетероконными раковинами, возможно, составляют диморфные пары или с представителями *Heteroceras couletti/emeric*, имеющими крупные раковины (геликс стебель и крюк) или же - с представителями *Colchidites sarasini* Rouch. (= "Martelites" sarasini Rouch.), также имеющими крупные раковины, с ранними - геликоидальными и поздними – плоскоспиральными оборотами (рис. 10), а развернутая (выпрямленная) часть у них не развита.

Данная гипотеза если в первом случае (*H. baylei* - *H. couletti/emeric*) все еще может быть рассмотрена на уровне условности, то во втором случае (*H. baylei* - *C. sarasini*) она не может быть принята даже на уровне предположения, т. к. у этих двух групп (*Heteroceras baylei* и *Colchidites sarasini*) морфологические признаки раковины (параметры и характер навивания оборотов, скульптура, и др.) довольно отличны и, что главное, диапазон стратиграфического распространения значительно отличается: *H. baylei* появляется значительно раньше – в зоне *Hemihoplites ferraudianus* и поднимается в последующие зоны – *Imerites giraudi* и *C. securiformis*-*C. Sarasini*, тогда как *C. sarasini* Rouch. распространен лишь в зоне *C. securiformis*-*C. sarasini*. Отмеченный факт исключает возможность допущения рассматривать *H. baylei* и *C. sarasini* как диморфные пары.

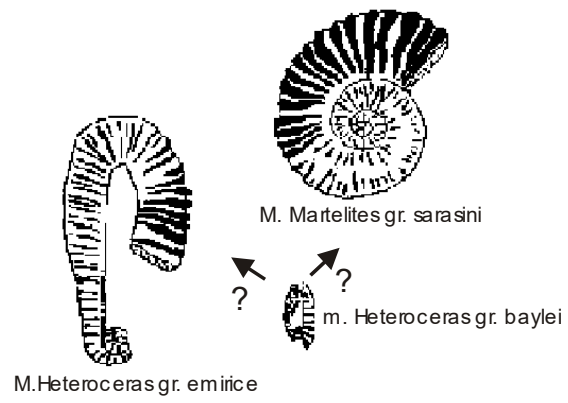


Рис. 10. Возможные диморфные пары некоторых представителей семейства Heteroceratidae

Следовательно, предпочтение отдается гипотезе о наличии антидиморфов (микро- и макроконхов) в подвиде *C. voulanensis australis*. Хотя для полной уверенности о наличии здесь полового диморфизма следует изучить (если материал позволяет) и характер расположения септ как у микро-, так и у макроконхов. Считаю, что данная гипотеза должна стимулировать исследователей искать диморфные пары и среди других представителей рода *Colchidites*. Однако, думаю, что из-за неимения хорошо сохранившихся полных экземпляров, по которым можно было бы изучить особенности геронтической стадии, выявление диморфных пар в *Heteroceratidae* все еще остается большой проблемой.

Учитывая приведенные выше данные о внутривидовой изменчивости гетероцератид, мы никак не можем согласиться с мнением В.Л.Егояна, который в своей докторской диссертации (1976) на основе изменения ориентации оси геликса и развития плоскоспирального оборота на базе группы *C. intermedius* Djan. предложил выделить два новых рода (*Epiheteroceras* и *Eocolchidites*), объем рода *Colchidites* ограничить только группой *Colchidites colchicus* Djan., а группу *C. shaoriensis* Djan. также выделить в ранге нового рода - *Epicolchidites*. Неприемлемо также выделение рода *Martelites* Conte, 1989 (emend. Delanoy, 1994), который фактически объединяет виды группы *C. shaoriensis* Djan. (Delanoy, 1994) и, следовательно, является младшим синонимом *Epicolchidites*. Имеющийся по сей день материал показывает, что изменчивость ориентации оси геликса так же, как и характера завивания оборотов на средней и поздней стадиях онтогенеза проявляется во всех группах и их следует рассматривать как внутривидовую изменчивость в роде *Colchidites*, как это и отмечали А.И.Джанелидзе (1926) и И.М.Рухадзе (Rouchadze, 1933).

Тенденция дробления "Линеевских родов", как известно, сыграла прогрессивную роль в изучении органического мира в целом. Однако временами появлялись (и появляются) сторонники чрезмерного дробления старых родов и создания слишком большого числа новых родовых или семейственных категорий. Исключение в этом отношении не составило и семейство *Heteroceratidae* Spath, 1922, разделенное нами (Какабадзе, 1967в) на два подсемейства – *Heteroceratinae* Spath. и *Colchiditinae* Kakabadze, которые, как уже говорилось, отличаются друг от друга отсутствием у *Heteroceratinae* и наличием у *Colchiditinae* плоскоспиральной стадии в онтогенезе. Чуть позднее, помимо этих двух подсемейств было предложено (Егоян, 1977) выделение и третьего подсемейства - *Epicolchiditinae* Egojan, 1977, в котором были объединены все те роды семейства *Heteroceratidae*, которые характеризуются только геликоидальной и плоскоспиральной стадиями в онтогенезе. С накоплением дополнительного материала и пересмотрев вопросы филогении гетероцератид, я пришел к выводу (Какабадзе, 1982), что для выделения "подсемейства *Colchiditinae* Kakab." Нет веских доказательств и, следовательно, оно невалидно. На этом же основании выяснилось, что по родовому составу "подсемейство *Epicolchiditinae* Egojan" явно является искусственным и сборным. Следовательно, как было отмечено (Какабадзе, 1982), дробление семейства *Heteroceratidae* Spath на вышеотмеченные подсемейства лишено почвы и поэтому неприемлемо.

Таким образом, приведенные выше данные позволяют заключить, что степень значения отдельных морфологических признаков, таких как перегородочная линия, форма раковины, характер онтогенетического изменения скульптуры и формы поперечного сечения оборотов при диагностике разных таксономических единиц гетероморфов неодинакова и лишь комплексное их исследование вместе с данными морфогенетического прослеживания их эволюционных изменений во времени и пространстве дают основу для построения системы и выделения отдельных таксономических единиц (видов, родов, и т. д.). При этом особое внимание следует придавать данным, полученным по внутривидовым изменениям морфологических признаков раковины. Большое значение результатов таких исследований, как это было показано на примере представителей гетероцератид и анцилоцератид, особенно явно обнаруживается при установлении не только видовых, но и надвидовых таксонов раннемеловых гетероморфных аммонитов надсемейства *Ancylocerataceae* Gill, 1871 (*Ancyloceratina*, *Ammonoidea*).

Литература

- Богданова Т.Н. Новые барремские аммониты Западной Туркмении //Палеонт. журн. 1971. 3. С.60-71.
- Богданова Т.Н., Какабадзе М.В. К систематике рода *Ammonitoceras* Dumas, 1876 //Сообщ. АН ГССР. 1976. Вып. 82. 1. С.125-128
- Богданова Т.Н., Михайлова И.А. Происхождение и развитие семейства *Deshayesitidae* (*Ammonoidea*) //Палеонтол. журнал. 1999. 5. С.48-56.
- Джанелидзе А.И. Геологическая и палеонтологическая смесь (на груз. яз., рез. франц.) // Вест. ТГУ. 1926. Т. VI. С.220-226.
- Егоян В.Л. Аммониты из клансейских слоев Западного Кавказа //Тр. Краснодар. фил. Всесоюз. нефтегазового НИИ. 1969. 19. С.126-188.
- Егоян В.Л. О новом семействе развернутых аммонитов из апта Западного Кавказа //ДАН СССР 1974. 217 (4). С.939-942.
- Егоян В.Л. Ярусная шкала нижнего мела и нижнемеловые отложения западной части Северного Кавказа //Автореф. доктор. дисс. Л. 1977. 36с.
- Егоян В.Л. Ярусная шкала нижнего мела и нижнемеловые отложения западной части Северного Кавказа //Дисс. на соиск. доктор. геол.-мин. наук (рукопись). Л. 1976. 604с.
- Какабадзе М.В. К вопросу об экологии представителей рода *Colchidites* Djanelidze //Изв. Геол. об-ва Грузии. 1967а. Т. V. Вып. 1. С.80-88.
- Какабадзе М.В. К вопросу о филиации колхидитов (на груз. яз., рез. русс.) //Тр. ТГУ, 1967б. Т. 122, 4. С.189-197.
- Какабадзе М.В. К вопросу о систематическом положении и классификации колхидитов // Сообщ. АН ГССР. 1967в. Т. 48. 2. С. 437-442.
- Какабадзе М.В. Новый род *Kutatissites* gen. nov. из нижнемеловых отложений Западной Грузии //Сообщ. АН ГССР. 1970. Т. 58. 3. С.733-736.
- Какабадзе М.В. Колхидиты и их стратиграфическое значение //Тр. ГИН АН ГССР. Нов. сер. 1971 а. Вып. 26. 118с.
- Какабадзе М.В. К вопросу о филогении семейства *Heteroceratidae* //Сообщ. АН ГССР. 1971б. Т. 64. 1. С.109-112.
- Какабадзе М.В. Новые и малоизвестные виды Грузии и некоторых соседних областей // Тр. ГИН АН ГССР. Нов. сер. 1977. Вып. 58. С. 128-147.
- Какабадзе М.В. Анцилоцератиды юга СССР и их стратиграфическое значение //Тр. ГИН АН ГССР. Нов. сер. 1981. Вып. 71, 196с.
- Какабадзе М.В. Раннемеловые гетероморфные аммониты (анцилоцератиды и гетероцератиды) юга СССР и их биостратиграфическое значение//Автореф.доктор.дисс. Тбилиси.1982. 45с
- Какабадзе М.В., Богданова- Михайлова И.А. К стратиграфии среднего апта юга СССР и некоторые гетероморфные аммониты //Бюлл. МОИП. Отд. геол.1978. Т. 53. Вып. 6. С.75-90.
- Котетишвили Э.В. Стратиграфия и фауна колхидитового и смежных горизонтов Западной Грузии //Тр. ГИН АН ГССР. Нов. сер. 1970. Вып. 25. 116с.
- Котетишвили Э.В. Зональная стратиграфия нижнемеловых отложений Грузии и палео-зоогеография раннемеловых бассейнов Средиземноморской области //Тр. ГИН АН ГССР. Нов. сер. 1986. Вып. 91. 160с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 1974. 460с.
- Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М. 1983. 280с.
- Рухадзе И.М. Некоторые новые и малоизвестные аптские цефалоподы Грузии (на груз. яз., рез. русс. и франц.) //Сообщ. ГИН Грузии. 1938. Т. III. Вып. 2. С.129-189.
- Товбина С.З. О верхнебарремских аммонитах Туркмении //Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1963. Т. 109. Вып. 14. С.89-119.
- Шарикадзе М.З. Морфогенетическое развитие рода *Ptychoceras* d'Orbigny (*Lytocera*tida, *Ammonoidea*) //Пал. сб: Львов. гос. ун-та. 1986. 23. С.12-17.
- Шарикадзе М.З., Какабадзе М.В., Кванталиани И.В. О некоторых особенностях строения лопастной линии гетероморфных аммонитов //ДАН АН СССР. 1989. Т. 307. 1. С.214-217.
- Aguirre Urreta M.V. & Klinger H.C. Upper Barremian *Heteroceratinae* (Cephalopoda, *Ammonoidea*) from Patagonia and Zululand, with comments on the systematics of the subfamily // Annals of the South African Museum 96 (8). 1986. P.315-358.
- Avram E. Nouvelles Ammonites Heteromorpes Beduliennes du Couloir de la Dimbovicioara // Inst. Geol. et Geoph. Mem. 1976. V. XXI. P.75-80.

- Bogdanova T.N. & Prozorovsky. Substantion of the Barremian/Aptian boundary //Scripta Geol., Spec. Issue 3, 1999. P.45-81.
- Casey R.C. The Ammonoidea of the Lower Greensand //Part II. Monographs. Palaeontological Society, 1961. P.45-118.
- Conte G. Fossiles du plateau d'Albion //Les Alpes de Lumière 99, 1989. 72p.
- Delanoy G. Nouvelles conceptions generiques au sein de la famille barremienne des *Heteroceratidae* Spath, 1922 (Ammonoidea, Ancyloceratina) //C. R. Acad. Sci. Paris, 318, serie II, 1994. P.543-548.
- Delanoy G. Biostratigraphie des faunes d'Ammonites a la limite Barremien-Aptien dans la region d'Angles-Barreme-Castellane. Etude particuliere de la famille des *Heteroceratidae* Spath, 1922 (Ancyloceratina, Ammonoidea) //Annales du Museum d'Histoire Naturelle de Nice. 1997. t. XII. 270p.
- Delanoy G. & Ebbo L. Revision de l'holotype d'*Ancyloceras urbani* var. *paquieri* Kilian & Reboul, 1915 et reflexions sur le genre *Kutatissites* Kakabadze, 1970 (Ammonoidea, Ancyloceratina) // Geologie Alpine. 1997. T. 73. P.3-21.
- Delanoy G., Ropolo P., Magnin A., Autran G., Poupon A. & Gonnet R. Sur le dimorphisme chez les *Ancyloceratina* (Ammonoidea) du Cretace inferieur //C. R. Acad. Sci. Paris, t. 321, serie II a, 1995. P.537-543.
- Etayo Serna F. The Georgian heteromorph ammonite genera *Kutatissites* and *Pseudoaustralicer* in Northwest Southamerica //Geol. Norandina. 1983. 7. P.3-13.
- Hoedemaeker Ph.J. Ammonite distribution around the Hauterivian-Barremian boundary along the Rio Argos (Caravaca, SE Spain) //Geol. Alpine, Mem. H. S. 1994. 20. P.219-277.
- Kakabadze M.V. On the systematics and stratigraphical significance of the genera *Pseudocrioceras* Spath, *Audouliceras* Thomel and *Kutatissites* Kakabadze //Annals du Musee d'histoire naturelle de Nice, 4, 1978. P.XXXIV.1-XXXIV.5.
- Kakabadze M.V. On the morphological classification of heteromorph ammonites //In: 2nd Ceph. Symp. Tuebingen 1985, E. Schweizerbart'sche Verlags buchhandlung, 1988. P.447-452.
- Kakabadze M.V. On biogeography of some Lower Cretaceous ammonites// Palaeopelagos special publications 1. Proceedings of the 3rd Pergola International Symposium, 1994. P. 203-208.
- Kakabadze M.V. & Hoedemaeker Ph.J. New and less known Barremian-Albian ammonites from Colombia //Scripta Geol. 1997. 114. P.57-117.
- Kakabadze M.V. & Thieuloy J.P. Ammonites Heteromorphes du Barremien et de l'Aptien de Colombie (Amerique du Sud) //Geologie Alpine. 1991. 67. P.81-113.
- Klinger H.C. & Kennedy W.J. Cretaceous faunas from Zululand, South Africa, and southern Mozambique. The Aptian *Ancyloceratidae* (Ammonoidea) //Annals of the South African Museum, 73 (9), 1977. P.215-359.
- Klinger H.C. & Kennedy W.J. Cretaceous faunas from Zululand and Natal, South Africa. Barremian representatives of the ammonite family *Ancyloceratidae* Gill, 1871 //Annals of the South African Museum, 101, (5), 1992. P.71-138.
- Klinger H.C., Kakabadze M.V. & Kennedy W.J. Upper Barremian (Cretaceous) heteromorph ammonites from South Africa and the Caucasus and their palaeobiogeographic significance //Journal of Molluscan Studies 50 (1), 1984. P.43-60.
- Rawson P.F. The interpretation of the Lower Cretaceous heteromorph ammonite genera *Paracrioceras* and *Hoplocrioceras* Spath, 1924 //Palaeontology. 1975a. 18 (2). P.275-283.
- Rawson P.F. Lower Cretaceous Ammonites from North-East England: the Hauterivian Heteromorph *Aegocrioceras* //Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol. 1975b. 26. P.139-159.
- Ropolo P. Implications of variation in coiling in some Hauterivian (Lower Cretaceous) heteromorph ammonites from the Vocontian basin, France //Cecca F. (ed.) "Proceeding of 3rd Workshop on Early Cretaceous Cephalopods" Mem. Descr. Carta Geol. Italia, 51, 1995. P.137-165.
- Ropolo P., Gonnet R., Conte G. The "*Pseudocrioceras* interval" and adjacent beds at La Bedoule (SE France): implications to highest Barremian/Lower Aptian biostratigraphy //Scripta Geol., Spec. Issue 3. 1999. P.159-213.
- Rouchadze I. Les ammonites aptiennes de la Georgie occidentale //Bull. Inst. geol. Georgie. 1933. 1 (3). P.166-273.
- Sarkar S.S. Some new genera of uncoiled ammonites from Lower Cretaceous //Science and Culture 1954. 19. P.618-620.

Stoykova K. Genus *Kutatissites* (*Ammonoidea*, Lower Cretaceous) from Northeast Bulgaria // *Geobios*. 1992. 25. 2. P.251-261.

Thieuloy J.P. Un Céphalopode remarquable de l'Hauterivien Basal de la Drome: *Huimantoceras* nov. gen // *Bull. Soc. France*. 1964. 7 e serie. T. VI. 205-213.

Thieuloy J.P. Le genre georgien *Kutatissites* (*Ammonoidea*) dans le Sud-Est Français // *Geologie Alpine*, 1976. 52, P.99-103.

Vasicek Z. & Wiedmann J. The *Leptoceratoidinae*: small heteromorph ammonites from the Barremian // *Palaeontology*. 1994. V. 37. Part 1. P.203-239.

Wiedmann J. Unterkreide-Ammoniten von Mallorca. I. Lieferung: *Lytoceratina*, *Aptychi* // *Amhandlungen der Mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. Akademie der Wissenschaften und der Literatur*, 1, 1962. 48p.

Wiedmann J., Kakabadze M.V. & Sharikadze M.Z. The suture ontogeny in *Ptychoceras* d'Orbigny and its implications for systematics of Cretaceous heteromorphs // *N. Jb. Geol. Palaeont. Mh.* 1990. 6. P.267-284.

Wiedmann J. & Kakabadze M.V. Suture investigations and the classification of Cretaceous heteromorph ammonites // *GEOBIOS*, M. S. n 15, 1993. P.393-399.

Wright C.W., Callomon J.H. & Howarth M.K. *Treatise on Invertebrate Palaeontology*, Part L, Mollusca 4, Revised, Cretaceous Ammonoidea // *The Geol. Soc. of America, the University of Kansas, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas*, 1996. 362p.