

107056

ОМТК



Ю. Д. ЗАХАРОВ

**Раннетриасовые
аммоноидеи
Востока СССР**

Yu.D.ZAKHAROV

Lower Triassic ammonoids of East USSR

*Project N 106 («Permo-Triassic stage
of geological evolution»)
of the International Geological
Correlation Programme*



PUBLISHING HOUSE «NAUKA»
Moscow 1978

107056

Ю. Д. ЗАХАРОВ

Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР

*Проект №106 («Пермо-триасовая стадия
геологической эволюции»)
Международной программы
геологической корреляции*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва, 1978

Захаров Ю.Д. Раннетриасовые аммоноидеи Востока СССР. М., "Наука", 1978.

Рассматриваются вопросы, связанные с разработкой международной стратиграфической шкалы; существенно уточняется система раннетриасовых аммоноидей; рассматриваются проблемы роста, развития и условий обитания ископаемых цефалопод, показывается значение этих данных для решения важнейших вопросов эволюционной палеонтологии, а также биогеография и климатология раннего мезозоя.

Книга рассчитана на широкий круг палеонтологов и геологов.

Табл. 21, фототабл. 19, ил. 55, список лит. 360 назв.

Ответственный редактор

доктор геолого-минералогических наук,
профессор М.Н. ГРАММ

Zakharov Yu. D. Lower Triassic ammonoids of East USSR. M., Publishing House "Nauka", 1978.

The problems of International Stratigraphical Scale are discussed; the classification of Lower Triassic ammonoids are specified essentially; the problems of development and inhabit conditions of fossil cephalopods are discussed, significance of these materials for decision of most important problems of paleontology, biogeography and climatology of Early Mesozoic are passed in review.

The book is intended for paleontologists and geologists.

Text-pl. 21, pl. 19, ill. 55, bibl. 360.

Responsible editor

doctor of geolog. -mineralogical sciences
professor M.N. GRAMM

ПРЕДИСЛОВИЕ

Раннетриасовые аммоноидеи издавна привлекают внимание исследователей не только в связи с их хорошей сохранностью и широким географическим распространением (их раковины обнаружены на всех континентах за исключением Антарктиды), но и вследствие их особого стратиграфического положения, позволяющего использовать данные о них для установления границы между пермью и триасом и выяснения общих особенностей развития морской фауны на рубеже разных эр (палеозойской и мезозойской). Описанию раннетриасовых аммоноидей посвящено много работ, в том числе более двух десятков монографий. Большинство из рассматриваемых работ содержит сведения, касающиеся в основном наружных признаков раковины. Успехи палеонтологии последних лет позволяют надеяться, что в ближайшем будущем этот богатейший палеонтологический материал будет исследован всесторонне, что позволит более широко использовать его в обсуждении целого ряда проблем биологического характера.

Настоящая работа, обобщающая сведения о раннетриасовых аммоноидеях Восточка СССР, является продолжением исследований Бёмерса, Бранко, Спата и Шиндевольфа, детально изучивших внутреннее строение и особенности онтогенетического развития лопастных линий некоторых представителей раннетриасовых аммоноидей. В задачу проведенных исследований входило 1) изучение опорных разрезов нижнего триаса Южного Приморья, Малого Хингана, верховьев Колымы, Восточного Верхоянья, приустьевой части р. Оленек и побережья моря Лаптевых, наиболее богатых остатками аммоноидей, 2) получение сведений о фаунистических ассоциациях аммоноидей и их фациальной приуроченности, 3) выяснение их геологического и географического распространения, 4) изучение внутреннего строения раковины раннетриасовых аммоноидей (и некоторых других групп цефалопод в целях сравнения), 5) выявление особенностей онтогенетического развития лопастных линий, 6) изучение некоторых особенностей роста раковин, 7) исследование признаков полового диморфизма, 8) накопление данных, касающихся образа жизни аммоноидей, 9) выявление минералогического и химического (в том числе изотопного) составов вещества раковин исследуемых цефалопод, 10) установление основных филогенетических связей раннетриасовых аммоноидей.

Нередко приходится слышать в геологических учреждениях, что палеонтология уже "сказала свое последнее слово", и что сейчас, когда геологическая съемка уже имеет благодаря палеонтологии необходимую основу (стратификация осадочных отложений в основных районах мира проведена), развивать палеонтологическое направление в дальнейшем якобы не имеет смысла.

В противоположность этому автор настоящих строк попытался показать значение нового направления в эволюционной палеонтологии, основанного на комплексном исследовании в области биостратиграфии, эволюционной морфологии, экологии, биогеографии и климатологии. Подобные исследования, имеющие важное значение для понимания основных закономерностей эволюции биосферы Земли, несомненно, будут развиваться ускоренными темпами.

Работа выполнялась в Дальневосточном геологическом и была завершена в Биолого-почвенном институтах Дальневосточного научного центра АН СССР.

Преобладающая часть изученных триасовых аммоноидей собрана лично автором в разных районах Востока СССР. Некоторые коллекции и отдельные экземпляры каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей были получены от Ю. Бандо, А.С. Дагиса, Н.К. Жарниковой, Ю.Г. Журавлева, Б. Каммела, Ю.Н. Попова и С.А. Шороховой. Коллекции исследованных аммоноидей хранятся в Биолого-почвенном ин-

ституте (Владивосток) под номерами 801 (Южное Приморье), 802 (Лено-Оленекское междуречье), 803 (Верхоянье, р. Сеторым), 804 (Верхоянье, хр. Сетте-Дабан), 805 (Верхоянье, р. Томпо), 806 (Тимор и Япония), 807 (Запад США), 808 (Колыма), 809 (Малый Хинган), 951 (Сахалин).

Масс-спектрометрические определения изотопного состава кислорода раковин исследованных аммоноидей были выполнены Р.А. Тейс в Институте геохимии и аналитической химии имени В.И. Вернадского при участии Д.П. Найдина.

Рентгено-структурный, химический и спектральный анализы раковинного вещества произведены В.О. Худоложкиным, Р.И. Мариной, Е.А. Лаговской, Э.Д. Голубевой и Т.В. Сверкуновой в Дальневосточном геологическом институте ДВНЦ АН СССР.

Фотографии аммоноидей выполнены Т.С. Балдиной, В.П. Беловой и Р.И. Пришвой. При подготовке монографии ценные советы и консультации были получены от Ю.М. Бычкова, М.Н. Вавилова, В.Ф. Возина, М.Н. Грамма, В.В. Друщица, Н.К. Жарниковой, В.Н. Золотарева, А.Н. Иванова, Т.Г. Калишевич, Л.Д. Кипарисовой, В.П. Коновалова, В.И. Коростелева, М.В. Корчинской, Б.В. Кочиркевича, В.А. Красилова, Т.М. Окуневой, Ю.Н. Попова, А.А. Савельева и Н. Хиами.

Всем лицам, способствовавшим выполнению данной работы, автор выражает свою искреннюю признательность.

МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМА,
ФИЛОГЕНИЯ АММОНОИДЕЙ РАННЕГО ТРИАСА
И ПРОБЛЕМЫ СТРАТИГРАФИИ,
БИОГЕОГРАФИИ И КЛИМАТОЛОГИИ

ГЛАВА ПЕРВАЯ

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОСТРАТИГРАФИИ
И АММОНОИДЕЙ НИЖНЕГО ТРИАСА СИБИРИ
И ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Первой из триасовых аммоноидей, обнаруженных в северо-восточной части Азии, оказалась форма, известная в настоящее время под названием *Hedenstroemia*. Обломок раковины этого раннетриасового вида был обнаружен на о-ве Котельном. Впоследствии этот образец вместе с формами, происходящими, как предполагается, из приустьевой части р. Оленек, был детально исследован Кейзерлингом (Keyserling, 1845).

В начальный период исследований биостратиграфии севера Азии еще не был известен вещественный состав триасовой формации рассматриваемого района, поскольку раковины, доставленные Хеденштремом и Миддендорфом, не имели стратиграфической привязки. Ясность в этот вопрос была внесена А.Л. Чекановским. Наиболее представительная палеонтологическая коллекция была собрана им в толще черных глинистых сланцев ручья Менгилах (р. Оленек). Впоследствии этот материал был тщательно обработан Э. Мойсисовичем (Mojsisovics, 1886, 1888).

В южных районах Дальнего Востока триасовые цератиты впервые были открыты В.Г. Маргаритовым. Первой работой, посвященной описанию триасовых аммоноидей Дальнего Востока, явилась монография К. Динера (1895), в основу которой положен палеонтологический материал, собранный на о-ве Русском и побережье Уссурийского залива Д.Л. Ивановым. Динер отлично понимал, что открытие в Восточной Азии триасовых отложений, богатых остатками цефалопод, имеет важное значение для биостратиграфии и палеогеографии, поскольку до этого события было известно по сути дела лишь три более или менее хорошо изученных местонахождения раннетриасовых аммоноидей (Альпы, Арктическая Сибирь и Гималаи).

Коллекция двустворчатых моллюсков, собранных Ивановым, была обработана А. Биттнером (1899); в дальнейшем наиболее полные данные по триасовым двустворкам Приморья были получены Кипарисовой (1938, 1972).

В 1956 г. Л.Д. Кипарисова и Ю.Н. Попов (1956) предложили расчленять нижний триас Азии на два яруса (индский и оленекский), стратотипы которых были намечены соответственно в Соляном кряже и в устье р. Оленек. Границу между ярусами в первом варианте предлагалось проводить по кровле флемингитовых слоев. Позднее ее положение было уточнено (Кипарисова, Попов, 1964).

Схема ярусного расчленения нижнего отдела триаса, предложенная Кипарисовой и Поповым, широко используется в Советском Союзе, но не находит поддержки за рубежом. Первоначально она была использована Э.Т. Тозером, но в дальнейшем он опубликовал свою более дробную схему. Стратотипы предложенных им ярусов намечены в Канаде (Tozer, 1965). Большинство зарубежных исследователей, занимающихся триасом, отождествляет нижний триас со скифским ярусом. Новые работы,

связанные с проблемой ярусного расчленения нижнего триаса (Вавилов, Лозовский, 1970; Захаров, 1968, 1973), посвящены обоснованию трехчленного строения нижнего триаса.

Большим вкладом в изучение биостратиграфии и аммоноидей нижнего триаса Востока СССР явились одновременно опубликованные монографии Попова (1961) и Кипарисовой (1961), представляющие собой достаточно полное палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Северо-Востока СССР и Приморского края.

Из работ последних лет, связанных с рассматриваемыми здесь вопросами, наибольший интерес представляют работы Архипова (1971), Астаховой (1965), Бобылева (1969), Бурия и Жарниковой (Бурий, 1959; Бурий, Жарникова, 1970), Вавилова (1964, 1966, 1967, 1969 а,б), Возина (1962), Домохотова (1960), Коржа (1959, 1960), Коростелева (1972) и Окуневой (Окунева, Железнов, 1970; Окунева, Хохлов, 1973).

Подводя итог и отмечая при этом большие достижения в области изучения биостратиграфии триаса, следует все же подчеркнуть, что, как биологический объект ранне-триасовые аммоноидеи Востока СССР до сих пор остаются еще недостаточно изученными.

**ЗНАЧЕНИЕ РАННЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ ВОСТОКА СССР
ДЛЯ ОБОСНОВАНИЯ ЯРУСОВ И ЗОН
МЕЖДУНАРОДНОЙ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЫ**

Палеонтологический метод стратификации слоев осадочного происхождения, примененный У. Смитом около двух столетий назад, пользуется признанием и в наши дни, хотя требования к этому методу, естественно, возросли. О. Шиндевольф (Schindewolf, 1970) справедливо называл исследования, основанные преимущественно на корреляции слоев с помощью их литологического состава, простратиграфией. Такие исследования имеют лишь местное значение. Настоящая же стратиграфия (учитывая современные требования, Шиндевольф объединяет понятие "биостратиграфия" с понятием "стратиграфия") начинается там, где удастся провести достаточно убедительные сопоставления с общей шкалой, выделить подразделения глобального значения.

Сущность понятий хроностратиграфических подразделений легче всего выразить, по-видимому, в биогеоценологическом аспекте (Красилов, 1970). Под палеобиогеоценозом понимаются остатки сообществ древних животных и растений вместе с овегетивными признаками окружающей их неорганической среды, которая была охарактеризована определенными особенностями климата, геологического и гидрологического режимов, и, в частности, особенностями осадконакопления.

В биогеоценологическом аспекте определенные слои с фауной, соответствующие местной зоне, можно рассматривать как низшие ступени эволюции конкретного палеобиогеоценоза. Зональные же подразделения общей шкалы представляют собой сумму соответствующих местных зон, образующих единые, широко простирающиеся горизонты, иными словами – низшие ступени в эволюции палеобиосферы.

Смежные зональные подразделения единого яруса (но не относящиеся к разным ярусам, отделам, системам или эратемам), обычно не имеют более или менее четких границ, что является естественным отражением весьма постепенных изменений соответствующих палеобиогеоценозов. Причину редко встречающихся отклонений от этого правила следует искать в фациальных особенностях исследуемых разрезов. Учитывая эти обстоятельства, представляется излишним различать два типа зональных подразделений – подзоны и зоны. Известны примеры, когда смежные зональные подразделения, первоначально обозначенные как зоны, в дальнейшем, с проведением более детальных исследований, позволивших установить существование широких переходных зон между ними, назывались подзонами. Низшую ступень в эволюции палеобиосферы, в какой бы степени она ни выражалась в том или ином конкретном регионе, следует, по-видимому, называть одним термином – "зона".

Биогеоценологический смысл понятия "ярус" определить значительно труднее. Под ярусом мы понимаем такую совокупность зон, которая образует как бы наименьший цикл в развитии биосферы, включающий периоды активизации и затухания некоторых пока еще не понятных процессов (конкретная сущность этих циклов не совсем ясна).

Ярусы различаются значительно более четко, чем зоны (имеются в виду зоны единого яруса, смежные зоны разных ярусов или более высоких стратиграфических подразделений различаются, естественно, так же или еще более четко). В.В. Меннер (1962) и другие исследователи за единицу глобальных стратиграфических шкал принимают, как это делал Аркелл, именно ярус, а не зону. Это можно объяснить, вероятно, тем, что низшие ступени в эволюции палеобиогеоценозов действительно далеко не всегда удается обнаружить. Их невозможно наметить, например, в случае, когда исследуемая

часть разреза содержит лишь представителей брадителических (медленно эволюционирующих и длительно существующих) групп, широко известных среди радиолярий, двустворчатых моллюсков, остракод и некоторых других представителей органического мира.

Несколько слов о значении стратотипических разрезов для обоснования международной стратиграфической шкалы.

Существуют разные точки зрения относительно роли стратотипических эталонов, которые в той или иной степени, по-видимому, следует учитывать. О.П. Фисуненко (1966) высказывается о назревшей необходимости рассматривать в качестве эталонов не отдельные стратотипические разрезы, а комплекс разрезов в том регионе, где интересующее нас подразделение наиболее четко представлено литологически и палеонтологически. Согласно другой концепции (Schindewolf, 1970), стратотип в биостратиграфических исследованиях считается вообще излишним, поскольку он может заключать в себе ряд скрытых дефектов (например, наличие перерывов). О. Шиндевольф вслед за Р. Рихтером предлагал использовать для нужд биостратиграфии серию так называемых руководящих разрезов типичных областей, которые после получения необходимых сведений в дальнейшем могут не использоваться. Шиндевольф указывает на вред большого числа стратотипов различных категорий, предлагаемых многими исследователями. С принятием основных положений немецкого исследователя и учетом правила приоритета возникает необходимость в возобновлении названий тех ярусов, которые не получили всеобщего признания в связи с отсутствием конкретных сведений об их стратотипах. Так, если бы утвердилось двучленное деление нижнего триаса в понимании Л.Д. Кипарисовой и Ю.Н. Попова (1964), то его подразделения в рассматриваемом случае следовало бы обозначить браминским (а не индским) и оленекским ярусами. При трехчленном делении нижнего отдела триаса ярусы назывались бы, согласно правилу приоритета, браминским, смитским и спатским и т.д.

Однако не все специалисты в области биостратиграфии придерживаются точки зрения Шиндевольфа, большинство из них склоняется все же к необходимости выделения стратотипов. Б.С. Соколов (1971) справедливо отмечает, что трудно переоценить значение такого дисциплинирующего понятия, как стратотип стратиграфического подразделения. Только на базе этого понятия возможны совершенствования основ региональной стратиграфии и согласованный плодотворный переход к поискам лучших эталонов. При таком подходе к данному вопросу название яруса всецело зависит от географического положения стратотипа.

Для того чтобы уменьшить возможные осложнения, на которые обратил внимание Шиндевольф (Schindewolf, 1970), очевидно, следует типизировать разрезы лишь ярусных подразделений международной шкалы. В качестве эталонов зон рекомендуется рассматривать целую серию разрезов стратотипической местности, а при необходимости и более удаленных районов (руководящие разрезы), что позволяет с накоплением новых фактов вносить в шкалу все необходимые коррективы. Зоны, намеченные непосредственно в стратотипах соответствующих ярусов, должны рассматриваться, очевидно, только как основа зональных подразделений международной шкалы.

ЗНАЧЕНИЕ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ДАННЫХ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ЯРУСНОГО РАСЧЛЕНЕНИЯ НИЖНЕГО ОТДЕЛА ТРИАСА

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В поздней перми и раннем триасе имела место более или менее выраженная климатическая зональность, нашедшая свое отражение, в частности, в палеозоогеографическом районировании морских бассейнов. Бассейн Тетис и многие моря Тихого океана (районы Южного Приморья и Малого Хингана, Японии и Запада США) располагались в рассматриваемое время в пределах зон тропического и субтропического климатов — Тетический палеозоогеографический пояс в понимании О.В. Юферева

(1973) и В.Н.Сакса (Сакс, Шульгина и др., 1972). Районы Верхоянья, Колымы, Арктической Сибири, Шпицбергена, Арктической Канады и по крайней мере части Гренландии и Британской Колумбии в раннем триасе располагались несомненно в пределах внутритропического района северного полушария (Бореальный пояс). Сведения о размещении внутритропического района южного полушария в перми и триасе крайне ограничены и требуют уточнения.

Наряду с климатическим контролем известны и другие факторы, влияющие на особенности расселения морской фауны; наиболее важным из них, что особенно касается цефалопод, является химический состав вод морских бассейнов.

Данные по палеозоогеографии, несомненно, должны использоваться при обосновании международной стратиграфической шкалы и, в частности, при выборе стратотипических разрезов. Ярусное и зональное расчленение нижнего триаса основывается, как известно, на изучении комплексов аммоноидей. При обосновании стратиграфической шкалы позднего палеозоя и раннего мезозоя необходимо учитывать, что в перми аммоноидеи не заселяли постоянно районы Бореального пояса (бореальные аммоноидеи джюльфинского возраста в отличие от тетических неизвестны) и что тетическая фауна аммоноидей раннего триаса в таксономическом отношении была более разнообразной, чем бореальная (представлена большим числом родов, семейств и надсемейств).

Ниже приводятся данные о числе различных таксонов аммоноидей, встречаемых в трех подразделениях нижнего триаса, интерпретируемых, как будет показано ниже, в ранге ярусов. Нижнее подразделение обозначено индским ярусом (Кипарисова, Попов, 1964), верхнее — русским (Захаров, 1973), среднее — аякским (вместо уссурийского, причина замены названия объяснена ниже).

Анализ материала по аммоноидеям раннего триаса показывает, что в начале раннего триаса число родов аммоноидей, обитавших в пределах Тетического пояса, более чем в 1,5 раза превышало соответствующее число родов бореальных аммоноидей; аналогичное соотношение для средней части раннего триаса составляет около 2,5, конца раннего триаса — 3,0.

Таким образом, имеющийся материал показывает, что тетическая фауна аммоноидей в раннем триасе была значительно представительней бореальной.

Учитывая особенности расселения раннетриасовой фауны, можно сделать первое важное замечание: стратотипы ярусов нижнего триаса следует стремиться выбирать в пределах Тетического пояса. В данном конкретном случае это удобно и в том отношении, что в пределах этого биохора уже намечен стратотип джюльфинского яруса и здесь же располагаются классические разрезы среднего и верхнего триаса Альп (Zarfe, 1969). В связи с этим выделение стратотипа одного из нижнетриасовых подразделений (индского яруса) на территории Индостана представляется большой удачей. По этой же причине выбор стратотипических разрезов на Северо-Востоке СССР (Кипарисова, Попов, 1956, 1964; Вавилов, Лозовский, 1970) и в Арктической Канаде (Tozer, 1965), по-видимому, нельзя признать удачным.

Вторым важным вопросом, касающимся биостратиграфии нижнего триаса, является определение числа подразделений ярусного ранга в составе нижнего отдела триаса. Как известно, по этому вопросу высказаны самые различные точки зрения. Л.Д. Кипарисова и Ю.Н. Попов (1956, 1964) обосновали схему двучленного строения нижнего отдела триаса, Вавилов, Лозовский (1970), Коцур (Kozur, 1972) и Захаров (1968, 1973; Zakharov, 1974) придерживаются взглядов о трехчленном его составе, Э.Т. Тозер (Tozer, 1967) выделяет в этом отделе четыре яруса, Б.Каммел, напротив, считает, что выделяемые в настоящее время подразделения в составе нижнего отдела триаса имеют ранг зон, а не ярусов и что этот отдел представлен единственным скифским ярусом.

Международной стратиграфической комиссии предстоит выбрать лучший из предложенных вариантов. В связи с этим необходимо отметить, что вариант трехчленного деления нижнего отдела триаса, судя по результатам совещания, состоявшегося в Новосибирске в 1972 г., находит все большую поддержку среди палеонтологов Советского Союза. Этому способствует работа, выполненная М.Н. Вавиловым и В.Р. Лозовским (1970), которые показали, что в развитии как морских, так и континентальных фаун раннего триаса отчетливо устанавливаются именно три этапа, отразившиеся в смене семейственного и родового составов некоторых групп.

**РАСЧЕТЫ СТЕПЕНИ РАЗЛИЧИЯ ТРЕХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ
НИЖНЕГО ТРИАСА И ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ИХ РЕЗУЛЬТАТОВ**

Метод Престона. Степень различия подразделений нижнего триаса на родовом уровне была подсчитана на основе формулы и таблицы Ф. Престона (Preston, 1962):

$$\left(\frac{N_1}{N_{1+2}}\right)^{1/z} + \left(\frac{N_2}{N_{1+2}}\right)^{1/z} = 1,$$

z — число, показывающее степень однородности или разнородности комплекса, составленного из сравниваемых единиц (используется многими исследователями в качестве одного из показателей различия). При $z \leq 0,27$ фауна сравниваемых стратиграфических подразделений в родовом отношении считается однородной, при $z > 0,27$ — неоднородной, при $z = 1$ имеет место максимальное различие между фаунами (в совокупности составляют крайне неоднородный комплекс).

N_1 — число родов амmonoидей, встречающихся в отложениях одного из сравниваемых стратиграфических подразделений (Престон производил расчеты на видовом уровне).

N_2 — число родов, встречающихся в отложениях другого стратиграфического подразделения.

N_{1+2} — фактическое число родов в двух сравниваемых подразделениях (при подсчете не следует дважды подсчитывать общие для сравниваемых подразделений роды). Подсчет показателя z облегчается использованием таблицы, приведенной в работе Престона (Preston, 1962). Предварительно подсчитываются отношения $\frac{N_1}{N_{1+2}}$ и $\frac{N_2}{N_{1+2}}$, затем

на пересечении соответствующих строки и столбца таблицы, найденным с помощью полученных цифр, находится искомое значение z .

Результаты сопоставления фаун амmonoидей трех подразделений нижнего триаса, полученные на основе применения метода Престона, изложены в табл. 1.

Метод Семкина. Степень различия подразделений нижнего триаса на уровне семейств с учетом численности (обилия) родов и на уровне надсемейств с учетом численности семейств подсчитана по формуле, недавно разработанной Б.И. Семкиным (1972а,б):

$$K_0(X_1, \dots, X_n) = \frac{n(T - S)}{(n - 1)T},$$

где $T = \sum_{i=1}^n m(X_i) = m(X_1) + m(X_2) + \dots + m(X_n)$, $S = m(X_1 U X_2 U \dots U X_n)$, n — число сравниваемых стратиграфических подразделений (в отличие от метода Престона метод Семкина позволяет сравнивать более двух подразделений одновременно). X_i — i -е подразделение, $m(X_i) = \sum_{j=1}^2 M_{X_i}(X_j)$;

$$m(X_1 U \dots U X_n) = \sum_{j=1}^2 \max(M_{X_1}, \dots, M_{X_n})$$

$$T = \sum_{i=1}^n m(X_i) = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^r M_{xi}(x_j)$$

$$S = m(X_1 U \dots U X_n) = \sum_{j=1}^r \max\{M_{X_1}^{(xj)} \dots M_{X_n}^{(xj)}\}$$

r — число биологических таксонов, $M_{xi}(X_j)$ — обилие биологического таксона j в i -м подразделении.

$$\text{При } n = 2 \text{ } K_o(X_1, X_2) = \frac{2(T - S)}{T} = \frac{2m(X_1 \ominus X_2)}{m(X_1) + m(X_2)}, \text{ где } m(X_1 \ominus X_2) = \sum_{i=1}^2$$

$$\min [Mx_1(X_i), Mx_2(X_i)], m(X_1) = \sum_{i=1}^r Mx_1(X_i), m(X_2) = \sum_{i=1}^r Mx_2(X_i).$$

Покажем способ применения формулы Семкина на примере подсчета степени различия нижнего и среднего подразделений (индского и аякского ярусов) нижнего триаса Тетического палеозоогеографического пояса (табл. 2).

Степень различия сравниваемых подразделений на надсемейственном уровне аммоноидей с учетом численности входящих в них состав семейств составляет 52%.

Результаты аналогичных сравнений других подразделений нижнего триаса сведены в табл. 3.

Расчеты позволяют сделать два вывода, согласующиеся с вышеизложенными соображениями:

1) Три рассматриваемые подразделения отчетливо различаются по таксономическим группам аммоноидей высокого ранга как в пределах Тетического, так и Бореального поясов и поэтому вполне могут рассматриваться в ранге ярусов (Вавилов, Лозовский, 1970; Захаров, 1973; Kozur, 1972), менее вероятно подъярусов (но не зон), т.е. вариант с трехчленным ярусным делением нижнего отдела представляется наиболее приемлемым.

2) Данные подразделения (ярусы), судя по ряду показателей (табл. 2, 4, 5), характеризуются наиболее представительным составом ископаемой фауны в пределах Тетического пояса. Это аргументирует вывод о том, что стратотипы рассматриваемых ярусов желательно иметь именно в пределах этого биоихора.

Выделение индского яруса, стратотип которого намечен Кипарисовой и Поповым в Индостане, как отмечалось выше, нужно признать поэтому удачным.

Стратотипы двух других ярусов нижнего триаса, слагающих среднюю и верхнюю части нижнего триаса, предлагается выделять, в отличие от представлений Тозера (Tozer, 1971a), Вавилова и Лозовского (1970), также в пределах Тетического палеозоогеографического пояса (Захаров, 1973). Это диктуется соображениями палеозоогеографического характера. Разрезы рассматриваемой части нижнего триаса Альп и Закавказья в качестве стратотипов, как известно, совершенно не годятся, разрезы же Индостана и прилегающих к нему территорий (Афганистан, Южный Китай) для этой же цели, по-видимому, менее подходят, чем опорные разрезы Южного Приморья, которые хорошо обнажены и содержат в рассматриваемой части нижнего триаса ос-

Таблица 1

Сопоставление фаун аммоноидей соседних ярусов перми и триаса по числу родов (расчет выполнен по методу Ф. Престона, Preston, 1962)

Тетический пояс							Бореальный пояс						
Анизийский	Русский	Аякский	Индский	Джультинский	Гваделупский	Ярус	Анизийский	Русский	Аякский	Индский	Джультинский	Гваделупский	Ярус
84	0,91	0,97	1,00	1,00	—	Анизийский	36	0,99	1,00	1,00	1,00	—	Анизийский
	76	0,82	0,94	1,00	—	Русский		29	0,84	0,97	1,00	—	Русский
		67	0,79	0,99	—	Аякский			26	0,84	1,00	—	Аякский
			23	0,94	—	Индский				14	1,00	—	Индский
				31	—	Джультинский					0	—	Джультинский
					52	Гваделупский						6	Гваделупский

Примечание. Первая цифра в каждой строке обозначает число родов, прочие цифры — показатели различия (z).

Таблица 2

Состав надсемейств тетических аммоноидей в индском и аякском веках раннего триаса

Надсемейства	Число семейств		Подсчет $X_1 \cap X_2$
	Индский век	Аякский век	
Medlicottiaceae	1	1	$\min(1,1) = 1$
Sagecerataceae	1	5	$\min(1,5) = 1$
Xenodiscaceae	1	1	$\min(1,1) = 1$
Otocerataceae	1	0	$\min(1,0) = 0$
Proptychitaceae	2	3	$\min(2,3) = 2$
Nannitaceae	1	2	$\min(1,2) = 1$
Meekocerataceae	2	5	$\min(2,5) = 2$
Columbitaceae	0	1	$\min(0,1) = 0$
Dinaritaceae	0	4	$\min(0,4) = 0$
Ussuritaceae	0	2	$\min(0,2) = 0$
Noritaceae	0	1	$\min(0,1) = 0$
Подсчет $m(X_1)$, $m(X_2)$ и $m(X_1 \cap X_2)$	$m(X_1) = 1 + 1 + 1 + 1 + 2 + 2 = 9$	$m(X_2) = 1 + 5 + 1 + 3 + 2 + 5 + 4 + 2 + 1 = 25$	$m(X_1 X_2) = 1 + 1 + 1 + 2 + 1 + 2 = 8$

$$1 - K^0 = \left(1 - \frac{2m(X_1 \cap X_2)}{m(X_1) + m(X_2)}\right) = \left(1 - \frac{2 \cdot 8}{9 + 25}\right) \cdot 100\% = 52\%$$

гатки цефалопод, двустворчатых моллюсков, гастропод, брахиопод хорошей сохранности, а также остракод, рыб и хищных амфибий, позволяющих представить в самых общих чертах основные элементы морских биоценозов раннетриасового периода.

Стратотипы новых ярусов предлагается выделить, если не будут найдены более удачные разрезы в каком-либо другом районе Тетического пояса, на о-ве Русском в Южном Приморье (Захаров, 1973).

В качестве стратотипа яруса, располагающегося непосредственно выше индского яруса, намечен разрез в северо-восточной части о-ва Русского между бухтами Аякс

Таблица 3

Степень различия подразделений (ярусов) нижнего триаса (расчет выполнен по методу Б.И. Семкина, 1972а,б)

1. На надсемейственном уровне с учетом численности семейств

Тетический пояс			
Русский	Аякский	Индский	Ярус
12	30%	68%	Русский
	10	52%	Аякский
		7	Индский

Бореальный пояс			
Русский	Аякский	Индский	Ярус
8	33%	54%	Русский
	8	30%	Аякский
		7	Индский

2. На семейственном уровне с учетом численности родов

Тетический пояс			
Русский	Аякский	Индский	Ярус
29	57%	86%	Русский
	25	67%	Аякский
		10	Индский

Бореальный пояс			
Русский	Аякский	Индский	Ярус
13	57%	86%	Русский
	14	66%	Аякский
		9	Индский

Примечание. Первая цифра в каждой строке обозначает число (1) семейств или (2) родов. Степень различия выражена в %.

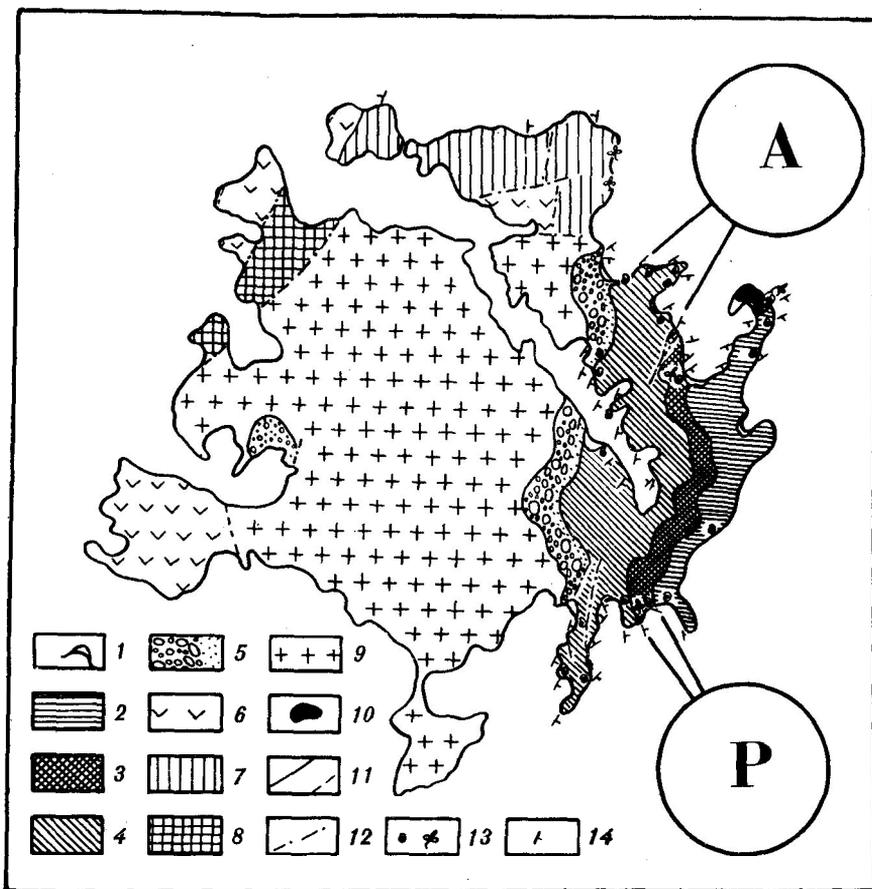


Рис. 1. Схема расположения стратотипов аякского (А) и русского (Р) ярусов нижнего триаса (использованы материалы Б.И. Васильева и И.В. Бурия)

1 — современные галениковые отложения; 2 — анизийские отложения среднего триаса; 3 — отложения русского яруса (нижний триас); 4 — отложения аякского яруса; 5 — индские отложения нижнего триаса; 6 — туфогенные отложения владивостокской свиты (верхняя пермь); 7 — отложения послепермской свиты (верхи нижнего — низы верхнего отделов перми); 8 — сланцы предположительно силурийско-девонского возраста; 9 — позднепермские гранитоиды, подстилающие базальтовые слои триаса; 10 — гранит-порфиры, прорывающие триасовые отложения; 11 — геологические границы (достоверно прослеженные и условные); 12 — места расположения предполагаемых разрывных нарушений; 13 — места находок скоплений аммоноидей, растительных остатков (обозначены соответствующими знаками); 14 — элементы залегания слоев (углы падения триасовых отложений обычно пологие). Расстояние между стратотипами (обозначены большими кружками) около 7,5 км

и Парис (рис. 1). Для этого подразделения мною первоначально было предложено название уссурийский ярус, но, как недавно выяснилось, это название преокупировано М.К. Елиашевичем. В работе В.А. Обручева (Obrutschew, 1926) на страницах 482 и 483 приведена таблица, составленная Елиашевичем. Елиашевич предложил называть отложения всего нижнего триаса, богатые органическими остатками, и среднего триаса (органические остатки во многих его выходах в то время не были известны) Южно-Уссурийского края уссурийской серией. Позднее в своем малоизвестном письменном сообщении (Обручев, 1927) он стал называть это подразделение уссурийским отделом. Предложенное Елиашевичем название не укоренилось, тем не менее оно охраняется правилом приоритета. В связи с этим для среднего подразделения нижнего триаса я предлагаю новое название — аякский ярус (от названия бухты Аякс).

Для яруса, венчающего разрез нижнего триаса, было предложено название русский, которое происходит от названия о-ва Русский (Захаров, 1973). В качестве стра-

тотипа этого яруса предлагается разрез в районе бухты Чернышева на о-ве Русском (см. рис. 1).

это яруса предлагается разрез в районе бухты Чернышева на о-ве Русском (см. рис. 1)

Граница между аякским и русским ярусами отчетливо фиксируется в непрерывном скальном обрыве мыса Шмидта по смене известково-песчаных отложений известково-песчано-глинистыми образованиями и появлению доминантов из семейств *Columbitidae* и *Hellenitidae*.

Как представляется в предварительном виде, число зон в каждом из ярусов нижнего триаса не превышает двух: *Otoceras woodwardi* (или *Ophiceras connectens*) и *Gyronites frequens* в индском ярусе, *Hedenstroemia bosphorensis* и *Anasibirites nevolini* в аякском ярусе, *Neocolumbites insignis* (или *Keyserlingites miroschnikovi*) и *Subcolumbites multiformis* в русском ярусе (слой с *Prionologus rotundatus*, *Xenodiscoides fallax* и *Koninckites volutus* Соляного кряжа, соответствующие слоям с *Vavilovites markhami* Гималаев, предлагается называть зоной *Gykonites frequens*).

СТРАТОТИПИЧЕСКИЕ И РУКОВОДЯЩИЕ РАЗРЕЗЫ АЯКСКОГО И РУССКОГО ЯРУСОВ

СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ о-ва РУССКОГО В РАЙОНЕ БУХТЫ АЯК

В качестве стратотипа аякского яруса, как отмечалось выше, намечен разрез в северо-восточной части о-ва Русского между бухтой Аякс (0,9 км юго-восточнее мыса Маргаритова) и западной окраиной бухты Парис (1 км юго-западнее мыса Балка).

Нижние слои рассматриваемых отложений (около 50 м), доминантами которых являются *Meekoceras* и *Arctoceras*, принадлежат зоне *Hedenstroemia bosphorensis* (Захаров, 1968). Эти слои представлены песчаниками с многочисленными линзами цефалоподовых ракушечников. Вышележащую зону *Anasibirites nevolini* в данном разрезе характеризуют *Hemiprionites*, *Preflorianites* (?), *Xenoceltites*, *Hemilecanites*, *Amphistephanites* и *Anaxenaspis* (*Anasibirites nevolini* найден И.В. Бурием и Н.К. Жарниковой в юго-восточной части о-ва Русского). Отложения данной зоны (около 100 м) представлены песчаниками с многочисленными линзами ракушечников, сложенных преимущественно двустворками, реже брахиоподами. Особенностью литологического состава данной части разреза является присутствие слоев светлых органогенных известняков. Граница между зонами аякского яруса рассматриваемого разреза условно проведена юго-западнее оконечности мыса Балка по смене доминантов аммоноидей (*Preflorianites* (?)) вместо *Meekoceras*). Ниже приведено описание разреза аякского яруса.

На песчаниках с маломощными линзами и мелкими конкрециями известковистого состава, содержащими *Xenodiscus* (?), *Gyronites*, а также формы, принадлежащие *Propytchites* или *Arctoceras* (слои переходного типа между индским и аякским ярусами; в районе соседней бухты Новик в индских отложениях известны *Gyronites subdharmaus*), снизу вверх залегают:

Мощность, м

1. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с линзовидными прослоями ракушечников, в которых преобладают остатки семипелагических форм – аммоноидей и прямых наутилоидей, представленных многочисленными *Arctoceras septentrionale*, *Meekoceras subcristatum*, а также *Trematoceras subcampanile*, *Pseudosageceras* sp. и *Nannites* sp. Остатки бентоса принадлежат двустворкам предположительно порхающего типа – *Entolium microtis*, *Leptochondria minima*. 1,7
2. Песчаники мелкозернистые, с маломощными (до 5 см) линзами песчаных известняков и мелкими известковистыми конкрециями. Известняки содержат остатки мелких двустворок, реже аммоноидей плохой сохранности. 6,3
3. Линзовидный прослой песчаных известняков-ракушечников, содержащих *Pseudosageceras* sp. indet., *Epihedestroemia ajaxensis*, *Hedenstroemia bosphorensis*, *Ussuria iwanowi*, *Prosphingites* aff. *ovalis*, *Dieneroceras chaoi*, *Anaxenaspis orientalis*. Остатки бентоса, играющие подчиненную роль, представлены *Eumorphotis multiformis*, *Entolium microtis*, *Leptochondria minima* и *Lingula* sp. 0,25
4. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с конкрециями, содержащими остатки двустворок, аммоноидей редки. 4,5

16 Задернованный интервал в распадке (10 м по мощности).

5. Песчаники мелкозернистые, с прослоями существенно известковистых песчаников, содержащих остатки двустворчатых моллюсков, реже аммоноидей — *Arctoceras* sp. indet. 6,5
6. Прослой известняков-ракушечников с аммоноидеями (*Meekoceras*), прямыми наутилоидеями, двустворками и лингулами 0,25
7. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые 1,2
8. Линза серых известняков (цефалоподовые ракушечники), содержащих *Arctoceras labogense*, *Nannites*? sp. *Meekoceras subcrisatum* (доминант), *M. boreale*, *Praflorianites* sp. 1 (единичные экземпляры), *Anaxenaspis orientalis*. Остатки бентоса представлены двустворками *Entolium microtis*, *Leptochondria minima*, гастроподами и лингулами 0,25
9. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые 1,5
10. Линзовидный прослой серых цефалоподовых ракушечников (доминирует *Meekoceras subcrisatum*) до 0,30
11. Песчаники мелкозернистые, с маломощными линзами органогенных известняков 1,5
12. Линзовидный прослой песчанистых известняков-ракушечников. Резко доминируют остатки семипелагических форм — *Meekoceras subcrisatum* (доминант) и *Owenites koeneni* до 0,15
13. Песчаники мелкозернистые, известковистые, серые 0,25
14. Линзовидный прослой органогенных известняков с *Pseudosageceras longilobatum*, *Hedenstroemia bosphorensis*, *Arctoceras* sp., *Prospiringites hexagonalis*, *Meekoceras subcrisatum* (доминант), *Preflorianites*? sp. (единичные экземпляры). Здесь же обнаружена раковина, принадлежащая, по-видимому, новому виду *Flemingites* или *Arctoceras*. Первоначально она была определена как *Flemingites flemingianus* (Захаров, 1968). Бентос представлен остатками сравнительно крупных пектинид 0,20
15. Песчаники мелкозернистые, известковистые, серые 0,20
16. Линзовидный прослой песчанистых известняков с крупными *Arotoceras septentrionale* и *Meekoceras subcrisatum* до 15
17. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые 2,4
18. Линзовидный прослой серых песчанистых известняков с *Trematoceras* sp. indet., *Pseudosageceras* sp., *Arctoceras septentrionale* (доминант), *Prospiringites hexagonalis*, *Meekoceras subcrisatum*. Бентос представлен *Entolium microtis*, *Leptochondria minima*, *Neoschizodus laevigatus*, *Anodontophora fassaeensis*, гастроподами и брахиоподами — *Lingula* sp. indet. до 0,50
19. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые 0,70
20. Линзовидный прослой песчанистых известняков с *Arctoceras septentrionale*, *Meekoceras subcrisatum*, а также *Entolium microtis* 0,07
21. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые 1
22. Песчаники мелкозернистые, существенно известковистые, серые, с маломощными (до 1 — 2,5 см) линзочками известняков, содержащими *Meekoceras subcrisatum* 0,13
23. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые 1,3
24. Линзовидный прослой серых известковистых песчаников и песчанистых известняков, в которых преобладают остатки бентосных форм предположительно порхающего этологического типа — *Leptochondria minima*. Лингулы и остракоды редки. Встречен 1 экз. *Bairdia* sp. (определение М.Н. Грамма). Семипелагические формы представлены аммоноидеями и прямыми наутилоидеями — *Trematoceras* sp. indet., *Arctoceras labogense*, *Meekoceras subcrisatum*, *Preflorianites* sp. 1, образующими гнездовые скопления до 0,40
25. Песчаники мелкозернистые, трещиноватые 5
26. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с многочисленными сближенными линзами известняков-ракушечников, сложными остатками *Trematoceras* sp. indet. (наутилоидеи), *Arctoceras labogense*, *Nannites* sp. indet., *Owenites* sp. indet., *Meekoceras subcrisatum* (доминируют среди аммоноидей), *Anaxenaspis orientalis*. Бентосные формы — *Entolium microtis*, *Lingula* sp. — менее многочисленны 0,6
27. Песчаники мелкозернистые, трещиноватые 6
28. Известковистые песчаники с маломощными линзами известняков, содержащих остатки пектинид, реже лингул. Раковины *Arctoceras* и *Meekoceras* редки 4

Описанный выше слой слагает оконечность мыса Балка. Не исключено, что исследованный Кипарисовой (1961) *Gyronites* aff. *planissimus* Spath происходит не с оконечности мыса. Один из экземпляров этого вида, как отмечалось выше, встречен на восточной окраине бухты Аякс (переходные слои между индским и аякским ярусами).

29. Песчаники мелкозернистые, известковистые, серые, с редкими гнездовыми скоплениями аммоноидей — *Arctoceras septentrionale*, *Nannites* sp. indet., *Preflorianites* (?) sp. 1 (доминант). В осях песчаников, по-видимому, этого слоя встречены *Hemiprionites* sp. indet., а также жилая камера крупной раковины неизвестного цератита, боковые стороны которого несут извилистые, густо расположенные ребра, как у *Gurleyites*. Остатки бентоса слагают многочисленные линзы. Бентос представлен тремя этологическими типами: предположительно порхающим — мелкие пектиниды, — свободнолежащим — *Neoschizodus laevigatus* — и зарывающимся — *Lingula borealis*. 0,15

Данный слой условно принимается за основание зоны *Anasibirites nevolini*, детально исследованной в глинисто-алевритовых фациях бассейна р. Артемовки (руководящий разрез зоны приведен ниже в этом же разделе).

- | | |
|---|-------|
| 30. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые. | 4 |
| 31. Линзовидный прослой мелкозернистых известковистых песчаников с гнездовыми скоплениями <i>Preflorianites?</i> sp. 1, двустворок и единичными лингулами. | 0,2 |
| 32. Песчаники мелкозернистые. | 3 |
| 33. Песчаники мелкозернистые, существенно известковистые, серые. Доминируют остатки бентоса — <i>Neoschizodus laevigatus</i> , <i>Lingula borealis</i> (Кипарисова, 1938). Семипелагические формы представлены небольшим числом мелких <i>Preflorianites?</i> sp. 1 (доминируют среди аммоноидей), а также <i>Arctoceras septentrionale</i> и <i>Ambites cf. discus</i> . | 0,35 |
| 34. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые | 3 |
| 35. Песчаники мелкозернистые, известковистые, серые. | 1,2 |
| 36. Известняки серые, с небольшой примесью песчаного материала и включениями остроугольных обломков глинистых сланцев. Содержат остатки многочисленных двустворок (<i>Neoschizodus</i>) и редких <i>Preflorianites?</i> sp. 1 | 3,5 |
| 37. Песчаники мелкозернистые | 0,5 |
| Задернованный интервал (5–6 м по мощности). | |
| 38. Песчаники мелкозернистые, серые, с прослоями (1–10 см) черных глинистых сланцев. | 5 |
| Задернованный интервал (первые метры по мощности). | |
| 39. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые. | 4 |
| Задернованный интервал (5–6 м по мощности). | |
| 40. Песчаники мелкозернистые, серые, с включениями обломков глинистых сланцев. | 2 |
| 41. Известняки серые, с многочисленными включениями битых раковин двустворчатых моллюсков (<i>Neoschizodus?</i>) | 0,6 |
| В осыпях известняков встречаются остатки эволютных раковин аммоноидей плохой сохранности. | |
| 42. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с прослоями (0,15–0,5 м) существенно известковистых песчаников и известняков, содержащими остатки многочисленных двустворок. В осыпях этих отложений вместе с многочисленными двустворками встречаются отдельные хорошо сохранившиеся раковины <i>Anaxenaspis</i> sp. В прослоях известняков содержатся спирифериды и атириды. | 5 |
| Задернованный интервал (по-видимому, первые метры по мощности) с крупными глыбами белых кристаллических известняков, содержащих многочисленных двустворок. | |
| 43. Известняки белые, кристаллические, с многочисленными битыми раковинами двустворчатых моллюсков | 1,6 |
| 44. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с прослоями (10–20 см) серых известняков. Содержат остатки бентоса свободнолежащего — <i>Neoschizodus laevogatus</i> и якорного типов — <i>Spiriferina aff. mansfieldi</i> (Виттенбург, 1910; Кипарисова, 1938; Дагис, 1965; Захаров, 1968). Семипелагические формы представлены редкими раковинами аммоноидей — <i>Amphistephanites parisensis</i> | 15–20 |
| 45. Песчаники мелкозернистые, с маломощными прослоями тонкозернистых песчаников и серых известняков-ракушечников, редко алевролитов (бухта Парис и мыс Житкова). Ракушечники слагаются преимущественно остатками бентоса свободно прикрепленного, предположительно порхающего и ползающего типов — <i>Claraia cf. aurita</i> , <i>Gervillia exporrecta</i> , <i>Leptochondria minima</i> , <i>Gastropoda</i> , <i>Spiriferina</i> . Семипелагические формы представлены аммоноидеями — <i>Xenoceltites</i> sp., <i>Hemilicanites aff. discus</i> , а также спирально свернутыми и прямыми наутилоидеями — <i>Grypoceras ussuriense</i> , <i>Trematoceras</i> sp. indet. | 40 |

Общая мощность отложений аякского яруса в разрезе составляет около 150 м.

Выше в районе бухты Парис и мыса Житкова располагаются отложения русского яруса (непосредственный контакт задернован).

ЛЕВОБЕРЕЖЬЕ р. АРТЕМОВКИ

В качестве руководящего разреза зоны *Anasibirites nevolini* аякского яруса намечен разрез, составленный на левобережье р. Артемовки (Шкотовский район) между поселками Харитоновка и Новохатуничи (Бурый, Жарникова, 1972; Бурый, Захаров, Жарникова, Неволин, 1972) (рис. 2).

Часть отложений зоны *Hedenstroemia bosphorensis*, непосредственно подстилающая анасибиритовые слои, образует в рассматриваемом разрезе следующую последовательность (снизу вверх):

Мощность, м

1. Алевролиты и аргиллиты темно-серые, с прослоями (до 20 см) серых мелкозернистых песчаников и более редкими линзовидными прослоями (до 25 см) цефалоподовых ракушечников, содержащих *Hedenstroemia cf. bosphorensis*, *Arctoceras septentrionale*, *Prosphingites ovalis*, *Nannites*

simplex, *Owenites koeneni*, *Meekoceras subcristatum*, *Hemiprionites dunajensis*, *Anaxenaspis spathi* и *Eophyllites askoldiensis*. Среди цефалопод доминируют *Prosphingites* и *Arctoceras*. Бентосные формы представлены мелкими двустворками. Вскрытая мощность 3,5

2. Алевролиты и аргиллиты темно-серые, с мелкими известковистыми конкрециями и линзами ракушечников, представленных остатками преимущественно бентосных форм – двустворок, реже аммоноидей *Arctoceras septentrionale*, *Prosphingites ovalis*, *Meekoceras subcristatum*, *Dieneroceras chaoi* (доминируют *Prosphingites* и *Arctoceras*). Бентос представлен двустворками биссусного типа – *Posidonia ussurica*. Породы на отдельных участках сильно дислоцированы (с крутопадающим и опрокинутым залеганием, широко развитой сланцеватостью, ориентированной поперек слоистости) 35–40
3. Алевролиты и аргиллиты темно-серые, с желваковидными линзами известковистых песчаников. В алевролитах встречена раковина гигантского (348 мм в диаметре) *Arctoceras septentrionale*, а также фрагменты более мелких экземпляров того же вида. Породы существенно дислоцированы 10–15

Общая мощность прослеженных пород, непосредственно подстилающих отложения зоны *Anasibirites nevolini*, составляет около 55 м.

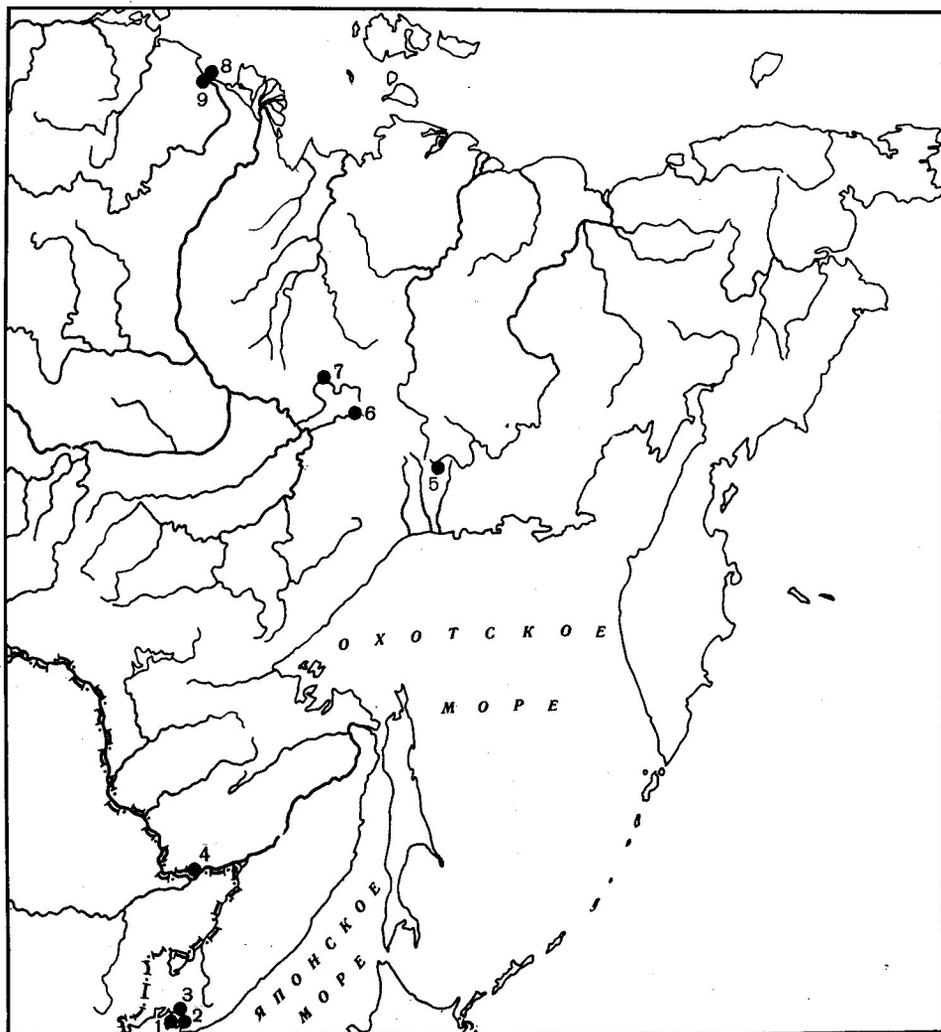


Рис. 2. Схема расположения исследованных опорных разрезов нижнего триаса Востока СССР

Цифры на схеме: 1 – Южное Приморье, о-в Русский; 2 – Южное Приморье, западное и восточное побережья Уссурийского залива; 3 – Южное Приморье, левобережье р. Артемовки (между поселками Харитоновка и Новохатуничи); 4 – отроги Малого Хингана (хр. Большие Чурки); 5 – верховья Колымы (р. Кеньеличи); 6 – Верхоянье, р. Сеторым (бассейн р. Восточной Хандыги); 7 – Верхоянье, р. Бургаганджа (бассейн р. Томпо); 8 – Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива; 9 – Арктическая Сибирь, правобережье г. Оленек (ручей Менгилях)

Т а б л и ц а 4

Состав палеонтологических остатков, ассоциирующихся с *Anasibirites* в слое песчаников мощностью 0,15 м (левобережье р. Артемовки)

Беспозвоночные [в прямых скобках указаны синонимы]	Состав в % (выборка из 1000 экз.)	Иллюстративный материал (табл., фиг.)
Двустворчатые моллюски – <i>Pteria ussurica</i> , <i>Eumorphotis multiformis</i> (преобладают), <i>Myalina</i> sp., <i>Anomiidae?</i> , а также очень мелкие <i>Myophoria?</i> sp.	4	–
Гастроподы	0,5	–
Аммоноидеи		
<i>Hedenstroemia</i> (?) sp. indet.	0,1	–
<i>Paranedenstroemia nevolini</i> [= <i>Pseudowenites nevolini</i>]	0,9	–
<i>Arctoceras?</i> sp. indet.	0,1	–
<i>Paranannites minor</i>	0,9	–
<i>Owenites koeneni</i>	0,2	–
<i>Arctopriornites maritimus</i> [= <i>Kashmirites maritimus</i>]	10,8	–
<i>Arctopriornites ovalis</i> [= <i>Hemipriornites ovalis</i>]	15,5	XI, 5
<i>Hemipriornites contortus</i>	2	–
<i>Wasatchites vlasovi</i>	2,9	XI, 6
<i>Gurleyites maichensis</i>	0,7	–
<i>Gurleyites</i> sp.	1,2	XI, 7
<i>Preflorianites?</i> sp. 2	0,2	–
<i>Anasibirites nevolini</i> [= <i>A. popowi</i> , <i>A. ovsiannikovi</i>]	55,3	XI, 9–13
<i>Anasibirites</i> sp.	0,1	XI, 14
<i>Burijites skorochodi</i> [= <i>Palaephyllites skorochodi</i>]	4,4	XVIII, 2–6
<i>Subalbanites mirabilis</i>	0,3	XVIII, 11–12
Брахиоподы – <i>Athiridae</i>	0,1	–
Остракоды	0,1	–

Примечание. Недавно полученные Г.И. Бурий (1975) данные по конодонтам, присутствующим в этом же слое, в подсчетах не учтены.

Ниже приведено описание анасибиритовых слоев, перекрывающих отложения зоны *Hedenstroemia bosphorensis* (снизу вверх):

Мощность, м

1. Алевролиты и аргиллиты темно-серые, с линзами (10 см) цефалоподовых ракушечников (обнаружены две линзы). В ракушечниках доминируют остатки *Anasibirites nevolini*. Прочие остатки аммоноидей представлены *Arctopriornites*, *Hemipriornites*, *Wasatchites*, *Gurleyites*, *Burijites* и некоторыми другими формами 0,4
2. Алевролиты и аргиллиты темно-серые 5
3. Песчаники серые, с неравномерно отсортированным материалом, содержащие скопления аммоноидей, а также остатки двустворчатых моллюсков, гастропод, брахиопод, остракод и конодонтов (табл. 4) 0,15
4. Аргиллиты черные с маломощной зоной дробления и пластовыми дайками (0,3–0,7 м) порфиритов 7–10
5. Выше по разрезу, судя по расчисткам, располагающимся вдоль задернованного склона с интервалом в 10 м, залегает пачка тонкослоистых алевролитов с редкими прослоями тонкозернистых песчаников, смятая в пределах исследованного участка в виде широкой синклинальной складки. Вблизи предполагаемого ядра складки обнаружено 6 экземпляров *Anasibirites?* sp. (табл. XI, фиг. 15–16). 40–60

Таким образом, мощность фаунистически охарактеризованных отложений зоны *Anasibirites nevolini* бассейна р. Артемовки, четко отличающихся по составу аммоноидей от отложений зоны *Hedenstroemia bosphorensis*, составляет не менее 50–70 м.

Отложения зоны *Anasibirites nevolini* (низы) известны и в более удаленной от Харитоновки части разреза, в пределах ядра другой синклинальной складки, но эта часть разреза недостаточно изучена из-за плохой обнаженности. Сходным по типу фауний с приведенным выше разрезом является разрез восточного побережья Уссурийского залива (Захаров, 1968). Слои с *Preflorianites* и *Hemipriornites* в этом районе близки к переходным между отложениями двух зон, выделяемых в составе аякского яруса.

**ЮГО-ВОСТОЧНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ О-ВА РУССКОГО
В РАЙОНЕ БУХТЫ ЧЕРНЫШЕВА**

В качестве стратотипа русского яруса предлагается разрез, расположенный на юго-восточном побережье о-ва Русского в районе бухты Чернышева (см. рис. 1). Глинисто-алевритовые слои русского яруса непосредственно залегают на мелкозернистых песчаниках с *Xenoceltites spitsbergensis* и *Tirolites* sp., условно принимаемых за верхи аякского яруса (контакт отчетливо виден в обнажении мыса Шмидта; эти слои в свою очередь подстилаются отложениями, содержащими типичных для аякского яруса аммоноидей — *Owenites*).

Ниже приведено описание этого разреза (снизу вверх):

Мощность, м

1. Алевролиты и аргиллиты черные, реже тонкозернистые песчаники с прослоями существенно известковистых песчаников и редкими конкрециями известковистого состава. 16–18
2. Песчаники тонкозернистые и алевролиты темно-серые, переслаивающиеся с довольно мощными (0,3–0,5 м) прослоями мелкозернистых песчаников и песчаных известняков, особенно часто встречающимися в верхней части пачки. Последние содержат остатки бентоса — мелких двустворчатых моллюсков, гастропод и брахиопод, напоминающих спириферид, а также семипеллагических форм — *Pseudosageceras* sp., *Khvalynites unicus* и *Hellenites tchernyschewiensis* 12
3. Алевролиты и аргиллиты черные, с многочисленными известково-мергелистыми конкрециями, содержащими *Pseudosageceras* sp., *Khvalynites unicus* (доминанты) и *Columbites ussuriensis* (= *C. densistriatus*)
4. Алевролиты и аргиллиты, содержащие конкреции с *Neocolumbites insignis* и *Columbites ussuriensis* 1
5. Алевролиты и аргиллиты черные, с конкрециями, содержащими остатки бентоса — *Gervillia?* sp. 9
6. Алевролиты и аргиллиты черные, с многочисленными конкрециями, содержащими скопления *Proptychitoides* sp., *Khvalynites unicus*, *Neocolumbites insignis* (доминант), *Columbites?* sp. indet., *Leiophyllites praematurus* и растительный детрит 1
7. Линзовидный прослой песчаников известковистых, серых, содержащих *Neocolumbites grammii* 0,2
8. Алевролиты и аргиллиты черные, с маломощными прослоями тонко- и мелкозернистых известковистых песчаников, конкрециями и линзами известняков, содержащими скопления *Neocolumbites insignis*, *Columbites* sp., единичные *Khvalynites unicus*, мелкие двустворки *Gervillia exporrecta*, гастроподы, остатки стеблей растений 5
9. Алевролиты и тонкозернистые песчаники темно-серые, с текстурой взмучивания. Содержат прослой мелкозернистых песчаников и конкреции с аммоноидеями и наутилоидеями — *Gyroceras ussuriense*, *Khvalynites unicus*, *Columbites ussuriensis*. Одной из особенностей этих слоев является присутствие в них крупных (3 x 4 см) позвонков каких-то животных и остатков спорангия *Pleuromeia obrutschewii* Elias (определение В.А. Красиловой), в стратификации совместно. Позвонки, возможно, принадлежат лабиринтодонтам *Aphaneramma* (= *Lonchorynchus*) или *Gonioglyptus*, на присутствие которых в колумбитовых слоях о-ва Русского указывает М.А. Шишкин (1964). Слои с *Pleuromeia* и позвонками животных прослеживаются в обрыве бухты Чернышева в пределах одного и того же горизонта 4
10. Алевролиты и тонкозернистые песчаники с прослоями мелкозернистых известковистых песчаников, линзами известняков с *Columbites ussuriensis* и редкими конкрециями 2,5
11. Алевролиты и аргиллиты черные, с прослоями мелкозернистых известковистых песчаников, содержащими линзы известняков-ракушечников. Ракушечники сложены остатками бентосных — двустворок и семипеллагических форм — *Pleuromytilus russkiensis* (наутилоидеи), *Khvalynites unicus*, *Neocolumbites grammii*, *Columbites ussuriensis* и *C. cf. parisiensis*. В осыпях алевролитов, по-видимому, этого слоя обнаружен спорангий *Pleuromeia obrutschewii* (определение Красиловой) 1,5

В низах русского яруса Бурню и Жарниковой удалось дополнительно обнаружить *Trematoceras* sp., *Xenoceltites spitsbergensis* (первые представители этого вида известны из верхов зоны *Hedenstroemia bosphorensis*), *Hemilecanites* sp. (= "*Lytophicerus*") и *Leiophyllites* sp. Формы, определенные как *Dieneroceras dieneri*, соответствуют, по-видимому, *Neocolumbites insignis*.

Остатки бентоса, судя по данным Жарниковой, представлены в рассматриваемых слоях следующими этологическими типами двустворок: 1) зарывающимся — *Nucula goldfussi*, *Leda scorochodi*, 2) свободноприкрепляющимся — *Pteria ussurica*, *Gervillia exporrecta*, *Posidonia ussurica*, 3) свободнолежащим — *Neoschizodus laevigatus*.

12. Песчаники мелкозернистые, известковистые, серые, с линзами серых известняков, содержащими большие скопления *Columbites ussuriensis*. Прочие семипелагические формы представлены наутилоидеями *Pleuromutilus russkiensis* и аммоноидеями *Khvalynites unicum*, *Neocolumbites grammii* и *Keyserlingites miroshnikovi*. Остатки бентоса слагают *Gervillia exprorecta* и *Neoschizodus laevigatus*. 1,5
13. Алевролиты и аргиллиты черные, с прослоями мелкозернистых известковистых песчаников и известняков, характеризующимися наличием гнездовых скоплений аммоноидей и наутилоидей — *Pleuromutilus* sp., *Khvalynites unicus*, *Hellenites* sp., *Neocolumbites grammii*, *Procolumbites subquadratus*, *Keyserlingites* sp. Остатки бентоса представлены многочисленными двустворками (*Leda*, *Pteria*, *Gervillia*) и единичными гастроподами 1,5
14. Алевролиты и аргиллиты с конкрециями, редкими прослоями известковистых песчаников и линзами известняков, содержащими преимущественно остатки семипелагических форм — *Pleuromutilus russkiensis* (наутилоидеи), *Khvalynites*, *Hellenites*, *Columbites*, *Procolumbites* и *Keyserlingites* (аммоноидеи). Из представителей бентоса определены *Palaeoneilo prinadai*, *Pteria ussurica*, *Gervillia exprorecta*, *Entolium* sp., *Anodontophora fassaensis*, Scaphopoda. В слоях содержатся также спорангии *Pleuromeia obrutschewii* (= *P. cf. stenbergii*) и растительный детрит 2,5
15. Алевролиты и аргиллиты с прослоями известковистых песчаников, мергелистых известняков и многочисленными конкрециями с аммоноидеями и наутилоидеями — *Pleuromutilus* sp., *Pseudosageceras* sp., *Khvalynites unicus* и *Keyserlingites meridianus* 3,0

В слоях, содержащих *Keyserlingites*, Бурий и Жарникова дополнительно обнаружили *Trematoceras* aff. *elegance*, *Hemilecanites discoides*, *Hemilecanites* sp. indet. (= "*Lytophiceras*"?), *Burijites skorochodi*. Этими же исследователями обнаружены различные двустворки, принадлежащие к следующим эволютическим типам: 1) зарывающийся — *Nucula goldfussi*, *N. oviformis*, *Leda* aff. *boeckii*, 2) свободнолежащий и предположительно порхающий — *Palaeoneilo elliptica*, *P. prinadai*, *Neoschizodus laevigatus*, *Entolium* aff. *morrissi*, *Lepetochondria bittneri*, 3) свободноприкрепляющийся — *Pteria ussurica*, *Gervillia exprorecta*.

Описанные выше отложения, отличающиеся развитием *Neocolumbites*, *Keyserlingites* и доминированием *Columbites*, характеризуют зону *Neocolumbites insignis* (Захаров, 1968). Граница между этой зоной и вышележащей зоной *Subcolumbites multiformis* условно намечается по появлению доминантов *Subcolumbites multiformis* (ни в одном из исследованных слоев этот вид пока не встречен в ассоциации с *Neocolumbites* и *Keyserlingites*).

Мощность, м

16. Песчаник мелкозернистый, известковистый, серый, с остатками аммоноидей и наутилоидей — *Grypoceras* sp., *Pseudosageceras* sp., *Paragoceras* sp. и *Subcolumbites multiformis*. 0,2–0,5

Рассматриваемые слои, соответствующие низам зоны *Subcolumbites multiformis*, в пределах скального обрыва большой протяженности с трудом прослеживаются по простирацию в силу задернованности его отдельных участков и наличия тектонических смещений по крутопадающим трещинам, совпадающим с узкими ущельями. Нарушения (амплитуда смещений не превышает 3–7 м) типичны для более удаленной от мыса Вятлина части разреза русского яруса.

Мощность, м

- Задернованный интервал (1–3 м по мощности).
17. Песчаники мелкозернистые, полосчатые, с прослоями (до 35 см) алевролитов и мелкозернистых песчаников 3,5
18. Линза известково-мергелистых пород с *Pseudosageceras* sp. и *Paragoceras? gracilis*. Бентос представлен остатками гастропод. На простирании линзы в алевролитах встречен *Grypoceras* sp. 0,12
19. Песчаники тонкозернистые, полосчатые, с прослоями мелкозернистых известковистых песчаников, линзами и конкрециями известковистого состава, содержащими остатки мелких двустворок. 8–10

Описываемые отложения непосредственно перекрываются слоем (0,25 м) мелкозернистых, существенно известковистых песчаников с гнездовыми скоплениями *Ussuriphyllites amurensis* (представители этого вида на западном побережье Амурского залива встречены вместе с *Arctohungarites*). Этот слой песчаника с *Ussuriphyllites* и вышележащие полосчатые и "пятнистые" песчаники и алевролиты со следами ползания червей, содержащие прослой светлых песчаников, принимаются мною за низы анизийского яруса.

* Род *Unionites* по Ньюэллу и Наказава (Nakazawa, Newell, 1968).

Общая мощность отложений русского яруса в стратотипическом разрезе составляет около 70–74 м (из них на зону *Subcolumbites multiformis* приходится не более 15–17 м). При этом в состав яруса не включается пятнадцатиметровая пачка песчаников с *Xenocelites spitsbergensis*, *Fletcherithyris margaritovi* и единственной обнаруженной раковинной *Kazachstanites santicus*, образующая "переходные" слои между зонами *Anasibirites nevolini* и *Neocolumbites insignis*.

СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ о-ва РУССКОГО В РАЙОНЕ МЫСА ЖИТКОВА

Наиболее представительный состав амmonoидей зоны *Sibcolumbites multiformis* обнаружен в разрезе русского яруса мыса Житкова (Захаров, 1968). Его можно рекомендовать в качестве одного из лучших руководящих разрезов этой зоны.

Субколумбиты образуют в рассматриваемом разрезе гнездовые скопления, встречающиеся в четырех линзовидных прослоях известняков, расположенных на расстоянии 2,5–3,5 м друг от друга.

Наибольшее число раковин *Subcolumbites multiformis* (= *S. solites* и *S. anomalus*) встречено в нижней из линз (около 50 экз.). Остатки сопутствующей им фауны представлены преимущественно семипелагическими формами – амmonoидеями, прямыми и спирально свернутыми наутилоидеями: *Grypoceras ussuriense*, *Trematoceras suvcampanile*, *Pseudosagoceras longilobatum*, *P. simplex*, *Prospingites globosus*, *P. insularis*, *Isculitoides? suboviformis*, *Paragoceras gracilis* (= "*Paranannites*" *minor*), *Prenkites aff. timorensis*, *Preflorianites maritimus*, *P. incertus*, *P. inflatus* (= "*Danubites*" (*Preflorianites*) *maritimus*). *Dieneroceras karasini* (= *Dieneroceras dieneri*, Кипарисова, 1961, стр. 47), как уточнил И.В. Бурый, происходит также из этой же линзы. Остатки бентоса представлены в рассматриваемой линзе зарывающимся этологическим типом двустворок – *Palaeoneilo prynadai* и брахиопод якорного типа.

В конкреции между третьей и четвертой линзами, содержащими *Subcolumbites multiformis*, встречен один экземпляр *Columbites* sp. indet., что свидетельствует о широком распространении – *Columbites* в пределах обеих зон русского яруса.

Слои, непосредственно охарактеризованные *Subcolumbites multiformis* (10 м), отделены от основания анизийских отложений пачкой алевролитов, в которой органические остатки пока не найдены. За основание анизийского яруса в данном разрезе приняты слои полосчатых песчаников, содержащие *Leophyllites pradyumma* и имеющие следы ползания червей (Захаров, 1968). До открытия этих анизийских амmonoидей Бурый проводил границу между нижним и средним триасом на мысе Житкова несколько выше.

Из палеонтологических находок в отложениях, подстилающих слои с *Subcolumbites multiformis* на мысе Житкова (зона *Neocolumbites insignis*), наибольший интерес представляют следующие: 1) находка остатков хищной амфибии – лабиринтодонта *Aphaneramma* sp. (= *Lonchorynchus*) (Шишкин, 1964), позволяющая проводить корреляцию морских и континентальных отложений зоны *Neocolumbites insignis* русского яруса (подобная корреляция отложения аякского яруса возможна, как известно, благодаря присутствию лабиринтодонт *Gonioglyptus* в слоях с *Ussuria* на западном побережье Уссурийского залива); 2) находка *Keyserlingites miroschnikovi* (табл. XVI, фиг. 1) в отложениях нижней части зоны *Neocolumbites insignis*, приблизительно 30 м стратиграфически ниже слоев, содержащих скопления *Subcolumbites multiformis* (найден С.А. Шороховой в 1973 г.) и находка *Keyserlingites* sp. в низах аякского яруса (10 м выше подошвы). Наряду с данными, полученными в разрезе русского яруса бухты Чернышева, эти находки важны в том отношении, что она опровергает представления Тозера (Tozer, 1965) о том, что слои с *Keyserlingites* нижнего триаса непосредственно перекрываются анизийскими отложениями.

Остатки прочих цефалопод, встречаемых в отложениях зоны *Neocolumbites insignis* мыса Житкова, представлены *Grypoceras*, *Trematoceras*, *Svalbardiceras*, *Metinyoites?*, *Hellenites* (ассоциируются с *Keyserlingites miroschnikovi*), *Khvalynites*, *Nordopliceras*, *Neocolumbites*, *Columbites*.

Общая мощность отложений русского яруса на мысе Житкова составляет не менее 69–80 м (из них на зону *Subcolumbites multiformis* приходится около 20 м).

КОРРЕЛЯЦИИ ОТЛОЖЕНИЙ ИНДСКОГО, АЯКСКОГО И РУССКОГО ЯРУСОВ НА ТЕРРИТОРИИ ВОСТОКА СССР

ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ

В пределах западного и восточного побережий Тихого океана известны районы, в которых первая триасовая трансгрессия не совпала с рубежом перми и триаса, как это случилось, например, в Верхоянье, а произошла позднее, и поэтому морские отложения, соответствующие нижней зоне, здесь не отложились. К числу таких мест принадлежит, очевидно, и район Уссурийского и Амурского заливов в Южном Приморье (см. рис. 2), где типичный для триасовой базальной зоны *Otoceras woodwardi* комплекс аммоноидей не обнаружен (присутствие в цементе конгломератов индского яруса бухты Горностаевых представителей только рода *Xenodiscus* не может служить доказательством существования в этом районе Приморья пограничных слоев перми и триаса). Можно было бы предположить, что пятидесятиметровая толща базальных конгломератов о-ва Русского, лишенная, за исключением самой верхней ее части, остатков раннетриасовых моллюсков, соответствует самой нижней зоне триаса. Однако такое предположение не подтверждается. Многометровой толще конгломератов о-ва Русского и ряда других мест Южного Приморья соответствуют песчаные отложения района бухты Лазурной и мыса Три Камня (слои с *Gyronites subdharmus*), содержащие остатки, характерные лишь для зоны *Gyronites frequens* Соляного Кряжа (верхи индского яруса).

Ниже приведено описание этого наиболее представительного разреза индского яруса в Южном Приморье. Индские отложения залегают здесь, по-видимому, на нижнепермской толще послепеловской свиты, представленной осадочно-вулканогенными образованиями. Контакт с этими отложениями наблюдается в обнажении, расположенном несколько южнее мыса Три Камня. Последовательность индских отложений в рассматриваемом разрезе снизу вверх такова:

- | | Мошность, м |
|---|-------------|
| 1. Гравелиты и грубозернистые песчаники, содержащие гальку, преимущественно эффузивного состава. Вскрытая мощность
Задернованный интервал (первые метры). | 1-2 |
| 2. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с линзовидными прослоями известняков (ракушечников) и включениями гальки. Ракушечники слагаются преимущественно ядрами двусторчатых моллюсков — <i>Eumorphotis multiformis</i> , <i>Gervillia exprorecta</i> , <i>Anodontophora cf. canalensis</i> , реже лингулами. Раковины аммоноидей — <i>Proptychites?</i> sp. indet., <i>Gyronites subdharmus</i> — образуют в известковистых участках песчаников редкие гнездовые скопления | 15 |
| 3. Песчаники тонко-зернистые, серые | 0,7 |
| 4. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с линзами ракушечников (<i>Eumorphotis</i> , <i>Gervillia</i>). Встречено гнездовое скопление аммоноидей, близких к <i>Proptychites hiemalis</i> . Вероятно, из этого слоя происходит один из экземпляров <i>P. hiemalis</i> , описанных Динером (1895) | 1 |
| 5. Песчаники тонкозернистые, серые, с маломощными прослоями мелкозернистых известковистых песчаников, реже алевролитов | 1,2 |
| 6. Песчаники мелкозернистые, известковистые, с редкими маломощными линзами ракушечников, содержащих преимущественно остатки бентоса — <i>Leptochondria minima</i> . Из цефалопод известны преимущественно мелкие <i>Gyronites subdharmus</i> (доминируют среди аммоноидей), <i>Proptychites</i> (?) и <i>Koninckites</i> | 3,7 |
| 7. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с линзовидными прослоями ракушечников (аммоноидей, двусторчки). Цефалоподовые ракушечники слагаются многочисленными, но обычно мелкими раковинами <i>Gyronites subdharmus</i> , а также редкими <i>Koninckites varaha</i> (Кипарисова, 1961; Захаров, 1968). Вместе с семипелагическими формами встречаются остатки микробентоса — остракод семейства <i>Cavellinidae</i> (?) (определение М.Н. Грамма) | 18 |
| 8. Алевролиты черные, с прослоями тонкозернистых известковистых песчаников. | 1,5-1,7 |
| 9. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с маломощными линзами ракушечников, сложенных преимущественно двусторчками. Из аммоноидей преобладают <i>Gyronites subdharmus</i> | 23,5 |
| 10. Песчаники мелкозернистые, с многочисленными линзами ракушечников. Резко преобладают представители бентоса (преимущественно двусторчатые моллюски). Редко встречающиеся аммоноидей представлены <i>Koninckites varaha</i> и <i>Preflorianites?</i> sp. | 28 |
| 11. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с довольно мощными (до 40-50 см) прослоями ракушечников (доминируют двусторчки) в нижней части пачки. Из аммоноидей достоверно определены лишь <i>Koninckites varaha</i> . | 18 |

Стратиграфически выше располагаются так называемые флемингитовые слои аякского яруса, перекрывающие отложения индского яруса.

Вскрытая мощность индских отложений в районе бухты Лазурной и мыса Три Камня около 110 м. Задернованный интервал разреза составляет, по всей вероятности, первые метры по мощности.

Описание разрезов аякского и русского ярусов Приморья приведено в предыдущем разделе.

Общая мощность нижнего триаса Южного Приморья около 250–310 м (Захаров, 1968).

МАЛЫЙ ХИНГАН

Ближайшим к Приморью районом Дальнего Востока, где известны отложения нижнего триаса, являются отроги Малого Хингана (хребет Большие Чурки). Триас обнаружен здесь недавно. В 1961 г. В.В. Бобылев в слоях, относимых ранее к верхней перми, собрал остатки *Leiophyllites* sp. и *Ptychites* sp. (определение А.А. Шевырева и Л.Д. Кипарисовой). Неудовлетворительная сохранность собранных раковин не позволила дать точное определение возраста вмещающих их отложений. Предполагалось, что слои с *Leiophyllites* Малого Хингана имеют оленекский, а слои с *Ptychites* анизийский или ладинский возраст. По мнению Бобылева, Салуна и Шевырева (1963), морские бассейны Приморья и Среднего Приамурья в раннем и среднем триасе были несомненно связаны между собой.

Позднее Т.М. Окунева и В.В. Бобылев (Бобылев, Окунева, 1967; Бобылев, 1969, 1971) обнаружили в этом районе формы, типичные для зоны *Hedenstroemia bosphorensis* аякского яруса — *Ussuria*, *Meekoceras*, *Dieneroceras* и некоторые другие амmonoидеи, родовые названия которых требуют уточнения.

Район распространения триасовых отложений хребта Большие Чурки отличается плохой обнаженностью и неудовлетворительной сохранностью органических остатков, в связи с этим возникают серьезные затруднения в установлении границ между стратиграфическими подразделениями, и, в частности, границы между индским и аякским ярусами. Мне представляется, что нижнему триасу принадлежит по крайней мере часть верхней пачки верхнеосахтинской подсвиты, которую Бобылев (1971) предлагает относить к верхам джультинского яруса. Основанием для ревизии послужила находка остатков раннетриасовых амmonoидей и двустворчатых моллюсков в пачке аргиллитов и тонкозернистых песчаников, заключенной в конгломератах карьера пос. Унгун. Обнаруженные здесь моллюски в видовом отношении идентичны формам из вышележащих аргиллитов достоверно нижнего триаса. С получением этих данных возникает, однако, дополнительные трудности с интерпретацией палеофлористических данных, касающихся стратиграфического распространения рода *Callipteris*. Бобылев (1969) считает, что именно из вышеназванной пачки аргиллитов и тонкозернистых песчаников, содержащихся в конгломерате, происходят остатки флоры пермского типа — *Callipteris sahnii*. Бобылев (1969) приводит фотографию, на которой изображена эта пачка и предполагаемый им контакт нижнего триаса с верхней пермью, совпадающий с ее кровлей. Правда, Окунева в настоящее время ставит под сомнение точность стратиграфической привязки местоположения остатков вышеприведенной флоры).

Ниже приведено описание разреза, составленного в карьере пос. Унгун (снизу вверх):

- | | Мощность, м |
|--|-------------|
| 1. Песчаники серые, с неравномерно отсортированным материалом (слагают ядро антиклинальной складки, имеющей небольшое нарушение у шарнира). Вскрытая мощность | 4 |
| Если остатки <i>Callipteris sahnii</i> были встречены, как предполагает в отличие от Бобылева Окунева, в этом слое, в чем твердой уверенности нет, то вышележащие конгломераты можно принимать весьма условно за базальные слои триаса (индский ярус). Вместе с тем, по-видимому, нельзя исключать возможность существования некоторых видов типично палеозойского рода <i>Callipteris</i> в начале триаса. Если это предположение подтвердится, то отложения унгунского карьера нужно будет целиком рассматривать как нижнетриасовые. | |
| 2. Конгломераты-валунники с грубопесчаным и гравелистым цементом | 12–14 |
| 3. Песчаники грубозернистые | 1 |

4. Конгломераты-валунники	5
5. Песчаники среднезернистые, зеленовато-серые	5,5
6. Переслаивание мелкозернистых песчаников и зеленовато-серых хлоритово-глинистых сланцев с деформированными раковинами аммоноидей (<i>Dieneroceras</i> или <i>Gyronites</i>), ориентированными по слонности.	0,8
7. Песчаники мелкозернистые, серые, с маломощными прослоями тонкозернистых разностей	2
8. Тонкое переслаивание мелкозернистых песчаников и хлоритово-глинистых сланцев. В осypях этого слоя встречаются только остатки бентоса – <i>Posidonia cf. minor</i> . Слой граничит с зоной дробления	0–1
9. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые	2
10. Тонкое переслаивание мелкозернистых зеленовато-серых песчаников и сланцев	2,2

Бобылев проводит границу между пермью и триасом по кровле этого слоя.

11. Конгломераты крупногалечные	19
12. Песчаники гравелистые и грубозернистые	6
13. Переслаивание мелкозернистых, тонкозернистых волнистослоистых песчаников и хлоритово-глинистых сланцев, содержащих <i>Posidonia cf. mimer</i>	4
14. Гравелит с включениями обломков хлоритово-глинистых сланцев. Слой раздроблен и примыкает к тектоническому нарушению	1
За счет тектонического нарушения (сброса) пропущено не менее	10–15
15. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, с плохо отсортированным обломочным материалом	8
16. Конгломераты крупногалечные с включением валунов	4,5
17. Переслаивание мелкозернистых песчаников и хлоритово-глинистых сланцев с <i>Posidonia cf. mimer</i> (определение Окуневой) и остатками аммоноидей плохой сохранности (" <i>Vishnuites</i> ")	15
18. Переслаивание хлоритово-глинистых сланцев и тонкозернистых зеленовато-серых слюдястых песчаников. В сланцах основания пачки обнаружено скопление семипелагических форм – <i>Gyronitidae?</i> , <i>Dieneroceras</i> sp. indet., <i>Gurleyites</i> ex gr. <i>armatus</i> , <i>Prestorianites?</i> sp. indet., <i>Flemingitidae?</i>). Судя по данным Окуневой, в этих же слоях присутствуют <i>Koninckites cf. timorensis</i> , <i>Meekoceras cf. subcristatum</i> и <i>M. cf. boreale</i> . Бентос представлен исключительно биссусными формами – <i>Posidonia cf. mimer</i> , <i>P. abrekensis</i> – и остатками <i>Bakevellia</i> (определение Окуневой). Представляет интерес присутствие в этих же слоях остатков хвощевидных растений – <i>Neocalamites</i> (определение Красилова)	5,5
19. Песчаники мелко- и тонкозернистые, с маломощными прослоями зеленовато-серых глинистых сланцев, содержащими <i>Anaxenaspis cf. orientalis</i> (определение Окуневой). Вскрытая мощность	35

По крайней мере большая часть сланцев в разрезе принадлежит аякскому ярусу нижнего триаса. Объем индского яруса, вследствие плохой сохранности головоногих моллюсков и полного отсутствия их в грубообломочных фациях в данном разрезе, установить трудно.

Индские конгломераты, обнажающиеся в рассматриваемом карьере, по простиранию замещаются гравелитами и среднезернистыми песчаниками. В карьере железнодо-рожной выемки между станциями Биробиджан и Ленинск Т.М. Окуневой и А.А. Железновым (Окунева, Хохлов, 1973) недавно обнаружен хорошо сохранившийся *Gyronites subdharmus*, фиксирующий верх индского яруса. Слои с *Gyronites subdharmus* непосредственно перекрываются в этом разрезе отложениями, содержащими *Koninckites cf. timorensis*, *Meekoceras boreale* и *M. cf. subcristatum* (определение Окуневой), т.е. слоями, соответствующими зоне *Hedenstroemia bosphorensis* аякского яруса. Литологический состав этих отложений близок к составу соответствующих образований карьера пос. Унгун.

Отложения, подстилающие слои с *Gyronites subdharmus* в исследованном Окуневой и Железновым разрезе, представлены слоями с *Eumorphotis* sp. indet., *Claraia aurita*, *Posidonia* sp. indet. Остатки семипелагических форм имеют здесь крайне плохую сохранность ("*Metotoceras*", "*Ophiceras*", "*Vishnuites*") (Окунева, Хохлов, 1973).

Мощность индских отложений в этом фаунистически наиболее охарактеризованном разрезе Малого Хингана оценивается в 46,5 м.

В индском ярусе Малого Хингана, таким образом, достоверно обнаружены пока лишь слои, соответствующие зоне *Gyronites frequens*. Аммоноидеи низов индского яруса этого района, так же как и центрального Забайкалья (Окунева, Железнов, 1970), требуют еще дальнейшего изучения.

Отложения русского яруса в рассматриваемом районе обнаружены на водоразделе возвышенности у пос. Бабстово (Захаров, 1973). Глинистые отложения (около 30 м)

этого участка содержат *Trematoceras* sp. и *Hellenites?* sp. Рядом с раковинами цефалопод обнаружен "анатих". Остатки бентоса представлены мелкими двусторонними. По-видимому, из этой части разреза происходят растительные остатки *Equisetites* sp. и *Paracalamites* sp., определенные С.В. Мейеном (Бобылев, 1969).

Отложения русского яруса подстилаются в рассматриваемом разрезе разнозернистыми песчаниками с остатками брахиопод зарывающегося типа (*Lingula*) (Окунева в районе пос. Бабстово обнаружила *Anasibirites* sp.) и перекрываются типичными для анизийского яруса юга Дальнего Востока "пятнистыми" и полосчатыми песчаниками (32 м), содержащими в ближайшем к пос. Бабстово карьере *Leiophyllites* sp. indet. (табл. XVIII, фиг. 7), *Ussurites* cf. *sichoticus*, *Eophyllites* sp., *Megaphyllites* sp. indet., *Leda* cf. *skorochodi* и гастроподы. Следует отметить, что встречаемые в слоях этого карьера аммоноидеи до недавнего времени ошибочно принимались за раннетриасовые *Nordphiceras*, *Dieneroceras* и *Anaxenaspis* (Бобылев, 1969).

Верхи русского яруса (зона *Subcolumbites multiformis*) в окрестностях пос. Бабстово фаунистически не охарактеризованы. Слои с *Subcolumbites* плохой сохранности обнаружены только в карьере близ р. Солонечная (Бобылев, 1969).

Общую мощность нижнего триаса хребта Большие Чурки оценить весьма трудно, учитывая значительную задернованность и дислоцированность этих отложений, а также сложность определения органических остатков. Можно только сказать, что значение мощности нижнего триаса Малого Хингана (1060-1450 м), приводимое Бобылевым (1969), вероятно, значительно завышено.

ВЕРХОВЬЯ КОЛЫМЫ

Заслуга первого изучения нижнего триаса Колымы принадлежит Ю.Н. Попову (1939а, б) и Х.И. Калугину. Хорошо обнаженные береговые обрывы бассейна р. Кулу, правой составляющей Колымы, и до настоящего времени служат опорными разрезами нижнего триаса рассматриваемого района.

Ю.М. Бычков (1972), существенно дополнивший схему зонального расчленения триаса бассейна Кулу, предложенную в самом общем виде Поповым, предлагает в качестве основного разреза нижнего триаса использовать разрез р. Кеньеличи, ниже устья ручья Кривого. В этом едином разрезе удалось установить присутствие всех ярусов нижнего триаса. Низы индского яруса в рассматриваемом разрезе лишены остатков аммоноидей. В верхах индского яруса опорного разреза мне удалось обнаружить *Vavilovites* (*Vavilovites*) *kuluensis* и *Prionolobus* sp. (слой с *Vavilovites kuluensis*, соответствующие зоне *Gyronites frequens*). Аякский ярус в разрезе представлен слоями с *Hedenstroemia mojsisovicsi* и *Dieneroceras dieneri*, русский ярус — слоями с *Olenekites spiniplicatus* и *Karangatites* cf. *evolutus*, обозначенные Бычковым (1972) как местные зоны. Отложения нижнего триаса перекрыты здесь слоями с раннеанизийскими *Arctohungarites*.

Этот основной, опорный разрез нижнего триаса Колымы может быть дополнен сведениями по другим разрезам бассейна р. Кеньеличи, полученными Ю.М. Бычковым (1972), В.П. Кинасовым и Н.Н. Кузиным:

1) В пачке черных алевролитов, аргиллитов и известковистых песчаников верховьев р. Эрычи (исследована в осыпи) обнаружены *Glyptophiceras* (*Tomphiceras*) sp. indet. *Ophiceras* sp. indet. Пачка подстилается пермскими песчаниками с *Kolymia* (контакт не обнаружен). Среди скоплений призматических слоев колымий Н.И. Караваевой встречены раковины фораминифер *Rectoglandulina gigantea*.

В связи с этими данными можно предполагать, что низы инда, частично обнажающиеся в опорном разрезе р. Кеньеличи, принадлежат зоне *Otoceras woodwardi* международной шкалы.

2) В индских отложениях среднего течения р. Эльген, соответствующих слоям с *Vavilovites kuluensis* опорного разреза, встречены *Proptychites* sp. и *Vavilovites* aff. *verchojanicus*.

3) В отложениях аякского яруса района ручья Екчан, соответствующих слоям с *Dieneroceras dieneri* опорного разреза, обнаружены *Wasatchites* cf. *meeki*, а также *Nor-*

doplicheras cf. *karpinskii* и *N.* cf. *alexeevae*. Тем самым доказывается, что слои с *Dieneroceras dieneri* верховьев Колымы соответствуют зоне *Anasibirites nevolini*, а не колумбитовым слоям, как это предполагает Б. Каммел (Kummel, 1969).

Ниже приводится описание опорного разреза нижнего триаса, составленного по р. Кеньеличи, ниже устья ручья Кривого (снизу вверх):

Мощность, м

1. Песчаники тонкозернистые, тонкополосчатые, с прослоями черных алевролитов и серых мелкозернистых песчаников. Отложения содержат только остатки подвижного бентоса — *Conchostraca* (здесь и далее правый берег р. Кеньеличи, цоколь террасы). Вскрытая мощность 4

Описываемые слои отделены от верхнепермских песчано-гравелистых отложений задернованным интервалом протяженностью в 210 м (пропущено около 150 м пермо-триасовых отложений).

- Задернованный интервал (с редкими обломками мелкозернистых песчаников) 8
2. Песчаники тонкозернистые, тонкослоистые, со следами взмучивания 9
- Задернованный интервал (первые метры)
3. Черные глинистые сланцы и алевролиты (в изолированных выходах) 17
4. Песчаники тонкозернистые, темно-серые, с маломощными прослоями глинистых сланцев (в изолированных выходах) 9
5. Песчаники мелкозернистые, серые, с редкими маломощными прослоями глинистых сланцев, имеющих следы ползания червей (в изолированных выходах и свалах) 17
- Задернованный интервал 18
6. Песчаники тонкозернистые, полосчатые, со следами взмучивания, с прослоями (4–20 см) мелкозернистых песчаников 3,5
7. Алевролиты и аргиллиты с кремнисто-известковистыми конкрециями, содержащими скопления бентоносной фауны — преимущественно двусторчатых листоногих ракообразных, реже двусторчатых моллюсков. Заслуживает внимания тот факт, что в этих же конкрециях встречаются остатки аммоноидей (*Vavilovites?*), поскольку конхострак принято считать пресноводными и солоноватоводными обитателями 19
8. Алевролиты черные, с прослоями (30 см) тонкозернистых песчаников 13
9. Песчаники тонкозернистые, темно-серые, полосчатые 7,5
10. Аргиллиты и алевролиты черные, с редкими конкрециями, содержащими остатки подвижного бентоса — конхострак, — и линзами известняков, обладающих текстурой "конус в конус" 5
- Задернованный интервал 20
11. Песчаники тонкозернистые, полосчатые, с прослоями (до 20 см) мелкозернистых песчаников 5
12. Аргиллиты черные и полосчатые алевролиты с многочисленными конкрециями. Конкрекции, как правило, содержат многочисленных конхострак *Lioestheria* (доминанты). Изредка встречаются представители подвижно-прикрепленного бентоса — *Myalina schamarae* (Бычков, Попов, 1970). В одной конкреции встречен *Vavilovites (Vavilovites) kuluensis* 24
13. Тонкозернистые песчаники и алевролиты 19
- Задернованный интервал 19
14. Песчаники тонкозернистые, волнистослоистые, с прослоями (до 50 см) черных глинистых сланцев, содержащих мелкие конкреции. Последние содержат, как правило, скопления конхострак, реже *Myalina* и *Prionolobus* 21
15. Черные глинистые сланцы и тонкополосчатые алевролиты с конкрециями, содержащими остатки ползающего и подвижно-прикрепленного бентоса — *Conchostraca* (доминанты), *Myalina* и единичные крупные *Atomodesma* 7
16. Алевролиты полосчатые 6
17. Черные полосчатые алевролиты и глинистые сланцы 5
18. Черные глинистые сланцы с конкрециями, содержащими многочисленных листоногих ракообразных 12
19. Сланцы с конкрециями, содержащими *Conchostraca*, а также *Myalina* и *Anodontophora* (подвижный, подвижно-прикрепленный и свободнележащий этологические типы) 21
- Задернованный интервал 8
20. Черные глинистые сланцы с редкими конкрециями, содержащими остатки конхострак. В сланцах обнаружен цератит *Vavilovites (Vavilovites) kuluensis* 34
21. Глинистые сланцы с крупными конкрециями, содержащими остатки конхострак 17
22. Сланцы с прослоями алевролитов и тонкозернистых песчаников 20
23. Черные глинистые сланцы с конкрециями, содержащими раковины конхострак, мелких моллюсков — двусторчаток и единичных аммоноидей *Prionolobus* sp. nov. (табл. XI, фиг. 2). Интервал плохо обнажен 19
24. Песчаники тонкозернистые, темно-серые 5

Граница между индским и аякским ярусами в рассматриваемом разрезе условно проводится по кровле описанного выше слоя.

Обнажающаяся мощность индского яруса в описываемом разрезе составляет около 400–410 м, из них на зону *Vavilovites kulensis* приходится по крайней мере 320 м.

Полная мощность индского яруса в бассейне р. Кеньеличи с учетом данных по интервалу, задернованному в опорном разрезе (на границе перми и триаса), может достигать 500–600 м (600–650 м, по Бычкову (1972)).

Начиная со слоя 24 идут отложения аякского яруса.

Мощность, м

- | | |
|--|-------|
| 25. Черные глинистые сланцы с крупными конкрециями – септариями, содержащими остатки бентосных форм (Бычков, 1972). | 30 |
| 26. Глинистые сланцы с мелкими конкрециями (интервал плохо обнажен). | 16–20 |
| 27. Черные глинистые сланцы с крупными конкрециями, содержащими <i>Hedenstroemia mojsisovicsi</i> (= <i>H. borealis</i> , <i>H. serti</i> , <i>Anahedenstroemia tscherskii</i>), а также <i>Pseudosageceras multilobatum</i> , <i>Xenodiscus subleptodiscus</i> , <i>Paranorites? kolymensis</i> , <i>Preflorianites</i> sp. Остатки бентоса определены Бычковым (1972) как <i>Atomodesma</i> ex gr. <i>errabunda</i> . Среди скоплений аммоноидей присутствуют отдельные экземпляры конхострак хорошей сохранности. Вскрытая мощность (по Бычкову) | 30–40 |
| Зона дробления (амплитуда смещения слоев не установлена). | |
| Задернованный участок (протяженность в несколько метров). | |
| 28. Черные глинистые сланцы с редкими прослоями известняков-ракушечников. Содержат большие скопления мелких двустворок, из которых Бычковым определены <i>Gervillia</i> cf. <i>reticularis</i> и <i>Posidonia mimer</i> . Редко встречающиеся семипелагические формы представлены аммоноидеями – <i>Pseudosageceras</i> sp. indet., <i>Paranorites? sp.</i> , <i>Xenodiscus sibleptodiscus</i> – и наутилоидеями – <i>Trematoceras</i> sp. В известняках встречаются конодонты (определение Г.И. Бурий). Вскрытая мощность (по данным Быčkoвa) | 13–15 |
| Задернованный интервал (30 м по мощности). | |
| 29. Черные глинистые сланцы с конкрециями и линзами известняков, имеющих текстуру “конус в конус”. Средняя часть пачки не обнажена. Судя по материалам Быčkoвa, здесь встречаются <i>Posidonia</i> cf. <i>mimer</i> , а также <i>Hedenstroemia mojsisovicsi</i> (= <i>Anahedenstroemia tscherskii</i>), <i>Xenodiscus</i> sp. и <i>Paranorites? sp.</i> | 75 |

Общая мощность слоев с *Hedenstroemia mojsisovicsi* аякского яруса в описываемом разрезе составляет не менее 210–230 м. Данные, полученные Бычковым (1972) по соседнему разрезу района ручья Екчан, где структура рассматриваемых слоев не осложнена разрывными нарушениями, позволяют установить, что мощность слоев с *Hedenstroemia mojsisovicsi* в бассейне р. Кулу достигает 420 м. Попутно отметим, что особенностью хеденштремиевых слоев района ручья Екчан является присутствие в них *Episageceras* sp. nov. (представители рода *Episageceras* обычно встречаются в пермских и индских отложениях), а также *Hedenstroemia hedenstroemi* и *Paranannites globus*, не обнаруженных в описываемом опорном разрезе.

Отложения вышележащих слоев с *Dieneroceras dieneri* в описываемом разрезе бедны остатками моллюсков.

- | | |
|---|----|
| 30. Черные глинистые сланцы с редкими маломощными прослоями полосчатых алевролитов и тонкозернистых песчаников | 27 |
| 31. Полосчатые алевролиты с мелкими линзами известковистого состава | 18 |
| 32. Тонкозернистые полосчатые песчаники с прослоями глинистых сланцев, алевролитов и мелкозернистых песчаников | 35 |
| 33. Раздробленные алевролиты с будинированными прослоями тонкозернистых песчаников (зона дробления). Алевролиты содержат редкие конкреции. | 15 |
| 34. Черные глинистые и песчано-глинистые сланцы с конкрециями и прослоями (до 2 м) тонкозернистых песчаников. Сланцы и конкреции содержат плохо сохранившиеся остатки <i>Dieneroceras</i> cf. <i>dieneri</i> , <i>D.</i> sp. indet. Бентос представлен двустворками биссусного типа – <i>Claraia</i> cf. <i>aurita</i> , <i>Gervillia</i> sp. (определения Быčkoвa) | 70 |
| 35. Песчаники мелкозернистые, серые, с прослоями алевролитов, песчано-глинистых сланцев и тонкозернистых песчаников (имеются значительные пропуски между обнажениями) 120–130 | |
| 36. Песчаники тонкозернистые, с редкими конкрециями, содержащими <i>Dieneroceras</i> sp. indet., и прослоями мелкозернистых песчаников (здесь и далее левый борт р. Кеньеличи, цоколь террасы) | 27 |
| 37. Черные глинистые сланцы с конкрециями и прослоями алевролитов и тонкозернистых песчаников | 14 |
| 38. Песчаники тонкозернистые, с прослоями глинистых сланцев и алевролитов. В мелких конкрециях встречаются остатки бентоса – двустворки <i>Leda</i> (?) и <i>Posidonia</i> , гастроподы, брахиоподы зарывающегося эволюционного типа – <i>Lingula</i> sp. | 29 |
| 39. Песчаники тонкозернистые, волнистослоистые, с прослоями песчано-глинистых сланцев | 14 |
| 40. Полосчатые песчано-глинистые сланцы с конкрециями, содержащими остатки мелких двустворчатых моллюсков и гастропод. | 10 |
| 41. Песчаники мелкозернистые, зеленовато-серые, со следами взмучивания | 6 |

Кровля данного слоя, перекрываемого отложениями с *Parasibirites* и *Keyserlingites*, условно принимается в рассматриваемом разрезе за границу между аякским и русским ярусами. Мощность слоев с *Dieneroceras dieneri* в разрезе составляет около 390–400 м (до 500 м, по Бычкову). Общая мощность аякского яруса достигает, вероятно, 800–820 м (до 920 м, по Бычкову).

Мощность, м

- | | |
|---|---------|
| 42. Песчано-глинистые сланцы темно-серые, с многочисленными мелкими конкрециями. Сланцы содержат <i>Parasibirites</i> sp. и <i>Keyserlingites middendorffi</i> | 16 |
| 43. Песчано-глинистые и глинистые сланцы с редкими прослоями и будинами тонкозернистых песчаников | 100–120 |
| 44. Песчано-глинистые сланцы темно-серые, с прослоями мелкозернистых песчаников | 5 |
| 45. Песчано-глинистые сланцы темно-серые с <i>Parasibirites</i> sp. | 12 |
| 46. Песчаники мелкозернистые с примесью глинистого материала, образующего текстуру взмучивания | 1,5 |
| 47. Песчано-глинистые сланцы с остатками преимущественно семипелагических форм – <i>Subolenekites</i> aff. <i>altus</i> , <i>Parasibirites pretiosus</i> и <i>Sibirites</i> sp. Из представителей бентоса встречена лишь одна раковина <i>Anodontophora</i> | 20 |
| 48. Черные глинистые сланцы с мелкими конкрециями | 6 |
| 49. Глинистые сланцы с прослоями песчано-глинистых сланцев, тонкозернистых песчаников, линзами известняков с текстурой "конус в конус" и крупными конкрециями. В сланцах и конкрециях присутствуют <i>Pleuromutilus</i> sp., <i>Boreomeekoceras?</i> sp., <i>Subolenekites altus</i> , <i>Sibirites eichwaldi</i> , <i>S. eichwaldi</i> и <i>Keyserlingites middendorffi</i> (доминант). Семипелагическим формам описываемых слоев подчинены остатки бентоса – <i>Leda</i> sp., <i>Anodontophora</i> sp. и гастроподы | 23 |

Найденные Бычковым *Parasibirites* cf. *grambergi*, а также *Nucula* sp. indet., *Myalina* sp., *Gervillia* cf. *exporrecta* и "Myophoria" sp. indet. происходят, очевидно, из описанного выше слоя.

- | | |
|---|------|
| 50. Черные глинистые сланцы | 4 |
| 51. Песчано-глинистые сланцы с многочисленными <i>Keyserlingites middendorffi</i> (эволютоконхи и инволютоконхи). | 0,2 |
| 52. Черные глинистые и песчано-глинистые сланцы | 2,5 |
| 53. Глинистые сланцы с <i>Boreomeekoceras?</i> sp., <i>Sibirites eichwaldi</i> (эволютоконхи и инволютоконхи), <i>Keyserlingites middendorffi</i> , среди которых существенно преобладают сибириты. Из остатков бентоса обнаружены мелкие двусторки (<i>Neoschizodus?</i> sp.), скафоподы, лингулы | 0,20 |
| 54. Песчано-глинистые сланцы темно-серые, с многочисленными остатками аммоноидей – <i>Olenekites spiniplicatus</i> , <i>Subolenekites altus</i> , <i>Sibirites eichwaldi</i> (доминант). Ассоциирующийся с аммоноидеями бентос представлен <i>Leda</i> sp., <i>Gervillia</i> sp. и <i>Lingula</i> sp. | 9,5 |
| 55. Песчаники мелкозернистые, со значительной примесью глинистого материала (заметна текстура взмучивания и косая слоистость). | 4,5 |

Общая мощность слоев с *Olenekites spiniplicatus* составляет около 220–230 м. По Бычкову (1972), мощность слоев данной зоны в бассейне р. Кеньеличи достигает 260–340 м.

- | | |
|--|--------|
| 56. Песчаники мелко- и среднезернистые с прослоями темно-серых песчаников, содержащих примесь глинистого материала | 15 |
| Задернованный материал (первые метры). | |
| 57. Песчаники мелкозернистые, темно-серые, с текстурой взмучивания и редкими прослоями песчано-глинистых сланцев | 19 |
| 58. Черные глинистые сланцы | 1,5 |
| 59. Песчаники мелкозернистые, серые | 1 |
| 60. Песчаники тонкозернистые, полосчатые, с прослоями (1–10 см) глинистых сланцев | 5 |
| 61. Песчаники мелкозернистые, серые, с прослоями (1–2 м) разностей, имеющих примесь глинистого материала | 16 |
| Задернованный интервал | 6–7 |
| 62. Песчаники мелкозернистые, редко среднезернистые, серые (встречается текстура взмучивания). Интервал имеет ряд задернованных участков | 90–100 |
| 63. Песчаники тонкозернистые и аргиллиты с прослоями кремнисто-известкового состава | 3 |
| 64. Песчаники темные, с плохо отсортированным материалом. Содержат остатки двусторчатых моллюсков. По-видимому, в этом слое, судя по материалам Быčkoва, обнаружены остатки <i>Karangatites</i> cf. <i>evolutus</i> , которые ассоциировались с представителями бентоса биссусного типа – <i>Meleagrinea</i> sp. | 2 |
| 65. Песчаники мелкозернистые, серые | 17 |
| 66. Песчаники тонкозернистые, темно-серые, с плохо отсортированным материалом (имеется примесь глинистого материала). Вскрытая мощность | 20 |

Эти отложения перекрыты темно-серыми песчаниками с прослоями цефалоподовых ракушечников, содержащих анизийский *Arctohungarites*, *Grambergia*, *Lenotropites* и *Parapopanoceras* (слои с *Arctohungarites triformis*). Часть разреза (14 м) на участке контакта нижнего и среднего триаса задернована.

Мощность самых верхних слоев нижнего триаса (слои с *Karangatites cf. evolutus*) в рассматриваемом разрезе, чрезвычайно бедных органическими остатками, составляет около 210–220 м. Бычков (1972) считает, что мощность верхней зоны нижнего триаса бассейна р. Кеньеличи достигает 230–340 м.

Мощность отложений русского яруса в данном разрезе оценивается в 430–450 м. По Бычкову, мощность отложений этого интервала в бассейне р. Кеньеличи может колебаться от 490 до 680 м.

Общая мощность нижнего триаса в рассматриваемом опорном разрезе составляет около 1500–1550 м (1750–1850 м, по Бычкову).

ВЕРХОЯНЬЕ

Разрезы триаса Верхоянья привлекают внимание исследователей прежде всего в связи с проблемой границы между пермью и триасом, а, следовательно, палеозоем и мезозоем. Низы триаса принято устанавливать по слоям с *Otoceras*. Верхоянье – единственный в Советском Союзе район, где известны отоцерасовые слои. За пределами СССР аммоноидеи рода *Otoceras* известны в Центральном Гималае, Кашмире, Китае, Гренландии, Шпицбергене, Арктической Канаде и Аляске. Мощность этих слоев в перечисленных районах неодинакова. Наиболее мощные (23 м) слои с *Otoceras* обнаружены в Восточной Гренландии (Spath, 1930, 1935; Trümpy, 1961). Отоцерасовые слои Восточного Верхоянья по мощности (20 м) лишь немного уступают гренландским. Мощность этих слоев в Арктической Канаде составляет около 8 м (Tozer, 1961). Наименьшая мощность слоев с *Otoceras* (0,3–0,4 м) зафиксирована в Центральном Гималае (Griesbach, 1880; Diener, 1897; Kummel, 1972).

Высказывается мнение (Руженцев, 1965), что поскольку *Otoceras* является тупиковой ветвью надсемейства *Otocerataceae*, широко распространенного в поздней перми, большее стратиграфическое значение для определения границы перми и триаса должны иметь представители *Ophiceratidae*, появившиеся в начале индского века и являющиеся, по мнению В.Е. Руженцева и А.А. Шевырева (1965), корнем огромного древа триасовых цератитов. Но границу перми и триаса, по их мнению, следует проводить в основании зоны *Otoceras woodwardi*, поскольку род *Otoceras* появился одновременно с отделением офицератид от пермских ксенодисцид. Иной взгляд на этот счет имеет Г. Коцур (Kozur, 1972). Вместе с тем результаты анализа всего мирового материала подтверждают правильность высказывания Руженцева и Шевырева (1965).

Род *Ophiceras* возник, очевидно, одновременно или почти одновременно с *Otoceras*, но благодаря особенностям своего расселения (имеется основание допускать, что опорные разрезы отоцерасовых слоев Гималаев, Верхоянья, Гренландии и Канады изучены одинаково тщательно) представители этих двух родов в разрезах разных районов могут быть обнаружены на разных стратиграфических уровнях. В Центральном Гималае *Otoceras* и *Ophiceras* встречаются совместно (зона *Otoceras woodwardi*), причем офицерасовая фауна является преобладающим элементом этой зоны (Diener, 1897, 1912; Kummel, 1972). В Кашмире представители этих двух родов также встречаются совместно. Но в зоне *Otoceras woodwardi* этого района преобладают *Otoceras*, *Ophiceras* же встречаются в кашмирских разрезах и в слоях, перекрывающих зону *Otoceras woodwardi* (Nakazawa et al., 1970). В Восточной Гренландии *Otoceras* и *Ophiceras* встречаются совместно (Spath, 1935), причем представители первого рода играют в рассматриваемых слоях подчиненную роль (Kummel, 1972). Представители рода *Ophiceras* встречаются здесь и стратиграфически выше отоцерасовых слоев. В Восточном Верхоянье (р. Сеторым) удалось обнаружить *Ophiceras* между слоями, содержащими *Otoceras* (Захаров, 1971б). Представители *Otoceras* являются доминирующей фауной этих слоев, однако *Ophiceras* имеют более широкое стратиграфическое распространение. В Западном Верхоянье (Вавилов, 1966) и Арктической Канаде (Tozer, 1961, 1967) *Ophi-*

ceras встречаются только стратиграфически выше отоцерасовых слоев. Слои с *Otoceras* Шпицбергена, Ялски и Китая пока еще недостаточно изучены.

В составе прочих элементов сопутствующей *Otoceras* фауны разных регионов также наблюдаются некоторые отличия (Захаров, 1971б), связанные, вероятно, с фациальными особенностями раннетриасовых морских бассейнов.

Учитывая особенности стратиграфического распространения *Otoceras* и *Ophiceras*, Б. Каммел (Kummel, 1972) пришел к выводу, что, по-видимому, не следует различать наряду с зоной *Otoceras* зону *Ophiceras*, как это делалось до настоящего времени многими исследователями, в том числе и самим Каммелом. С этой точкой зрения можно согласиться, тем более, что в отдельных районах Верхоянья (р. Бургаганджа) *Ophiceras* встречаются даже в слоях с *Vavilovites*, выделенных в виде самостоятельной зоны.

Бассейн р. Восточной Хандыги

Отложения зоны *Otoceras boreale* Верхоянья, соответствующие зоне *Otoceras woodwardi* международной стратиграфической шкалы, наиболее полно изучены на левом борту р. Сеторым (Попов, 1956, 1958; Домохотов, 1960; Захаров, 1971б; Коростылев, 1972), являющейся притоком Восточной Хандыги.

На отложенных имтачанской свиты верхней перми (песчаники среднезернистые, светло-серые, с прослоями алевродитов и глинистых сланцев), содержащих *Kolymia*, а также, судя по данным А.Н. Олейникова (см. Kummel, 1972), остатки растений *Neoggerathiopsis* и *Equisetites* без видимого несогласия залегают следующие отложения индского яруса (снизу вверх):

	Мощность, м
1. Черные глинистые сланцы	0,7
2. Глинистые сланцы с кремнисто-карбонатными конкрециями, содержащими <i>Otoceras boreale</i>	0,3
3. Черные глинистые сланцы	2
4. Глинистые сланцы с конкрециями, содержащими <i>Otoceras boreale</i> . В осыпи под обнажением описываемого слоя остатки <i>Otoceras</i> обнаружены как в конкрециях, так и в обломках сланцев. Остатки бентоса (<i>Claraia</i> , мелкие двустворки, гастроподы) в этой осыпи встречаются чрезвычайно редко	0,2
5. Черные глинистые сланцы с редкими конкрециями	0,7
6. Глинистые сланцы с многочисленными конкрециями, содержащими крупные раковины <i>Otoceras boreale</i> (с широким и узким поперечным сечением)	0,2
7. Черные глинистые сланцы	0,9
8. Глинистые сланцы с конкрециями, содержащими многочисленные остатки аммоноидей и наутилоидей, достигающих гигантских размеров — <i>Grypoceras</i> sp. и <i>Otoceras boreale</i> (табл. III, фиг. 1–2). Одна из встреченных здесь раковин определена как <i>Glyptophipiceras?</i> sp. Встречаются мелкие шаровидные раковины неясной систематической принадлежности. Редкие остатки бентоса представлены мелкими двустворками	0,4
9. Черные глинистые сланцы и алевродиты	1,3
10. Глинистые сланцы с единичными раковинами <i>Otoceras boreale</i> , достигающими гигантских размеров, и <i>Grypoceras</i> sp. В захоронениях аммоноидей и наутилоидей бентосные формы не встречаются	0,5

В осыпи под скалой, сложенной этим же слоем, обнаружены широкие и узкие раковины *Otoceras boreale* и *Ophiceras (Ophiceras) sp.*

11. Песчаники мелкозернистые, темно-серые	0,45
12. Черные алевродиты и глинистые сланцы	6
13. Алевродиты и глинистые сланцы с многочисленными конкрециями, содержащими <i>Otoceras boreale</i>	0,5
14. Черные алевродиты и глинистые сланцы	1,5
15. Алевродиты и глинистые сланцы с конкрециями, содержащими <i>Ophiceras sp. indet.</i> В осыпи под скалой, сложенной данным слоем, встречаются <i>Ophiceras (Ophiceras) sp. 1</i> и <i>Glyptophipiceras (Tomophipiceras) pascoei</i>	0,5
16. Черные алевродиты и глинистые сланцы	1,5
17. Песчаники тонкозернистые, серые	0,5
18. Черные алевродиты и аргиллиты	6,5

Вероятно, в этих отложениях присутствуют конхостраки (Домохотов, 1960). В осыпях на склоне распадка встречены единичные *Glyptophipiceras (Tomophipiceras) pascoei* и *Otoceras boreale*, но нет уверенности в том, что происходят именно из описываемого выше слоя (принадлежат, возможно, из разных слоев).

- | | |
|--|------|
| 19. Песчаники тонкозернистые, серые | 0,15 |
| 20. Алевролиты и аргиллиты черные, с редкими конкрециями. В осыпи под скалами, сложенными породами только данного слоя, обнаружены многочисленные остатки амmonoидей, представленных <i>Grypoceras</i> sp., <i>Glyptophticeras (Tomophticeras) pascoei</i> , <i>Ophiceras</i> sp. 1. Бентос представлен мелкими <i>Anodontophora</i> sp. | 7 |
| 21. Алевролиты и аргиллиты с редкими конкрециями
В соседней с обнажением осыпи в обломках сланцев и конкрециях встречены многочисленные <i>Glyptophticeras (Tomophticeras) pascoei</i> , а также <i>Vishnuites</i> sp. indet. и <i>Anodontophora</i> sp. | 7 |
| 22. Черные алевролиты и глинистые сланцы с конкрециями, содержащими единичных <i>Glyptophticeras (Tomophticeras) pascoei</i> , <i>Glyptophticeras?</i> sp., <i>Ophiceras (Ophiceras)</i> sp. 1, <i>Vishnuites</i> cf. <i>decipiens</i> (табл. VII, фиг. 3). Вишнуит встречен в осыпах данного слоя | 1 |
| 23. Алевролиты и глинистые сланцы. В осыпи под обнажениями этого слоя встречены остатки только семипелагических форм — <i>Glyptophticeras (Tomophticeras) pascoei</i> (скопления) | 2 |
| 24. Песчаники тонкозернистые, полосчатые, с желваковидными образованиями известкового состава. В осыпах этих песчаников встречен <i>Grypoceras</i> sp. | 1 |

Стратиграфически выше располагаются преимущественно песчаные отложения индского яруса, лишенные остатков цефалопод (соответствуют зоне *Gyronites frequens*).

Общая мощность слоев, в которых встречаются *Otoceras*, составляет в разрезе около 14–20 м. Мощность перекрывающих их слоев с *Vishnuites* cf. *decipiens* и *Glyptophticeras (Tomophticeras) pascoei* достигает 19–24 м.

Все описанные выше слои (30–40 м), очевидно, соответствуют зоне *Otoceras woodwardi*, поскольку представителей *Vavilovites* в них не обнаружено (в местной зоне *Otoceras boreale* Западного Верхоянья присутствие остатков *Glyptophticeras*, как отмечалось выше, не вызывает сомнений).

Остальную часть индского яруса Верхоянья составляют, вероятно, лишь слои с *Vavilovites turgidus*, соответствующие единственной зоне *Gyronites frequens*. Ю.В. Архипов (1971) и М.Н. Вавилов (1966) пытаются выделять в этой части разреза индского яруса две зоны (*Pachyprotychites turgidus* и *Pachyprotychites strigatus*), но их аргументация противоречива. Один из исследователей считает, что слои с *Otoceras* перекрываются зоной *Pachyprotychites turgidus*, другой — *Pachyprotychites strigatus*.

Противоречивость приводимых ими сведений объясняется, вероятно, тем, что интервалы распространения видов *Vavilovites turgidus* и *V. strigatus*, избранных в качестве зональных, в значительной степени совпадают.

Бассейн р. Томпо

Отложения аякского и русского ярусов Верхоянья палеонтологически наиболее полно охарактеризованы в бассейне р. Томпо (р. Бургаганджа). Аякский ярус представлен здесь слоями с *Hedenstroemia hedenstroemi* и *Dieneroceras*. Первые из них соответствуют зоне *Hedenstroemia bosphorensis*, вторые — *Anasibirites nevolini*. Коростелев (1972) подтвердил присутствие в отложениях местной зоны *Dieneroceras* остатков *Wasatchites*, обычно ассоциирующихся с *Anasibirites*. Русский ярус бассейна Томпо охарактеризован лишь слоями с *Olenekites spiniplicatus*. Слои, соответствующие зоне *Suncolumbites multiformis*, в пределах Северо-Востока СССР (местная зона *Prohungarites crasseplicatus*) достоверно установлены, как известно, только в районе Куларского хребта (Попов, 1968).

Ниже приведено описание разреза нижнего триаса р. Бургаганджа.

Пермские отложения состоят из мелко- и тонкозернистых песчаников имтачанской свиты, содержащих *Koformia*. От триасовых отложений они отделены задернованным интервалом. Выше следуют отложения индского яруса (снизу вверх):

- | | |
|--|----|
| 1. Черные глинистые сланцы с кремнисто-карбонатными конкрециями. Вскрытая мощность | 36 |
|--|----|

В осыпи, под скалой, в которой обнажаются триасовые отложения, встречены *Otoceras* sp. indet. и *Vavilovites* sp., происходящие, по-видимому, из разных слоев (границу между отложениями с *Otoceras* и *Vavilovites* в разрезе установить не удается). Судя

по материалам Коростелева (1972), по-видимому, в описываемой пачке присутствуют *Episageceras* и *Glyptopliceras*. Остатки бентоса представлены *Nucula* sp., *Atomodesma errabunda*, *Rhynchonella* sp. и конхостраками (определение моллюсков коллекции Коростелева выполнены Ю.Н. Поповым).

Мощность, м

Задернованный материал (50–70 м по мощности).

2. Полосчатые глинистые сланцы и алевролиты с *Episageceras dalailamae* (табл. II, фиг. 7), *Xenodiscus* cf. *subdemissus*, *Glyptopliceras* (*Tompophiceras*) sp., *Kingites korostelevi*, *Koninckites* cf. *krafftii* (табл. IV, фиг. 7, 8), *Ophiceras* (*Ophiceras*) sp. 1 (табл. VII, фиг. 1, 2), *Ophiceras* (*Ophiceras*) sp. 2, *Ophiceras* (*Lytophicerias*) sp. Остатки бентоса представлены *Atomodesma* cf. *errabunda*, *Myalina* cf. *schamarae* (биссусными формами) и конхостраками (Коростелев, 1972) 35–50

В низовьях р. Бургаганджи (район высоты 824 м) в ассоциации с *Episageceras*, *Xenodiscus*, *Kingites*, *Ophiceras* (доминант) и *Atomodesma*, т.е. с комплексом, типичным для описанной выше пачки, встречено несколько экземпляров *Vavilovites*. Таким образом, отложения данной пачки, очевидно, принадлежат слоям *Vavilovites turgidus* (зона *Gyronites frequens*).

3. Глинистые сланцы с конкрециями, содержащими *Episageceras dalailamae*, *Xenodiscus* cf. *subdemissus*, *Kingites korostelevi*. 7
4. Полосчатые тонкозернистые песчаники с многочисленными конкрециями и редкими прослоями мелкозернистых песчаников. В алевролитах и конкрециях встречаются многочисленные остатки семипелагических форм – *Episageceras dalailamae*, *Xenodiscus* cf. *subdemissus*, *Glyptopliceras* (*Tompophiceras*) sp., *Kingites korostelevi* (доминируют), *Koninckites* cf. *krafftii*, *Ophiceras* (*Ophiceras*) sp. 1, *Ophiceras* (*Ophiceras*) sp. 2, *Ophiceras* (*Lytophicerias*) sp. Аммоноидеи ассоциируются с *Atomodesma* и конхостраками 45
Из этих отложений происходит, по-видимому, и *Vavilovites* (Коростелев, 1972).
5. Черные алевролиты с крупными конкрециями. Алевролиты содержат *Xenodiscus* cf. *subdemissus*, *Kingites korostelevi*, *Ophiceras* (*Ophiceras*) sp. 1, *Ophiceras* (*Lytophicerias*) sp. По-видимому, из этой пачки, обнажающейся в районе р. Барыкчан, происходит *Vavilovites* (*Tompoprotychites*) *turgidus* (Коростелев, 1972).
6. Черные алевролиты с частыми прослоями мелко- и тонкозернистых песчаников и конкрециями с текстурой "конус в конус" 35
7. Песчаники мелкозернистые, серые с мало мощными прослоями тонкозернистых песчаников 6
8. Черные алевролиты с редкими желваками известковистого состава 12
В осьюпи встречены остатки аммоноидей, *Atomodesma* и конхострак.
9. Алевролиты с прослоями мелко- и тонкозернистых песчаников с остатками двустворок 23
10. Черные алевролиты с прослоями тонкозернистых полосчатых песчаников и редкими известковыми желваками, содержащими остатки двустворок *Palaeoneilo* sp. (определение Т.К. Калишевич).
11. Алевролиты с прослоями мелкозернистых и тонкозернистых и тонкозернистых полосчатых песчаников 30
Задернованный интервал в долине притока (около 40 м по мощности).
12. Отложения, аналогичные слоям пачки 11 45
13. Алевролиты черные 17
14. Черные тонкозернистые песчаники и алевролиты 8
Задернованный интервал. Мощность не менее 120

Отложения, предшествующие задернованному интервалу и лишенные остатков аммоноидей, принадлежат, по-видимому, верхам индского или низам аякского ярусов.

В разрезе района ручья Барыкчан в верхах индского яруса обнаружены *Xenodiscus* cf. *subleptodiscus*, *Vavilovites turgidus* и *V.* cf. *strigatus* (Коростелев, 1972). Сопровождающий их бентос представлен подвижно-прикрепляющимся типом двустворок (*Myalina schamarae*), гастроподами (*Bellerophon* sp.) и конхостраками (Коростелев, 1972).

Мощность индского яруса в бассейне р. Бургаганджа составляет не менее 400 м (суммарная мощность слоев с *Otoceras* и *Vavilovites* в бассейне соседней реки Юге-Сак, по Коростелеву, достигает около 580 м).

Слои с *Hedenstroemia hedenstroemi* аякского яруса в районе р. Бургаганджи недостаточно обнажены и пока еще мало изучены. По В.И. Коростелеву (1972), они представлены глинистыми сланцами с редкими прослоями полосчатых алевролитов и мелкозернистых песчаников. В конкрециях этих слоев присутствуют (по-видимому, учтены данные по соответствующим слоям бассейна р. Барыкчан) *Hedenstroemia hedenstroemi*, *Koninckites* sp. indet., *Paranorites? kolumensis*, *Clypeoceras* sp., ассоциирующиеся с остатками бентоса, представленного *Nucula goldfussi*, *Myalina schamarae*, *Atomodesma*

errabunda, *Posidonia mimier*, *Anodontophora canalensis* и конхостраками (зарывающийся, свободнолежачий, подвижно-прикрепленный и ползающий этологические типы)

Мощность рассматриваемых слоев около 390 м.

Попутно отметим, что в Западном Верхоянье в пределах этой зоны аякского яруса недавно были обнаружены остатки единичных *Meekoceras gracilitatis* (Вавилов, 1964), что и послужило Л.Д. Кипарисовой, Ю.Н. Попову (1964) и М.Н. Вавилову (1967) основанием для выделения одноименной зоны в этом районе.

Вышележащие слои с *Dieneroceras* аякского яруса в разрезе р. Бургаганджа мало изучены, объем их определен условно, поскольку органические остатки встречаются в этой части разреза редко. В обнажающейся части этих отложений различаются:

	Мощность, м
1. Черные глинистые сланцы (в отдельных обнажениях).	10
2. Алевролиты с конкрециями и тонкозернистые песчаники (крупная осьпь). В основании осьпи встречаются <i>Prionolobus</i> sp. (табл. XI, фиг. 1), <i>Nordophiceras</i> aff. <i>alexeevae</i> (табл. IX, фиг. 5–6), <i>Dieneroceras?</i> sp. indet. и <i>Xenoceltites subevolutus</i> (табл. XV, фиг. 17). Их стратиграфическое положение не ясно	30–40
3. Песчаники тонкозернистые и алевролиты с прослоями мелкозернистых песчаников	15
4. Песчано-глинистые сланцы	20
5. Песчано-глинистые сланцы полосчатые	15
Задернованный интервал в долине притока. Мощность не менее	40
6. Черные алевролиты с примесью песчаного материала. Встречена единственная раковина <i>Nordophiceras</i> aff. <i>alexeevae</i>	7
7. Алевролиты с желваками карбонатного состава, содержащими остатки аммоноидей плохой сохранности	20
8. Песчано-глинистые сланцы с прослоями мелкозернистых серых песчаников. В желваках карбонатного состава встречены остатки аммоноидей	7–8
9. Черные глинистые сланцы с лепешковидными конкрециями	20
Задернованный материал (первые метры)	
10. Песчано-глинистые	7–8
11. Глинистые и песчано-глинистые сланцы с редкими конкрециями (содержат остатки ринхонеллид) и прослоями тонкозернистых песчаников	30–35
Задернованный интервал	15–20
12. Черные алевролиты и песчано-глинистые сланцы с растительным детритом. В осьпи встречается деформированная раковина цератита (<i>Dieneroceras?</i> sp. indet.)	9
13. Алевролиты с редкими прослоями тонкозернистых песчаников	15
14. Черные алевролиты с желваками карбонатного состава	15–16
15. Алевролиты с прослоями тонко- и мелкозернистых песчаников	16–17
16. Песчаники тонко- и мелкозернистые, с прослоями алевролитов	33

Данные слои, вероятно, завершают отложения аякского яруса.

Верхи аякского яруса в районе ручья Барыкчан (Коростелев, 1972) наряду с *Dieneroceras demokidovi* и *D.* sp. indet. содержат *Wasatchites* cf. *tardus*. Остатки бентоса представлены здесь *Eumorphotis* sp. indet., *Gervillia* cf. *mytiloides*, *Posidonia* cf. *mimir*, гастроподами семейства *Pleurotomariidae* (подвижно-прикрепляющийся и ползающий этологические типы). Мощность описанных выше слоев с *Dieneroceras* р. Бургаганджи составляет около 330 м. Коростелев оценивает мощность слоев с *Wasatchites* бассейна р. Юге-Сах в 360 м.

В целом слои с *Dieneroceras* Восточного Верхоянья, соответствующие зоне *Anasibirites nevolini* аякского яруса, бедны остатками аммоноидей. В порядке сравнения укажем, что это явление характерно и для слоев с *Anasibirites multiformis* Западного Верхоянья (Вавилов, 1966; Архипов, 1971), которые более полно изучены, чем соответствующие слои Восточного Верхоянья. В нижней части рассматриваемой зоны Западного Верхоянья известны *Dieneroceras demokidovi*, *Wasatchites tardus*, *Anasibirites multiformis*, *Xenoceltites* sp. и др. К верхам зоны *Anasibirites multiformis* Западного Верхоянья условно относят слои с конхостраками, лишенные остатков аммоноидей. Архипов сообщает о существовании переходных слоев между зонами *Meekoceras gracilitatis* и *Anasibirites multiformis*, что важно учитывать при определении объема зон аякского яруса.

Общая мощность отложений аякского яруса в рассматриваемом районе Восточного Верхоянья достигает 720–750 м.

Выше следуют отложения русского яруса.

17. Песчанистые алевролиты с *Karangatites?* sp. (табл. IX, фиг. 9–10) 17
 Подошва этих слоев условно принимается за основание местной зоны *Olenekites spiniplicatus* русского яруса.
18. Черные алевролиты с редкими шаровидными конкрециями кремнисто-карбонатного состава (содержат *Karangatites?* sp.) и мелкими марказитовыми конкрециями 16
19. Алевролиты с маломощными прослоями мелкозернистых песчаников 15
20. Черные алевролиты с примесью песчаного материала и мощными (0,5–2 м) прослоями мелкозернистых песчаников. Алевролиты представлены скоплениями семипелагических и бентосных форм (*Karangatites?* sp. мелкие двустворки), ассоциирующимися с растительным детритом. 55
21. Переслаивание мелко- и тонкозернистых серых песчаников и черных алевролитов. В короткой осыпи под коренным обнажением этих слоев встречены *Parasibirites pretiosus*, происходящие, по-видимому, из нижней части пачки 13
23. Черные алевролиты с маломощными прослоями тонкозернистых песчаников 50
24. Переслаивание тонко- и мелкозернистых песчаников, алевролитов и глинистых сланцев. Встречен прослой мелкогалечных конгломератов с алевроитовым цементом. В короткой осыпи под обнажающимися слоями только данной пачки встречены *Karangatites?* sp., *Parasibirites grambergi* (доминант), *P. mixtus* и *Keyserlingites* sp. Структура рассматриваемых слоев осложнена разрывным нарушением небольшой амплитуды (первые метры) 17
25. Мелкозернистые песчаники с маломощными прослоями глинистых сланцев и алевролитов 10–12
 С вышележащими отложениями граничат по разрывному нарушению (амплитуда смещения около 5–10 м).
26. Черные алевролиты с прослоями тонкозернистых песчаников. В кусках алевролитов из осыпи, образующейся по этим слоям, встречены *Parasibirites grambergi* и *Keyserlingites* sp., в кусках конкреций – мелкие двустворки. 7
 Возможно, из этих отложений происходят *Pleuromutilus idahoensis*, *Olenekites spiniplicatus* коллекции Коростелева.
27. Глинистые сланцы 10
28. Переслаивание алевролитов (содержат остатки конхострак), глинистых сланцев и тонкозернистых песчаников 2,5
29. Алевролиты с конкрециями и довольно мощными прослоями мелкозернистых песчаников. В конкрециях из осыпи, развитой по этим слоям, встречаются *Parasibirites pretiosus* и *Keyserlingites* sp. Остатки бентоса представлены редко встречающимися мелкими двустворками 23
30. Черные алевролиты с прослоями тонкозернистых песчаников с *Parasibirites grambergi* и мелкими двустворками. Конкреции из осыпи содержат многочисленные *Parasibirites grambergi*, *P. pretiosus* и *Keyserlingites middendorffi* 3
31. Алевролиты черные, с редкими конкрециями, содержащими *Olenekites* sp. indet. 3
32. Алевролиты черные 2
33. Тонкозернистые песчаники с текстурой взмучивания и прослоями мелкозернистых песчаников, алевролитов и мелкогалечных конгломератов 17
34. Песчаники мелкозернистые, серые, с прослоями тонкозернистых разностей и алевролитов 30–35
35. Тонкозернистые песчаники и алевролиты 10
36. Черные алевролиты с конкрециями 5,5

Стратиграфически выше залегают мелкозернистые серые песчаники и алевролиты с конкрециями, содержащими анизийских *Arctohungarites?* sp. indet.

Мощность отложений русского яруса в описываемом разрезе составляет около 44–450 м (около 340 м, по Коростелеву).

Общая мощность нижнего триаса в бассейне р. Томпо (р. Бургаганджа) достигает 1600–1800 м.

АРКТИЧЕСКАЯ СИБИРЬ (НИЗОВЬЯ р. ОЛЕНЕК И ПОБЕРЕЖЬЕ ОЛЕНЕКСКОГО ЗАЛИВА)

Разрезы нижнего триаса Арктической Сибири издавна привлекают исследователей тем, что их верхние слои, соответствующие русскому ярусу (оленекские слои), содержат скопления раковин амmonoидей исключительно хорошей сохранности.

Честь открытия оленекских слоев принадлежит, как отмечалось в специальной главе, А.Л. Чекановскому (Mojsisovics, 1886, 1888). В дальнейшем они детально изучались Д.В. Лазуркиным, М.В. Корчинской (1963), Д.С. Сороковым (1963), Т.В. Астаховой (1965), В.Ф. Возиным, Ю.Д. Захаровым (1970б).

Побережье Оленекского залива у пос. Станнах-Хочо

Аммоноидеи распределены в нижнем триасе Арктической Сибири крайне неравномерно. Низы триаса представлены здесь песчано-туффитовыми и эффузивно-туфогенными образованиями, которые накапливались, по-видимому, в континентальных, лагунных и прибрежно-морских условиях (Грамберг, 1964). На побережье Оленекского залива между мысами Туус Балык и Станнах Тумса (вблизи пос. Станнах-Хочо) отложения этой толщи представлены слоями (снизу вверх):

	Мощность, м
1. Аргиллиты, туфогенные алевролиты и песчаники (подстилающие отложения не обнажены). Вскрытая мощность	3,5
2. Песчаники мелкозернистые, серые, туфогенные, с прослоями туфогенных алевролитов шоколадного и зеленого цветов	15
3. Песчаники мелкозернистые, серые, с линзами ракушечников, сложенных остатками исключительно бентосных форм — двустворок, гастропод (<i>Bellerophon</i>) и редких брахиопод плохой сохранности (Астахова, 1965)	15—25

Из описанных выше отложений происходят также конхостраки (скопления), отпечатки семян *Araucarites*, споры и пыльца.

Мощность обнажающейся части рассматриваемых отложений условно индского возраста не превышает 44 м. Условность в определении объема индского яруса в данном разрезе вызвана тем, что на основании определений конхострак и растительных остатков возраст песчано-туффитовой пачки (улаханюрхская свита) определяется только как раннетриасовый, и о полной или частичной принадлежности ее к индскому ярусу можно судить на основе структурных построений лишь условно.

Вышележащие отложения, перекрывающие породы улаханюрхской свиты без видимого несогласия, достоверно принадлежат аякскому ярусу.

4. Черные аргиллиты с крупными глинисто-карбонатными конкрециями-септариями (все конкреции из нижнего триаса рассматриваемых районов Арктической Сибири имеют глинисто-карбонатный состав), содержащими только крупных аммоноидей — *Pseudosageceras* sp. и *Clypeoceras astakhovae* (доминант) (табл. V, фиг. 1—3). Отдельные *Clypeoceras* встречены только 0,5 м стратиграфически выше контакта с песчаниками улаханюрхской свиты 7,5

Хеденштремии, являющиеся типичными представителями нижних слоев аякского яруса, в описываемом разрезе не обнаружены. Правда, Астахова (1965) указывает на присутствие в этих отложениях *Paranorites? tzaregradskii*, встречающихся обычно в слоях с *Hedenstroemia*.

5. Аргиллиты с прослоями известняков-ракушечников. В ракушечниках преобладают остатки бентоса — *Pteria ussurica*, *Claraia aurita*, *Gervillia mytiloides*, *Posidonia* cf. *mimer*, *P. olenekensis*, *P. orulganensis* (подвижно-прикрепляющийся и другие этологические типы). Остатки пелагических форм представлены позвонками и зубами рыб (?). Из редких остатков семипелагических форм известны *Dieneroceras? sp.*, а также *Pseudespindites* sp. и ребристые формы невыясненной систематической принадлежности (Астахова, 1965). 12

Мощность обнажающейся части отложений аякского яруса на побережье Оленекского залива составляет только около 20 м.

После задернованного интервала (пропущено не менее 90—100 м по мощности) в рассматриваемом разрезе следуют отложения русского яруса.

6. Аргиллиты полосчатые, с деформированными раковинами *Nordopliceras schmidtii* (эволютоконхи и инволютоконхи), плохо сохранившимися двустворками и растительным детритом 35—50
Астахова (1965) указывает на присутствие, по-видимому, в этой же толще *Prosphingites*, *Olenekites*, *Sibirites* и *Keyserlingites*.
7. Черные аргиллиты с редкими прослоями мелкозернистых песчаников и алевролитов 60—70
8. Аргиллиты с многочисленными мелкими конкрециями, содержащими преимущественно остатками семипелагических форм: 1) аммоноидей — *Pseudosageceras*, *Prosphingites*, *Nordopliceras*, *Karangatites*, *Svalbardiceras*, *Arctomeekoceras*, *Xenoceltites*, *Olenekites*, *Keyserlingites*; 2) наутилоидей со спирально свернутой раковиной — *Pleuronautilus olenekensis*; 3) наутилоидей с прямой раковиной — *Trematoceras* cf. *campanile*. Бентос представлен биссусными формами двустворок — *Gervillia*, *Posidonia*, гастроподами и скафоподами 0,4

- | | |
|---|-----|
| 9. Песчаники тонкозернистые, полосчатые, местами со слабо выраженной косою слоистостью, и алевролиты с линзами известковистых песчаников, содержащих остатки <i>Olenekites spiniplicatus</i> . | 6,4 |
| 10. Переслаивание алевролитов, аргиллитов и полосчатых темно-серых песчаников | 4,5 |
| 11. Алевролиты, аргиллиты и полосчатые песчаники с мелкими конкрециями. В конкрециях и во вмещающих их отложениях встречены раковины аммоноидей – <i>Pseudosageceras boreale</i> , <i>Prospiringites czekanowskii</i> , <i>Svalbardiceras asiaticus</i> , <i>Olenekites spiniplicatus</i> (эволютоконхи и инволютоконхи), <i>Keyserlingites middendorffi</i> (эволютоконхи и инволютоконхи) | 11 |
| 12. Аргиллиты и алевролиты черные | 18 |

Стратиграфически выше следуют анизийские мелкозернистые песчаники и алевролиты (в существенном удалении от контакта содержат *Czekanowskites*, *Tropigastrites*, *Arctohungarites*, *Grambergia*, *Pearlylandites* и *Parapopanoceras*).

Мощность обнажающейся части русского яруса в рассматриваемом разрезе составляет не менее 135 м (152 м, по Астаховой).

Общая мощность нижнего триаса на побережье Оленекского залива с учетом пропусков в обнажениях составляет, по Астаховой, более 220 м. Мощность нижней части индского яруса в подсчетах не учтена.

Район ручья Менгилях

Из разрезов Арктической Сибири наибольшую известность имеют слои нижнего триаса приустьевой части р. Оленек (район ручья Менгилях), в которых Чекановский впервые собрал весьма представительную коллекцию аммоноидей. Эти так называемые оленекские слои первоначально были выбраны Кипарисовой и Поповым (1956) в качестве стратотипа оленекского яруса.

В районе ручья Менгилях обнажены отложения только русского и анизийского ярусов, образующие здесь антиклинальную складку, ядро которой скрыто под аллювиальными отложениями. Нижний триас, обнажающийся здесь преимущественно в виде "щеток" на пляже, заливаемых приливом, представлен слоями (снизу вверх):

- | | |
|---|-------------|
| | Мощность, м |
| 1. Черные аргиллиты с мелкими конкрециями, содержащими <i>Parasibirites grambergi</i> и <i>P. pretiosus</i> . Породы обнажены лишь на отдельных участках пляжа (северное крыло антиклинали).
Вскрытая мощность | 30 |

Рядом с коренными выходами встречены *Pseudosageceras*, *Nordophiceras*, *Boreomeekoceras*, *Olenekites*, *Subolenekites*, *Sibirites* и *Keyserlingites*, происходящие, очевидно, из вышеописанного слоя. На более значительном удалении от коренных выходов встречен гигантский *Keyserlingites*, а также конкреция с *Nordophiceras* и "анаптихом", раковина *Anaxenaspis* aff. *orientalis* (табл. XVIII, фиг. 1), редкие двустворки (*Palaeoneilo*, *Mysidioptera*), мелкие гастроподы и лингулы.

- | | |
|---|-----|
| 2. Черные аргиллиты с редко встречающимися мелкими (5 см) конкрециями, содержащими <i>Nordophiceras euomphalus</i> (эволютоконхи и инволютоконхи), <i>Arctomeekoceras rotundatum</i> , <i>Subolenekites altus</i> . Коренные выходы не сплошные
В осыпях наряду с <i>Nordophiceras</i> встречены <i>Arctomeekoceras rotundatum</i> , <i>Boreomeekoceras keyserlingi</i> , <i>Keyserlingites subrobustus</i> . | 12 |
| 3. Аргиллиты с многочисленными крупными (до 30 м) конкрециями, содержащими скопления семипелагических форм – <i>Nordophiceras euomphalus</i> , <i>Arctomeekoceras</i> sp., <i>Boreomeekoceras keyserlingi</i> , <i>Subolenekites altus</i> (эволютоконхи и инволютоконхи), <i>Sibirites eichwaldi</i> , <i>Keyserlingites middendorffi</i> (эволютоконхи и инволютоконхи). Доминируют кейзерлингиты. В ассоциации с <i>Boreomeekoceras</i> встречен "анаптих". Остатки бентоса представлены редкими мелкими раковинами двустворок и гастропод
В конкрециях вблизи обнажения дополнительно собраны раковины аммоноидей – <i>Pseudosageceras boreale</i> , <i>Karangatites?</i> sp., <i>Arctopronites prontchischevi</i> , <i>Subolenekites altus</i> (эволютоконхи и инволютоконхи), а также фрагменты двух-трех белемнитов – <i>Atractites</i> aff. <i>boeckhi</i> . | 0,5 |
| 4. Черные аргиллиты | 1,5 |
| 5. Черные аргиллиты с конкрециями, содержащими только скопления аммоноидей – <i>Boreomeekoceras keyserlingi</i> , <i>Olenekites spiniplicatus</i> , <i>Subolenekites altus</i> , <i>Sibirites eichwaldi</i> , <i>Keyserlingites middendorffi</i> (доминант) | 1 |
| 6. Аргиллиты с очень редкими конкрециями | 6 |

7. Аргиллиты с многочисленными крупными конкрециями, содержащими скопления только аммоноидей — *Pseudosageceras boreale*, *Boreomeekoceras keyserlingi*, *Subolenekites altus*, *Keyserlingites middendorffi* (доминант) 0,5
 В осыпях вблизи обнажения описываемого слоя дополнительно собраны *Karangatites*, *Nordoplicheras*, *Arctomeekoceras*, *Sibirites*, *Keyserlingites* и белемнит *Atractites*. В жилой камере одного из кейзерлингитов встречен "анаптих". Бентос представлен единичными экземплярами мелких гастропод.
 Далее коренные вскрыты под аллювием (около 3 м по мощности).
8. Черные аргиллиты с редкими конкрециями, содержащими *Nordoplicheras schmidti*, *N. euomphalus*, *Xenoceltites glacialis*, *Olenekites spiniplicatus*, *Keyserlingites middendorffi*. Бентос представлен редкими мелкими двустворками 3
 В конкрециях, собранных вблизи обнажающегося слоя, обнаружены скопления 1) аммоноидей *Pseudosageceras*, *Arctomeekoceras*, *Boreomeekoceras*, *Xenoceltites*, *Olenekites*, *Sibirites*, единичные раковины 2) наутилоидей *Pleuromutilus olenekensis* (положение *P. subaratus* в разрезе не выяснено) и *Trematoceras* sp., 3) двустворок (*Posidonia*, *Mysidioptera*) и 4) гастропод.
9. Черные аргиллиты с линзами (до 0,3 м) известняков, имеющих текстуру "конус в конус" и конкрециями, содержащими остатки только семипелагических форм 1) аммоноидей *Nordoplicheras schmidti*, *Olenekites spiniplicatus* (эволютоконхи и инволютоконхи) и 2) крупных наутилоидей — *Pleuromutilus olenekensis* 0,5
 В осыпях встречены *Xenoceltites*.
10. Черные аргиллиты 2,2
11. Аргиллиты с линзами известняков и крупными (до 25 см) конкрециями, содержащими *Nordoplicheras schmidti* (доминант), *Svalbardiceras sibiricum*, *Olenekites spiniplicatus*, *Keyserlingites middendorffi* 0,3
12. Черные аргиллиты 0,7
13. Аргиллиты с многочисленными крупными (до 20–30 см) конкрециями, содержащими скопления *Nordoplicheras schmidti*, *N. euomphalus*, *Keyserlingites middendorffi* и *K. subrobustus*. Остатки бентосных форм встречаются редко — *Mysidioptera aurita* 0,5
 В осыпях встречены *Nordoplicheras*, *Xenoceltites*, *Olenekites* и наутилоидей со спирально свернутой и прямой раковиной.
14. Черные аргиллиты 1
15. Черные аргиллиты с конкрециями, содержащими скопления *Olenekites spiniplicatus* и *Keyserlingites middendorffi* 0,3
16. Черные аргиллиты 1
17. Аргиллиты с конкрециями, содержащими *Nordoplicheras schmidti*, *Svalbardiceras sibiricum*. В конкрециях из свалов встречены *Pleuromutilus* и *Olenekites* с "анаптихами".
18. Черные аргиллиты с линзами известняков, имеющих текстуру "конус в конус", известковистых песчаников и редкими конкрециями. 4
19. Аргиллиты и алевролиты зеленовато-серые, с редкими конкрециями, содержащими *Prosphingites czekenowski* 0,2
 В конкрециях, встречающихся у обнажения, обнаружены *Subolenekites altus*.
20. Черные аргиллиты с линзами известняков, имеющими текстуру "конус в конус", и крупными конкрециями (слои исследованы в искусственных расчистках низкого берегового обрыва) 16
21. Аргиллиты с крупными конкрециями, содержащими *Nordoplicheras schmidti*, *Sibirites eichwaldi* и *Keyserlingites middendorffi*. Редкие остатки бентоса представлены мелкими двустворками (*Posidonia?*) и лингулами 1
 В короткой осыпи под обнажением обнаружены дополнительно *Arctomeekoceras* и *Subolenekites*.
22. Черные аргиллиты с линзами известняков и мелкими конкрециями 9
23. Черные аргиллиты с мелкими лепешковидными конкрециями, содержащими *Nordoplicheras euomphalus*, *Olenekites spiniplicatus*, *Subolenekites altus* (эволютоконхи и инволютоконхи) 18
 В коротких осыпях рядом с расчистками встречены *Keyserlingites middendorffi*. В конкрециях на пляже в ассоциации с *Olenekites* обнаружены *Nordoplicheras euomphalus*, *Karangatites popovi*, *Svalbardiceras sibiricum*, *Boreomeekoceras keyserlingi*, *Arctopronites pronthischevi*, *Xenoceltites glacialis*, *Subolntkites altus*, *Sibirites eichwaldi* и *Keyserlingites subrobustus*.
- Задержанный интервал 40–45
24. Черные аргиллиты с мелкими конкрециями, содержащими *Nordoplicheras schmidti*, *Olenekites spiniplicatus* (эволютоконхи и инволютоконхи), *Subolenekites altus* (эволютоконхи и инволютоконхи). Остатки бентоса представлены гнездовыми скоплениями очень мелких гастропод и единичными раковинами двустворчатых моллюсков с неразъединенными створками 3
25. Аргиллиты с линзами известняков, имеющих текстуру "конус в конус" и мелкими конкрециями 20–25
26. Аргиллиты с редкими линзами мергелистых известняков и мелкими конкрециями, содержащими *Nordoplicheras schmidti*, *Boreomeekoceras keyserlingi*, *Olenekites spiniplicatus*, *Subolenekites altus*, *Sibirites eichwaldi* и *Keyserlingites middendorffi* (доминант) 13
 В осыпи низкого борта р. Оленек дополнительно обнаружены *Pseudosageceras boreale*, *Subolenekites altus*.

27. Черные аргиллиты с конкрециями, содержащими многочисленных аммоноидей – *Nordophiceras schmidti*, *N. sp.*, *Boreomeekoceras sp.*, *Olenekites spiniplicatus*, *Sibirites eichwaldi*, *Keyserlingites middendorffi* (доминант). Бентос представлен мелкими Scaphopoda. 9
В конкрециях, встреченных вблизи обнажения, обнаружены *Nordophiceras*, *Karangatites* (новый вид), *Boreomeekoceras*, *Xenoceltites*, *Subolenekites*, *Sibirites*, а также редкие *Palaeoneilo* и *Lingula*. В конкреции, содержащей скопления *Nordophiceras schmidti*, встречены два "анаптиха" и остатки радулы между ними.
В ассоциации с *Xenoceltites glacialis* и *Keyserlingites middendorffi* в двух конкрециях встречены спорангий и мегаспоры *Pleyromeia sp.* (определение В.А. Красилова).
28. Полосчатые аргиллиты с мелкими конкрециями, содержащими остатки аммоноидей (преобладают) и наутилоидей – *Trematoceras cf. campanile*, *Karangatites popovi*, *Boreomeekoceras keyserlingi*, *Olenekites spiniplicatus* (оленекиты доминируют), *Keyserlingites middendorffi* и *K. subrobustus*. Вместе с *Olenekites* встречен "анаптих". 0,3
В осыпи вблизи коренных (в ассоциации с *Olenekites*) дополнительно собраны фрагменты белемнита *Atractites* и остатки бентоса зарывающегося типа (нукулиды).
29. Полосчатые аргиллиты с редкими конкрециями. 3,2
30. Черные аргиллиты с крупными конкрециями, содержащими многочисленных аммоноидей – *Nordophiceras schmidti* и *Olenekites spiniplicatus* (доминант). Редкие остатки бентоса *Palaeoneilo sp.* и *Lingula sp.* (зарывающийся этологический тип). Эти ископаемые остатки собраны в расчистке 0,4
В осыпи под расчисткой дополнительно собраны *Xenoceltites glacialis*.
31. Черные аргиллиты с редкими конкрециями. 1,5
32. Аргиллиты с крупными конкрециями, содержащими *Olenekites spiniplicatus* (эволютоконхи и инволютоконхи) 0,3
В осыпи у коренных дополнительно собраны *Nordophiceras schmidti*.
33. Черные аргиллиты с редкими конкрециями (интервал плохо обнажен) 2,5
34. Аргиллиты с мелкими (4 см) конкрециями, содержащими *Olenekites spiniplicatus*. 0,3
В осыпи у расчистки встречен *Nordophiceras*. В конкрециях в пределах пляжа обнаружены *Trematoceras*, *Pseudosageceras*, *Prospiringites*, *Karangatites*, *Svalbardiceras*, *Boreomeekoceras*, *Xenoceltites* и *Hemiprionites*.
35. Черные аргиллиты 4,5
36. Аргиллиты с крупными конкрециями, содержащими *Keyserlingites subrobustus* 0,4
В осыпи встречены *Trematoceras*, *Prospiringites*, *Nordophiceras*, *Karangatites*, *Svalbardiceras*, *Boreomeekoceras*, *Xenoceltites*, *Olenekites* и *Sibirites*, а также единичные мелкие двустворки (*Posidonia?* и *Mysidiopora*).
37. Черные аргиллиты с редкими крупными конкрециями. Интервал плохо обнажен 14
38. Черные аргиллиты и алевролиты с маломощными линзами песчаников и мелкими желваками известковистого состава, содержащими своеобразный комплекс аммоноидей: *Prospiringites czekanowskii* (доминируют), *Nordophiceras euomphalus*, *Subolenekites altus* и *Keyserlingites middendorffi*. Мощность 3,2 м. 3,2
В осыпях на пляже встречены *Pseudosageceras*, *Karangatites*, *Arctomeekoceras*, *Arctoprionites*, *Xenoceltites*, *Olenekites*, *Parasibirites*, *Sibirites*.

Описанные слои района ручья Менгилях принадлежат местной зоне *Olenekites spiniplicatus* (зона *Neocolimbites insignis* русского яруса). Слои с *Karangatites popovi*, *Prospiringites czekanowskii* и сравнительно редкими *Olenekites spiniplicatus* в рассматриваемом разрезе и на побережье Оленекского залива являются, по всей вероятности, переходными между зонами *Olenekites spiniplicatus* и *Prohungarites tuberculatus* (завершающей разрез нижнего триаса в северо-восточной части Азии).

В целом доминантом нижней зоны русского яруса является *Olenekites spiniplicatus*, им существенно уступают кейзерлингиты (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Общий состав фаунистических и флористических остатков зоны *Olenekites spiniplicatus* низовьев р. Оленек и побережья Оленекского залива

Беспозвоночные и растения [в прямых скобках указаны синонимы]	Состав в % (выборка из 4800 экз.)	Иллюстративный материал (табл., фиг.)
Двустворчатые моллюски (<i>Palaeoneilo</i> , <i>Gervillia</i> , <i>Posidonia</i> , <i>Mysidiopora</i> и др.)	8,00	—
Скафоподы (<i>Dentalium?</i>)	0,10	—
Гастроподы	8,00	—
Наутилоидей <i>Pleuromytilus subaratus</i>	0,04	—

Таблица 5 (окончание)

Беспозвоночные и растения [в прямых скобках указаны синонимы]	Состав в % (выборка из 4800 экз.)	Иллюстративный материал (табл., фиг.)
<i>P. olenekensis</i>	0,40	I, 2, 3, 5, 6
<i>Trematoceras</i> cf. <i>campanile</i>	1,00	III, 1-6
Аммоноидеи		
<i>Pseudosageceras boreale</i>	0,40	III, 8-12
<i>Pseudosageceras</i> sp.	0,02	IV, 1
<i>Prospiringites czekanowskii</i>	2,40	IX, 1-6
<i>Prospiringites</i> sp.	0,02	IX, 7
<i>Nordophipiceras schmidtii</i>	11,50	X, 4-9, XI, 1, 2
<i>N. euomphalus</i> [= <i>Xenodiscus karpinskii</i>] <i>N. dentosum</i> в подсчетах не учтены (единичные экземпляры)	1,30	XII, 1-4
<i>Karangatites popovi</i>	0,20	XII, 7, 8
<i>Karangatites</i> sp.	0,20	-
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	3,50	XIII, 1-5
<i>Svalbardiceras asiaticum</i>	0,50	XIII, 6, 7
<i>Arctomeekoceras rotundatum</i>	2,00	X, 8-14
<i>Boreomeekoceras keyserlingi</i>	1,50	-
<i>Arctopronites pronthischevi</i>	0,20	XI, 3-4
<i>Xenoceltites glaciales</i> [= <i>Geratites multiplicatus</i> , <i>C. hyperboreus</i> , <i>C. fissiplicatus</i> , <i>C. discretus</i> , <i>C. levis</i>]	2,20	XII, 1-4
<i>Hemilecanites</i> sp.	0,10	-
<i>Olenekites spiniplicatus</i> [= <i>Dinarites volutus</i> , <i>D. densiplicatus</i> , <i>D. tolli</i>]	35,20	XII, 5-9; XIII, a, 6; XIV, 1-2
<i>Subolenekites altus</i> [= <i>Dinarites intermedius</i>]	4,00	XII, 10-17, XIV, 3, 4
<i>Parasibirites grambergi</i>	0,30	-
<i>P. pretiosus</i> [= <i>P. mixtus</i>]	0,02	-
<i>P.</i> sp.	0,02	-
<i>Sibirites eichwaldi</i>	4,00	XV, 1-13
<i>Keyserlingites middendorffi</i> [= <i>Ceratites nikitini</i> , <i>C. schrenki</i>]	11,20	XVI, 2-4, XXVII, 1-8
<i>Keyserlingites subrobustus</i>	1,50	-
<i>Anaxenaspis</i> aff. <i>orientalis</i>	0,02	XVIII, 1
Белемноидеи		
<i>Atractites</i> aff. <i>boeckhi</i>	0,10	-
Брахиподы		
Беззамковые (<i>Lingula</i>)	0,02	-
Замковые брахиподы	0,02	-
Растения		
<i>Pleuromeia olenekensis</i> (спорангии с мегаспорами)	0,02	-

Примечание. Данные о конодонтах, недавно обнаруженных в образцах из моей коллекции Г.И. Бурий, в подсчетах не использовались.

Мощность обнажающейся части зоны *Olenekites spiniplicatus* разреза района ручья Менгилях составляет около 250 м (233 м, по Лазуркину и Корчинской).

39. Черные алевролиты и аргиллиты с прослоями мелкозернистых песчаников, содержащих растительный детрит
Эти отложения, условно сопоставляемые с прохунгаритовыми слоями, перекрыты в данном разрезе песчаными отложениями анизийского яруса (низы среднего триаса аммоноидей не содержат).
Общая мощность обнажающейся части русского яруса в рассматриваемом разрезе, вероятно, не превышает 271 м.

Мощность, м

21

Гора Карангати (Ласточка)

По представлениям Ю.Н. Попова (1968), слои с *Karangatites evolutus* горы Карангати (или Карангачи) соответствуют слоям с *Prohungarites tuberculatus* хребта Кулар бассейна р. Яны (зона *Subcolumbites multiformis* русского яруса). Основанием для такого вывода послужил тот факт, что сравниваемые слои непосредственно подстилают отложения анизийского яруса и содержат амmonoидей, принадлежащих к одному и тому же виду — *Prosphingites karangatiensis*.

Плохо обнаженные верхи нижнего триаса горы Карангати слагают (снизу вверх):

- | | Мощность, м |
|--|-------------|
| 1. Черные аргиллиты с конкрециями и редко встречающимися прослоями известковистых песчаников. В аргиллитах верхней части пачки встречен <i>Karangatites evolutus</i> . Вскрытая мощность | 13 |
| В осыпях (в основании слоя) встречаются <i>Karangatites evolutus</i> , <i>Olenekites spiniplicatus</i> и <i>Keyserlingites middendorffi</i> (в конкрециях). | |
| 2. Черные алевролиты и темно-серые тонкозернистые песчаники, содержащие растительный детрит | 11 |

Prosphingites karangatiensis и *Karangatites evolutus*, описанные Поповым (1968), происходят, по данным Лазуркина, из галек (?) песчаника и алевролита, обнаруженных вблизи предполагаемого контакта нижнего и среднего триаса. Новейшие исследования А.С. Дагиса показывают, что эти слои содержат анизийские формы и являются низами

Т а б л и ц а 7

Корреляции континентальных отложений аякского и русского ярусов нижнего триаса

Ярус	Тетический пояс		
	Европейская часть СССР	ФРГ	Англия
Русский	Низы баскунчакской серии (слои с нижней группировкой паратозаврового комплекса позвоночных)	Верхняя красноцветная серия пестрого песчаника Нижняя (соленосная) красноцветная серия пестрого песчаника)	Бромсгроусский ярус (по Уилсу)
Аякский	Верхи ветлужской серии (слои с ветлужско-завровой группировкой позвоночных)	Средний пестрый песчаник	Верхи вилдмурского яруса

Т а б л и ц а 7 (окончание)

Ярус	Тетический пояс		Австралийный пояс	
	Англия	Индия (р. Годавари)	Австралия	Южная Африка
Русский	Низы английского "кейперского" песчаника	Слои Мангли (с группировкой паратозаврового комплекса)	Госфордский ярус (с элементами паратозаврового комплекса)	Зона <i>Synognathus</i> (низы)
Аякский	Верхний пятнистый песчаник			Зона <i>Procalophon</i>

Примечание. Составлена по сводным материалам В.Р. Лозовского (Вавилов, Лозовский, 1970), Д.В. Эгера (Ager, 1970), Г. Уоррингтона (Warrington, 1970) и Л. Уилса (Wills, 1970).

Зональная основа	БОРЕАЛЬНЫЙ ПОЯС						ТЕТИЧЕСКИЙ ПОЯС																					
	БОРЕАЛЬНАЯ ОБЛАСТЬ						СРЕДИЗЕМНОМОРСКАЯ ОБЛАСТЬ					ИНДИЙСКАЯ ОБЛАСТЬ																
	Канадско-Гренландская провинция			Верхоянско-Колымская провинция			Границы провинций не определены					Гималайская провинция				Тиморская провинция												
	Элсмир, Британская Колумбия	Шпицберген	Гренландия	Аляска	Верхоянье, Колыма, Оленек		Албания, Хиос	Югославия	Северный Кавказ, Закавказье	Иран	Мангышлак	Памир	Соляной край		Гималаи	Афганистан	Индокитай	Тимор										
Subcolumbites multiformis	Слои с <i>Posidonia</i> (верхние)	Слои с <i>Svalbardiceras spitsbergensis</i> и <i>Prohungarites evolutus</i>				Верфская серия по Реневе (скифский ярус по Мойсевичу, Ваагену и Динеру)	Кампильские слои (слои с <i>Tirolites cassianus</i>)	Слои с <i>Subcolumbites</i> , <i>Columbites</i> и <i>Proptychitoides</i>	?		Слои с <i>Doricranites</i> , <i>Tirolites</i> , <i>Columbites</i> и <i>Paragoceras</i>	Наиболее верхний известняк	Слои с <i>Nordophiceras</i> , <i>Pseudharporoceras</i> и <i>Prohungarites</i>	Prohungarites middlemissi	Subcolumbites perrini-smithi	?	Слои с <i>Prohungarites crassepicatus</i> и <i>Prenkites timorensis</i>											
Neocolumbites insignis	Keyserlingites subrobustus									?										?	Слои с двустворками							
Anasibirites nevolini	Nordophiceras pilatum Wasatchites tardus	"Рыбные" слои	Anasibirites							?								Owenites koeneni				Верхний ператит. известн.	Формация митивали (Mittivali)	Stephanites superbus	Anasibirites spiniger	Owenites koeneni	Owenites koeneni	Anasibirites multiformis
Hedenstroemia bosphorensis	Euflemingites romuhderi		Arctoceras blomstrandii							Hedenstroemia?											Слои с <i>Flemingites</i> и <i>Kashmirites</i>	Цератитовый песчаник		Flemingites flemingianus	Hedenstroemia himalajica			
Gyronites frequens	Vavilovites sverdrupi Proptychites candidus Vavilovites strigatus	Vavilovites		Proptychites rozenkranzi	Слои с <i>Proptychites</i>			Vavilovites turgidus				Цератитовый мергель	Пачка митивали (Mittivali)	Gyronites frequens	Vavilovites markhami	Gyronites fisheri												
Otoceras woodwardi	Ophiceras commune Otoceras boreale	Otoceras		Otoceras boreale	Слои с <i>Otoceras boreale</i> и <i>Ophiceras (Lytophiceras) cf. commune</i>			Otoceras boreale		Слои с <i>Claraia</i>		Нижний ператит. известн.		Пачка нарма (Narma)	Ophiceras connectens	Otoceras woodwardi	Слои с <i>Ophiceras</i> и <i>Claraia</i>	Слои с <i>Ophiceras</i>										
Устанавливающие базисные горизонты	1) Слои с фузулинидами, 2) Формация эссистенс (Assistence)		Формация фолдвик крик (Foldvik creek), слои с <i>Cyclolobus</i>		1) Слои с <i>Kolymia</i> и <i>Neoggerathiopsis</i> (имтачанская свита) 2) Слои с <i>Kolymia</i> и <i>Rectoglandulina gigantea</i>			Джюльфинский ярус, слои с <i>Paratirolites</i> , слои с <i>Julfotoceras</i>	Джюльфинский ярус, слои с <i>Paratirolites</i> , слои с <i>Julfotoceras</i>	Отпанская свита, возможно низы долинанской свиты	Отпанская свита, возможно низы долинанской свиты	Верхний продуктовый известняк	Формация чидру (Chidru), слои с <i>Cyclolobus oldhami</i> , <i>C. walkeri</i> , <i>Xenodiscus plicatus</i> и <i>X. carbonarius</i>	1) Система кулинг (Kuling), слои с <i>Cyclolobus oldhami</i> и <i>C. insignis</i> , 2) Серия Зеван (Zewan), слои с <i>Linoproductus</i> и <i>Waagenoconcha</i>	Формация чидру слои с <i>Waagenites</i> , <i>Waagenophyllum</i> и <i>Costiferina</i>													

Ярус (Strage)	Зональная основа	ТЕТИЧЕСКИЙ ПОЯС							АВСТРАЛЬНЫЙ (НОТАЛЬНЫЙ) ПОЯС				
		ЗАПАДНО-ТИХООКЕАНСКАЯ ОБЛАСТЬ					ВОСТОЧНО-ТИХООКЕАНСКАЯ ОБЛАСТЬ		Области и провинции не определены				
		Янцзыйская провинция	Удская провинция		Уссурийская провинция		Ниппонская провинция	Провинции не определены					
Южный Китай	Монголия	Забайкалье	Малый Хинган	Южное Приморье	Япония	Запад США	Западная Австралия	Восточная Австралия	Новая Зеландия	Мадагаскар			
Русский (Russian or Russian - Island)	Subcolumbites multiformis	Слой с <i>Procarmites</i> , <i>Subcolumbites</i> и <i>Leiophyllites</i>	?	?	Слой с <i>Subcolumbites</i> ? sp.	Subcolumbites multiformis	Слой с <i>Paragoceras</i> и <i>Prenkites</i> Слой с <i>Subcolumbites</i>	Prohunganites mckelvei	?	Формация травестон (Traveston)	?	Слой с <i>Prosphingites</i> ?	?
	Neocolumbites insignis	<i>Columbites costatus</i> <i>Tirolites darwini</i>			Слой с <i>Hellenites</i> ? sp.	Neocolumbites insignis (или <i>Keyserlingites miroshnikovii</i>)	Слой с <i>Columbites parisianus</i> и <i>Eophyllites cf. dieneri</i>	<i>Columbites parisianus</i> <i>Tirolites harti</i>				Слой с <i>Owenites cf. koeneni</i>	
Аляскин (Alaskan)	Anasibirites nevolini	<i>Pseudoowenites oxynostus</i>	Слой с <i>Euflemingites</i> , <i>Prosphingites</i> и <i>Anasibirites</i>	Слой с <i>Euflemingites</i>	Слой с <i>Anasibirites</i> sp.	Anasibirites nevolini	Anasibirites pacificus	Anasibirites	?	Формация травестон (Traveston)	?	Слой с <i>Owenites cf. koeneni</i>	Слой с <i>Flemingites</i>
	Hedenstroemia bosphorensis	<i>Owenites costatus</i>			Слой с <i>Dieneroceras</i> ? и <i>Posidonia cf. mimer</i>	Hedenstroemia bosphorensis	Слой с <i>Owenites</i> и <i>Aspenites</i>	<i>Meekoceras gracilitatis</i>					
Индский (Induan)	Gyronites frequens	<i>Koninckites linyunensis</i> <i>Proptychites kvangsiensis</i>	?	Слой с <i>Gyronites</i> и <i>Discophiceras</i> ?	Слой с <i>Gyronites subdharms</i>	<i>Gyronites subdharms</i>	? <i>Glyptophiceras japonicum</i>	Слой с <i>Proptychites cf. trilobatum</i>	Слой с <i>Discophiceras cf. subkykticum</i> Слой с <i>Claraia stachei</i>	Формация кифтон (Keefton)	?	?	?
	Otoceras woodwardi	? <i>Vishnuites marginalis</i> <i>Ophiceras</i> <i>Otoceras</i>			Слой с <i>Posidonia</i>	?		?					
Подстилающие пермские отложения		Формация талон (Talung), слой с <i>Pseudotirolites</i>			Осахтинская свита (за исключением верхов)	Слой с <i>Neogeoceras</i> , <i>Medlicottinae</i> и <i>Araucoceratidae</i> (?)	1) Формация тоёма (Тоуома), 2) известняки с <i>Neoschwagerina</i> 3) известняки с <i>Yabeina</i>	1) Формация парксити, 2) формация фосфория шедхорн (Ochoan)	Отложения с остатками рыб	Серия джимпай (Gympie)	Формация стефенс (Stephens formation, Makarewan Stage)	Слой с <i>Paratirolites douvillei</i> (предположительно принадлежат формации "Couches d'Ankitokazo") Слой с <i>Cyclolobus</i>	

Примечание к таблице 6.

Составлена по материалам новейших публикаций (Архипов, 1974; Астахова, Мстиславский, 1973; Бычков, 1972; Браун и др., 1970; Вавилов, 1968; Грунт, Дмитриев, 1973; Железнов. Окунева, 1972; Захаров, 1968, 1971, 1973; Зоненшайн, Кипарисова, Окунева, 1971; Кипарисова, Попов, 1964; Корчинская, 1969, 1970; Кудрявцев и др., 1969; Кушлин, 1973; Москаленко, Окунева, 1970; Ростовцев, Азаря, 1971; Шелыгев, 1968; Bando, 1964, 1971, 1973; Bystricky, 1973; Chao King-koo, 1965; Fisher, 1971; Furnish, 1966; Furnish et al., 1973; Gramann et al., 1972; Hada, 1966; Ishii et al., 1971; Jones, 1967; Kummel, 1957; 1968, 1970 a, b, 1972; Kummel, Erben, 1968; Kummel, Teichert, 1970; Nakazawa et al., 1970; Runegar, 1969; Taraz, 1971; Tozer, 1969, 1971a; Tozer, Parker, 1968; Waterhouse, 1969). Залегание триаса на перми без видимого несогласия обозначено прерывистой линией, явно трансгрессивное залегание — извилистой линией, не выясненное взаимоотношение пермских и триасовых отложений отмечено точечным пунктиром

анизия. Выше залегают серые мелкозернистые песчаники и черные алевролиты, содержащие анизийских *Grambergia*, *Neodalmatites*, *Czekanowskites*, *Stenopopanoceras* и *Ussurites* (Попов, 1968).

* * *

Приводимые в главе данные показывают, что выделяемые ярусы нижнего триаса, характеризуемые высоким коэффициентом различия, хорошо распознаются в морских отложениях как Северо-Востока СССР, так и самых отдаленных районов мира (табл. 6). Континентальные аналоги новых ярусов, судя по материалам В.Р. Лозовского (Вавилов, Лозовский, 1970), удается обнаружить пока лишь в Европейской части СССР, Индии, Южной Африке и Австралии (табл. 7).

Для аякского и русского ярусов, располагающихся внутри единой триасовой системы, выявляется определенная закономерность: каждый из этих ярусов начинается зоной, обильно представленной аммоноидеями в самых разных районах мира, и завершается зоной, содержащей аммоноидей лишь в определенных, сравнительно мало распространенных фациях. Это связано, вероятно, с периодически повторявшимся эвстатическим колебанием уровня океана (началу аякского и русского веков соответствуют, по-видимому, периоды углубления многих морских бассейнов). В индском ярусе, располагающемся в отличие от аякского и русского ярусов на границе палеозойской и мезозойской эратем, наблюдается несколько иная картина в распределении аммоноидей, что связано в первую очередь с крайней бедностью общего комплекса цефалопод, существенных на рубеже перми и триаса.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

МОРФОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ОСНОВНЫХ ПРИЗНАКОВ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Основные принципы, используемые в настоящее время в построении системы аммоноидей, наиболее полно освещены в работе В.И. Руженцева (1960), который подробно разбирает таксономическое значение таких основных признаков аммоноидей, как внешняя форма, скульптура, устье раковины, длина жилой камеры, сифон, септа и лопастная линия, останавливаясь на рассмотрении примеров гомеоморфизма, с которыми нередко приходится сталкиваться при изучении аммоноидей. Так, например, позднепермский гониатит *Altudoceras*, описанный А. Миллером и В. Фёрнишем, по форме раковины и своеобразной спиральной скульптуре не отличим от раннетриасового цератита *Euflemingites guyerdetiformis*, принадлежащего другому отряду цефалопод.

Одним из важнейших признаков аммоноидей, как убеждаются многие исследователи, являются лопастные линии, или сутуры (линии соединения септ с внутренней поверхностью раковины). Однако известны и случаи сходства в очертании лопастных линий при сходной форме раковины у некоторых неродственных групп аммоноидей (Богословский, 1969).

В связи с тем, что сходство отдельных аммоноидей обусловлено наличием общих, независимо приобретенных характеристик, большое значение для систематики рассматриваемых моллюсков, наряду с данными об онтогенетическом развитии лопастных линий, приобретают наблюдения над признаками внутреннего строения — имеется в виду гидростатический аппарат, который, по признанию многих исследователей, формировался у аммоноидей, как и современных наутилоидей, начиная с эмбриональной стадии развития. Правда, получение таких сведений об ископаемых цефалоподах связано с большими трудностями.

ГИДРОСТАТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОСНОВНЫХ СТРУКТУР

Целенаправленное изучение внутреннего строения раковин ископаемых цефалопод в строго медиальном сечении впервые было предпринято А. Хайэттом (Hyatt, 1872) в конце девятнадцатого века; спустя много лет он вынужден был констатировать, что вследствие того, что особенности строения эмбриональных и ювенильных образований раковины аммоноидей недостаточно изучены, эти признаки пока не могут быть использованы для классификации аммоноидей.

Однако за минувшее столетие необходимые сведения о внутреннем строении раковин, появление которых ожидал Хайэтт, удалось получить лишь по сравнительно небольшой части аммоноидей. В целях наиболее полного решения проблемы таксономического значения признаков внутреннего строения раковин аммоноидей имеет смысл, по-видимому, осветить целиком (в кратком виде) этот сравнительно небольшой накопленный материал, касающийся как триасовых агониатитов и цератитов, так и других (палеозойских и позднемезозойских) групп аммоноидей.

Данные по мезозойским и прежде всего триасовым аммоноидеям, внутреннее строение которых к настоящему времени изучено с наибольшей полнотой, является наибо-

лсе благодарным материалом для выявления таксономического значения тех или иных признаков внутреннего строения раковин.

Внутреннее строение скелета средне- и поздне триасовых аммоноидей (*Hipocladiscites*, *Arcestes*, *Trachyceras*, а также *Sirenites* и *Ptychites*) стало известно в конце XIX и начале XX веков (Branco, 1879, 1880; Schindewolf, 1931); материалы И. Фортгузена мною не рассмотрены.

Пионерами в исследовании внутреннего строения ранне триасовых аммоноидей (изучены *Eoptychites*?, *Koninckites*, *Owenites* и *Anakashmirites*) являются Бёремс (*Böhmers*, 1936) и Шиндевольф (*Schindewolf*, 1941).

Крупнейший специалист по триасовым аммоноидеям Л. Спэт (*Spath*, 1950) долгое время сомневался в филогенетическом значении таких признаков внутреннего строения раковины, как положение сифона в пределах начальных оборотов, форма протоконха и других, и лишь в последние годы жизни признал свою ошибку. Материалом для наблюдений Спэта послужили несколько сотен прозрачных шлифов, изготовленных преимущественно из раковин средне- и поздне триасовых аммоноидей (*Hungaritidae*, *Lobitidae*, *Haloritidae*, *Tropitidae*, *Arcestidae*, *Clydonitidae*, *Trachyceratidae*, *Arpaditidae*, *Beyrichitidae*).

Приводимые в настоящей работе новые данные касаются ранне триасовых аммоноидей (агионатитов и цератитов), внутреннее строение которых до настоящего времени было наименее изучено. Можно утверждать, что эти данные имеют важное значение в диагностике таксонов не ниже семейственного, реже родового рангов. Намечаемые на основе целого ряда признаков типы гидростатических аппаратов (Захаров, 1971а) характеризуют, как правило, группы родов, принадлежащие определенным семействам (табл. 8). Так, колмубитовый тип характерен для родов *Neocolumbites*, *Columbites*, *Subcolumbites* и *Paragoceras* (семейство *Columbitidae*), микоцеровый — для *Meekoceras* и *Svalbardiceras* (*Meekoceratidae*). Раковины родов одного и того же семейства обладают в одних случаях почти идентичным, а в других различным, но более или менее сходным строением.

В принадлежности таксонов к одной семейственной группе приходится сомневаться в случае существенного различия во внутреннем строении их раковин. Например, *Keyserlingites* и *Olenekites* недавно неоправданно включались в одно семейство. Новейшие данные показывают, что они заметно различаются по размеру эмбриональных образований, положению сифона и строению септальных трубок (Захаров, 1970а,б).

Наиболее резко выраженное различие в строении гидростатического аппарата наблюдается у цефалопод, принадлежащих разным надотрядам (наутилоидей и аммоноидей).

Значительно сложнее обнаружить какие-либо различия в строении гидростатического аппарата у цефалопод, принадлежащих разным группам низкого таксономического ранга (ниже семейства). Виды цератитов одного и того же рода, имеющие однотипное строение, обычно различаются, как будет показано ниже, лишь отдельными деталями внутреннего строения раковины.

Пределы индивидуальной изменчивости тех или иных признаков гидростатического аппарата исследованных аммоноидей весьма различны. Наименьшей изменчивостью характеризуются следующие признаки: положение сифона, характер развития септальных трубок, форма и размер протоконха, поперечный размер цекума, диаметр поперечного сечения оболочки сифона, размер аммонителлы, угол положения первичного (непионического) валика, основные показатели раковины. Перечисленные признаки и предлагается использовать в качестве основных при характеристике внутреннего строения раковины аммоноидей.

Новый материал включен в табл. 9 и изложен в тексте под рубрикой соответствующих семейств. В разделах, посвященных описанию внутреннего строения раковин, использована терминология, предложенная В.В. Друщицем и Н. Хиами (1969), существенно дополненная на основе приводимого в настоящей работе материала.

Различаются три типа протоконхов, учитывая их форму: а) шаровидный ($Шпр - D^1 пр \leq 0,100$ мм), б) яйцевидный, или валиковидный ($Шпр - D^1 пр = 0,101 - 0,200$ мм) и в) веретеновидный ($Шпр - D^1 пр \geq 0,201$ мм). Используемые сокращения: $D^1 пр$ — максимальный размер протоконха в медиальной плоскости (поперек цекума), $Ш пр$ — ширина протоконха (в поперечном сечении).

Таблица 8

Новые данные о внутреннем строении раковин ископаемых цефалопод

Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Размеры протоконха, мм			Характеристика аммонителлы		Размеры цекума, мм		Длина просифона, мм	Положение сифона на разных оборотах		
				Д ¹ пр	Д ² пр	Ш пр	Да	α°	Д ¹ _ц	Д ² _ц		I	II	III
1. Наутилоидеи Gyroceratidae	<i>Gyroceras</i>	<i>G. sp.</i>	Грипоцеровый	0,40	1,00	—	—	—	0,4?	0,3?		ПД—Ц	Ц	—
2. Каменноугольные гониатиты Neoglyphiceratidae	<i>Neoglyphioceras</i>	<i>N. a.</i>	Неоглифицеровый	0,49— 0,52	0,43— 0,48	0,57	0,92— 0,94	360	0,10— 0,14	0,09— 0,14	0,046— 0,047	ПВ (Ц)	ПВ(II)— ПВ	В
3. Триасовые агониатиты Sageceratidae	<i>Pseudosageceras</i>	<i>P. b.</i>	Псевдосагеперовый	0,57	0,41	0,73	0,96	295	0,21?	0,10?	0,07?	В	В	В
Hedenstroemiidae	<i>Hedenstroemia</i>	<i>H. h.</i>	Хеденштремиевый	0,63	0,44	—	1,07	287				В	В	В
	<i>Hedenstroemia</i>	<i>H. m.</i>		0,45— 0,53	0,39— 0,40	0,42— 0,43	0,90— 0,95	296	0,101	0,101	0,129	В	В	В
Ussuriidae	<i>Parussuria</i>	<i>P. s.</i>	—	0,43	0,29	0,38	—	—	0,09	0,10	—	В	В	В
Aspenitidae	<i>Parahedenstroemia</i>	<i>P. n.</i>	?	0,44	0,36	0,51	—	—	0,08	0,10	0,090	ПВ(Ц)	ПВ	ПВ
4. Триасовые цератиты Xenodiscidae	<i>Xenodiscus</i>	<i>X. s.</i>	?	0,38	0,31	—	0,73	280	0,07?			В	В	ПВ
Otoceratidae	<i>Otoceras</i>	<i>O. b.</i>	Отоцеровый	0,73?	0,54?	0,53?	1,11?	—	—	—	—	В	В	В
Arctoceratidae	<i>Arctoceras</i>	<i>A. s.</i>	?	0,51	0,40	—	0,96?	—	—	—	—	—	В?	В
Paranoritidae	<i>Kingites</i>	<i>K. s.</i>	Кингитовый	0,42	0,41	0,48	0,68	347	0,14	0,07	0,283	В	В	В
?	<i>Paranorites?</i>	<i>P.(?)k.</i>	?	0,44	0,33	—	0,82	280	0,06?	—	—	ПВ	—	В
Nannitidae	<i>Prosphingites</i>	<i>P. cz.</i>	Просфингитовый	0,44	0,36	0,44	0,79	265	—	0,03	—	ПВ—В	В	В
	<i>Prosphingites</i>	<i>P. h.</i>		0,41	0,34	—	0,71	—	0,13?	0,09	0,090	—	—	—
	<i>Prosphingites</i>	<i>P. o.</i>		0,38— 0,44	0,31	0,43— 0,44	0,68	—	—	—	—	—	ПВ—В	
	<i>Paranannites</i>	<i>P. a.</i>	Парананнитовый	0,37	0,29	—	0,66?	238	—	0,09	0,050	ПВ—В	В	В
Owenitidae	<i>Owenites</i>	<i>O. k.</i>	Овенитовый	0,37	0,33	0,40	—	270	—	—	—	ПВ	СЦ	СЦ
Ophiceratidae	<i>Ophiceras</i>	<i>O.(L) sp.</i>	?	0,39	0,33	—	0,74?	—	—	—	—	В	В	В

Таблица 8 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Положение сифона на разных оборотах				Диаметр сифона (апикальный край), мм	$\frac{B_1}{B_0}$	D ₁ мм	Тип септальных трубок						
				IV	V	VI	VII				I	II	III	IV	V	VI	
1. Наутилоидеи Gyroceratidae	<i>Gyroceras</i>	<i>G. sp.</i>	Грипоцеровый	—	—			0,15— 0,25	2,8	10,7	P	P	P				
2. Каменноугольные гониятиты Neoglyphiceratidae	<i>Neoglyphioceras</i>	<i>N. a.</i>	Неоглифиоцеровый	B	B			0,06	1,6— 2,0	0,92— 0,94	A ¹ -P	P	P	P	P		
3. Триасовые агониятиты Sageceratidae	<i>Pseudosageceras</i>	<i>P. b.</i>	Псевдосагечеровый					0,09	1,5	1,2	A ¹ -P	A?	A	Π	Π		
Hedenstroemiidae	<i>Hedenstroemia</i>	<i>H. h.</i>	Хеденштремиевый	B	B				4,3	1,40	—	—	P-A	A-Π(A)	Π(A)		
	<i>Hedenstroemia</i>	<i>H. m.</i>		B	B			0,064— 0,072	3,3— 3,9	1,14	A ¹ -P	P	P-A	A-Π(A)	Π(A)		
Ussuridae	<i>Parussuria</i>	<i>P. s.</i>	—	B				0,057	—	0,74	—	—	—	—	—		
Aspenitidae	<i>Parahedenstroemia</i>	<i>P. n.</i>	?	ΠB	—			—	—	—	—	—	—	—	—		
4. Триасовые цератиты Xenodiscidae	<i>Xenodiscus</i>	<i>X. s.</i>	?	ΠB					2,6	0,94	P	P	P	A	Π		
Otoceratidae	<i>Otoceras</i>	<i>O. b.</i>	Отоцеровый	ΠB	ΠB			0,05?	—	1,3?	—	P	P	P	P		
Arctoceratidae	<i>Arctoceras</i>	<i>A. s.</i>	?	B	B	—	—	—	—	—	—	P	A	Π	Π		
Paranoritidae	<i>Kingites</i>	<i>K. s.</i>	Кингитовый	B	—			0,03	3,2	0,71	—	P	P	P			
?	<i>Paranorites?</i>	<i>P.(?)k.</i>	?	B	B			—	—	—	P	P	P	A	Π		
Nannitidae	<i>Prosphingites</i>	<i>P. cz.</i>	Просфингитовый	B	—					1,1	A ¹ -P	P	A	A	Π		
	<i>Prosphingites</i>	<i>P. h.</i>		—	—							—	P	P	P	A	Π
	<i>Prosphingites</i>	<i>P. o.</i>										—	P	P	P	—	
	<i>Paranannites</i>	<i>P. a.</i>	Парананнитовый	B				—	2,6	0,84	—	P	P		A	A	
Owenitidae	<i>Owenites</i>	<i>O. k.</i>	Овенитовый	СЦ	СЦ	СЦ	ΠB	—			—	—	—	P	P	P	
Ophiceratidae	<i>Ophiceras</i>	<i>O.(L.) sp.</i>	?	—	—	—	—	—	—	0,82	—	P	P				

Таблица 8 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Размеры протоконха, мм			Характеристика аммоцителлы		Размеры цекума, мм		Длина просифона, мм	Положение сифона на разных оборотах				
				Д ¹ пр	Д ² пр	Шпр	Да	α°	Д ¹ ц	Д ² ц		I	II	III		
Meekoceratidae	<i>Meekoceras</i>	<i>M. s.</i>	Микоцеровый	0,43–0,45	0,31–0,39	0,50	–	–	0,13	0,09	0,14	В	В	В		
	<i>Svalbardiceras</i>	<i>S. s.</i>		0,39	0,36–0,37	–	0,89–0,91	260?	–	–	–	–	В	В	В	
	<i>Nordophiceras</i>	<i>N. s.</i>	Нордофицеровый	0,37–0,39	0,30–0,32	0,44	0,77–0,79	260	0,14	0,09	0,03–0,04	ПВ	В	В		
	<i>Boreomeekoceras</i>	<i>B. k.</i>	Бореомикоцеровый	0,41	0,36	–	0,84	295	0,10	0,09	0,08?	В	В	В		
	<i>Arctomeekoceras</i>	<i>A. r.</i>		0,37	0,37	–	0,82	280–285	0,06?	0,10	0,07	В	В	В		
Dieneroceratidae	<i>Dieneroceras</i>	<i>D. (?) s.</i>	?	0,29	–	–	–	–	–	–	–	?В	В	В		
	<i>Dieneroceras</i>	<i>D. ch.</i>		0,29	0,27?	–	–	–	0,13	0,11	–	–	ПВ–В	В	В	
Prionitidae	<i>Arctoprionites</i>	<i>A. p.</i>	?	0,39?	0,33	–	–	–	–	–	–	–	–	ПВ		
	<i>Hemiprionites</i>	<i>H. d.</i>		0,54	0,36	–	–	–	0,16	0,10	–	–	В	В	В	
	<i>Hemiprionites</i>	<i>H. c.</i>		0,50	0,37	–	–	–	0,102	0,102	0,071	–	В	В	В	
Columbitidae	<i>Neocolumbites</i>	<i>N. i.</i>	Колумбитовый	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Д		
	<i>Neocolumbites</i>	<i>N. g.</i>		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Д		
	<i>Columbites</i>	<i>C. u.</i>		0,46	0,34	0,48	0,73	240	0,10	0,07	0,02	–	Д	ПД–Ц	ПВ	
	<i>Subcolumbites</i>	<i>S. m.</i>		0,34–0,41	0,26–0,28	0,39	0,63	240	0,07–0,09	0,05–0,07	0,05?	–	Д	Д–ПД	Ц–ПВ	
	<i>Paragoceras</i>	<i>P. g.</i>		–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ПВ	
Xenoceltitidae	<i>Anasibirites</i>	<i>A. n.</i>	Ближкий к сибиритовому	0,4–0,49	0,34–0,46	0,45	–	–	0,14	0,11	0,04?	ПВ(Ц)	ПВ	ПВ		
	<i>Xenoceltites</i>	<i>X. g.</i>		–	–	–	–	–	–	–	–	–	ПВ(Ц)	ПВ	ПВ	
Sibiritidae	<i>Palaeokazachstanites</i>	<i>P. u.</i>	Оленекитовый	0,45	0,34	–	0,76	265?	–	–	–	–	–	Ц	ПВ	ПВ
	<i>Olenekites</i>	<i>O. s.</i>		0,34–0,40	0,28–0,34	0,45	0,62–0,72	300–315	0,06–0,13?	0,06–0,08	0,114	–	Ц	ПВ	ПВ–В	
	<i>Subolenekites</i>	<i>S. a.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	Ц	ПВ	ПВ–В
	<i>Parasibirites</i>	<i>P. g.</i>	Сибиритовый	0,40	0,21	–	0,71	265	0,07	0,07	0,02	–	ПВ(Ц)	ПВ	ПВ	
	<i>Sibirites</i>	<i>S. e.</i>		0,35–0,37	0,25	0,43	0,60–0,67	260	0,08	0,06	0,04?	–	ПВ(Ц)	ПВ	–	
Keyserlingitidae	<i>Keyserlingites</i>	<i>K. m.</i>	Кейзерлингитовый	0,64	–	0,81–0,82	1,29–1,31	300	0,21	–	0,26	–	ПВ–Ц	–	–	
Ussuritidae	<i>Monophyllites</i>	<i>M. sp.</i>	?	–	–	–	–	–	–	0,10	–	–	В?	В	В	

Таблица 8 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Положение сифона на разных оборотах			Диаметр сифона (апикальный край), мм	$\frac{V_1}{V_0}$	D ₁ мм	Тип септальных грубок					
				IV	V	VI				I	II	III	IV	V	VI
Meekoceratidae	<i>Meekoceras</i>	<i>M. s.</i>	Микоцеровый				0,06	—	—	—	—	P	P	*P-A	
		<i>S. s.</i>					—	2,4?	1,0	—	P	P	P	A	
	<i>Nordophiceras</i>	<i>N. s.</i>	Нордофицеровый	B	B		0,05	2,0	0,9	A?—P	P	P	P	A	
	<i>Boreemeekoceras</i>	<i>B. k.</i>	Бореомикоцеро- вый	B	B		0,07	3,1	0,9	—	P	P	A	A—II	
	<i>Arctomeekoceras</i>	<i>A. r.</i>		B			0,07	2,8	0,9	A?—P	P	P	A?		
Dieneroceratidae	<i>Dieneroceras</i>	<i>D. (?)s.</i>	?	B	B	—	—	—	—	P	P	P	P	A(P)	A
	<i>Dieneroceras</i>	<i>D. ch.</i>		B	B	—	0,06	—	—	—	—	P	—	A	—
Prionitidae	<i>Arctopriionites</i>	<i>A. p.</i>	?	—	—	—	—	—	—	—	P	P	A	A	
	<i>Hemipriionites</i>	<i>H. d.</i>		B	—	—	—	—	—	—	P	P	—	—	—
	<i>Hemipriionites</i>	<i>H. c.</i>		—	—	—	—	—	1,14	—	P	P	—	—	—
Columbitidae	<i>Neocolumbites</i>	<i>N. i.</i>	Колумбитовый			ПВ					P	P	P	P	
	<i>Neocolumbites</i>	<i>N. g.</i>									P	P	P	P	P
	<i>Columbites</i>	<i>C. u.</i>		ПВ	ПВ		0,03	2,6	0,9	—	P	P	P	P	P
	<i>Subcolimbites</i>	<i>S. m.</i>		ПВ	B	B	0,06	1,7— 1,9	0,8	—	—	P	P	P	P
	<i>Paragoceras</i>	<i>P. g.</i>													
Xenoceltitidae	<i>Anasibitites</i>	<i>A. n.</i>	Близкий к сибиритовому	B	B		—	2,2	—	—	P	P	P—A	A	A
	<i>Xenoceltites</i>	<i>X. g.</i>		B											
Sibiritidae	<i>Palaeokazachstanites</i>	<i>P. u.</i>	Оленекитовый	ПВ				2,5	0,9	—	P	P	P		
	<i>Olenekites</i>	<i>O. s.</i>		B	B		0,05	2,3— 2,8	0,8	A ¹ —P	P	P	P		
	<i>Subolenekites</i>	<i>S. a.</i>									P	P	A	A	
	<i>Parasibirites</i>	<i>P. g.</i>	Сибиритовый	B	B	—	—	2,6	—	—	—	—	—	—	
	<i>Sibirites</i>	<i>S. e.</i>		B	B		0,04	2,0	0,8	A ¹ —P	P	P	P	A	
Keyserlingitidae	<i>Keyserlingites</i>	<i>K. m.</i>	Кейзерлингитовый	B	B		0,08	2,2	1,4	A ¹ —P	P	A	A(II)		
Ussuritidae	<i>Monophyllites</i>	<i>M. sp.</i>	?	B			—	2,8	0,94	—	P	A?			

Таблица 8 (продолжение)

Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Размеры протоконха, мм			Характеристика аммонителлы		Размеры цекума, мм		Длина просифона, мм	Положение сифона на разных оборотах					
				Д ¹ пр	Д ² пр	Шпр	Да	α°	Д ¹ ц	Д ² ц		I	II	III			
Hungaritidae	<i>Arctohungarites?</i>	<i>A. (?)</i> sp.	Грамбергневый	0,39–0,42	–	0,53–0,56	–	229–330	–	–	0,085	В	В	В			
	<i>Crambergia</i>	<i>G. o.</i>		0,34–0,36	0,32	0,41	0,76	229–330	0,06	0,05	0,071	В(ПВ)	В	В			
Cladiscitidae	<i>Phyllocladiscites</i>	<i>Ph. b.</i>	Филлокладисцитовый	0,59	0,50	0,40?	0,76?–0,96	265	0,12	0,12	0,102	В	В	В			
Arcestidae	<i>Arcestes</i>	<i>A. sp.</i>	Арцестовый	0,37	0,35	–	0,63?	–	–	–	–	–	–	Д?–ПД			
Megaphyllitidae	<i>Parapropanoceras</i>	<i>P. p.</i>	–	0,39	0,37	–	–	–	0,09	0,09	0,03?	Д?	ПД–Ц	–	ПВ	–	В
Pinaocerotidae	<i>Placites</i>	<i>Pl. p.</i>	Плацитовый	0,39	0,32	–	–	–	0,08	0,07	0,036	ПВ	В	В			
5. Меловые аммониты	<i>Phyllopachyceras</i>	<i>Ph. e.</i>	Филлопахичеровый	0,56–0,60	0,45–0,54	0,57	0,86–0,96	234–248	0,12–0,13	0,10–0,12	0,023	Ц(ПВ)	ПВ–В	В			
Phylloceratidae	<i>Hypophylloceras</i>	<i>H. r.</i>		0,58–0,67	0,47–0,51	–	0,94–1,09	223–235	0,13–0,14	0,08–0,12	0,057–0,076	Ц–Ц(ПВ)	Ц(ПВ)–ПВ	ПВ–В			
Desmocerotidae	<i>Desmophyllites</i>	<i>D. d.</i>	Десмофиллитовый	0,40–0,48	0,39–0,42	0,54–0,59	0,75–0,86	307	0,09–0,12	0,07–0,10	0,171–0,183	Ц	ПВ	В			
	<i>Desmophyllites</i>	<i>D. sp.</i>		0,60	0,45	0,64–0,67	0,89	322	0,12	0,09	0,114	–	–	В			
	<i>Damesites</i>	<i>D. s.</i>		0,46–0,48	0,41–0,42	0,57–0,69	0,82–0,84	307–309	0,08–0,11	0,08–0,09	0,210	Ц	ПВ(Ц)–В	В			
	<i>Neopuzosia</i>	<i>N. i.</i>		0,42	–	–	–	–	0,10?	–	–	–	В?	В			
Tetragonitidae	<i>Tetragonites</i>	<i>T. p.</i>	Тетрагонитовый	0,62–0,63	0,52–0,61	0,65–0,68	0,88–1,27	305–318	0,08–0,12	0,13–0,15	0,011–0,048	В(ПВ)–В	В	В			
	<i>Gaudryceras</i>	<i>G. cf. t.</i>		0,75–0,77	0,71–0,72	0,82–0,96	1,39–1,41	330	0,11–0,13	0,13–0,16	0,013–0,015	В(ПВ)–В	В	В			
	<i>Gaudryceras</i>	<i>G. cf. d.</i>		0,69–0,74	0,63–0,70	–	1,21–1,47	–	0,12	0,13–0,15	–	В(ПВ)–В	В	В			
	<i>Zelandites</i>	<i>Z. aff. i.</i>		0,67–0,68	0,60–0,62	0,89	1,19–1,24	320–336	0,09–0,12	0,11–0,14	0,059	В(ПВ)–В	В	В			

Таблица 8 (окончание)

Семейство	Род	Вид	Тип гидростатического аппарата	Положение сифона на разных оборотах		Диаметр сифона (апикальный край), мм	$\frac{B_1}{B_0}$	D ₁ мм	Тип септальных трубок					
				IV	V				I	II	III	IV	V	VI
Hungaritidae	<i>Arctohungarites?</i>	<i>A.(?)sp.</i>	Грамбергиевый	В			3,1-4,3		-	-	А	П		
	<i>Grambergia</i>	<i>G.o.</i>		В		0,03	3,1-4,3	0,80	-	-	А	П	П	
Cladiscitidae	<i>Phyllocladiscites</i>	<i>Ph. b.</i>	Филлокладисцитовый	В		0,04	1,8	1,16	A ¹ -P	P	P(A)	А	А	
Arcestidae	<i>Arcestes</i>	<i>A. sp.</i>	Арцестовый	Ц	Ц(ПВ)						П?	П	П	
Megaphyllitidae	<i>Parapopanoceras</i>	<i>P. p.</i>	-						-	-	-	-	-	П
Pinacoce-ratidae	<i>Placites</i>	<i>Pl. p.</i>	Плацитовый	В	В			0,83	-	-	П?	П	П	П
5. Мелкие аммониты														
Phylloce-ratidae	<i>Phyllopachyceras</i>	<i>Ph. e.</i>	Филлопахиче-ровый	В		0,05	2,2-2,6	1,09-1,18	A ¹ -P	P-A	А			
	<i>Hypophylloceras</i>	<i>H. r.</i>		В			3,0-3,5	1,15-1,17	-	А	А	А	-	
Desmoce-ratidae	<i>Desmophyllites</i>	<i>D. d.</i>	Десмофилли-товый	В	В	0,05	2,1-2,5	0,86-0,96	A ¹ -P?	А	А-П	П	П	
	<i>Desmophyllites</i>	<i>D. sp.</i>		В			3,0	0,96	-	А	А-П	П		
	<i>Damesites</i>	<i>D. s.</i>		В		0,03-0,05	2,6-2,8	0,93-0,97	A ¹ -P	А	А-П	П		
	<i>Neopuzosia</i>	<i>N. i.</i>				-	2,3	-	-	-	А-П	П	П	П
Tetragoni-tidae	<i>Tetragonites</i>	<i>T. p.</i>	Тетрагони-товый	В		0,06-0,08	2,4-2,7	1,17-1,29	-	А-П(А)	П?	П		
	<i>Gaudryceras</i>	<i>G. cf. t.</i>				0,06	2,9-3,2	1,53-1,58	A ¹ -P А	А-П(А)				
	<i>Gaudryceras</i>	<i>G. cf. d.</i>		В	В	0,06-0,7	3,2	1,36-1,57	А	А-П(А)	П	П		
	<i>Zelandites</i>	<i>Z. aff. i</i>		В	В	0,06-0,10	2,7-3,2	1,16-1,33	А	А-П(А)				

Условные обозначения к табл. 8.

D^1 пр и D^2 пр — размеры протоконха в медиальной плоскости, α — угол, определяющий положение первичного (непионического) валика (измерение выполнено по методу Гранжана), D^1 ц и D^2 ц — размеры цекума в медиальной плоскости, I—VII — номера оборотов, V_0 — медиальная высота первой камеры, V_1 — медиальная высота конца I оборота, V_1/V_0 — показатель спирали начальной части раковины, В и ПВ — вентральное и привентральное положение сифона, В(ПВ) — вентральное положение (незначительное отклонение имеет место за счет формы цекума и наблюдается лишь в пределах первых камер, Ц — центральное и субцентральное положения, ПВ(Ц) — привентральное положение, приближающееся к субцентральному, Ц(ПВ) — субцентральное положение, приближающееся к привентральному, Д и ПД — дорсальное и придорсальное положения, Р — ретрохоанитовый тип, А — амфиохоанитовый тип (трубки начальных септ, близкие амфиохоанитовому типу, обозначены как A^1). Тип септальных трубок всюду определен по их дорсальной стороне.

Обозначение видов: *G* sp. — *Gryoceras* sp., *N. a.* — *Neoglyphioceras abramovi*, *P. b.* — *Pseudosageceras borealis*, *H. h.* — *Hedenstroemia hedenstroemi*, *H. m.* — *H. mojsisovicsi*, *P. s.* — *Parussiria semenovi*, *P. n.* — *Parahedenstroemia nevolini*, *X. s.* — *Xenodiscus subleptodiscus*, *O. b.* — *Otoceras boreale*, *A. s.* — *Arctoceras septentrionale*, *K. s.* — *Kingites korostelevi*, *P. (?) k.* — *Paranorites (?) kolymensis*, *P. c. r.* — *Prosphingites czechanowskii*, *P. h.* — *P. hexagonalis*, *P. o.* — *P. ovalis*, *P. a.* — *Paranannites aspenensis*, *O. k.* — *Owenites koeneni*, *O. (L.) sp.* — *Ophiceras (Lytophyceras) sp.*, *M. s.* — *Meekoceras subcristatum*, *S. s.* — *Svalbardiceras sibiricum*, *N. s.* — *Nordophyceras schmidtii*, *B. k.* — *Boreomeekoceras keyserlingi*, *A. r.* — *Arctomeekoceras rotundatum*, *D. (?) s.* — *Dieneroceras (?) spathi*, *D. ch.* — *D. chaoi*, *A. p.* — *Arctopronites prontchischevi*, *H. d.* — *Hemipronites dunajensis*, *H. c.* — *H. contortus*, *N. i.* — *Neocolumbites insignis*, *N. g.* — *N. grammii*, *C. u.* — *Columbites ussuriensis*, *S. m.* — *Subcolumbites multiformis*, *P. g.* — *Paragoceras gracilis*, *A. n.* — *Anasibirites nevolini*, *X. g.* — *Xenoceltites glacialis*, *P. u.* — *Palaeokazakhstanites ussuriensis*, *O. s.* — *Olenekites spiniplicatus*, *S. a.* — *Subolenekites altus*, *P. g.* — *Parasibirites grambergi*, *S. e.* — *Sibirites eichwaldi*, *K. m.* — *Keyserlingites midendorffi*, *M. sp.* — *Monophyllites sp.*, *A. (?) sp.* — *Arctohungarites (?) sp.*, *G. o.* — *Grambergia olenekensis*, *P. p.* — *Parapopanoceras paniculatum*, *Pl. p.* — *Placites polydactylus*, *Ph. e.* — *Phyllophyceras ezoense*, *H. r.* — *Hypophylloceras ramosum*, *D. d.* — *Desmophyllites diphyloides*, *D. sp.* — *Desmophyllites sp.*, *D. s.* — *Damesites sugata*, *N. i.* — *Neopuzosia ishikawai*, *T. p.* — *Tetragonites popetensis*, *G. t.* — *Gaudryceras cf. tenuiliratum*, *G. cf. d.* — *G. cf. denseplicatum*. *Z. aff. i.* — *Zelandites aff. inflatus*.

Предлагается дополнительно различать следующие размерные группы протоконха:

- (1) протоконх мелкий (D^1 пр $\leq 0,450$ мм), (2) среднего размера (D^1 пр = 0,451–0,600 мм), (3) крупный (D^1 пр = 0,601–0,750 мм) и (4) весьма крупный (D^1 пр $\geq 0,751$ мм).

Друщиц и Хиами (1969) предложили выделять три типа цекума: а) каплевидный ($D^2_{ц}$, или размер цекума вдоль септы $< D^1_{ц}$, продольного его размера), б) шаровидный ($D^1_{ц} = D^2_{ц}$), в) чашевидный ($D^2_{ц} < D^1_{ц}$).

В настоящей работе предлагается различать также следующие размерные группы цекума: 1) цекум мелкий ($D^2_{ц} \leq 0,100$ мм), 2) среднего размера ($D^2_{ц} = 0,100–0,130$ мм), 3) крупный ($D^2_{ц} \geq 0,131$ мм).

Учитывая длину связки просифона, предлагается различать четыре группы просифона (Друщиц и Хиами используют менее дробную шкалу): 1) просифон с весьма короткой связкой ($\leq 0,060$ мм), 2) короткой связкой (0,061–0,100 мм), 3) со связкой средней длины (0,101–0,200 мм), 4) с длинной связкой ($\geq 0,201$ мм). Наиболее сложно устроенные просифоны, как недавно выяснилось (Захаров, 1971а), состоят из трех элементов: связки, конуса и кожуха (до недавнего времени было известно лишь два элемента — связка и конус).

Имеет смысл обозначить и размерные группы жилой камеры аммонителлы: 1) жилая камера аммонителлы весьма короткая ($\alpha \leq 250^\circ$), 2) короткая ($\alpha = 251–300^\circ$), 3) средней длины ($\alpha = 301–340^\circ$), 4) длинная ($\alpha = 341–360^\circ$), 5) весьма длинная ($\alpha \geq 361^\circ$).

Напомним, что отвороты септ, направленные в сторону устья раковины, называются проохоанитовыми трубками, отвороты, ориентированные в противоположном направлении — ретроохоанитовыми, элементы переходного типа — амфиохоанитовыми (Друщиц, Хиами, 1969).

В зависимости от длины септальные трубки целесообразно обозначать: 1) трубки весьма короткие (Дл.т./Дс $\leq 0,50$, где Дл.т. — длина трубки, Дс — диаметр сифона), 2) короткие (Дл.т./Дс = 0,51–0,90), 3) средней длины (Дл.т./Дс = 0,91–1,50), 4) длинные (Дл.т./Дс = 1,50–2,00), 5) весьма длинные (Дл.т./Дс $\geq 2,01$).

В настоящее время не разработана также и терминология, касающаяся формы гидростатических камер. Для обозначения формы камер в их продольном сечении предлагается следующая терминология: 1) гидростатические камеры весьма высокие ($Дл.к/Вм \leq 0,25$, где Дл.к — длина камеры, или усредненное расстояние между двумя составляющими камеру септами, Вм — медиальная высота оборота), 2) высокие ($Дл.к/Вм = 0,26-0,50$), 3) умеренно высокие ($Дл.к/Вм = 0,51-0,90$), 4) изометричные ($Дл.к/Вм = 0,91-1,10$), 5) удлиненные ($Дл.к/Вм = 1,11-1,50$), 6) весьма вытянутые ($Дл.к/Вм \geq 1,51$).

Для характеристики некоторых свойств сифона предлагается использовать показатель (коэффициент) его пропускной способности (К): $K = \frac{V_1}{V_2} = \frac{S_1}{S_2}$, где V_1 — объем участка сифона, размещенного в пределах рассматриваемой (обслуживаемой) гидростатической камеры, V_2 — объем данной камеры, S_1 — площадь поперечного сечения сифона в пределах рассматриваемой камеры, S_2 — площадь поперечного сечения соответствующей части гидростатической камеры.

Пропускную способность сифона предлагается оценивать следующим образом:

- 1) пропускная способность сифона низкая ($\kappa \leq 0,60$),
- 2) средняя ($\kappa = 0,61-0,90$),
- 3) высокая ($\kappa = 0,91-1,50$),
- 5) крайне высокая ($\kappa \geq 1,51$).

СЕМЕЙСТВО SAGCERATIDAE

В прозрачных шлифах исследована раковина только *Pseudosageceras boreale* русского яруса нижнего триаса р. Оленек. Эти агониатиты обладают яйцевидным протоконхом среднего размера (см. табл. 8, рис. 3), по-видимому, каплевидным крупным цекумом и просифоном с короткой связкой, короткой жилой камерой аммонителлы ($\alpha = 295^\circ$). Положение сифона *P. boreale* крайнее вентральное на всех стадиях онтогенеза (см. табл. 8). Отношение V_1/V_0 (показатель начальной части спирали) равно 1,5. Тип септальных трубок наружных оборотов раковины прохроанитовый. Смена ретрохроанитового типа трубок на амфихроанитовый осуществляется в пределах второго оборота (очевидно, в начале его). Трубки средней длины.

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот, в начальной части фрагмокона 15–16, в пределах четвертого оборота — 24.

Гидростатические камеры ранних стадий онтогенеза умеренно высокие, поздних стадий — весьма высокие. В пределах первых 1,5 оборота фрагмокона септы слабо-выпуклые (выпуклая их часть обращена вперед), последующие септы в продольном сечении имеют извилистую конфигурацию.

Пропускная способность сифона *P. boreale*, судя по второму обороту фрагмокона, низкая (табл. 9).

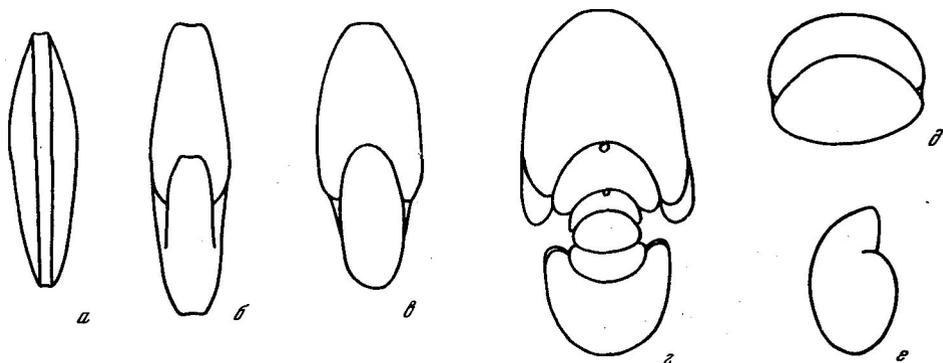


Рис. 3. Онтогенетическое изменение формы раковины *Pseudosageceras boreale* sp. nov.

а-е — экз. № 280/802: а — при $D = 16$ мм ($\times 2,0$); б — при $D = 8$ мм ($\times 9,1$), в — при $D = 5$ мм ($\times 7,0$), г — при $D = 3$ мм ($\times 29$), д-е — протоконх ($\times 29$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус.

Таблица 9

Данные об изменении пропускной способности сифона (коэффициента К) агониатитов, гониатитов, цератитов и аммонитов

Вид	Значения К в пределах разных частей оборотов фрагмокона, %				
	I	II	III	IV	V
Агониатиты					
<i>Pseudosagceras boreale</i>	1,3	—	0,8	—	—
<i>Hedenstroemia majsisovicsi</i>	—	—	—	—	—
<i>Parahedenstroemia nevolini</i>	—	0,7	—	0,7	—
<i>Parussuria semenovi</i>	—	—	0,7	—	—
Гониатиты					
<i>Neoglyphioceras abramovi</i>	—	1,3	—	2,3	—
Цератиты					
<i>Otoceras boreale</i>	—	—	—	2,5	—
<i>Prospingites czekanowskii</i>	—	—	—	1,4	—
<i>Owenites koeneni</i>	—	2,6	—	2,5	—
<i>Nordopficeras schmidtii</i>	—	—	—	2,0	—
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	—	—	—	—	—
<i>S. asiaticum</i>	—	0,7	—	0,7	—
<i>Arctomeekoceras rotundatum</i>	—	1,4	—	—	—
<i>Neocolumbites insignis</i>	2,3	—	1,7	—	0,7
<i>N. grammi</i>	2,0	1,0	0,9	—	1,6
<i>Arctoprionites prontchischevi</i>	—	2,0	—	0,9	—
<i>Anakashmirites latiplicatus</i>	2,5	—	—	0,6	—
<i>Olenekites spiniplicatus</i>	—	2,0	—	1,9	—
<i>Sibirites eichwaldi</i>	2,5	—	2,2	—	0,8
<i>Anaxenaspis spathi</i>	2,0	—	1,4	—	—
<i>Arctohungarites? sp.</i>	—	—	—	1,3	—
<i>Grambergia olenekensis</i>	—	—	2,2	—	1,0
Аммониты					
<i>Phyllopachiceras ezoense</i>	—	1,0	—	0,9	—
<i>Desmophyllites diphylloides</i>	0,9	—	0,5	—	0,4
<i>Damesites sugata</i>	—	1,5	—	0,8	—
<i>Tetragonites popetensis</i>	3,2	1,1	1,4	0,6	1,2
<i>Gaudriceras cf. tenuiliratum</i>	0,8	—	0,6	—	0,3
<i>Zelandites aff. inflatus</i>	—	—	—	0,4	—

СЕМЕЙСТВО HEDENSTROEMIIDAE

Хеденштремиевый тип гидростатического аппарата имеет сходство с псевдосагеевым, описанным выше (см. табл. 8), поэтому заслуживают внимания результаты исследований Ю.Н. Попова (1961) и Э.Т. Тозера (Tozer, 1971a), которые на основе изучения внешних признаков раковины пришли к выводу о принадлежности Hedenstroemiidae и Sagaceratidae к единому надсемейству. Многие исследователи продолжают включать эти семейства в разные отряды. В настоящей работе семейство Hedenstroemiidae рассматривается вслед за Поповым (1961) в составе отряда Agoniatitida (в монографии Попова допущена опечатка, которая может привести к недоразумениям: заголовок "Отряд Ceratitida" помещен на стр. 14 ошибочно).

О внутреннем строении раковины хеденштремиев можно судить на основе новых материалов по двум видам рода *Hedenstroemia*: *H. hedenstroemi* и *H. mojsisovicsi* из аякских отложений Колымы (рис. 3, д-ж). Хеденштремии имеют шаровидный протоконх среднего размера. Протоконх *H. hedenstroemi* ($D_{\text{пр}}^1 = 0,63$ мм) несколько крупнее соответствующего образования *H. mojsisovicsi* ($D_{\text{пр}}^1 = 0,45-0,53$ мм). Цекум

H. mojsisovicsi среднего размера (см. табл. 81), шаровидный, просифон имеет связку средней длины (0,129 мм). Жилая камера аммонителлы у обоих видов короткая (угол α раковин *H. hedenstroemi* составляет 287° , *H. mojsisovicsi* – 296°). Сифон на всех стадиях своего развития занимает вентральное положение. Отношение V_1/V_0 составляет

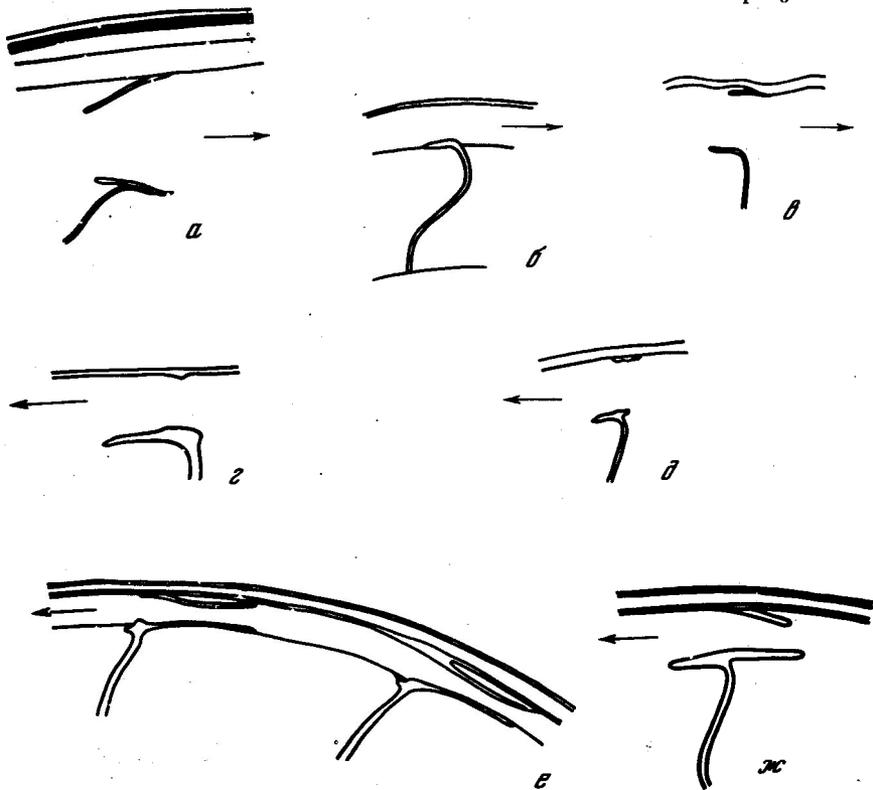


Рис. 4. Форма септальных трубок у представителей шести родов ранне- и среднетриасовых аммоноидей

а – *Hedenstroemia hedenstroemi* (Keys.), экз. № 4/808, середина четвертого оборота (у всех фигур рис. 6 × 33,6); верховья Колымы, р. Кеньеличи; аякский ярус; б – *Nannites simplex* (Chao), экз. № 231/801, конец четвертого оборота, Южное Приморье, о-в Русский; аякский ярус; в – *Anasibirites nevolini* Burji et Zham., экз. № 693/801, конец четвертого оборота, Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус; г – *Parapopanoceras paniculatum* Popov, экз. № 3/808, шестой (?) оборот; верховья Колымы, р. Кеньеличи; анизийский ярус; д – *Arctohungarites?* sp., экз. № 610/802, середина четвертого оборота; Арктическая Сибирь, побережье Оленковского залива; анизийский ярус; е – *Phyllocladiscites basarginensis* Yu. Zakh., экз. № 50/801, конец пятого оборота; ж – тот же экземпляр, шестой оборот; Южное Приморье, мыс Басаргин; анизийский ярус

4,3). Смена ретрохоанитового типа септалных трубок на амфиохоанитовый тип в раковинах как одного, так и другого вида имеет место в середине третьего оборота. На четвертом (вторая половина) и пятом оборотах наблюдается тип трубок, являющийся переходным между амфиохоанитовым и проохоанитовым типами. Трубки короткие (рис. 4,а).

Сравниваемые виды мало отличаются по числу камер в соответствующих оборотах фрагмокона:

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>H. hedenstroemi</i>	11	11	14	21	—
<i>H. mojsisovicsi</i>	10	12	15	20	29

Гидростатические камеры начальных оборотов умеренно высокие, начиная с четвертого оборота — весьма высокие. Все септы, за исключением самых ранних, извилистые (в продольном сечении), наиболее изогнутый контур септ отмечается на четвертом и всех последующих оборотах (в пределах первых 1,5 оборота они слабо изогнутые или прямые, выпуклость у одних экземпляров обращена в сторону устья, а у других — в противоположном направлении). Пропускная способность сифона в пределах последних камер фрагмокона низкая (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО ASPENITIDAE

Внутреннее строение раковины изучено только у *Parahedenstroemia nevolini* из аякского яруса (зона *Anasibirites nevolini*) Южного Приморья. Результаты исследования показывают, что прав Тозера (Tozer, 1971a), исключивший недавно *Parahedenstroemia* из семейства *Hedenstroemiidae* (выводы Тозера основываются на данных по наружному строению раковины).

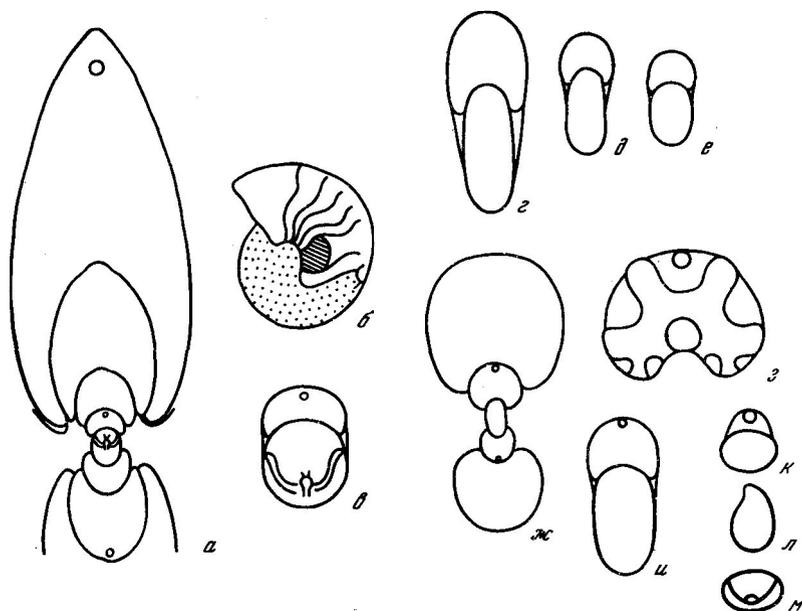


Рис. 5. Форма протоконха и внутренних оборотов раковины трех представителей надсемейства *Sagesegataceae*

а-в — *Parahedenstroemia nevolini* (Buriĭ et Zharn.): а — экз. № 610/801 (x10,6); б — тот же экземпляр между второй и третьей септами (в пределах умбиликальной части оборота) на ядре обнаружено образование овальной формы, интерпретируемое как отпечаток первичного мускула (x38,6); в — тот же экземпляр протоконха и часть первого оборота (x20,6); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*; г-е — *Hedenstroemia hedenstroemi* (Keys.): г — экз. № 4/808 при D=2,6 мм (x10,4); д — тот же экз. при D=1,5 мм (x10,4); е — экз. № 3/808 (x10,4); верховья Колымы, р. Кеньеличи; аякский ярус, зона *Hedenstroemia mojsisovicsi* ж-м — *Parussuria semenovi* Yu. Zakh., экз. № 442/801: ж — при D=7,5 мм (x2,4); з — септа при B=1,6 мм (x10,4); и — при D=1 мм (x20,6); к-м — протоконх (x31); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

P. nevolini по расположению сифона существенно отличается от хеденштремий (см. табл. 8). В пределах первого оборота раковины рассматриваемого вида сифон занимает промежуточное положение между привентральным и центральным (рис. 5,а). В фрагмоконх трех последующих оборотов сифон занимает привентральное положение.

Протоконх *Parahedenstroemia* среднего размера (0,44 x 0,36 x 0,51 мм), шаровидный (см. рис. 5,б,в). Цекум среднего размера (см. табл. 8), близкий к шаровидному (см. рис. 5,в), просифон с короткой связкой. Пропускная способность сифона наружных оборотов фрагмокона низкая (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО XENODISCIDAE

А. Миллер и А. Анклесбэй (Miller, Unklesbay, 1943) отмечают, что предки ксенодисцид (парацелтитиды) имеют по сравнению со своими непосредственными потомками значительно более примитивное строение септальных трубок, хотя внешне имеют с ними большое сходство. Изученный Миллером и Анклесбэй *Xenodiscus skinneri* из верхней перми (вордский подъярус гваделупского яруса) Техаса имеет в пределах наружного оборота фрагмокона амфиохоанитовые трубки (при $V = 18,7$ мм).

Исследованный мною *Xenodiscus subleptodiscus*, происходящий из аякского яруса нижнего триаса Колымы, имеет аналогичное с пермскими цератитами строение септальных трубок. Тип септальных трубок в пределах первых трех оборотов раковины колымского вида ретроохоанитовый, на четвертом обороте (при $V = 8$ мм) обнаружен тип трубок, являющийся переходным между ретроохоанитовым и амфиохоанитовым; трубки весьма короткие. *X. subleptodiscus* обладает мелким протоконхом и цекумом (см. табл. 8) шаровидной формы, просифоном с короткой связкой (0,07? мм). Жилая камера аммонителлы этого вида короткая ($\alpha = 280^\circ$). Положение сифона, в пределах первых двух оборотов раковины крайне вентральное, в пределах двух последующих оборотов привентральное отношение V_1/V_0 равно 2,6.

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот, в начале фрагмокона составляет 11–12, в третьем обороте – 18, в четвертом – 22. Камеры в пределах первого оборота близки к изометричным (медиальное сечение), второго оборота – умеренно высокие. Септы начальных оборотов заметно выпуклые (выпуклая часть обращена в сторону устья раковины). Начиная со второй половины третьего оборота, контур септ в медиальном сечении становится извилистым.

СЕМЕЙСТВО OTOCERATIDAE

Внутреннее строение раковины изучено пока у единственного представителя отоцератид – *Otoceras boreale* (Захаров, 1971 а,б). Протоконх *O. boreale* крупный, но форма его точно не определена. Просифон имеет короткую связку (см. табл. 8). Сифон занимает крайнее вентральное положение в пределах первых трех оборотов, положение его на четвертом и пятом оборотах близкое к привентральному. Тип септальных трубок на всех исследованных оборотах фрагмокона ретроохоанитовый (табл. III, фиг. 2).

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот раковины, около 7–9 (количество просмотренных препаратов – 70). Камеры первых четырех оборотов в продольном сечении имеют удлинненную форму. Септы в том же сечении выпуклые (выпуклая часть обращена в сторону устья). Пропускная способность сифона высокая (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО ARCTOCERATIDAE

Данные о внутреннем строении арктоцератид получены на основе изучения только *Arctoceras septentrionale* из аякского яруса Южного Приморья (Л.Д. Кипарисова относит этот вид к подроду *Discoprotychites* рода *Protychites*; о внутреннем строении раковин типичных проптихитов из индских отложений Гималаев в настоящее время нет

никаких сведений). Протоконх у представителей рассматриваемого вида *A. septentrionale* имеет средние размеры (D^1 пр = 0,51 мм, D^2 пр = 0,40 мм). Судя по размеру аммонителлы ($DA = 0,96?$ мм), длина ее жилой камеры, по-видимому, короткая. Сифон в пределах второго и трех последующих оборотов (см. табл. 8) занимает вентральное положение, сведений о сифоне первого оборота не получено. Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфихоанитовый наблюдается между вторым и третьим оборотами, а амфихоанитового на прохоанитовый — между третьим и четвертым оборотами (см. табл. 8); длина трубок средняя.

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот — 5–8 (начальная часть фрагмокона). Форма камер изменяется в онтогенезе от удлинненной, с септами, выпуклость которых обращена вперед, до изометричной, с извилистым очертанием септ в медиальном сечении. Пропускная способность сифона в конце третьего оборота высокая ($K = 1,3\%$).

СЕМЕЙСТВО PARANORITIDAE

Многие особенности внутреннего строения раковины параноритид выявлены в результате исследования индских *Kingites korostelevi* (табл. IV, фиг. 2–6) Верхоянья, а также хуже сохранившихся раковин *Koninckites timorensis* и *K. varaha*, происходящих из индских и аякских отложений Южного Приморья. Протоконх у всех рассматриваемых видов мелкий шаровидный (см. табл. 8). Цекум *Kingites korostelevi* мелкий каплевидный, просифон с длиной связкой (0,283 мм). Длина жилой камеры аммонителлы этого вида длинная ($\alpha = 347^\circ$). Сифон исследованных раковин *K. korostelevi* и *Koninckites timorensis* занимает на всех стадиях индивидуального развития вентральное положение, тип септальных трубок в пределах первых четырех оборотов ретрохоанитовый; трубки *K. korostelevi* короткие. Раковина *Koninckites varaha* исследована лишь по двум наружным оборотам. При $V = 7$ мм (пятый? оборот) тип ее септальных трубок амфихоанитовый, а при $V = 7,5$ мм септальные трубки близки к прохоанитовому типу. О внутреннем строении раковины *Koninckites truncatus* Соляного кряжа (Schindewolf, 1941) известно только то, что тип септальных трубок ее второго оборота ретрохоанитовый.

Число гидростатических камер в начальных оборотах раковины *Kingites korostelevi* достигает 13; в четвертом обороте — 16, пятом — 19. Камеры ранних оборотов *Kingites* и *Koninckites* умеренно высокие и высокие, начиная с середины третьего оборота — весьма высокие; септы первых двух оборотов в продольном сечении умеренно выпуклые (выпуклая часть обращена у исследованных экземпляров в сторону устья), последующие септы имеют в этом же сечении извилистую форму.

В заключение несколько слов о *Paranorites (?) kolymensis* из аякского яруса Колымы. Этот вид принадлежит, по мнению Ю.В. Архипова (1971), к новому роду. Результаты проведенных мною исследований позволяют полагать, что *P. (?) kolymensis* принадлежит иной семейственной группе (семейству или надсемейству), чем *Kingites* и *Koninckites*.

У рассматриваемой формы, в отличие от описанных выше параноритид, амфихоанитовые септальные трубки появляются в онтогенезе раньше (на четвертом обороте). Связка просифона колымской формы короткая (0,06 ? мм), а не длинная, как это имеет место у *Kingites*. Жилая камера аммонителлы *P. (?) kolymensis* значительно короче, чем соответствующее образование у *Kingites* (угол α у *P. (?) kolymensis* равен 280° , а у *K. korostelevi* — 347°). Некоторое различие между этими родами наблюдается и в положении сифона на ранней стадии онтогенеза. В пределах второй половины первого оборота фрагмокона положение сифона у *P. (?) kolymensis* привентральное, а *K. korostelevi* — вентральное. Число камер в наружных оборотах фрагмокона у *P. (?) kolymensis* несколько больше, чем у *K. korostelevi*; число камер в начальных оборотах 11–12, в третьем обороте — 14, на четвертом — 24 (вместо 16, как это имеет место у *K. korostelevi*).

СЕМЕЙСТВО NANNITIDAE

Аналогичным образом исследованы и пять представителей наннитид — *Prosphingites czekanowskii* из русского яруса Арктической Сибири. *Prosphingites hexagonalis*, *P. ovalis* (Захаров, 1972а), и *Nannites simplex*, происходящих из аякского яруса Южного Приморья, а также *Paranannites appensis* из аякского яруса Невады (коллекция полужена от Б. Каммела, США).

Раковины рассматриваемых видов рода *Prosphingites* обладают протоконхами одинаковой формы и величины (мелкими шаровидными) (см. табл. 8: табл. VI, фиг. 8–9). Их цекумы по размеру и форме также идентичны (мелкие, близкие к шаровидным) (табл. VI, фиг. 8). Различие в размерах их аммонителл (0,79 и 0,71 мм) и длине жилых камер аммонителл, по-видимому, не выходят за пределы индивидуальной изменчивости. Длина жилой камеры аммонителлы *Prosphingites* короткая ($\alpha = 265^\circ$). Положение сифона просфингитов в пределах первого оборота меняется от привентрального до вентрального, выдерживающегося и на последующих оборотах.

Различие между рассматриваемыми видами *Prosphingites* проявляется в длине просифона и некоторых особенностях развития септальных трубок. Просфингиты Приморья обладают просифоном с короткой (0,09 мм) связкой, а представители Якутии — с весьма короткой (0,03 мм) связкой. У *P. czekanowskii* наблюдается и более ускоренное развитие септальных трубок. (В предыдущем сообщении о внутреннем строении раковин *Prosphingites* (Захаров, 1971а) вместо "ускоренное" развитие на стр. 33 ошибочно напечатано "замедленное"). У *P. hexagonalis* смена амфиохоанитового типа трубок на проохоанитовый происходит, по-видимому, в начале шестого оборота, а у *P. czekanowskii* — в пределах пятого оборота (табл. VI, фиг. 8).

Сведения о *Nannites simplex* довольно ограничены. Форма из Приморья обладает мелким протоконхом ($D^1_{пр} = 0,38$ мм, $D^2_{пр} = 0,31$ мм) и цекумом ($D^1_{ц} = D^2_{ц} = 0,08$ мм). Ее просифон имеет короткую (0,08 мм) связку. Жилая камера ее аммонителлы короткая ($\alpha = 276^\circ$). Положение сифона в пределах первого оборота раковины вентральное.

Американский *Paranannites*, как и просфингиты, обладает мелкими протоконхом и цекумом (см. табл. 8), жилая камера его аммонителлы весьма короткая ($\alpha = 238^\circ$), т.е. несколько короче, чем у *Prosphingites*. Просифон *P. appensis*, как и соответствующее образование якутского просфингита, имеет весьма короткую связку. Положение сифона в раковинах *Paranannites* и *Prosphingites* идентично. Наибольшее различие во внутреннем строении раковин сравниваемых родов проявляется в том, что для *Paranannites* характерно более замедленное развитие септальных трубок: в пределах шестого оборота фрагмокона трубки *Prosphingites* проохоанитовые (или промежуточного типа между амфиохоанитовым и проохоанитовым), а септальные трубки *Paranannites* только амфиохоанитового типа.

Рассматриваемые наннитиды обладают сходной структурой фрагмокона:

Вид	Число камер в оборотах						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Prosphingites ovalis</i>	5	5	10	9	7	7	8
<i>P. hexagonalis</i>	8	6	5	—	—	9	—
<i>P. czakanowskii</i>	9	8	8	7	9	10	—
<i>Paranannites appensis</i>	—	8	—	—	—	—	—

Гидростатические камеры *Prosphingites* от удлиненных до весьма вытянутых, септы обычно выпуклые, выпуклая часть чаще всего обращена в сторону устья (у отдельных экземпляров выпуклая часть септ ориентирована по-разному; встречаются септы, имеющие в продольном сечении извилистые очертания). Отдельные камеры *P. hexagonalis* умеренно высокие. Камеры *Paranannites* от изометричных до умеренно высоких, септы только выпуклые (выпуклая часть септ исследованного экземпляра обращена в сторону устья).

Пропускная способность сифона *Prosphingites* наружных оборотов фрагмокона от высокой до средней (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО OWENITIDAE

Особенности внутреннего строения раковины овенитид выявлены в результате исследования двух видов рода *Owenites* (Захаров, 1971а; Böhmers, 1936; Schindewolf, 1941), происходящих из аякского яруса нижнего триаса Южного Приморья и о-ва Тимор. Протоконх *Owenites koeneni* и *O. egrediens* Тимора мелкий яйцевидный, близкий к шаровидному (см. табл. 8). Длина жилой камеры аммонителлы короткая (у раковин *O. koeneni* и *O. egrediens* $\alpha = 270^\circ$). Рассматриваемые виды обнаруживают большое сходство как в своеобразном, не встречающемся у других цератитов расположении сифона, так и строении септальных трубок. В пределах первого оборота раковины *O. koeneni* сифон занимает привентральное положение. Сифон у тиморского вида более удален от вентральной стороны раковины, чем соответствующее образование *O. koeneni* (промежуточное положение между привентральным и центральным). В пределах последующих шести оборотов сифон у обоих видов занимает необычное субцентральное положение (промежуточное между центральным и привентральным (табл. VI, фиг. 10, 11). Только на седьмом обороте у овенитов фиксируется более смещенное (привентральное) положение сифона. Тип септальных трубок в пределах всех шести оборотов раковины того и другого вида ретрохоанитовый. Трубки средней длины. Сравнимые виды обнаруживают различие в числе гидростатических камер в соответствующих оборотах фрагмокона:

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>O. koeneni</i>	5?	5-6	6	5	7-8
<i>O. egrediens</i>	4-6?	5-7	5-10	7-13	15

Гидростатические камеры *O. koeneni* в продольном сечении удлиненные и весьма вытянутые, реже изометричные. Длина отдельных камер в 2,8 раза превышает их медиальную высоту. В пределах разных частей фрагмокона встречаются септы, имеющие в продольном сечении как выпуклую, так и извилистую форму. Преобладают септы, обращенные выпуклостью вперед. Пропускная способность сифона в конце фрагмокона изменчива, показатель К достигает высокого значения (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО OPHICERATIDAE

Сведения о гидростатическом аппарате офицератид исчерпываются неполными данными о внутреннем строении раковины *Ophiceras (Lytophiceras)* sp. из индского яруса Верхоянья (р. Бургаганда). Протоконх рассматриваемой формы мелкий, длина жилой камеры аммонителлы, по-видимому, короткая (см. табл. 8). Положение сифона во второй половине первого и на двух последующих оборотах вентральное. Тип септальных трубок в пределах второго и третьего оборотов ретрохоанитовый.

СЕМЕЙСТВО MEEKOCERATIDAE

Представители разных родов рассматриваемого семейства имеют идентичное или очень сходное внутреннее строение раковины. Материалом для наблюдений послужили *Meekoceras subcrisatum* из аякских отложений нижнего триаса Южного Приморья, *Nordophiceras schmidti*, *Svalbardiceras sibiricum*, *Arctomeekoceras rotundatum* и *Boreomeekoceras keyserlingi* из русского яруса нижнего триаса Арктической Сибири; частично использованы данные по плохо сохранившимся раковинам *Gyronites subdharmaus*, *Prionolobus subevolvens* и *Ambites cf. discus* из индских и аякских отложений Приморья.

Хорошо сохранившиеся микocerатиды обладают мелкими яйцевидными, близкими к шаровидным и шаровидными протоконхами (см. табл. 8; табл. VIII, фиг. 1, 2;

табл. X, фиг. 13). Цекумы каплевидные мелкие, отличительной особенностью цекума *Nordopliceras* является наличие поперечного пережима в центральной его части (табл. VIII, фиг. 1, 2). Просифон у *N. schmidti* с весьма короткой связкой, у *A. rotundatum* и *B. keyserlingi* — с короткой связкой, просифон *M. sibiricum* имеет связку средней длины. Жилая камера у рассматриваемых микроцератид короткая ($a = 260-295^\circ$). У преобладающего большинства микроцератид сифон занимает на всех стадиях онтогенеза крайнее вентральное положение (с небольшими отклонениями от него на отдельных участках). Исключение составляет *Nordopliceras*, отличающийся привентральным положением сифона в пределах всего первого и части второго оборотов). Отношение V_1/V_0 у разных представителей рассматриваемого семейства колеблется от 2,0 до 3,1 (минимальное значение у *N. schmidti*). Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфиохоанитовый у *Arctomeekoceras* и *Boreomeekoceras* наблюдается в пределах четвертого, а у прочих микроцератид — пятого оборотов. У представителей *B. keyserlingi* и *Prionolobus* в конце пятого оборота наблюдается проохоанитовый тип септальных трубок. Наибольшая задержка в онтогенетическом развитии септальных трубок наблюдается у микроцератид индского века (*Gyronites*). Трубки *N. schmidti*, *A. rotundatum* и *Prionolobus* имеют среднюю длину, трубки *S. sibiricum* короткие.

Число гидростатических камер в соответствующих оборотах фрагмокона у представителей разных родов рассматриваемого семейства неодинаковое:

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Meekoceras subristatum</i>	—	8	9	10	
<i>Nordopliceras schmidti</i>	11	11	13	16	19
<i>N. euomphalus</i>	—	16	14	19	
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	10-12	11-15	14-16	14-18	19
<i>S. asiaticum</i>	9	11	10	14	
<i>Boreomeekoceras keyserlingi</i>	15	18	21	18	15
<i>Prionolobus subevolvens</i>	8	14	—	11	

Гидростатические камеры первого оборота микроцератид изометричны и умеренно высокие (в продольном сечении). В пределах последующих оборотов они умеренно высокие. Септы первых четырех оборотов обычно существенно выпуклые (выпуклая часть обращена вперед), у *S. sibiricum*, *A. rotundatum* и *B. keyserlingi* они менее выпуклые. Извилистую форму в медиальном сечении септы приобретают на четвертом (у *S. sibiricum*, *A. rotundatum* и *B. keyserlingi*) и пятом (у прочих микроцератид) оборотах.

Пропускная способность сифона наружных оборотов фрагмокона микроцератид высокая, средних оборотов — до крайне высокой (см. табл. 9).

Уклонения в наиболее важных деталях внутреннего строения раковины рассматриваемых микроцератид, возможно, вызвано принадлежностью наиболее отличающихся форм к разным группам подсемейственного ранга.

С Е М Е Й С Т В О DIENEROCERATIDAE

Внутреннее строение раковины динероцератид исследовано мною у двух видов рода *Dieneroceras*: *D.(?) spathi* из аякского яруса Невады (коллекция получена от Б. Камелла) и *Z. chaci* из аякса нижнего триаса Южного Приморья. Виды из Невады и Приморья характеризуются мелким протококном (см. табл. 8). Цекум *Z. chaoi* среднего размера каплевидный. Положение сифона *Z. chaoi* привентральное и вентральное (см. табл. 8). Положение сифона в конце первого и в пределах последующих оборотов раковины *D.(?) spathi* из Невады вентральное (сведения о строении начальной части фрагмокона отсутствуют). Из аякских отложений Южного Приморья известна форма, которая до некоторой степени условно относится к *D.(?) spathi* (Захаров, 1968). Представляет интерес тот факт, что положение сифона в средней части первого оборота ее раковины центральное. Ретрохоанитовый тип септальных трубок сменяется на амфиохоанитовый у *D. chaoi* в пределах пятого оборота их раковины. Для пятого

оборота раковины *D. (?) spathi* из Невады характерны трубки только переходного типа; типичные амфиоанитовые трубки у этого вида наблюдаются лишь в пределах шестого оборота, что указывает на большую примитивность его септальных трубок.

В настоящее время не представляется возможным сравнить все особенности внутреннего строения раковин *D. (?) spathi* и представителей семейства *Orphiceratidae*, в состав которого он первоначально был включен Смитом (Smith, 1932).

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот *D. chaoi*, около 12–14; камеры удлиненные и изометричные (в медиальном сечении). Септы выпуклые, обращенные выпуклой частью в сторону устья раковины.

СЕМЕЙСТВО PRIONITIDAE

Получены пока неполные аналогичного характера по двум видам рода *Hemiprionites* — *H. dunajensis* и *H. contortus* из аякского яруса нижнего триаса Южного Приморья и новому виду рода *Arctoprionites* — *A. prontchischevi* из русского яруса Арктической Сибири.

Представители обоих видов *Hemiprionites* имеют протоконхи среднего размера (D^1 пр = 0,50–0,54 мм), цекумы среднего размера, но разной формы (см. табл. 8): цекум *H. dunajensis* каплевидный, а *H. contortus* — шаровидный. Просифон *H. contortus* имеет короткую связку (0,07 мм). Протоконх *Arctoprionites* мелкий (D^1 пр = 0,39? мм). Положение сифона в раковинах прионитид вентральное (привентральное в промежутках между септами). Тип септальных трубок на втором и третьем оборотах раковины исследованных прионитид ретрооанитовый; трубки средней длины (*H. dunajensis* и *H. contortus*) и короткие, приближающиеся к средней длине (*A. prontchischevi*).

По числу гидростатических камер в соответствующих оборотах фрагмокона исследованные прионитиды существенно не отличаются:

Вид	Число камер в оборотах			
	I	II	III	IV
<i>Arctoprionites prontchischevi</i>	11	11–12	17	
<i>Hemiprionites contortus</i>	12	15	14	12

Гидростатические камеры *Arctoprionites* и *Hemiprionites* на всех стадиях онтогенеза умеренно высокие; септы первых двух оборотов в медиальном сечении умеренно выпуклые (выпуклость ориентирована в сторону устья), на последующих оборотах — извилистые.

Пропускная способность сифона средних оборотов фрагмокона *A. prontchischevi* низкая (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО COLUMBITIDAE

Колумбитиды, как отмечалось выше, обладают однотипным и весьма своеобразным внутренним строением раковины. Такие примеры наиболее важны для доказательства того, что признаки внутреннего строения раковины аммонойд обычно характеризуют таксоны не ниже семейственного ранга. Данные о гидростатическом аппарате аммонойд получены на основании *Neocolumbites insignis*, *N. grammii*, *Columbites ussuriensis*, *Subcolumbites multiformis* и *Paragoceras gracilis* из русского яруса нижнего триаса Южного Приморья. Рассматриваемые колумбитиды обладают почти шаровидным протоконхом мелкого и среднего размера (см. табл. 8: рис. 6), мелким каплевидным цекумом и просифоном с короткой или весьма короткой связкой (*C. ussuriensis*, *S. multiformis*). Жилая камера аммонителлы *Columbites* и *Subcolumbites* весьма короткая ($\alpha = 240^\circ$). Главной особенностью всех исследованных колумбитид является дорсальное положение сифона, выдерживающееся в пределах всего первого оборота фрагмокона. Отли-

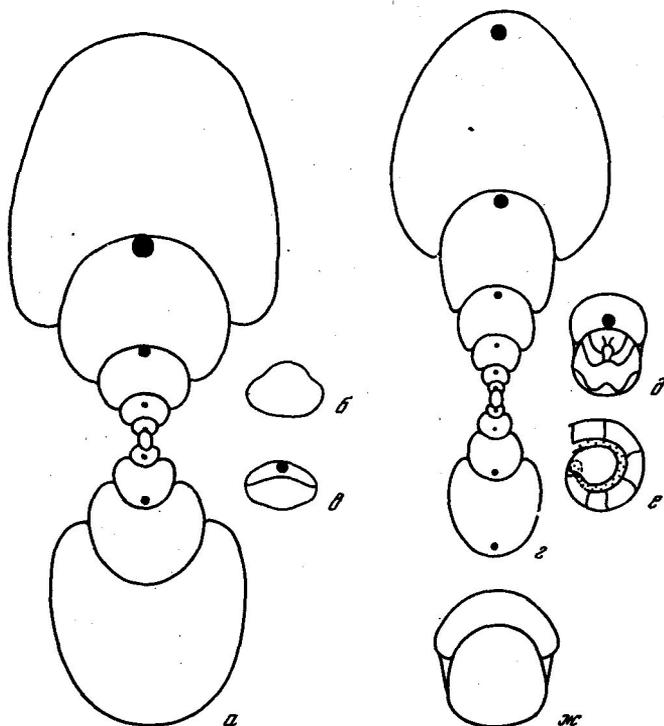


Рис. 6. Форма протоконха и начальных оборотов фрагмокона трех видов Columbitidae
 а-в — *Neocolumbites grammii* Yu. Zakh., экз. № 477/801; а — форма поперечного сечения раковины при $D = 19$ мм ($\times 4,8$), б-в — протоконх ($\times 20,6$); Южное Приморье, о-в Русский; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*; г-е — *Neocolumbites insignis* Yu. Zakh.: г — экз. № 483/801, форма поперечного сечения раковины при $D = 15$ мм; в пределах первого оборота раковины, как и у *N. grammii*, сифон занимает дорсальное положение ($\times 4,8$); местонахождение и возраст те же; д-е — экз. № 622/801, дорсальное положение сифона ($\times 20,6$); ж — *Paragoceras gracilis* (Kipar.) экз. № 623/801 при $D = 3,9$ мм ($\times 4,8$); местонахождение то же

чие *Subcolumbites* от *Neocolumbites*, *Columbites* и *Paragoceras* заключается в том, что и в пределах значительной части второго оборота их раковины сифон сохраняет дорсальное положение. Сифон становится привентральным у *N. grammii*, *C. ussuriensis*, *S. multiformis* и, по-видимому *P. gracilis* в конце третьего оборота. У *N. insignis* положение сифона остается привентральным даже в пределах шестого оборота. Некоторое отклонение сифона от стенки раковины отмечается и на отдельных участках наружных оборотов *C. ussuriensis*. Отношение B_1/B_0 у *C. ussuriensis* равно 2,6, *S. multiformis* — 1,7–1,9.

Тип септальных трубок колумбитид на всех стадиях развития ретрохоанитовый; трубки длинные.

Columbites и *Subcolumbites* обладают однотипной структурой фрагмокона:

Вид	Число камер в оборотах					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Columbites ussuriensis</i>	8	10	8	7	7–8	
<i>Subcolumbites multiformis</i>	9	8	8–9	8–9	8	8

Гидростатические камеры *Columbites* и *Subcolumbites* на всех стадиях онтогенеза вытянутые. Отличительной особенностью камер является сильно выраженная выпуклость септ (выпуклая часть у большинства исследованных экземпляров обращена только в сторону устья, у отдельных раковин *C. ussuriensis* ориентировка септ весьма изменчива на всех стадиях онтогенеза).

Пропускная способность сифона наружных оборотов фрагмокона *N. grammii* крайне высокая, *N. insignis* — от низкой до средней (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО XENOCELTITIDAE

Anasibirites nevolini, происходящий из аякского яруса нижнего триаса Южного Приморья, и *Xenoceltites glacialis* из русского яруса Арктической Сибири по многим признакам внутреннего строения раковины обнаруживают очень близкое сходство с другими представителями надсемейства Dinaritaceae (*Parasibirites* и *Sibirites*).

Ксеноцелтитиды имеют протоконх средних размеров шаровидной формы (см. табл. 8), каплевидный цекум. Положение сифона в пределах первого оборота промежуточное между привентральным и центральным; в двух последующих оборотах — привентральное (*A. nevolini*, *X. glacialis*), четвертом и пятом оборотах — крайнее вентральное (*A. nevolini*). Отношение V_1/V_0 *A. nevolini* равно 2,2. Смена ретрохоанитовых трубок на амфихоанитовые наблюдается в конце четвертого оборота; трубки короткие.

Число гидростатических камер в пределах одного оборота *A. nevolini* и *X. glacialis* колеблется от 11 до 17:

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Anasibirites nevolini</i>	—	11	12	17	
<i>Xenoceltites glacialis</i>	12	12–23?	14–16	12	16

Гидростатические камеры умеренно высокие. Форма поперечного сечения камер изображена на рис. 6, в-п. Септы наружных оборотов рассматриваемых аммоноидей в медиальном сечении имеют извилистую форму, на ранних оборотах они более или менее выпуклые. Индивидуальная изменчивость проявляется в различной ориентировке выпуклой части септ.

СЕМЕЙСТВО SIBIRITIDAE

Внутреннее строение раковины детально исследовано у *Palaeokazachstanites ussuriensis* из аякского яруса нижнего триаса Южного Приморья, *Olenekites spiniplicatus*, *Subolenekites altus*, которые рассматриваются в настоящей работе в составе подсемейства Olenekitinae, и *Parasibirites grambergi* и *Sibirites eichwaldi* (подсемейство Sibiritinae) из русского яруса Арктической Сибири. Рассматриваемые цератиты обладают морфологически почти идентичным или довольно сходным типом гидростатического аппарата. Протоконх сибиритид мелкий (см. табл. 8; табл. XIII, табл. XIV фиг. 1–2; табл. XV, фиг. 13). У одних представителей он имеет шаровидную форму (*S. eichwaldi*), у других — яйцевидную (*O. spiniplicatus*). Цекум мелкий шаровидный (*P. grambergi*) и каплевидный (*O. spiniplicatus*, *S. altus*, *S. eichwaldi*). Сибиритины (*P. grammi*, *S. eichwaldi*) обладают просифонами с весьма короткой связкой (0,02–0,04? мм), оленекитины (*O. spiniplicatus*) — связкой средней длины. Жилая камера аммонителлы Sibiritidae короткая (см. табл. 8).

Сифон сибиритин занимает в пределах первого оборота привентральное, близкое к центральному положению, в пределах второго оборота — привентральное, его положение, начиная с третьего или четвертого оборота, становится вентральным.

Несколько иное размещение сифона наблюдается у оленекитин (*P. ussuriensis*, *O. spiniplicatus*, *S. altus*). Его положение в пределах первого оборота центральное, в пределах второго — привентральное; положение сифона становится вентральным обычно после третьего оборота.

Palaeokazachstanites и *Olenekites*, фрагмокон которых редко состоит более чем из четырех оборотов, обладают только ретрохоанитовым типом септальных трубок, у *Sibirites* смена ретрохоанитового типа трубок на амфихоанитовый происходит в конце четвертого — начале пятого оборотов, у *Subolenekites* несколько раньше — в конце третьего — начале четвертого оборотов (табл. XIV, фиг. 4). Трубки *P. ussuriensis*, *O. spiniplicatus* и *S. altus* средней длины.

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот, не превышает у сибиритид 12–15:

Подсемейство	Род	Число камер в оборотах				
		I	II	III	IV	V
<i>Olenekitinae</i>	<i>Palaeokazakhstanites</i>	10?	11?	12	11?	
	<i>Olenekites</i>	11	11	8	11	
	<i>Subolenekites</i>	7	10	10	11	12
<i>Sibiritinae</i>	<i>Parasibirites</i>	10	14	14	11	
	<i>Sibirites</i>	10–11	8–11	11–13	10–15	

Гидростатические камеры *P. grambergi*, *S. eichwaldi*, *O. spiniplicatus* и *S. altus* в продольном сечении преимущественно умеренно высокие и изометричные, реже высокие; профиль септ весьма слабо выпуклый (в двух начальных оборотах) и извилистый. Камеры *P. ussuriensis* преимущественно удлиненные, профиль септ, как и у других сибиритид.

Пропускная способность сифона *X. eichwaldi* средняя (третий оборот), *O. spiniplicatus* – высокая (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО KEYSERLINGITIDAE

Новые данные о внутреннем строении кейзерлингитид получены на основе исследования *Keyserlingites middendorffi*, в меньшей степени – *K. subrobustus* русского яруса Арктической Сибири.

От других представителей надсемейства Dinaritaceae кейзерлингиты отличаются крупными размерами эмбриональных образований. Протоконх *K. middendorffi* крупный (D^1 пр = 0,64 мм) яйцевидный, приближающийся к веретеновидному (см. табл. 8). Цекум крупный каплевидный; просифон с длиной (0,26 мм) связкой. Положение сифона в пределах первого оборота крайнее вентральное, только непосредственно у цекума он несколько отклонен от стенки раковины. На отдельных участках второго оборота *K. middendorffi* сифон занимает привентральное положение, на всех последующих оборотах он соприкасается со стенкой раковины (крайнее вентральное положение). Отношение V_1/V_0 *K. middendorffi* равно 2,2. Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфиохоанитовый наблюдается между вторым и третьим оборотами. В пределах четвертого оборота *K. middendorffi* зафиксированы трубки промежуточного типа между амфиохоанитовым и проохоанитовым. Трубки средней длины.

Структура фрагмокона у разных видов *Keyserlingites* имеет некоторые отличия, связанные с различием в форме раковины:

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Keyserlingites middendorffi</i>	9	10	12	14	19
<i>K. subrobustus</i>	11	15	15	15	

Гидростатические камеры начальных оборотов раковины *Keyserlingites* изометричные и умеренно высокие (в продольном сечении). Начиная с пятого оборота они высокие. Септы первых двух оборотов *K. middendorffi* умеренно выпуклые; индивидуальная изменчивость проявляется в различной направленности выпуклой части септ. Прочие септы *K. middendorffi* имеют в медианальном сечении извилистый контур. Отдельные септы *K. subrobustus* вогнутые, как у наутилоидей.

СЕМЕЙСТВО USSURITIDAE

Неполные сведения о внутреннем строении раковины уссуритид получены только на основании исследования *Monophyllites* sp. анизийского яруса Южного Приморья. Протоконх у исследованных раковин мелкий (0,42–0,43 мм) шаровидный; цекум

мелкий ($D_{II}^2 = 0,10$ мм). Положение сифона на всех исследованных стадиях индивидуального развития (со второго по четвертый оборот) крайнее вентральное (см. табл. 8). Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфиохоанитовый имеет место, очевидно, в конце второго — начале третьего оборотов. Тип септальных трубок на наружном обороте раковины неизвестен. Трубки длинные.

Число септ, приходящихся на первый оборот фрагмокона *Monophyllites*, 12, на второй и третий — по 15. Гидростатические камеры — от изометричных до умеренно высоких. На разных стадиях онтогенеза встречаются септы, имеющие в продольном сечении как округлое, так и извилистое очертания (выпуклая часть даже смежных септ нередко имеет различную ориентировку).

Семейство *Ussuritidae* заслуживает внимания в том отношении, что оно обычно принимается за исходную группу аммонитов подотряда *Phylloceratina*. Данные о внутреннем строении раковин представителей этого семейства не отличаются полнотой, но даже из этих ограниченных сведений видно, что по характеру развития септальных трубок *Monophyllites* обнаруживает сходство со многими цератитами. Кроме того, как будет показано ниже, и число лопастей в лопастных линиях ранних стадий онтогенеза *Monophyllites*, так же как у цератитов, не превышает четырех. Все это позволяет рассматривать уссуритид и цератитов в составе единого отряда.

Представляют интерес результаты некоторых сравнений уссуритид с родственными и одновременно существовавшими с ними палеофиллитами (*Leiophyllites*) и непосредственными их потомками.

В отличие от описанного выше *Monophyllites* исследованный Бемерсом (Böhmers, 1936) *Leiophyllites* sp. обладает несколько иным расположением сифона.

В пределах второго оборота раковины *Leiophyllites* сифон занимает привентральное положение (для второго оборота *Monophyllites*, как отмечалось выше, свойственно крайнее вентральное положение).

У норийских дискофиллитид (*Rhacophyllites*), непосредственных потомков уссуритид, судя по материалу Бемерса (Böhmers, 1936), положение сифона также иное, чем у *Monophyllites* (отклоненное от вентрального). В пределах первого оборота *Phacophyllites* оно промежуточное между привентральным и центральным, приближающееся к привентральному (т.е. такое же, как у *Leiophyllites*), во втором обороте — привентральное (а у *Monophyllites*, как уже отмечалось, крайнее вентральное). Протоконх *Rhacophyllites* более мелкий (0,29 мм), чем соответствующее образование уссуритид. Структура же их фрагмокона почти однотипная.

СЕМЕЙСТВО HUNGARITIDAE

Имеющийся материал позволяет сравнить особенности внутреннего строения трех форм: *Arctohungarites*? sp. (ребристые хунгаритиды, у которых ширина оборотов раковины превышает их высоту), *Grambergia olenekensis* и *G. taimyrensis* из анзйских отложений побережья Оленекского залива у пос. Станнах-Хочо. Все они имеют однотипное внутреннее строение раковины. Они обладают мелким протоконхом (см. табл. 8), несколько отличающимся по форме у представителей разных родов: протоконх *A* (?) sp. имеет яйцевидную форму, близкую к шаровидной (см. табл. 8), протоконх *G. olenekensis* шаровидный. Цекум всех исследованных хунгаритид мелкий, шаровидный. Просифон обладает короткой связкой (у *A*. ? sp. — 0,085 мм, у *G. olenekensis* — 0,071). Некоторое различие между представителями разных видов рассматриваемого семейства проявляется в длине жилой камеры аммонителлы. Жилая камера аммонителлы *G. taimyrensis* короткая ($\alpha = 295^\circ$), *G. olenekensis* и *A*. ? sp. — чаще средней длины ($\alpha = 229-330^\circ$). Положение сифона на всех стадиях индивидуального развития хунгаритид вентральное (табл. XVIII, фиг. 8—10). Это было отмечено еще Спэтом (Spath, 1950), но он, к сожалению, не привел подробных сведений по рассматриваемому семейству. Смена амфиохоанитовых септальных трубок на проохоанитовые или трубки переходного типа наблюдается, как правило, на четвертом обороте. Трубки *A*. (?) sp. короткие, на самой поздней стадии онтогенеза — средней длины, трубки *G. olenekensis* — короткие.

Обращает на себя внимание особенность спирали раковины хунгаритид. Отношение V_1/V_0 у них равно 3,1–4,3, что означает существенное увеличение медиальной высоты раковины за период формирования первого оборота.

Число гидростатических камер в наружных оборотах *Grambergia* достигает 19, а *Arcotohungarites* (?) — только 14.

Вид	Число камер в оборотах			
	I	II	III	IV
<i>Arctohungarites</i> ? sp.	10	12	14	14
<i>Grambergi olenekensis</i>	10	13	16	19
<i>G. taimyrensis</i>	10	11	15	19

Все гидростатические камеры *A* (?) sp., за исключением камер начала первого оборота, умеренно высокие. Септы преимущественно умеренно выпуклые, часть их обращена только в сторону устья. Камеры наружных оборотов *Grambergia* высокие, обращенные их септы извилистые (выпуклость округлых септ внутренних оборотов обращена, как правило, в сторону устья).

Пропускная способность сифона *G. olenekensis* высокая, *A. (?)* sp. — средняя (см. табл. 9).

СЕМЕЙСТВО GLADISCITIDAE

Детально исследованы только два представителя кладистицид — *Phyllocladiscites basarginensis* из анизия Южного Приморья и *Cladiscites beyrichi* из верхнего триаса о-ва Тимора (Böhmers, 1936). Протоконх *Ph. basarginensis* (см. табл. 9, табл. XIX, рис. 15) среднего размера (0,59 мм) яйцевидный. Протоконх *Cladiscites beyrichi* мелкий (0,32 мм).

Судя по отрывочным сведениям Спэта (Spath, 1950) протоконх исследованного им *Cladiscites* также мелкий, но более близкий к среднему размеру ($D_{пр.}^1 = 0,42$ мм). Цекум *Ph. basarginensis* среднего размера, шаровидный; просифон обладает связкой средней длины (см. табл. 8). Жилая камера аммонителлы *Ph. basarginensis* и *Cladiscites beyrichi* короткая (угол α *Phyllocladiscites* равен 265° , *Cladiscites* — 300°). Положение сифона на всех стадиях онтогенеза *Phyllocladiscites* и *Cladiscites* вентральное. Смена ретрохоанитовых трубок на амфихоанитовые наблюдается в пределах третьего оборота (трубки переходного типа). Особенностью септальных трубок третьего оборота фрагмокона *Ph. basarginensis* является их весьма большая длина (она равна половине расстояния между септами).

Септальные трубки двух последующих оборотов *Phyllocladiscites* и *Cladiscites* амфихоанитовые, они немного короче описанных выше трубок (не превышают $1/3$ расстояния между септами).

У *Hypocladiscites subturnatus*, исследованного Бранко (Branco, 1880), наблюдается как будто более замедленное развитие септальных трубок.

Число гидростатических камер, приходящихся на один оборот *Phyllocladiscites* и *Cladiscites*, 9–15.

Вид	Число камер в обороте					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Phyllocladiscites basarginensis</i>	11	12	13	13	—	—
<i>Cladiscites beyrichi</i>	9	12	13	14	14	15

Камеры *Ph. basarginensis* в продольном сечении от изометричных до умеренно высоких; септы весьма выпуклые (выпуклость обычно обращена в сторону устья, но встречаются и септы наутилоидного типа; выпуклые части некоторых смежных септ отдельных экземпляров имеют противоположную направленность).

СЕМЕЙСТВО ARCESTIDAE

Внутреннее строение раковины наиболее детально исследовано у одного из представителей данного семейства — *Arcestes* sp. indet. из карнийских отложений о-ва Тимор (коллекция получена от Ю. Бандо и К. Наказава). Протоконх данного вида мелкий (см. табл. 8). Положение сифона в раковине *Arcestes* sp. весьма своеобразно; дорсальное и придорсальное положение сифона продолжает оставаться в пределах третьего оборота, в четвертом — оно центральное, в пределах последующего оборота сифон несколько приближается к вентральной стороне раковины. На дорсальное положение сифона у арцестид (приблизительно на втором обороте) впервые обратил внимание Бранко (Branco, 1880), исследовавший европейский *Arcestes antoni*.

Все обнаруженные у *Arcestes* sp. септальные трубки (на пятом, четвертом и, возможно, третьем оборотах) оказались прохоанитового типа.

Наряду с приведенным выше материалом имеются и некоторые другие неполные данные, имеющие отношение к семейству *Arcestidae*. Тиморский *Arcestes bulla*, исследованный Бемерсом (Böhmers, 1936), как и *Arcestes* sp., обладает мелким протоконхом (D^1 пр. = 0,32 мм). Жилая камера его аммонителлы короткая, приближающаяся к средней ($\alpha = 300^\circ$). Среднее число камер, приходящееся на один оборот, около 14. Септальные трубки рассматриваемого вида более примитивны, чем трубки *Arcestes* sp. (в пределах шестого оборота наблюдаются трубки амфиохоанитового типа). Судя по материалам Гранжана (Grandjean, 1910), жилая камера аммонителлы *Arcestes klipsteini* имеет среднюю длину ($\alpha = 340^\circ$). Л. Спэт (Spath, 1950) указывает, что у ранних арцестид сифон (он у них толстый) становится внешним уже в конце первого оборота, а у более поздних — только в конце второго оборота. Не исключено, что в состав рассматриваемой группы аммоидей включены формы, принадлежащие в действительности разным семействам.

СЕМЕЙСТВО MEGAPHYLLITIDAE

Получены далеко не полные сведения о внутреннем строении раковины одного из представителей данного семейства *Parapopanoceras paniculatum*, происходящего из ангийских отложений верховьев Колымы (р. Кеньеличи). Протоконх *P. paniculatum* мелкий (см. табл. 8), цекум мелкий, шаровидный, просифон весьма короткий. *Parapopanoceras* является одним из представителей цератитов, обладающих на самой ранней стадии онтогенеза дорсальным или придорсальным положением сифона. Изменение в его положении от придорсального до промежуточного между центральным и привентральным имеет место в пределах второй половины первого оборота. Привентральное положение сифона наблюдается в конце второго оборота раковины, вентральное положение — в конце третьего оборота (в исследованном прозрачном шлифе сохранились лишь небольшие участки сифона в разных местах оборотов раковин, поэтому полученные данные должны быть проверены на дополнительном материале). В пределах шестого (?) оборота фрагмокона обнаружены септальные трубки проохоанитового типа (см. рис. 7, г).

Как указывалось выше, дорсальным положением сифона и проохоанитовым типом септальных трубок обладает и другой представитель надсемейства *Arcestaceae* (*Arcestes*).

СЕМЕЙСТВО PINACOCERATIDAE

Внутреннее строение раковины изучено у единственного представителя данного семейства *Placites polydactylus oldhami*, происходящего из карнийских отложений о-ва Тимор (коллекция получена от Бандо и Наказава), *Pl. polydactylus* обладает мелким протоконхом (см. табл. 8), мелким каплевидным цекумом, просифоном с короткой связкой. Положение сифона в пределах первого оборота привентральное, на всех последующих оборотах — вентральное. Все обнаруженные септальные трубки данной раковины (шестого, пятого, четвертого и, вероятно, третьего оборота) проохоанитовые.

В заключение обзора по триасовым аммоноидеям приведем данные Бемерса (Böhmers, 1936) о поздне триасовых Tropitaceae (*Paraganides*, *Tropites*). Сходство *Paraganides* и *Tropites* проявляется в том, что они на ранней стадии онтогенеза обладают дорсальным положением сифона. Смена ретрохоанитовых трубок на амфиохоанитовые у них отмечается, очевидно, в пределах третьего оборота. Септальные трубки рассматриваемых родов, по выражению Бемерса, очень короткие. Цекум *Paraganides* шарообразный. Однако эти роды, относящиеся к разным семействам, имеют и заметные отличия. У *Tropites* сифон приобретает центральное положение в начале второго оборота, а у *Paraganides* — только во второй половине третьего оборота. Сифон *Tropites* приближается к вентральной стенке раковины в пределах третьего оборота, сифон же *Paraganides* не становится внешним даже в четвертом и пятом оборотах (имеет привентральное положение). Жилая камера аммонителлы *Tropites* короткая, приближающаяся к средней длине ($\alpha=300^\circ$). Жилая камера *Paraganides*, например, весьма длинная ($\alpha=360^\circ$).

* * *

О внутреннем строении некоторых палеозойских агониатитов, гониатитов и климений мы знаем по работам Хайтта (Huatt, 1872), Гранжана (Grandjean, 1910), Шульги-Нестеренко (1926), Шиндевольфа (Schindewolf, 1933), Бемерса (Böhmers, 1936), Мюллера и Анклесбая (Miller, Unclesbay, 1943), Богословской (1959) и Богословского (1969).

По расположению сифона (дорсальное положение на всех стадиях онтогенеза) особняком в составе палеозойских аммоноидей стоит группа климений (Schindewolf, 1931), выделяемая в настоящее время в виде самостоятельного отряда (Руженцев, 1960). В данном случае этот признак наряду с особенностями развития лопастных линий приобретает важное таксономическое значение.

Из работ, посвященных исследованию агониатитов и гониатитов, наибольшее отношение к рассматриваемой проблеме имеют материалы Шульги-Нестеренко, Бемерса, Мюллера и Анклесбая, изучивших с различной степенью детальности представителей около двух десятков семейств. Было показано, что агониатиты надсемейства *Medlicottiaceae* (*Medlicottia*, *Pronorites*, *Propinacoceras*, *Sageceras* и *Episageceras*) имеют крайнее вентральное положение сифона, начиная с ранних стадий онтогенеза. Тип септальных трубок (ретрохоанитовый) исследованных форм зарегистрирован пока лишь в пределах 1–3 начальных оборотов. Представляют интерес данные о том, что два рода агониатитов (*Medlicottia* и *Artinskia*), принадлежащие к одному подсемейству, имеют идентичное строение цекума и просифона, сходную форму протоконха, одинаковое положение сифона; *Artinskia* отличается от *Medlicottia* только несколько более крупными протоконхом и аммонителлой и несколько большей длиной жилой камеры аммонителлы. Обращают на себя внимание и сведения о двух разных видах рода *Agathiceras*, имеющих одинаковое расположение сифона (центральное положение) в пределах первых двух оборотов (Шульга-Нестеренко, 1926; Miller, Unclesbay, 1943). Очень сходное внутреннее строение раковины наблюдается у гониатитов *Stacheoceras* (= *Wagenina*) и *Peritrochia* (= *Kargalites*), принадлежащих подсемейству *Marathonitinae* (Богословская, 1959). Углы, отражающие положение непионического валика, у рассматриваемых гониатитов велики, но не одинаковы (у *Stacheoceras* — 380° , у *Peritrochia* — 340°). Представители этих родов несколько отличаются и по ширине протоконха. Интересны наблюдения И. Бемерса (Böhmers, 1936) над строением септальных трубок гониатитов. Формы, определенные им как *Merathonites* (другой синоним *Peritrochia*), обладают довольно сложным строением септальных трубок (в пределах VII–XI оборотов их раковины наблюдаются трубки прохоанитового типа со своеобразными отростками), что свойственно и многим другим представителям надсемейства *Cyclolobitaceae* (*Popanoceras*, *Stacheoceras*, *Hyattoceras*, *Cyclolobus* и *Timorites*). Своеобразно строение септальных трубок наружного оборота раковины и у *Adryanites*, *Gastrioceras* и *Paralegoceras* (*Adryanitaceae*, *Goniatitaceae*).

Материалы, приводимые разными авторами по некоторым другим группам палеозойских аммоноидей, трудно сопоставимы в силу пока еще недостаточной изученности их в этом отношении.

Ниже приведены данные о двух представителях *Neoglyphioceratinae*, имеющих однотипное строение.

Семейство *Neoglyphioceratinae*. До недавнего времени в интересующем нас отношении был изучен лишь один представитель семейства *Neoglyphioceratinae* — *Neoglyphioceras bellineatum* из карбона Миссури (Miller, Unklesbay, 1943). Более полные сведения о *Neoglyphioceratinae* удалось получить на основе изучения *Neoglyphioceras abramovi* из намюра Верхоянья.

Neoglyphioceras обладают шаровидным протоконхом мелкого и среднего размеров (табл. 8). Из сравниваемых видов несколько более крупным протоконхом обладают раковины верхоянского вида ($D^1_{пр} = 0,49-0,52$ мм). Септальные трубки как верхоянского, так и миссурийского видов ретрохоанитовые (тип трубок начальных септ близок к амфиохоанитовому). Септальные трубки *N. abramovi* короткие.

Цекум, судя по *N. abramovi*, который изучен более полно, обычно среднего размера, шаровидный. Просифон с весьма короткой связкой (0,046–0,047 мм). Положение сифона в пределах первого и начала второго оборотов привентральное, приближающееся к центральному, на третьем обороте — привентральное, в пределах последующих оборотов — крайне вентральное. Жилая камера аммонителлы, в отличие от соответствующих камер всех рассмотренных мезозойских аммоноидей, длинная ($\alpha = 360^\circ$). Отношение V_1/V_0 (показатель начальной части спирали) равно 1,6–2,0.

Раковины сравниваемых видов мало отличаются по числу камер начальных оборотов фрагмокона:

Вид	Число камер в оборотах					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>N. bellilineatum</i>	8–9	—	12	13–14	15–18	19
<i>N. abramovi</i>	9	9–10	13–14	14–18	14–16	14–15

Гидростатические камеры начальных оборотов *Neoglyphioceras* удлиненные (в продольном сечении), в пределах последующих оборотов фрагмокона — изометричные и умеренно высокие; все септы существенно выпуклые, у одних экземпляров септы ориентированы однотипно (выпуклой стороной в сторону устья раковины), у других — по-разному. (Результаты наблюдения над ориентировкой септ аммоноидей представляют собой материал, позволяющий сравнивать их по этому признаку с наутилоидеями, у которых, как известно, выпуклая часть септ всегда обращена назад (табл. I, фиг. 2, 4; табл. II, фиг. 6) — наутилоидный тип септ.)

Пропускная способность сифона крайне высокая (см. табл. 9).

Полными сведениями о внутреннем строении раковины представителей юрских и хаммоноидей мы в настоящее время не располагаем. В публикациях разных авторов приведены в основном данные о протоконхе и самых первых гидростатических камерах (Hyatt, 1972; Gratdjean, 1910; Truemat, 1920; Erben, 1962).

Результаты исследования некоторых юрских и меловых аммонитов позволили Рейменту (Reyment, 1959–1960) сделать вывод, что имеются убедительные доказательства того, что внутренние структуры аммонитов являются хорошим вспомогательным таксономическим критерием и что изучение раковин в прозрачных шлифах имеет важное применение в разделении гомеоморфных форм аммоноидей. Представляет интерес и замечание Реймента относительно ориентировки выпуклых частей септ. Им было отмечено, что в этом отношении у аммоноидей нет строгого единообразия, что наблюдалось мною и при изучении триасовых аммоноидей (хотя преобладают септы, выпуклая часть которых обращена, в противоположность септам наутилоидей, вперед). Однако проверка требует предположение Реймента (Reyment, 1959–1960) о существовании в гидростатическом аппарате некоторых аммоноидей так называемых сифональных отложений, играющих при жизни животного роль постоянного балласта. Существование таких структур у палеозойских наутилоидей успешно доказано А. Фишером и К. Тайхергом (Fischer, Teichart, 1969). У современного наутилуса подобные отложения представлены в виде очень слабо выраженных волокнистых образований.

Значительный вклад в дело изучения внутреннего строения раковин меловых аммоноидей внесен Друщицем и Хиами (1969, 1970); отрывочные сведения того же характера приведены и в некоторых других работах (Matsumoto, Obata, 1955; Birkelund, 1967; Schindewolf, 1967, 1968 b).

В.В. Друщиц и Н. Хиами (1969) справедливо отмечают, что при изучении аммоноидей основное внимание до недавнего времени обращалось только на онтогенез септ и лопастной линии, остальные же особенности строения раковины рассматривались чаще всего без выяснения их значения для филогении. Они отметили, что результаты исследований небольшой группы меловых аммоноидей, проведенных в плане изучения внутреннего строения раковины, не позволяют пока оценить таксономическое значение таких признаков, как размеры и форма протоконхов, особенности расположения сифона. Вместе с тем они высказали предположение, что определенные размеры просифона и строение септальных трубок, так же как и строение просепты, характерны для крупных таксонов.

Ниже излагаются новые данные о внутреннем строении раковины меловых аммоноидей.

Семейство *Phylloceratidae*. До сих пор были известны только неполные данные о внутреннем строении филлоцератит — *Phyllopachiceras*, *Hypophylloceras*, *Ptychophylloceras*, *Euphylloceras* и *Salfeldiella*, исследованных Матсумото, Обата (Matsumoto, Obata, 1955), Шиндевольфом (Schindewolf, 1968 b), Друщицем и Хиами (1969).

Мне удалось в целях сравнения с триасовыми цератитами детально исследовать раковины двух представителей филлоцератид: *Phyllopachyceras ezoense* и *Hypophylloceras ramosum* из кампанских отложений Сахалина. Новые данные позволяют говорить о том, что для представителей семейства *Phylloceratidae* характерны протоконх мелкого и среднего размера преимущественно шаровидной формы и весьма короткий просифон. Цекум филлоцератид обычно близок к шаровидному типу, и уклонения в форме этого образования, обнаруженные *Euphylloceras* (Друщиц, Хиами, 1970), не характерным для всех остальных исследованных представителей филлоцератид.

Исследованные филлоцератиды (*Ph. ezoense*, *H. ramosum*), хотя и имеют однотипное внутреннее строение раковины (см. табл. 9), тем не менее отличия в некоторых признаках их скелета все же имеют место. Так, протоконх *Phyllopachiceras* имеет средние размеры и форму, близкую к шаровидной (см. табл. 8). Протоконх *Hypophylloceras* — среднего — крупного размера (Захаров, 1974). Цекум представителей рассматриваемых родов каплевидный, приближающийся к шаровидному, мелкого — среднего размера (см. табл. 8). Связка просифона у *Phyllopachiceras* только весьма короткая (0,023 мм), а у *Hypophylloceras* связка немного крупнее (до короткой), причем ее размеры несколько варьируют (0,057—0,076 мм). Жилые камеры аммонителлы у рассматриваемых аммоноидей весьма короткие (Захаров, 1974). Положение сифона на первом обороте раковины *Phyllopachyceras* субцентрального, приближающееся к привентральному. У *Hypophylloceras* (начало оборота) почти центральное. В пределах второго оборота *Phyllopachyceras* сифон изменяет свое положение от привентрального до вентрального (это изменение слабо выражено). Аналогичное изменение в положении сифона у *Hypophylloceras* наблюдается только на третьем обороте.

Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфиохоанитовый происходит у представителей *Phyllopachyceras* на втором обороте, а у представителей *Hypophylloceras*, вероятно, в конце первого — начале второго оборотов раковины. Четвертый оборот *Phyllopachyceras* и *Hypophylloceras* характеризуется амфиохоанитовым типом септальных трубок (трубки составные за счет обособления манжет). Нужно иметь в виду, что В.В. Друщиц и Л.А. Догужаева (1974; Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976), предлагая различать у аммоноидей элементы, называемые манжетами, отказались от выделения у них амфиохоанитовой стадии развития септальных трубок. Поскольку манжета является составным элементом септальной трубки, исключать из употребления термин "амфиохоанитовая стадия" не представляется целесообразным.

Наибольшее число гидростатических камер наблюдается у *Phyllopachyceras*:

Вид	Число камер в оборотах			
	I	II	III	IV
<i>Phyllopachyceras ezoense</i>	12	13–15	18–20	18
<i>Hypphyloceras ramosum</i>	12	10–17	13–15	11–13

Гидростатические камеры исследованных филоцератид от изометричных до умеренно высоких, септы существенно выпуклые, выпуклая часть их обращена, как правило, в сторону устья (отдельные септы *Ph. ezoense* ориентированы в противоположном направлении). Септы наружных оборотов *H. ramosum* имеют в продольном сечении извилистые очертания.

Пропускная способность сифона *Ph. ezoense* низкая (см. табл. 9).

В настоящее время имеются различные мнения относительно систематической принадлежности надсемейства *Phyllocerataceae* (данные по *Phyllocerataceae* очень важны и для понимания филогении триасовых аммоноидей). Одни исследователи (Друщиц, Богословская, Догужаева, 1976; Schindewolf, 1968 b; Kullmann, Wiedmann, 1970) вслед за Хайэттом рассматривают его в составе отряда *Phylloceratida*, трактуя, правда, по-разному объем этого отряда, другие (Руженцев, 1962; Шевырев, 1969) – в составе отряда *Ammotitida*, объединяющего филоцератин, аммонитин и литоцератин. Сведения об особенностях онтогенетического развития септальных трубок и некоторых других признаков внутреннего строения раковин *Phylloceratidae*, *Desmosceratidae* и *Tetragonititidae* заставляют с вниманием отнестись к схеме Друщица, Шиндевольфа и Видмана. Вопрос о взаимоотношении *Phyllocerataceae* с цератитами, привлекающий внимание многих исследований (Шевырев, 1968; Tozer, 1971 b), и особенностях дифференциации юрских и меловых аммоноидей, несомненно, требует дальнейшего обсуждения.

Семейство *Desmosceratidae*. Данные о внутреннем строении раковины *Zurcherella* и *Beudanticeras* приведены в работе Друщица и Хиами (1970). О внутреннем строении *Desmophyllites* и *Damesites* можно судить по некоторым фотографиям, приведенным в работе Т. Матсумото и И. Обата (Matsumoto, Obata, 1955).

Новый материал получен в результате исследований *Desmophyllites* sp. и *Damesites sugata* из турона и *Desmophyllites diphylloides* и *Neopuzosia ishikawai* из кампана Сахалина.

Все исследованные десмоцератиды обладают одинаковым типом гидростатического аппарата (табл. XIX, фиг. 1–3). Протоконх десмоцератид яйцевидной, реже шаровидной формы мелкого – среднего размера (см. табл. 8). Цекум каплевидной формы, приближающейся к шаровидной, мелких – средних размеров. Уклонения от этой формы, замеченные у *Zurcherella*, у других десмоцератид не обнаружены. Просифон имеет бокаловидную форму; у одного из хорошо сохранившихся экземпляров *Desmophyllites*, кроме конуса и связки, обнаружена еще одна составная часть просифона, получившая название кожуха (Захаров, 1972). Связка просифона десмоцератид средней длины или длинная. Жилая камера аммонителлы имеет среднюю длину ($\alpha = 307–322^\circ$). Сифон первого оборота центральный, в конце первого и начале второго оборотов привентральный. Смена амфиоанитовых трубок на прооанитовые наблюдается у всех исследованных форм в конце третьего оборота, исключение составляет *Zurcherella*, у которой подобные изменения приходится на четвертый оборот. Трубки весьма длинные у *D. diphylloides* и *D. sugata* и короткие у *N. ishikawai*.

Ниже приведены данные о числе гидростатических камер десмоцератид.

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Desmophyllites</i> sp.	11	14	15	16	
<i>Damesites sugata</i>	12	15	15	16	17
<i>Neopuzosia ishikawai</i>	—	11	12	13	14

Гидростатические камеры десмоцератид на ранних стадиях онтогенеза изометричные (в продольном сечении), на поздних — умеренно высокие (*D. sugata*). Септы *Desmophyllites* sp., *Damesites sugata* и *Neopuzosia ishikawai* весьма выпуклые на всех стадиях онтогенеза; у всех исследованных экземпляров выпуклая часть обращена только в сторону устья, исключения представляют отдельные септы *N. ishikawai*.

Пропускная способность сифона *Damesites* и *Desmophyllites* низкая (см. табл. 9).

Семейство Tetragonitidae. Материалы по *Protetragonites tauricus*, *Tetragonites devalianus*, *Gaudryceras* sp. и *Saghalinites wrighti* приведены в работах Друщица и Хиами (1969), Шиндевольфа (Schindewolf, 1968 b) и Биркелунд (Birkelund, 1967). Новый материал получен в результате изучения большого числа препаратов, изготовленных из раковин туронских *Gaudryceras* cf. *tenuiliratum* и *G. cf. denseplicatum*, кампанских *Tetragonites popetensis* и маастрихтских *Zelandites* aff. *inflatus* Сахалина. Размеры протоконах у разных представителей тетрагонитид, как выяснилось, варьируют в строго определенных пределах: у *Tetragonites devalianus* они среднего размера, приближающиеся к крупному, у *T. popetensis* — крупные шаровидные, у *Zelandites* — крупные яйцевидные, у двух исследованных видов рода *Gaudryceras* — весьма крупные (см. табл. 8). Для всех тетрагонитид характерны своеобразные чашевидные цекумы среднего и крупного размеров и просифоны с весьма короткой связкой. Жилая камера аммонителлы у всех у них средней длины ($\alpha=305-336^\circ$). Сифон в пределах первой четверти начального оборота их раковины занимает положение промежуточное между вентральным и привентральным. Во всех последующих частях фрагмокона сифон тетрагонитид занимает вентральное положение. Смена ретрохоанитовых септальных трубок на амфихоанитовые наблюдается у представителей рассматриваемой группы, как и у десмоцератид, на очень ранней стадии онтогенеза (в конце первого оборота), прохоанитовые септальные трубки появляются в пределах третьего, реже начале четвертого оборотов. Трубки наружных оборотов фрагмокона десмоцератид весьма длинные (трубки *G. cf. tenuiliratum* длинные). Обращает на себя внимание зубчатое очертание одного из составных слоев стенки раковины *Z. aff. inflatus* в продольном сечении).

Исследованные тетрагонитиды имеют по крайней мере на ранних стадиях онтогенеза сходную структуру фрагмокона:

Вид	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Tetragonites popetense</i>	12	11-12	15	15	
<i>Gaudryceras</i> cf. <i>tenuiliratum</i>	11-12	10-13	12-13	14	15
<i>Zelandites</i> aff. <i>inflatus</i>	12	13	14	14	16-17

Таким образом, *Tetragonites*, *Protetragonites*, *Gaudryceras* и *Zelandites*, принадлежащие к одному семейству, обладают однотипным внутренним строением раковины (некоторым исключением является строение раковины *Saghalinites*, отличающееся привентральным положением сифона на первом обороте и более ранним появлением трубок прохоанитового типа). Поэтому можно согласиться с мнением В. Аркелла, Б. Каммела и К. Райта (Arkell, Kummel, Wright, 1957), предлагавшими относить рассмотренные выше роды (на основании внешних признаков) к единому семейству Tetragonitidae (подсемейства Tetragonitinae и Gaudryceratinae). Предлагаемый И. Видманном (Kuifman, Wiedmann, 1970) вариант, согласно которому *Gaudryceras* и *Tetragonites* попадают в разные семейства (Gaudryceratidae и Tetragonitidae), следует признать, по-видимому, неудачным.

Приведенный обзор сведений о внутреннем строении раковин палеозойских, юрских и меловых аммоноидей подтверждает сделанный на основании изучения триасовых цератитов вывод (Захаров, 1971a), что признаки внутреннего строения раковины важны для диагностики высших таксонов. Группы родов, слагающие определенные семейства, обладают, как правило, весьма сходными если не идентичными, гидростатическими аппаратами.

О ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СКЕЛЕТА АММОНОИДЕЙ

К числу основных первичных элементов скелета аммоноидей относятся протоконх, цекум, просифон и просепта. На самой ранней стадии онтогенеза, несомненно, формировался протоконх. В настоящее время широко дискутируется вопрос о времени появления различных элементов протоконха. Издавна считается, что первоначально закладывается кромка протоконха, однако достоверность такой интерпретации некоторыми из исследователей (Erben, Flajs, Siehl, 1968, 1969) в настоящее время ставится под сомнение. В связи с этим определенный интерес приобретают наблюдения над особенностями строения кромки протоконха некоторых аммоноидей.

Кромка протоконха аммоноидей не однотипна по своему строению. Она может быть длинной, резко выраженной (*Neoglyphioceratidae*, *Columbitidae*, *Desmoceratidae*) и мало или совершенно не выраженной (*Meekoceratidae*, *Sibiritidae*, *Tetragonitidae*). У большинства триасовых цератитов кромка отчетливо не выражена. Особое внимание привлекает рассматриваемый элемент протоконха каменноугольного *Neoglyphioceras*, который имеет двуслойное строение. Внутренний слой кромки этого гониатита отчетливо ограничен от наружного. Апикальный край внутреннего слоя несет заметное утолщение (рубчик), различающийся не у всех представителей исследованного вида (Захаров, 1972). Наружный слой кромки составляет как бы единое целое с просептой. Иная картина наблюдается у мелового *Desmophyllites*. Кромка протоконха этого рода имеет отчетливую границу с довольно толстой просептой, следов многослойности в ней не обнаружено. В случае с *Neoglyphioceras* мы имеем дело, по-видимому, с кромкой, которая сформировалась в два этапа. Внутренний слой, апикальный край которого обычно начинается рубчиком, вероятно, и представляет собой первичный элемент протоконха; наружный слой кромки, не уступающий по толщине внутреннему, возник, очевидно, позднее возможно синхронно с просептой. В случае с *Desmophyllites* единственный довольно тонкий слой кромки гомологичен, по-видимому, только внутреннему слою кромки *Neoglyphioceras*.

Приведенный материал позволяет предположить, что формирование кромки, а следовательно и протоконха в целом, у некоторых групп аммоноидей происходило не однотипно (что и является, по-видимому, одной из причин дискуссии). Зная, что большинство аммоноидей не имеет отчетливо выраженной кромки, можно предполагать существование по меньшей мере ограниченного числа видов, обладающих ложной кромкой (Захаров, 1972), целиком образовавшейся в заключительный этап формирования аммонителлы (синхронно с просептой). Создается впечатление, что первым элементом протоконха была все же кромка (ее следует отличать от ложной кромки), а не срединная часть протоконха, как считает Г.К. Эрбен. Нередко представляется, что кромка протоконха имеет большую толщину, чем стенка срединной части протоконха, но такая иллюзия возникает, по-видимому, за счет наслоений ложной кромки.

Г.К. Эрбену (Erben, 1962) и Д. Пальфраману (Palframan, 1967) удалось заметить на поверхности протоконхов некоторых аммонитов слабо выраженные линии роста, имеющие много общего с линиями роста начальных оборотов фрагмокона. Следовательно, можно предполагать однотипный механизм формирования протоконха и фрагмокона. Нарастивание эмбриональных участков раковины, очевидно, так же как и постэмбриональной ее части, связано с многократными строго адоральными перемещениями тела моллюска.

Эта особенность развития аммоноидей отразилась, очевидно, и на способе формирования цекума, являющегося началом сифона, и просифона. В зачаточном виде (без жесткого покрытия) цекум сформировался, по-видимому, в пределах части протоконха, более или менее удаленной от его устья (Захаров, 1972). Органом прикрепления цекума к внутренней стенке протоконха, по-видимому, служили ткани просифона, выполнявшие функцию связки. Жесткие оболочки просифона и цекума образовались, вероятно, после того, как последний достиг оптимального размера и приобрел постоянное неподвижное положение на участке бывшего устья протоконха. В этот период онтогенеза моллюск полностью завершил свое перемещение из протоконха во вновь сфор-

мировавшуюся жилую камеру. Лишь просифон и соединяющаяся с ним часть цекума занимали приустьевую часть протоконха. С момента формирования первичной септы (просепты), отделившей опустевший протоконх от жилой камеры, и возник примитивно устроенный гидростатический аппарат. Протоконх на этой стадии онтогенеза играл роль единственной гидростатической камеры, а цекум — первичного сифона. С помощью цекума в первичном гидростатическом аппарате осуществлялась осмотическая регуляция газово-жидкостной системы, образовавшейся в полости протоконха. Стенки цекума и, по-видимому, окружающие его оболочки просифона, такие как конус и кожух, обладали специальным устройством, способствующим осмотической регуляции. К числу таких устройств принадлежит, очевидно, полость, обнаруженная в апикальной части просифонального конуса (Захаров, 1972). В связках просифона полости не обнаружены, следовательно эти элементы просифона в гидростатическом процессе, по всей вероятности, не участвовали.

Мы рассмотрели последовательность формирования различных элементов первичного гидростатического аппарата аммоноидей. Относительно же того, в какой период онтогенеза возникал гидростатический аппарат, существуют две гипотезы. Согласно одной гипотезе (Шульга-Нестеренко, 1926; Руженцев, Шиманский, 1954; Друщиц, Хиами, 1970; Иванов, 1971б; Smith, 1901, Kulicki, 1974), это произошло еще в конце эмбриогенеза, т.е. предполагается, что аммоноидеи имели прямое развитие; согласно другой гипотезе (Erben, 1962; Palframan, 1967; Erben, Flajs, Siehl, 1968, 1969) — в конце предполагаемой ларвальной стадии.

Современные цефалоподы, как известно, имеют самые различные по размеру эмбрионы (у спидуры — не более 1,7 мм, осьминога — 1,8–2,7 мм, сепии — 6,0 мм, наутилуса — не менее 15,5 мм), но независимо от этого все они развиваются без прохождения личиночной стадии. Наутилус выходит из яйца, имея почти целый оборот раковины (Willey, 1896; Eichler, Ristedt, 1966), в виде наутеллы, по В.Н. Шиманскому (1962а). Это свидетельствует скорее всего в пользу гипотезы, согласно которой аммоноидеи подобно современным цефалоподам развивались без прохождения личиночной стадии (из яйца выходила особь, обладающая раковиной, которую Друщиц и Хиами называли аммонителлой). Размер аммонителлы не превышает 0,6–1,5 мм.

СПОСОБЫ ОНТО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ РАКОВИНЫ АММОНОИДЕЙ

Результаты исследования протоконха, просифона, цекума и некоторых других органов аммонителлы, формировавшихся, очевидно, в эмбриональную стадию развития, а также сифона и септальных трубок позволяют наметить в общих чертах способы онто-филогенетических изменений некоторых признаков внутреннего строения раковины.

Наблюдения показывают, что септальные трубки аммоноидей, предотвращавшие, по-видимому, деформацию сифона вблизи септ, развивались, как правило, путем а н а б о л и и. Ранние представители аммоноидей имеют на всех стадиях онтогенеза лишь наиболее примитивный — ретрохоанитовый — тип септальных трубок (*Neoglyphioceras*, *Otoceras*). В онтогенезе многих раннемезозойских аммоноидей различаются два типа септальных трубок (ретрохоанитовые замещаются в онтогенезе амфиохоанитовыми). Иногда наблюдаются некоторые различия в строении септальных трубок у наиболее ранних и поздних представителей одного и того же семейства. Так, у *Meekoceras* — раннего представителя *Meekoceratidae* в начальных стадиях онтогенеза обнаружены ретрохоанитовые трубки, а на взрослой стадии (пятый оборот) — переходные между ретрохоанитовым — амфиохоанитовым типами. У наиболее поздних представителей этого семейства (*Nordophiceras*, *Arctomeekoceras*, *Boreomeekoceras*) трубки пятого оборота амфиохоанитовые или имеют даже промежуточный характер между амфиохоанитовым и проохоанитовым типами (Захаров, 1971а).

В онтогенезе отдельных позднемезозойских (*Cyclolobus*), многих раннемезозойских (*Arctoceras*, *Prospiringites*) и всех без исключения позднемезозойских аммоноидей (см. описание *Phyllopachiceras*, *Desmophyllites*, *Gaudryceras* и др.) прослеживается закономерное замещение ретрохоанитовых трубок амфиохоанитовыми, которые в свою оче-

редь уступают место прохоанитовым септальным трубкам (смена трех типов септальных трубок). В том же направлении шла и эволюция данного признака.

Поскольку септальные трубки раковин аммоноидей развивались преимущественно путем анаболии, использование биогенетического закона для восстановления филогенетических связей аммоноидей по этим признакам вполне правомерно. Однако нужно учитывать возможность допущения ошибок, связанных с трудностью выявления форм неотенического происхождения (Иванов, 1945, 1969).

Большой интерес представляют также наблюдения над особенностями размещения сифона в раковинах аммоноидей. Палеозойские аммоноидеи представлены преимущественно формами, для которых характерно вентральное положение сифона на всех стадиях индивидуального развития. Аналогичные формы мы находим и в составе некоторых групп мезозойских аммоноидей, но для большинства позднемезозойских представителей свойственно иное положение сифона (центральное или субцентральное на ранних стадиях развития и вентральное — на поздних). В рассматриваемом случае мы не наблюдаем надставки конечных стадий развития, свойственного анаболии.

Шиндевольф (Schindewolf, 1931) пытался объяснить центральное положение сифона у меловых аммонитин принадлежностью их особому стволу, ведущему начало от девонских климений, которые обладают, как известно, дорсальным положением сифона. Новые данные, полученные по триасовым цератитам, не подтверждают предположения Шиндевольфа. В различных филогенетических ветвях мезозойских аммоноидей встречаются как формы, обладающие вентральным положением сифона, так и формы с центрально-дорсальным его положением (по крайней мере на ранних стадиях онтогенеза). Последнее, судя по полученным данным, произошло от форм, имеющих вентральное положение сифона. Например, у триасового рода *Monophyllites* положение сифона в конце первого и на всех последующих оборотах вентральное; у позднемеловых же представителей рассматриваемого надсемейства (*Phyllopacyceras*, *Hypophylloceras*) в пределах первого оборота сифон занимает положение, близкое к центральному, вентральное положение достигается лишь на третьем обороте. Некоторые из мезозойских аммоноидей в этом отношении оказывались консервативными и до конца своего существования сохраняли неизменным вентральное положение сифона.

Развитие гидростатического аппарата аммоноидей, контролируемое положением сифона в раковине, в основном осуществлялось, вероятно, способом д е в и а ц и и. При таком объяснении становится понятным, почему строение гидростатического аппарата ювенильных особей рассматриваемых моллюсков не соответствует строению аппарата их непосредственных предков.

Первичный гидростатический аппарат, по всей вероятности, как отмечалось выше, существовал у аммоноидей уже на эмбриональной стадии развития, он состоял первоначально из единственной гидростатической камеры (протоконха) и первичного сифона (цекума) примитивного строения. Положение цекума у всех аммоноидей привентральное, унаследованное от предков группы бактригоидей (только в этом, очевидно, и проявляется рекапитуляция!). Исключение в этом отношении составляют климении, однако и у некоторых древнейших представителей климений, например, *Acanthoclymenia* или *Tornia* (House, 1970), цекумно-сифональное образование занимает в начале первого оборота крайнее вентральное положение, что сближает также и климений с бактригоидами. Следовательно, явление рекапитуляции и в рассматриваемом случае обнаруживается лишь при изучении эмбриональных зачатков.

Изменения наиболее ранних стадий эмбриогенеза проследить на палеонтологическом материале довольно трудно. Вместе с тем наблюдения за такого рода изменениями чрезвычайно важны, поскольку крупные таксономические категории возникали, как правило, путем ранних преобразований. В.Е. Руженцев (1960), очевидно, справедливо отмечает, что первое изменение в любом филогенетическом ряду аммоноидей возникает обычно по способу архаллаксия или ранней девиации. Данный модус онто-филогенетических изменений играл, по-видимому, существенную роль в формировании протоконха, цекума, просифона, просепты и некоторых других эмбриональных зачатков аммоноидей.

Эволюция формы протоконха в известной мере связана с изменением строения просепты, направление филогенетического развития которой шло от аселлатного типа до

ангустиселлатного (через латиселлатный тип). Форма цекума и строение просифона изучены пока лишь у небольшой части аммоноидей. Имеющийся в настоящее время фактический материал позволяет тем не менее отметить, что у некоторых групп меловых аммоноидей (например *Tetragonitidae*) цекум имеет чашевидную форму, в то время как цекумы аналогичной формы у палеозойских и раннемезозойских представителей до сих пор не обнаружены. С некоторой условностью можно говорить также об эволюции и такого эмбрионального образования, как просифон, поскольку у некоторых представителей позднемеловых аммонитов (*Desmophyllites*) это образование имеет более сложное строение (Захаров, 1972), чем у исследованных палеозойских гониатитов.

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО АППАРАТА СОВРЕМЕННЫХ ЦЕФАЛОПОД

Функциональное значение гидростатического аппарата цефалопод наиболее детально изучено у наутилуса. Из современных цефалопод только виды этого рода, представленные ограниченным числом, обладают, подобно аммоноидеям, наружной раковинной, фрагмокон которой устроен в виде довольно сложного гидростатического сооружения (спиральная трубка из двух оборотов, разделенная септами на большое число камер). Долгое время (Шиманский, 1948; Owen, 1832, Meigen, 1869; Appellöf, 1893) шла дискуссия о составе вещества, заполняющего камеры наутилуса. А. Биддер (Bidder, 1962) недавно убедительно показала, что камеры фрагмокона наутилуса содержат как жидкость, так и газ, и что изменением соотношения объемов этих веществ в камерах и регулируется состояние нейтральной плавучести животного или необходимое отклонение от этого состояния. Содержание жидкости в последних камерах преобладает над содержанием газа, причем новообразующаяся камера целиком заполнена жидкостью (подтверждается мнение А. Аппелльофа). Начальные камеры заполнены газом или преимущественно газом. Тот факт, что объем жидкости в разных камерах особи неодинаков, указывает на возможность проникновения ее в камеры и удаления. Жидкость представляет собой раствор некоторых солей, ее вязкость вызвана присутствием органического материала; наименее вязкой жидкостью обладают новообразующиеся камеры. Газообразное вещество, содержащееся в гидростатических камерах наутилуса, состоит из постоянного количества аргона и азота (в иных пропорциях, чем это наблюдается в атмосфере воздуха). Содержание кислорода и углекислого газа в исследованной смеси газов не отличается постоянством и зависит, по мнению Биддер (Bidder, 1962), от физиологического состояния животного. Давление газа в камерах как будто остается постоянным (около 1 атм.) независимо от глубины местонахождения особи.

Контроль за регуляцией газово-жидкостной системы осуществляется с помощью сифона — удлинённого выроста задней части тела моллюска, в котором помещены вены и артерии (Willey, 1896). Сифон пронизывает все камеры фрагмокона (в центральной их части) и с помощью особых устройств (системы циркуляторов и камерных рецепторов) и посредством нейрогуморальной и, по-видимому, осмотической регуляции осуществляет свою функцию (Bassot, Martoja, 1966). Роговая оболочка и известковистые сифонные трубки служат своеобразным барьером между жидкостно-газовым веществом камер и кровью сифона.

Наутилусы встречаются на разных глубинах (Шиманский, 1948; Willey, 1895; Stenzel, 1948), причем местоположение их стай меняется в течение суток. Многие экземпляры были пойманы на глубине 550–570 м (требуют уточнения сведения о распространении наутилуса на глубинах до 700 м; Г.В. Зуев и В.З. Махлин (1973) называют глубину 500–600 м предельной для распространения современного наутилуса). В ночное время стаи наутилусов нередко мигрируют из глубин 90–130 м в мелкие воды (5,5–9 м) и подходят близко к берегу. На поверхность всплывают, по-видимому, только умирающие особи. Особенности расселения и особенно вертикальных миграций наутилуса пока еще недостаточно изучены; принято все же считать (и это подтверждается особенностями трофических связей рассматриваемого животного), что большую часть времени наутилус проводит в районе дна морского бассейна.

А. Вилли (Willey, 1895), имевший возможность сравнить поведение наутилусов с перерезанными сифонами и особой с нормально функционирующей гидростатической системой, пришел к выводу о бесполезности гидростатического аппарата у наутилуса. Учитывая, что эксперимент Вилли был выполнен в условиях мелководья, с мнением этого автора трудно согласиться. Выводу Вилли противоречат материалы Биддер (Bidder, 1962), исследовавшей гидростатический аппарат наутилусов, поднятых в течение нескольких минут с глубины 180 м.

Большой интерес в познании роли гидростатического аппарата цефалопод представляют и данные о строении раковины спираулы. Она представляет собой свернутую в спираль трубку (с не прикасающимися 2–2,5 оборотами), разделенную септами на камеры, которые в свою очередь пронизаны тонким сифоном, прилегающим к внутренней стороне оборотов. Начальная дудка сифона прикреплена при помощи просифона к внутренней стенке протоконха, что напоминает соответствующее устройство аммоноидей (Munier-Chalmas, 1873), отсутствующее у наутилоидей. В отличие от раковины наутилоидей (и аммоноидей) раковина спираулы внутренняя.

Долгое время механизм действия гидростатического аппарата спираулы оставался неясным. Лишь недавно Дентон, Джилпин-Браун и Хоуарт (Denton, Gilpin-Brown, Howarth, 1967) пришли к выводу, что в общем механизм образования нейтральной плавучести спираулы такой же, как и у наутилуса и каракатицы (жидкостно-газовый тип аппарата), и что этот механизм, по-видимому, для всех головоногих моллюсков, имеющих раковину, одинаков. Одна из особенностей аппарата спираулы заключается в том, что при определенном соотношении объемов жидкости и газов в камерах последние теряют сообщение с сифоном, однако он восстанавливается при менее обычном — головой вверх — способе вертикальной миграции.

По мнению Дентона, Джилпин-Брауна и Хоуарта, раковины спираул достаточно прочны и могут противостоять гидростатическому давлению на глубинах до 500–750 м, а возможно, и до 1500 м. А Бруун (Bruun, 1943) связывает интервал вертикального распространения спираул с глубинами в 100–1750 м (следует иметь в виду, что метод фиксирования местонахождений особой, примененный Брууном, не отличается совершенством).

Наиболее полные сведения об особенностях вертикальных миграций спираул приводит М.Кларк (Clarke, 1969). В дневное время спираулы образуют скопления на глубине более 550 м (обычно 600–700 м). Ночью все спираулы мигрируют в более высокие слои расположенные не глубже 300 м (интервал от 200 до 300 м от поверхности является центром ночного распределения крупных стай спираул). Отдельные особи достигают более высоких горизонтов (100 м), но не заходят в приповерхностные воды. Исключение составляют погибшие формы. Молодь спираул (менее 0,67 см по длине мантии), обладающая несовершенным гидростатическим аппаратом, в любое время суток концентрируется на глубине, не совершая заметных миграций.

Раковина сепий, также играющая роль жидкостно-газового гидростатического аппарата (Denton, Gilpin-Brown, 1961; Denton, Taylor, 1964), в отличие от раковины наутилуса представляет собой, как известно, образование в виде овальной пластины, содержащей большое число щелевидных полостей, целиком скрытое под спинной частью мантии (рудимент раковины). Контроль за регулицией газово-жидкостной системы у сепий осуществляется с помощью сифональной мембраны, закрывающей камеры (Bidder, 1962). Сифон у сепий отсутствует.

Результаты экспериментальных исследований показывают, что раковины рассматриваемых цефалопод выдерживают давление не более 20–25 атм. (такое давление можно ожидать на глубине 200–250 м). В связи с этими исследованиями становится понятным, что обитание каракатиц в придонной части мелководных бассейнов вызвано ограниченным запасом механической прочности их раковины, не выдерживающей большого давления.

Г.В. Зуев и В.З. Махлин (1969) различают у головоногих моллюсков два типа гидростатики — жидкостно-газовый и жидкостный. Первый тип гидростатического аппарата, наиболее примитивный, наблюдается у сепий и наутилуса, предполагается, что он характерен и для ископаемых цефалопод. Примитивность жидкостно-газовой (или газовой) гидростатики выражается в том, что она (1) не обеспечивает достаточно устой-

живого равновесия вследствие сжимаемости газа и (2) не позволяет животному погружаться на глубины, в пределах которых давление становится угрожающим для механической прочности гидростатического аппарата. Совершенным типом гидростатики считается жидкостный. Современные пелагические кальмары, гидростатический аппарат которых совершенно лишен хрупких конструкций и не содержит газовых включений, способны во время суточных миграций погружаться до глубин 4000—4900 м, а, возможно, и 6500 м (Акимушкин, 1963).

ЭВОЛЮЦИЯ ГИДРОСТАТИЧЕСКОГО АППАРАТА АММОНОИДЕЙ РАННЕГО МЕЗОЗОЯ

В предыдущем разделе наибольшее внимание мы уделили устройству и функциональному значению гидростатического аппарата современного наутилуса, учитывая, что это сооружение в общих чертах является наиболее близкой моделью гидростатического аппарата аммоноидей. Общими чертами раковин аммоноидей и наутилуса, как известно, являются: 1) их наружное расположение по отношению к телу моллюска (тело помещается в так называемой жилой камере, которая в случае продолжающегося септообразования периодически уступает место новообразующимся гидростатическим камерам, утраченное пространство компенсируется за счет наращивания раковины в районе апертуры; аналогичного явления у спироулы, селий, кальмара и осьминога, имеющих внутренний скелет, притом в той или иной мере редуцированный, естественно не наблюдается), 2) наличие большого числа гидростатических камер, 3) наличие сифона и септальных устройств (трубок), обеспечивающих сохранность и нормальное функционирование сифона, 4) сходство вещественного состава основных элементов скелета.

Исходя из общего сходства раковин аммоноидей и современного наутилуса, нельзя ли считать, что образ жизни и, в частности, особенности их миграций, являются сходными во всех деталях? Отрицательный ответ на этот вопрос дают подробные сведения о строении отдельных частей гидростатического аппарата аммоноидей и наутилоидей, которые будут освещаться в ходе дальнейшего обсуждения. Здесь же отметим только три наиболее яркие особенности гидростатического аппарата аммоноидей: 1) наличие морфологически хорошо выраженных протоконха, цекума и просифона (среди представителей современных цефалопод эти элементы раковины, как отмечалось выше, присутствуют только у спироулы), 2) наличие узкого сифона (у современного наутилуса он значительно шире), 3) раковины аммоноидей (спирально свернутые) имеют, как правило, значительно большее число оборотов (а, следовательно, и гидростатических камер), чем это наблюдается у аналогичных по форме раковин наутилоидей (Heptonstall, 1970), их септы более или менее гофрированы (септы наутилуса простые).

Результаты исследования триасовых наутилоидей рода *Grypoceras* (см. табл. 8, табл. I, фиг. 4) показывают, что они, как и другие представители наутилоидей, существенно отличаются от цефалопод надотряда аммоноидей колпачковидной формой и значительной высотой первой камеры (протоконха), отсутствием редукции второй камеры, свойственной аммоноидеям (Erben, 1962), наличием более толстого четковидного сифона (апикальный конец сифона почти втрое толще соответствующей части наиболее толстосифонных цератитов), значительно более крупным размером первого оборота фрагмокона (в 10 раз крупнее соответствующего образования цератитов). Толщина стенки дорсальной части раковины наутилоидей равна толщине стенки в вентральной ее части, чего не наблюдается у спирально свернутых аммоноидей (она у них уменьшена в различной степени). В целом аммоноидеи имеют более сложно устроенный гидростатический аппарат, чем наутилоидеи.

Интересен результат сравнения особенностей эволюции гидростатического аппарата наутилоидей и аммоноидей.

В.Н. Шиманский (1971, 1972) детально рассмотрел более 60 родов каменноугольных, пермских, меловых и палеогеновых наутилоид, обладавших, как известно, спирально свернутой раковиной. Он отмечает, что существенных изменений в строении их скелета в течение длительного отрезка времени не произошло (почти все основные признаки раковины современного наутилуса имелись уже у представителей раннего этапа

эволюции наутилоидей, в дальнейшем имела место лишь перекомбинация и некоторое варьирование этих признаков). На этом основании Шиманский утверждает, что пластичность рассматриваемой группы была слабой. Основным в эволюции наутилоид, было, по его мнению, увеличение размера эмбриона, возрастание эволютности раковин и увеличение объема ее камер.

Мезозойские и кайнозойские наутилоидеи в целом не отличаются большим таксономическим разнообразием: известно лишь около 30 родов из триаса, 14 родов — из юры, 25 — из мела, 8 — из палеогена, 2—3 — из неогена и лишь один род существует в настоящее время.

Гидростатический аппарат аммоноидей за длительную историю их существования, напротив, претерпел заметную эволюцию. Это выразилось прежде всего в формировании раковины с плотно прилегающими оборотами, в усложнении септ (правда, известны случаи вторичного упрощения), в изменении положения сифона в пределах начальных камер фрагмокона, а также способе соединения оболочки сифона с септами.

У предковой группы аммоноидей (бактриитоидей) сифон занимает крайнее вентральное положение на всех стадиях онтогенеза, что типично и для преобладающего большинства палеозойских аммоноидей. Исключения составляют климении, представители надсемейств *Agathicerataceae* и *Cheilocerataceae* (Шульга-Нестеренко, 1962; Богословская, 1959; Branco, 1880; Schindewolf, 1931; Miller, Unklesbay, 1943), а также *Neoglyphiocerataceae* (Захаров, 1971а). Иная картина наблюдается у мезозойских аммоноидей. Сифон ювенильных особей многих мезозойских (особенно позднемезозойских) аммоноидей расположен в центральной и привентральной частях камер (Друщиц, Хиами, 1970; Eiben, Flais, Siehl, 1969).

К числу признаков, ярко демонстрирующих особенности эволюции аммоноидей, следует отнести и строение септальных трубок. Все примитивные аммоноидеи обладают только ретрохоанитовым типом септальных трубок. Но, по-видимому, в перми заметились существенные изменения в их строении. Вместо гониатитов с ретрохоанитовым типом трубок в перми и триасе стали появляться аммоноидеи, обладавшие во взрослом состоянии амфихоанитовыми септальными трубками. Дальнейшее развитие шло по пути образования прохоанитовых трубок.

Существенная перестройка гидростатического аппарата аммоноидей приходится на триасовый период (и особенно раннетриасовую эпоху). Поэтому для уточнения узловых моментов филогенетического развития аммоноидей важное значение приобретают сведения о внутреннем строении аммоноидей, существовавших в разные века раннего триаса.

В результате кропотливых исследований выяснилось, что внутреннее строение раковин раннетриасовых аммоноидей отличается удивительно большим разнообразием (Захаров, 1970а,б, 1971а,б, 1972, 1974). Наиболее полные сведения удалось получить по цератитам, являющимся господствовавшими, как известно, в самом начале индского века триасового периода, по положению сифона и типу септальных трубок приближаются к типичным представителям палеозойских гониатитов (положение сифона на всех стадиях онтогенеза вентральное или близкое к вентральному, тип септальных трубок ретрохоанитовый). У представителей рода *Ophiceras*, обитавших в это же время, положение сифона в пределах трех первых оборотов также вентральное, тип септальных трубок ретрохоанитовый. К сожалению, остается неизвестным внутреннее строение типичных представителей рода *Xenodiscus*, обитавших в пределах современного Соляного кряжа (Пакистан) в поздней перми и начале триаса. Результаты исследования же *Xenodiscus* из аякских отложений нижнего триаса Колымы показали, что их сифон имеет вентральное положение на ранних стадиях онтогенеза. Тип септальных трубок наружного оборота раковины этих форм оказался промежуточным между ретрохоанитовым и амфихоанитовым (гваделупские *Xenodiscus* из Техаса имеют амфихоанитовые трубки).

В конце индского века наряду с цератитами, обладающими ретрохоанитовым типом септальных трубок (*Cyronites*), появились формы, например *Kingites* и *Koninkites*, обладающие во взрослом состоянии уже прохоанитовым типом, что, вероятно,

является мало характерным для более древних аммоноидей. Положение сифона у *Kingites* и *Koninckites* на всех стадиях крайнее вентральное.

В аякском веке раннего триаса все еще встречались формы, мало уклоняющиеся по строению гидростатического аппарата от палеозойских и раннеиндских аммоноидей. К их числу можно отнести *Paranannites* и *Dieneroceras*, у которых амфиохоанитовый тип септальных трубок развивается лишь в поздний период онтогенеза, положение же сифона у них крайнее вентральное или близкое к вентральному на всех стадиях онтогенеза.

Вместе с тем аякский, а также русский и анизийский века характеризуются дальнейшим развитием аммоноидей, имеющих проохоанитовые септальные трубки. Примером аякских цератитов, обладающих проохоанитовым типом септальных трубок, являются *Arctoceras*, *Prionolobus*, а также *Prosphingites* (последние были распространены и в русском веке). Аналогичные септальные трубки имеют и существовавшие в русском веке *Khvalynites*, *Arctoceras*, *Boremeekoceras*, а также анизийские *Monophyllites*, *Arctohungarites*, *Grambergia*, *Phyllocladiscites* (Захаров, 1971а), *Ptychites* (Schindewolf, 1967), *Arcestes* и *Placites* (описания внутреннего строения их раковин приводятся ниже) и, по-видимому, все юрские и меловые аммониты. Вместе с тем триасовых цератитов, обладающих проохоанитовым типом трубок, можно отличить от позднемезозойских аммоноидей по особенностям онтогенетического развития рассматриваемых элементов скелета: у потомков цератитов ретроохоанитовый тип сменяется на амфиохоанитовый чаще всего в более ранний период онтогенетического развития (Друщиц, Хиами, 1970; Birkelund, 1967).

Встреченные в отложениях аякского и русского ярусов агониатиты (*Pseudosageceras*, *Hedenstroemia*, *Ussuria*) обладают проохоанитовыми септальными трубками, положение сифона в их раковинах крайнее вентральное.

Гидростатический аппарат многих триасовых цератитов (*Nordophiceras*, *Boreomeekoceras*, *Anasibirites*, *Palaeokasachstanites*, *Parasibirites*, *Sibirites*) сочетает в себе как особенности предков (ретроохоанитовый и амфиохоанитовый типы септальных трубок), так и признаки, типичные для целого ряда средне- и позднемезозойских аммоноидей (привентральное, субцентральное и центральное положения сифона в пределах первого оборота фрагмокона), в чем, вероятно, проявляется одна из особенностей цератитов и некоторых пермских гониатитов.

Весьма своеобразно положение сифона у колумбитид (*Neocolumbites*, *Columbites*, *Subcolumbites*, *Paragoceras*). Их сифон имеет дорсальное положение в пределах всего первого оборота раковины, на последующих оборотах оно становится придорсальным, центральным, привентральным и вентральным. Септальные трубки колумбитид на всех стадиях онтогенеза ретроохоанитовые.

Обращает на себя внимание и положение сифона у *Owenites*: почти на протяжении всего онтогенеза оно субцентральное. Тип же септальных трубок *Owenites* ретроохоанитовый.

Сифон остается внутренним и у карнийского *Arcestes* (в пределах начальных оборотов сифон занимает дорсальное положение), однако тип септальных трубок у рассматриваемой формы проохоанитовый.

Позднетриасовые *Tropitidae* (Spath, 1950) и *Trachyceratidae* (Schindewolf, 1931) имеют на ранних стадиях также дорсальное и центральное положения, но характер развития их септальных трубок, к сожалению, мало изучен (представители рода *Sirenites* на втором обороте имеют амфиохоанитовые трубки, трубки наружных оборотов должны быть у них проохоанитовыми).

Филогенетическое изменение аммоноидей можно проследить и по некоторым другим признакам внутреннего строения раковины, например по углу (α), определяющему положение первичного валика (валик фиксирует, по мнению одних исследователей, положение устья личинки в конце так называемой непнической, или ларвальной стадии, а по мнению других, — конечное положение устья раковины эмбриона. Значение угла α у исследованного мною каменноугольного *Neoglyphioceras* составляет 360° , у пермских аммоноидей — $310-380^\circ$ (Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959; Grandjean, 1910). У всех исследованных триасовых аммоноидей этот угол значительно меньше ($240-315^\circ$), чаще всего он не превышает 300° (Захаров, 1971а). Углы α позднемеловых аммоноидей, как будет показано ниже, также невелики ($234-336^\circ$).

Полученные новые данные подтверждают представления Ф. Гранджана (Grandjean, 1910), М.И. Шульги-Нестеренко (1926) и М.Ф. Богословской (1959) о том, что угол а палеозойских аммоноидей обычно превосходит по величине таковой мезозойских представителей. Иными словами, жилые камеры юных особей палеозойских аммоноидей чаще всего, по-видимому, превосходили по длине соответствующие камеры мезозойских форм.

Таким образом, гидростатический аппарат мезозойских аммоноидей отличается по целому ряду признаков от соответствующего устройства палеозойских форм. В целом аммоноидеи (и особенно триасовые) отличаются от наутилоидей значительно большим разнообразием внутреннего строения раковины. Результаты проведенных наблюдений хорошо согласуются с данными по систематике цефалопод: таксономическое разнообразие мезозойских аммоноидей несравненно выше разнообразия мезозойских наутилоидей. Число родов только одних раннетриасовых аммоноидей (150) более чем вдвое превышает общее число родов наутилоидей всего мезозоя.

ЛОПАСТНЫЕ ЛИНИИ

Исследованию онтогенетических изменений лопастных линий аммоноидей уделяют внимание многие исследователи (Карпинский, 1890; Руженцев, 1960; Богословский, 1969; Шевырев, 1968; Друшиц, Михайлова, 1976; Branco, 1880; Noerling, 1905; Wedekind, 1913, 1916; Schindewolf, 1929, 1957, 1962, 1968a; Palframan, 1967; Kullmann, Wiedmann 1970), показавшие их значение для определения объема крупных таксонов (семейств, отрядов) и выявления филогенетических связей между ними.

До недавнего времени из числа немногочисленных работ, посвященных описанию особенностей онтогенетического развития некоторых представителей триасовых аммоноидей, обычно называли монографию Бранко (Branco, 1879), который исследовал около полутора десятков видов поздне триасовых аммоноидей, и статью Нётлинга (Noetling, 1905), описавшего раннетриасового *Pseudosageceras*. В последние годы интерес к этому вопросу значительно возрос (Шевырев, 1961, 1962, 1968; Захаров, 1967, 1970б; Вавилов, 1969а,б; Schindewolf, 1968a,b; Kullmann, Wiedmann, 1971), но излюбленным объектом для подобного рода наблюдений продолжают оставаться средне- и поздне триасовые аммоноидеи. Приводимый ниже материал по раннетриасовым агониатитам и цератитам восполняет пробел в наших знаниях о триасовых аммоноидеях.

НАДСЕМЕЙСТВО SAGECERATACEAE

Ф. Нётлинг (Noetling, 1905), детально исследовавший развитие лопастных линий *Pseudosageceras multilobatum*, в качестве характерной особенности этого вида отметил развитие вентральных элементов (адвентивных лопастей).

Исследуемые мною *Pseudosageceras boreale* (рис. 7) из русского яруса Арктической Сибири, *Hedenstroemia hedenstroemi* из аякского яруса Колымы и *Parahedenstroemia nevolini* из отложений аякского яруса Южного Приморья так же, как и вид Нётлинга, обладают латиселлатным типом просутуры. Вентральные элементы рассматриваемых аммоноидей образуются, как у *Pseudosageceras multilobatum* (Шевырев, 1968), за счет последовательного отщепления от медиального седла. *H. hedenstroemi* и *P. nevolini* в отличие от *P. boreale* характеризуются замедленным развитием лопастной линии: замедленным появлением новых вентральных и умбиликальных лопастей. Так, в пределах первой половины первого оборота фрагмокона *Pseudosageceras*, *Hedenstroemia* и *Parahedenstroemia* (начиная со второй сутуры) число лопастей одинаковое — четыре. Строение лопастной линии второй половины первого оборота *Pseudosageceras* можно выразить формулой VUU¹: ID (табл. 10). Такое же строение имеет на данной стадии развития и лопастная линия *Hedenstroemia*, однако *Parahedenstroemia* представлена еще четырьмя элементами (см. табл. 10).

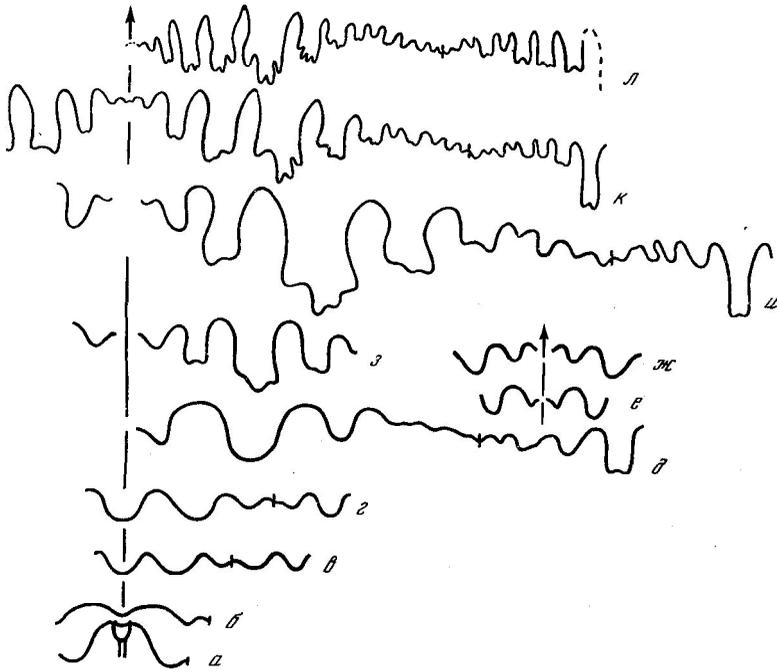
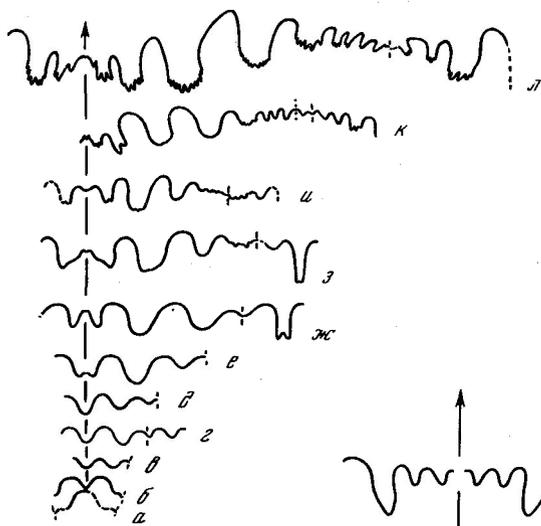


Рис. 7. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Pseudosageceras boreale* sp. nov.

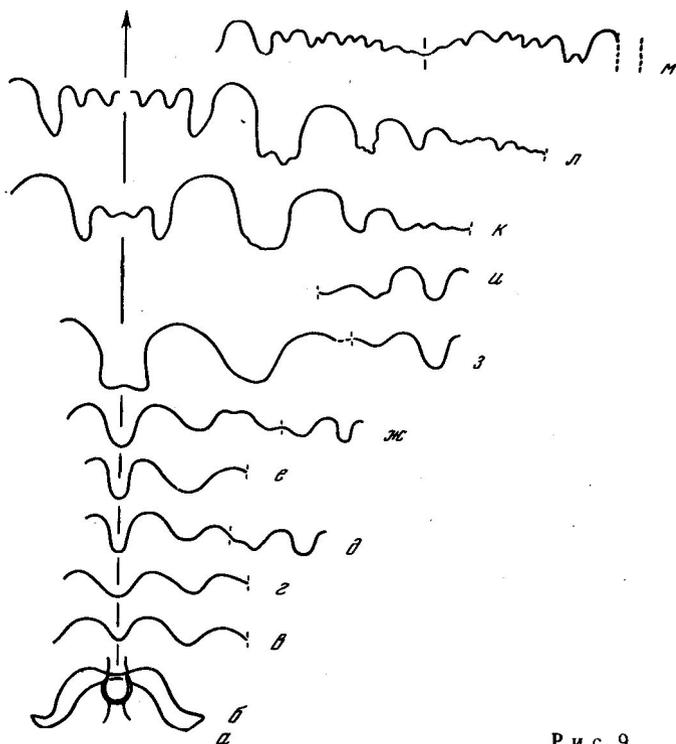
Все стадии, кроме е–ж, зарисованы с экз. № 280/802; а, б – первая и вторая линии ($\times 23$); в – линия второй половины I оборота при $V = 0,41$ мм и $Ш = 0,79$ мм ($\times 23$); г – линия первой половины II оборота при $V = 0,69$ мм и $Ш = 0,93$ мм ($\times 23$); д – линия первой половины III оборота при $V = 1,57$ мм и $Ш = 1,30$ мм ($\times 23$); е – экз. № 282/802, линия второй половины II оборота при $V = 1,33$ мм и $Ш = 1,10$ мм ($\times 12,5$); ж – тот же экземпляр, линия середины III оборота при $V = 1,92$ мм и $Ш = 1,30$ мм ($\times 12,5$); з – линия второй половины III оборота при $V = 2,0?$ мм и $Ш = 2,0$ мм ($\times 12,5$); и – линия конца второй половины III оборота при $V = 4,2$ мм и $Ш = 2,6$ мм ($\times 12,5$); к – линия первой половины IV оборота при $V = 7,0$ мм и $Ш = 3,4$ мм ($\times 6,3$); л – линия первой половины V оборота ($\times 7,8$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenckites spiniplicatus*

В начале второго оборота лопастная линия *Pseudosageceras* шестилопастная – VU^1U^2ID , *Parahedenstroemia* – пятилопастная. В конце второго оборота фрагмокона степень сложности лопастных линий *Pseudosageceras* и *Parahedenstroemia* уравнивается – $(V_1V_1)UU^1U^2ID$; у *Hedenstroemia* лопасть U^2 в пределах той же части раковины еще не образовалась, но зато наметилось раздвоение дорсальной лопасти. Отставание онтогенетического развития лопастей *Hedenstroemia* и *Parahedenstroemia* по сравнению с *Pseudosageceras* становится более заметным в пределах второй половины третьего оборота; число вентральных элементов у *Pseudosageceras* здесь 6, у *Parahedenstroemia* – 4, у *Hedenstroemia* (рис. 8) – только 2; лопасть U *Pseudosageceras* осложнена крупными зубцами, а соответствующие элементы двух других рассматриваемых видов имеют лишь извилистые основания. В конце четвертого оборота в составе вентральной лопасти *Pseudosageceras* насчитывается уже 10 элементов (адвентивных лопастей), у *Parahedenstroemia* (рис. 9) – только 6, что же касается *Hedenstroemia*, то 6 вентральных элементов возникают у него только в конце шестого оборота. *Pseudosageceras* отличаются также и большим числом умбиликальных лопастей. Табл. 10 иллюстрирует значительно большую сложность умбиликальных элементов *Pseudosageceras* по сравнению с *Hedenstroemia* и *Parahedenstroemia*. Различие в развитии лопастных линий *Pseudosageceras*, *Hedenstroemia* и *Parahedenstroemia* позволяет рассматривать их в составе разных семейств (соответственно *Sageceratidae*, *Hedenstroemiidae* и *Aspenitidae*).

Позднетриасовый *Sageceras* (семейство *Sageceratidae*), судя по данным Бранко (Branco, 1879), отличается от своего предка (*Pseudosageceras*) меньшим числом вентральных и умбиликальных элементов.



Р и с. 8



Р и с. 9

Р и с. 8. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Hedenstroemia hedenstroemi* (Keys.)

Стадии а-г зарисованы с экз. № 3/804, стадии д-л - с экз. 4/804; а, б - первая и вторая линии ($\times 15$); в - линия второй половины I оборота при $V = 0,39$ мм и $\text{Ш} = 0,50$? мм ($\times 15$); г - линия второй половины I оборота при $V = 0,53$ мм и $\text{Ш} = 0,59$ мм ($\times 15$); д - линия конца I оборота при $V = 0,69$ мм и $\text{Ш} = 0,69$ мм ($\times 15$); е - линия второй половины II оборота при $V = 1,07$ мм и $\text{Ш} = 1,00$ мм ($\times 15$); ж - линия конца II оборота при $V = 1,2$ мм и $\text{Ш} = 1,1$ мм ($\times 15$); з - линия второй половины III оборота при $V = 2,6$ мм и $\text{Ш} = 1,9$ мм ($\times 8,1$); и - линия начала IV оборота при $V = 5,2$ мм и $\text{Ш} = 2,2$ мм ($\times 4,1$); к - линия начала V оборота при $V = 13,0$ мм и $\text{Ш} = 5,2$ мм ($\times 1,9$); л - линия конца VI оборота при $V = 54,8$ мм и $\text{Ш} = 19,0$ мм ($\times 0,7$); Верховья Колымы, р. Кеньеличи; аякский ярус, зона *Hedenstroemia mojsisovicsi*

Р и с. 9. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Parahedenstroemia nevolini* (Buriij et Zharn.)

Все стадии зарисованы с экз. № 610/801; а, б - первая и вторая линии ($\times 41,4$); в - третья линия при $V = 0,34$ мм и $\text{Ш} = 0,51$ мм ($\times 41,4$); г - четвертая линия при $V = 0,36$ мм и $\text{Ш} = 0,52$ мм ($\times 41,4$); д - линия первой половины I оборота при $V = 0,37$ мм и $\text{Ш} = 0,54$ мм ($\times 41,4$); е - линия второй половины I оборота при $V = 0,38$ мм и $\text{Ш} = 0,54$ мм ($\times 41,4$); ж - линия первой половины II оборота при $V = 0,60$ мм и $\text{Ш} = 0,63$ мм ($\times 41,4$); з - линия второй половины II оборота при $V = 0,80$? мм и $\text{Ш} = 0,86$ мм ($\times 62$); и - при $\text{Ш} = 0,92$ мм ($\times 41,4$); к - линия второй половины III оборота при $V = 2,1$ мм и $\text{Ш} = 1,4$ мм ($\times 22$); л - линия второй половины IV оборота при $V = 4,9$ мм и $\text{Ш} = 2,2$ мм ($\times 5,6$); м - линия второй половины IV оборота при $\text{Ш} = 2,4$ мм ($\times 5,6$); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*

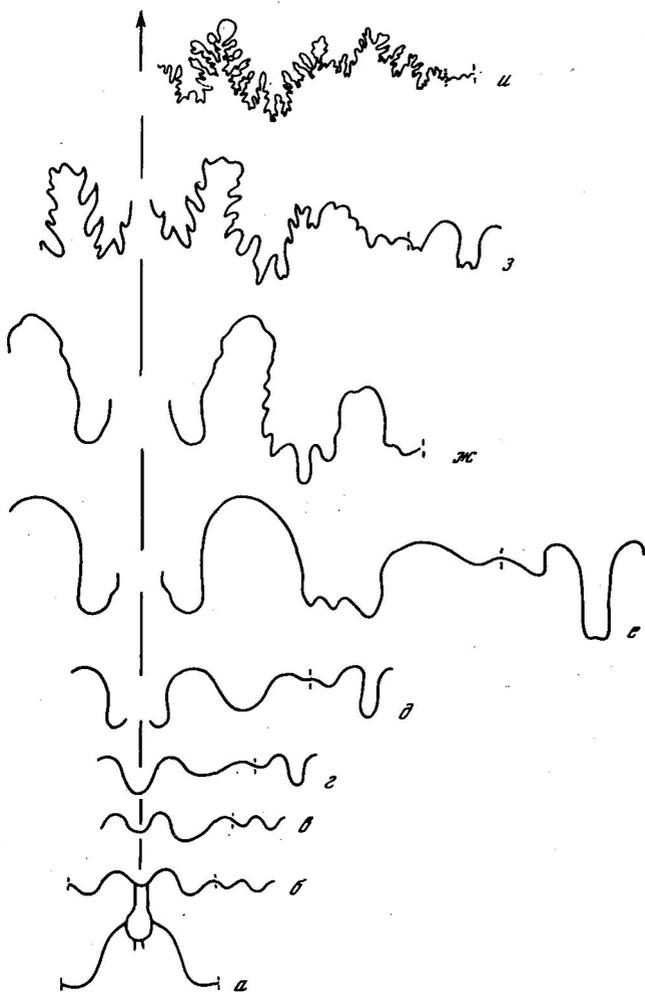


Рис. 10. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Parussuria semenovi* Yu. Zakh.

Все стадии зарисованы с экз. № 422/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 38,6$); в — третья линия при $V = 0,27$ мм и $\text{Ш} = 0,39$ мм ($\times 38,6$); г — линия первой половины I оборота при $V = 0,31$ мм и $\text{Ш} = 0,27$ мм ($\times 38,6$); д — линия начала II оборота при $V = 0,50$ мм и $\text{Ш} = 0,69$ мм ($\times 38,6$); е — линия второй половины II оборота при $V = 0,86$ мм и $\text{Ш} = 1,29$ мм ($\times 38,6$); ж — линия первой половины III оборота при $V = 1,4$ мм и $\text{Ш} = 2,1$ мм ($\times 22,6$); з — линия начала IV оборота при $V = 3,0$ мм и $\text{Ш} = 3,8$ мм ($\times 10,4$); и — линия первой половины V оборота при $V = 32,6$ мм и $\text{Ш} = 17,0$ мм ($\times 1,2$); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

Тозер (Tozer, 1971a) допускает возможность того, что *Parahedenstroemia* является синонимом *Aspenites*; для проверки этого предположения необходим дополнительный фактический материал.

Результаты проведенного изучения онтогенетического развития лопастных линий *Pseudosageceras*, *Hedenstroemia* и *Parahedenstroemia*, так же как и данные по внутреннему строению раковины, подтверждают представления Попова (1961) и Тозера (Tozer, 1971a) о том, что *Sageceratidae* и *Hedenstroemiidae* следует рассматривать в составе единого надсемейства (отряд *Agoniatitida*, по Попову).

К рассматриваемому надсемейству предлагается относить также и семейство *Ussuigiidae* (см. табл. 8), представителям которого, как и *Hedenstroemia*, свойственно замедленное развитие так называемых адвентивных элементов (см. табл. 11). Развитие лопастной линии *Parussura semenovi* Yu. Zakh. из аякского яруса Южного Приморья происходило по типичному для рассматриваемого надсемейства типу (см. табл. 11): $VU: ID$ (вторая сутура и начало I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) U (U^1) : ID$ (начало II оборота) $\rightarrow (V, V_1) UU^1 : I (D_1 D_1)$ (конец II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) U (U^1 = MS) : I (D_1 D_1)$ (начало

Таблица 10

Онтогенетическое развитие лопастных линий некоторых агониатитов, гониатитов, цератитов и аммонитов

Род	Вид	Тип просутуры	$\frac{Vc}{Шс}$	Формулы лопастных линий
1	2	3	4	5
Агониатиты				
<i>Pseudosageceras</i>	<i>P.b.</i>	Ла	0,68	$VU:ID(\text{примасутура}) \rightarrow VUU^1:ID(I, 2) \rightarrow$ $\rightarrow VUU^1U^2ID(II, 1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2ID(II, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)UU^1(U^2=S)I(D_1D_1)(III, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V^1V^1V^2V^2V^1V_1)UU^1(U^2=SS)I \times$ $\times (D_1D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1V^1V^2V^3V^2V^1V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2=SS)I(D_1D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1V^1V^2V^3V^4V^4 \times$ $\times V^3V^2V^1V_1)UU^1(U^2=SS)I(D_1D_1)$
<i>Hedenstroemia</i>	<i>H.h.</i>	Ла	0,76	$VUID(\text{примасутура}) \rightarrow VUU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)UU^1:I(D_1D_1)(II, 2) \rightarrow (V_1V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2=mS)I(D_1D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1V_1)UU^1(U^2=$ $MS)I(D_1D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1V^1V^1V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2=S)I(D_1D_1)(V, 1) \rightarrow (V_1V^1V^2V^2V^1V_1) \times$ $\times UU^1(U^2=SS)I(D_1D_1)(VI, 2)$
<i>Parahedenstroemia</i>	<i>P.n.</i>	Ла	0,65	$VU:ID(\text{примасутура}) \rightarrow VUU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2ID(II, 2) \rightarrow (V_1V^1V^1V_1)UU^2 \times$ $\times (U^2=mS)I(D_1D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1V^1V^2V^2 \times$ $\times V_1)UU^1(U^2=S)I(D_1D_1)(IV, 2) \rightarrow$
<i>Parussuria</i>	<i>P.s.</i>	Ла	0,82	$VU:ID(\text{примасутура}) \rightarrow (V_1V_1)U(U^1)ID \times$ $\times (II, 1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1:I(D_1D_1)(II, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)UU^1:I(D_1D_1)(III, 1) \rightarrow (V_1V_1)U \times$ $\times (U^1=MS):I(D_1D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1V^1V^2V^3V^3 \times$ $\times V^2V^1V_1)U(U^1=SS)I(D_1D_1)(V, 1)$
Гониатиты				
<i>Neoglyphioceras</i>	<i>N.a.</i>	Ла	0,64	$VUD(\text{примасутура}) \rightarrow (V_1V_1)UD(I, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)LUID(I, 2) \rightarrow (V_1V_1)LU:ID(VIII, 2)$
Цератиты.				
<i>Xenodiscus</i>	<i>X.s.</i>	Ла	0,46	$VU:ID(\text{примасутура}) \rightarrow VUU^1:ID(I, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)UU^1:ID(III, 1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1I \times$ $\times (D_1D_1)(VI, 1)$
	<i>X.n.</i>	—	—	$VUID(II, 2) \rightarrow (V_1V_1)UU^1I(D_1D_1)(III, 2)$
<i>Otoceras</i>	<i>O.b.</i>	—	—	$VU:ID(I, 2) \rightarrow VUU^1:ID(II, 2) \rightarrow (V_1V_1) \times$ $\times UU^1U^2:ID(III, 1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2U^4:$ $:U^3I(D_1D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2U^4 \times$ $\times U^3I(D_1D_1)(V, 1)$
<i>Arctoceras</i>	<i>A.s.</i>	Ла	0,57	$VU:ID(\text{примасутура}) \rightarrow VUU^1ID(I, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1V_1)UU^1:ID(I, 1) \rightarrow (V_1V_1)UU^1(U^2-$ $mS)I(D_1D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1V_1)UU^1(U^2-$ $S)I(D_1D_1)(IV, 2)$

Т а б л и ц а 10 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Khvalynites</i>	<i>Kh.u.</i>	—	—	$VUU^1:ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:(D_1 D_1) \times$ $\times (III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2)I(D_1 D_1)(III, 2)$
<i>Prospingites</i>	<i>P.cz.</i>	Ла	0,40	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1 ID(I, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:U^2 I(D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^3:U^2 I(D_1 D_1)(IV, 2)$
	<i>P.o.</i>	Ла	0,47	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1 ID(I, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:U^2 I(D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^3:U^2 I(D_1 D_1)(IV, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^3=mS)I(D_1 D_1)$
<i>Nannites</i>	<i>N.s.</i>	Ан	1,06	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^3)U^2 I(D_1 D_1)(VI, 2)$
<i>Paranannites</i>	<i>P.(?)m.</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1:(D_1 ?D_1 ?)(V, 1) \rightarrow (V_1 V_1)U(U^1-$ $MS)I(D_1 D_1)(VI, 1)$
<i>Owenites</i>	<i>O.k.</i>	Ла	0,67	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:ID(I, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 ID(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2-$ $MS)I(D_1 D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^2(U^2=SS)I \times$ $\times (D_1 D_1)(V, 1)$
<i>Gyronites</i>	<i>G.s.</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1:ID(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:$ $:I(D_1 D_1)(V, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2):I(D_1 D_1) \times$ $\times (V, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2:I(D_1 D_1)(VI, 2)$
<i>Ambites</i>	<i>A.d.</i>	—	—	$VU:ID(1, 2) \rightarrow VUU^1:ID(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1) \times$ $\times UU^1 I(D_1 D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=mS) \times$ $\times I(D_1 D_1)(V, 2)$
<i>Meekoceras</i>	<i>M.s.</i>	Ла	0,80	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1 ID(I, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:I(D_1 D_1)(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2)I(D_1 ?D_1 ?)(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 I \times$ $\times (D_1 D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=mS)I(D_1 D_1) \times$ $\times (V, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=MS)I(D_1 D_1)(VI, 1)$
	<i>N.s.</i>	Ла	0,65–0,75	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2)ID(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2=mS)I(D_1 D_1)(IV, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2-$ $MS)I(D_1 D_1)$
<i>Nordophiceras</i>	<i>N.e.</i>	Ла	0,75	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1 ID(I, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 ID(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2:$ $:I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=mS)I(D_1 D_1)(IV, 2)$
	<i>N.sp.</i>	Ла	0,75	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow VUU^1 U^2 ID(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2-S)I \times$ $\times (D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=mS)I \times$ $\times (D_1 D_1)(IV, 2)$
<i>Karangatites</i>	<i>K.p.</i>	Ла	—	$VU:ID$ (примасутура) $\rightarrow VUU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2)I \times$ $\times (D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=S)I(D_1 D_1)(V, 2)$

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5
	S.s.	Ла	0,60	VU:ID (примасура) \rightarrow VUU ¹ :ID(I, 2) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ²)ID(II, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ U ² I _x \times (D ₁ D ₁)(III, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁) \times \times (IV, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(V, 1)
<i>Svalbardiceras</i>	S.a. [A]	—	—	(V ₁ V ₁)UU ¹ (U ²)I(D ₁ D ₁)(III, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ \times \times (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(IV, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² -S)I \times \times (D ₁ D ₁)(V, 2)
	S.a. [B]	Ла	0,70	VU:ID (примасура) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ²) \times \times ID(III, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(V, 1) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(VI, 2)
<i>Arctomeckoceras</i>	A.r.	Ла	0,40	VU:ID (примасура) \rightarrow (V ₁ V ₁)U(U ¹)I \times \times (D ₁ D ₁)(I, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ²)I(D ₁ D ₁)(II, 2) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(V, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁) \times \times UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(V, 1)
<i>Boreomeckoceras</i>	B.k.	Ан?	1,17	VU:ID (примасура) \rightarrow VUU ¹ :ID(I, 2) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)(UU ¹ :I(D ₁ D ₁)(III, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ \times \times (U ²)I(D ₁ D ₁)(IV, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I \times \times (D ₁ D ₁)(IV, 2)
	D.ch.	Ла	0,38	VU:ID(I, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ :ID(II, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁) \times \times UU ¹ :I(D ₁ D ₁)(III, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (I ₂ I ₁) \times \times (D ₁ D ₁)(IV, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ I ₂ I ₁ (D ₁ D ₁)(V, 2)
<i>Dieneroceras</i>	D.(?)s.	—	—	VU:ID(III, 1) \rightarrow VUU ¹ :ID(III, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ \times \times I ₂ :I ₁ (D ₁ D ₁)(IV, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (I ₂ MS)I ₁ \times \times (D ₁ D ₁)(V, 2)
	A.pr.	Ла	0,36	VU:ID (примасура) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ :I(D ₁ D ₁) \times \times (II, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ U ² I(D ₁ D ₁)(III, 2) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² MS)I(D ₁ D ₁)(V, 1)
<i>Arctoprionites</i>	A.m.	—	—	VUU ¹ :ID(II, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ U ² :I(D ₁ D ₁)(IV, 1) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² S)I(D ₁ D ₁)(V, 2)
<i>Hemiprionites</i>	H.c.	—	—	(V ₁ V ₁)UU ¹ (U ²)I(D ₁ D ₁)(III, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ \times \times (U ² -mS)I(D ₁ D ₁)(IV, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ (U ² -MS)I \times \times (D ₁ D ₁)(IV, 1)
	H.d.	Ла	0,88	VU:ID (примасура) \rightarrow VUU ¹ :ID(II, 2) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ U ² :I(D ₁ D ₁)(III, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ \times \times (U ² MS):I(D ₁ D ₁)(IV, 2)
<i>Hellenites</i>	H.t.	—	—	(V ₁ V ₁)UU ¹ I(D ₁ D ₁)(IV, 1) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ I \times \times (D ₁ D ₁)(V, 1)
<i>Neocolumbites</i>	H.i.	Ла	0,55	VU:ID (примасура) \rightarrow VU(U ¹):ID(II, 1) \rightarrow \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ :ID(II, 2) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ :I(D ₁ D ₁) \times \times (V, 2)
	N.g.	Ла	0,54–0,72	VU:ID (примасура) \rightarrow (V ₁ V ₁)UU ¹ :I(D ₁ D ₁) \times \times (III, 2)

Таблица 10 (продолжение)

1	2	3	4	5
<i>Columbites</i>	<i>C.u.</i>	Ан	1,05	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VUU^1 ID(III, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :I(D_1 D_1)(III, 2)$
<i>Subcolumbites</i>	<i>S.m.</i>	Ан	1, 07	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VUU^1 :ID(I, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 ID(II, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :I(D_1 D_1) \times$ $\times (III, 1)$
<i>Paragoceras</i>	<i>P.g.</i>	Ла	0,56	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I(D_1 D_1)(III, 2)$
<i>Anakashmirites</i>	<i>A.l.</i>	—	—	$VUID(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1)U :ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)U \times$ $\times (U^1)ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I(D_1 D_1)(IV, 2)$
<i>Anasibirites</i>	<i>A.n. A</i>	Ла	0,60	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VU(U^1)ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I(D_1 D_1)(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2)I(D_1 D_1)(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 :I(D_1 D_1) \times$ $\times (IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)U(U \approx mS)I(D_1 D_1)(V, 2)$
	<i>A.n. B</i>	Ла	0,61	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VUU^1 I D(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 :ID(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 -$ $mS):I(D_1 D_1)(IV, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 \approx MS)I \times$ $\times (D_1 D_1)(V, 1)$
<i>Xenoceltites</i>	<i>X.g. [A]</i>	—	—	$VUU^1 :ID(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2):I(D_1 D_1) \times$ $\times (IV, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 :I(D_1 D_1)(V, 1)$
	<i>X.g. [B]</i>	—	—	$VUU^1 :ID(II, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2)ID(II, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2)I(D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1) \times$ $\times UU^1 U^2 I(D_1 D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 \approx$ $mS)I(D_1 D_1)(IV, 2)$
<i>Hemilecanites</i>	<i>H.sp.</i>	—	—	$VUU^1 :ID(II, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :I(D_1 D_1) \times$ $\times (III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (I_2 I_1)(D_1 D_1)(IV, 2)$
<i>Hemilecanites</i>	<i>H.sp.</i> <i>ind.</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1 I(D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (I_2 I_1)(D_1 D_1)(V, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I_2 :I_1 \times$ $\times (D_1 D_1)(VI, 1)$
<i>Palaeokazachstanites</i>	<i>P.u.</i>	Ла	0,47	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VU(U^1):ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :ID(III, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :I(D_1 D_1)(V, 2)$
	<i>O.s. [A]</i>	—	—	$VUU^1 :ID(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :ID(II, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :I(D_1 D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2):I(D_1 D_1)(IV, 2)$
<i>Olenekites</i>	<i>O.s. [B]</i>	Ла	0,63–0,67	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow (V_1 V_1)(U^1)ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 :$ $:I(D_1 D_1)(III, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2):$ $:I(D_1 D_1)(IV, 2)$
	<i>S.a. [A]</i>	Ла	0,70	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VUU^1 :ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow VUU^1 (U^2)ID(II, 2) \rightarrow$ $(V_1 V_1)UU^1 (U^2):ID(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2)I(D_1 D_1)(IV, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 \approx mS) \times$ $\times I(D_1 D_1)(V, 2)$
<i>Subolenekites</i>	<i>S.a. [B]</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1 (U^2 \approx mS)I(D_1 D_1)$

Таблица 10 (окончание)

1	2	3	4	5
<i>Parasibirites</i>	<i>P.g.</i>	—	—	$VUID(I, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:ID(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1) \times$ $\times UU^1 ID(II, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2)I(D_1 D_1?) \times$ $\times (VI, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2)I(D_1 D_1)(VII, 1)$
<i>Sibirites</i>	<i>S.e.</i>	Ла	0,67	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 ID(I, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1: I(D_1 D_1)(IV, 1)$
<i>Keyserlingites</i>	<i>K.m. [A]</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1(U^2=mS)I(D_1 D_1)(IV, 1)$
	<i>K.m. [B]</i>	Ла	0,7?	$VUU^1:ID(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2?)I(D_1 D_1) \times$ $\times (II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=mS?)I(D_1 D_1)(IV, 2)$
<i>Keyserlingites</i>	<i>K.s.</i>	—	—	$VU(U^1)ID(I, 1) \rightarrow VUU^1:ID(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (U^2?)ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2(?)I(D_1 D_1) \times$ $\times (IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2(?)I(D_1 D_1)(V, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=mS?)I(D_1 D_1)(VI, 1)$
<i>Anaxenaspis</i>	<i>A.o.</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1 I_2 I_1(D_1 D_1)(IV, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times (I_2=mS)I_1(D_1 D_1)(VI, 1)$
<i>Burijites</i>	<i>B.s.</i>	Ан	1,06	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:$ $:I(D_1 D_1)(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I_2: I_1(D_1 D_1)(V, 2)$
<i>Flemingites</i>	<i>F.r.</i>	Ан	0,94	$VU:ID$ (примасура) $\rightarrow VUU^1:ID(II, 1) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1:ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:$ $:I(D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I_2: I_1(D_1 D_1)(III, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1(I_2=mS)I_1(D_1 D_1)(VI, 2)$
<i>Monophyllites</i>	<i>M.sp.</i>	—	—	$VUID(II, 1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:ID(II, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I_2 I_1 D(III, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 \times$ $\times I_2 I_1(D_1 D_1)(IV, 1)$
<i>Phyllocladiscites</i>	<i>Ph.b.</i>	Ла	0,72	$VU(U^1)ID$ (примасура) $\rightarrow VUU^1:ID$ (третья септа) $\rightarrow VUU^1:U^2 ID(I, 2) \rightarrow$ $\rightarrow VUU^1 U^3 U^2 I(D_1 D_1)(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1) \times$ $\times UU^1 U^3 U^5 U^6 U^4 U^2 I(D_1 D_1)(II, 2) \rightarrow$ $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^3 U^5 U^6 U^7:U^4 U^2 I(D_1 D_1) \times$ $\times (III, 1)$
<i>Parapropoceras</i>	<i>P.p.</i>	—	—	$(V_1 V_1)UU^1 U^2 I(D_1 D_1)(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1) \times$ $\times UU^1 U^3 U^4 U^2 I(D_1 D_1)$
Аммониты				
<i>Gaudryceras</i>	<i>G.cf.t.</i>	Ан	1,22	$(V_1 V_1)UU^1(U^2):ID$ (примасура) \rightarrow $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1: I D(I, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2:$ $:ID(II, 2) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2: I(D_1 D_1)(III, 1)$

Условные обозначения к табл. 10. Характеристика просутуры: Вс — высота седла просутуры, Шс — ширина седла просутуры (средняя), Ла — латиселлатный тип просутуры (при $Vс/Шс \leq 0,90$), Ан — ангиусселлатный тип просутуры (при $Vс/Шс > 0,91$). Характеристика приумбиликальных элементов: (U=mS) — ауксиллярная лопасть сравнительно короткая, состоящая обычно из мелких зубцов и извилин, (U=MS) — ауксиллярная лопасть значительной протяженности, состоящая из мелких зубчиков, (U=S) — ауксиллярная лопасть значительной протяженности, состоящая из крупных элементов, (U=SS) — ауксиллярная лопасть значительной протяженности, состоящая из целой серии элементов, многие из которых имеют облик самостоятельных лопастей (значительная часть рассматриваемых элементов возникает синхронно). В скобках после формул римскими цифрами

обозначен номер оборота раковины, с которого срисована линия, цифра 1 здесь же обозначает первую половину, а цифра 2 — вторую половину указанного оборота. Прочие из используемых обозначений являются общеизвестными (Руженцев, 1962). Обозначение видов: *P.b.* — *Pseudosageceras boreale*, *H.h.* — *Hedenstroemia hedenstroemi*, *P.n.* — *Parahedenstroemia nevolini*, *P.s.* — *Parussuria semenovi*, *N.a.* — *Neoglyphioceras abramovi*, *X.s.* — *Xenodiscus subleptodiscus*, *X.n.* — *Xenodiscus nicolai*, *O.b.* — *Otoceras boreale*, *A.s.* — *Arctoceras septentrionale*, *Kh.u.* — *Khvalynites unicum*, *P.cz.* — *Prosphingites czechanowskii*, *N.s.* — *Nannites simplex*, *P.(?)m.* — *Paranannites (?) minor*, *O.k.* — *Owenites koeneni*, *G.s.* — *Gyronites subdharmaus*, *A.d.* — *Ambites cf. discus*, *M.s.* — *Meekoceras subcristatum*, *N.s.* — *Nordophiceras schmidti*, *N.e.* — *N. euomphalus*, *N.sp.* — *Nordophiceras sp.*, *K.p.* — *Karangatites popovi*, *S.s.* — *Svalbardiceras sibiricum*, *S.a.* [A] — *S. asiaticum* morpha A, *S.a.* [B] — *S. asiaticum* morpha B, *A.r.* — *Arctomeekoceras rotundatum*, *B.k.* — *Boreomeekoceras keyserlingi*, *D.ch.* — *Dieneroceras chaoi*, *D.(?)s.* — *Dieneroceras (?) spathi*, *A.pr.* — *Arctopronites prontchischevi*, *A.m.* — *A. maritimus*, *H.d.* — *Hemiprionites dunajensis*, *H.c.* — *H. contortus*, *H.t.* — *Hellenites tschernyschewiensis*, *N.i.* — *Neocolumbites insignis*, *N.g.* — *N. grammii*, *C.u.* — *Columbites ussuriensis*, *S.m.* — *Subcolumbites multiformis*, *P.g.* — *Paragoceras gracilis*, *A.l.* — *Anakashmirites latiplicatus*, *A.n.* [A] — *Anasibirites nevolini* morpha A, *A.n.* [B] — *A. nevolini* morpha B, *X.g.* [A] — *Xenoceltites glacialis* morpha A, *X.g.* [B] — *X. glacialis* morpha B, *H.sp.* — *Hemilecanites sp.*, *H.sp. ind.* — *Hemilecanites sp. indet.*, *P.u.* — *Palaeokazachstanites ussuriensis*, *O.s.* [A] — *Olenekites spiniplicatus* morpha A, *O.s.* [B] — *O. spiniplicatus* morpha B, *S.a.* [A] — *Subolenekites altus* morpha A, *S.a.* [B] — *S. altus* morpha B, *P.g.* — *Parasibirites grabergi*, *S.e.* — *Sibirites eichwaldi*, *K.m.* [A] — *Keyserlingites middendorffi* morpha A, *K.m.* [B] — *K. middendorffi* morpha B, *K.s.* — *K. subrobustus*, *A.o.* — *Anaxenaspis orientalis*, *B.s.* — *Burijites skorochodi*, *F.r.* — *Flemingites rotundatus*, *M.sp.* — *Monophyllites sp.*, *Ph.b.* — *Phyllocladiscites basarginensis*, *P.p.* — *Parapopanoceras paniculatum*, *G. cf. t.* — *Gaudryceras cf. tenuiliratum*.

IV оборота) $\rightarrow (V_1 V^1 V^2 V^3 V^3 V^2 V^1 V_1) U (U^1 = MS) : I (D_1 D_1)$ (начало V оборота). Просутура *P. semenovi* латиселлатного типа (рис. 10, табл. 10). Расчленение лопастей V и D происходит в пределах второго оборота фрагмокона.

Отличием уссурийд от прочих представителей Hedenstroemiaceae является существенное расчленение лопастей и седел их лопастной линии (минимальная степень расчлененности наблюдается у *Ussuria* максимальная — у *Parussuria*).

Развитие Hedenstroemiaceae шло преимущественно по пути уменьшения числа вентральных и умбиликальных элементов и усложнения конфигурации лопастей и седел.

НАДСЕМЕЙСТВО XENODISCACEAE

На основании изучения взрослых оборотов раковины *Xenodiscus* из верхней перми Соляного кряжа Шиндевольф (Schindewolf, 1968b), Кульман и Видман (Kullmann, Wiedmann, 1970) приводят следующую формулу лопастной линии *Xenodiscus*: $ELU_2 U_1 I$ (в индексах Ведекинда). А.А. Шевырев (1968) обозначает исходную формулу лопастной линии ксенодисцид в индексах В.Е. Руженцева в таком виде: $(V_1 V_1) UI : (D_1 D_1)$.

Детально исследованный *Xenodiscus vronskyi* из аякского яруса Колымы обладает латиселлатным типом просутуры (см. табл. 10). Вторая лопастная линия *X. vronskyi* состоит из четырех элементов — $VU : ID$. Дальнейшее развитие лопастных линий происходит по типу: $VU : ID$ (вторая сутура) $\rightarrow VUU^1 : ID$ (конец I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : ID$ (начало III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) \cdot UU^1 : I (D_1 D_1)$ (конец III оборота). Лопать U становится зазубренной в конце третьего оборота. Зубцы в основании V_1 зафиксированы только в начале шестого оборота. В ходе онтогенеза наблюдается изменение пропорций различных элементов лопастной линии (углубление U и D по сравнению с V, на ранних стадиях онтогенеза происходит увеличение ширины первого седла по сравнению с шириной U). Сведения по изменениям пропорций тех или иных элементов лопастных линий *X. vronskyi* и всех прочих исследованных цератитов приведены в табл. 10.

У *Xenodiscus nicolai* из аякского отложения Южного Приморья наблюдается несколько более замедленное развитие лопасти U^1 (см. табл. 10) по сравнению с *X. vronskyi*.

НАДСЕМЕЙСТВО OTOCERATACEAE

Сведения об онтогенетическом развитии лопастной линии получены только по двум представителям рода *Otoceras* – гималайскому *O. woodwardi* (Schindewolf, 1968b) и верхожанскому *O. boreale* (Захаров, 1971б).

Лопастная линия конца первого оборота *O. boreale* состоит из четырех элементов – $VU : ID$. Дальнейшее усложнение лопастной линии рассматриваемого вида, как и гималайского представителя, происходит, вероятно, по типу: $VU : ID$ (конец I оборота) → $VUU^1 : ID$ (конец II оборота) → $(V_1 V_1) UU^1 U^2 : ID$ (начало III оборота) → $(V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 : U^3 I(D_1 D_1)$ (начало IV оборота). Вентральная лопасть становится двураздельной в начале третьего оборота, усложнение дорсальной лопасти происходит, по видимому, в начале четвертого оборота (наряду с первым усложнением лопастей U и U^1).

Вершины седел в приумбиликальной части последнего оборота, как правило, зазубрены. Зазубренность нередко носит асимметричный характер, в связи с этим индексами обозначены лишь наиболее устойчивые элементы линии, как это рекомендуют делать Кульман и Видман (Kullman, Wiedmann, 1970). Грисбах (Griesbach, 1880), впервые описавший *O. woodwardi*, отмечает изменчивость отдельных приумбиликальных элементов лопастной линии и у гималайского вида (следует иметь в виду, что Каммел (Kummel, 1972) предлагает рассматривать гималайскую и бореальную форму как разные подвиды *Otoceras woodwardi*).

Сравнение *Otoceras* с представителями предкового семейства *Arahoceratinae* показывает, что этот род имеет более расчлененную лопастную линию. Лопастей I, U^3 и U^4 у *Otoceras* имеют зазубренные основания, соответствующие лопасти джюльфинских арахоцератид (*Arahoceras*, *Prototoceras*), отчетливо остроконечны (Руженцев, 1962). Внутренняя часть лопастной линии у данных арахоцератид не изучена. У гваделупских арахоцератид (Spinosa, Furnish, Glenister, 1970) лопасть I зазубрена так же, как у *Otoceras*, однако число их умбиликальных лопастей не превышает трех, более того, лопасть U гваделупских арахоцератид менее зазубрена (она более простая даже в сравнении с джюльфинскими арахоцератидами).

Имеющиеся в настоящее время материалы по надсемейству *Otocerataceae* свидетельствуют о том, что филогенетическое развитие лопастных линий его представителей происходило в основном по пути увеличения числа лопастей и их усложнения:

Семейство	Вид	Распространение	Формула лопастной линии	
			В индексах Р. Ведыкина	В индексах В.Е. Руженцева
Otocerataceae	<i>Otoceras boreale</i>	Индский ярус Бореальной области	$ELU_2 U_3 U_5 : U_4 U_1 I$	$(V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 : U^3 I(D_1 D_1)$
	<i>O.cf. woodwardi</i>	Индский ярус Гималайской области	$ELU_2 U_3 U_5 : U_4 U_1 I$	$(V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 : U^3 I(D_1 D_1)$
Arahoceratinae	<i>Eoarahoceras ruzhencevi</i>	Гваделупский ярус Мексики	$ELU_2 U_3 : U_1 I$	$(V_1 V_1) UU^1 U^2 : I(D_1 D_1)$

НАДСЕМЕЙСТВО PROPHUCHITACEAE

Онтогенез лопастной линии прослежен лишь у четырех представителей рассматриваемого надсемейства – *Arctoceras septentrionale* из аякского яруса Южного Приморья и *Khvalynites unicus* из отложений русского яруса того же района, а также *Koninckites cf. krafftii* из индских отложений Гималаев (Schindewolf, 1968b) и *Clypeoceras gantmani*

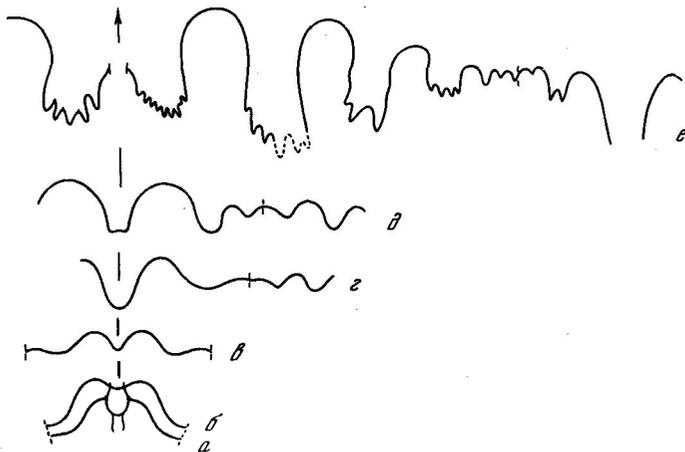


Рис. 11. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Actoceras septentrionale* (Dien.)

Все стадии зарисованы с экз. № 604/801; а, б – первая и вторая линии ($\times 38,5$); в – третья линия при $V = 0,24$ мм и $\text{Ш} = 0,50$ мм ($\times 38,5$); г – линия первой половины первого оборота при $V = 0,34$ мм и $\text{Ш} = 0,60$ мм ($\times 38,5$); д – линия первой половины I оборота при $V = 0,40$ мм и $\text{Ш} = 0,79$ мм ($\times 38,5$); е – линия второй половины IV оборота при $V = 8,8$ мм и $\text{Ш} = 7,8$ мм ($\times 4,9$); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Hendenstroemia bosphorensis*

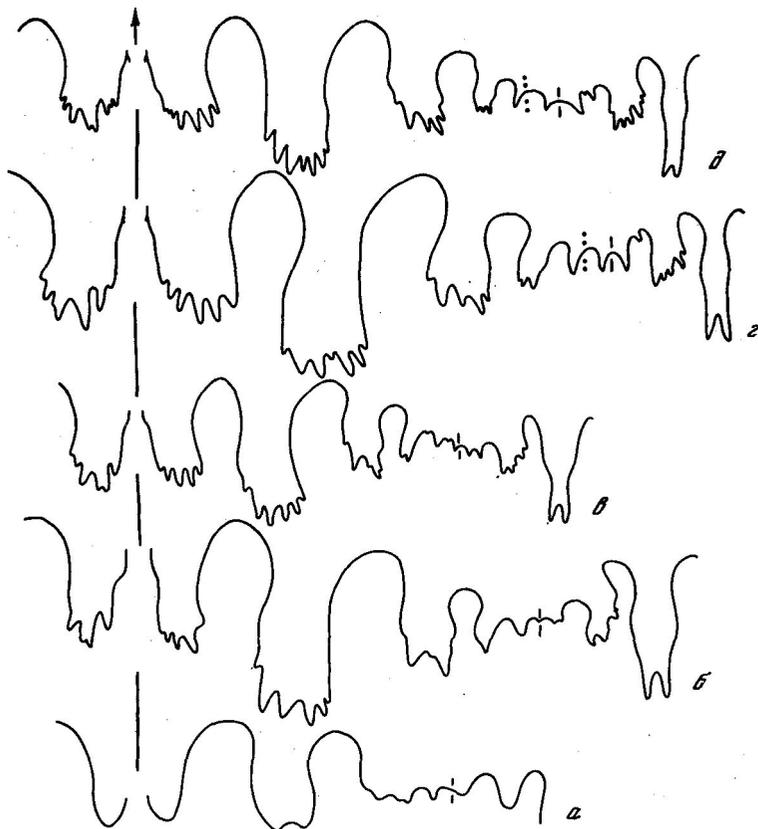


Рис. 12. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctoceras septentrionale* (Dien.)

Все стадии зарисованы с экз. № 386/801 (Захаров, 1968; табл. IX, фиг. 2); а – линия второй половины III оборота при $V = 2,5$ мм и $\text{Ш} = 3,2$ мм ($\times 13,4$); б – линия второй половины IV оборота при $V = 6,7$ мм и $\text{Ш} = 6,2$ мм ($\times 6,6$); в – линия первой половины V оборота при $V = 10,8$ мм и $\text{Ш} = 8,8$ мм ($\times 3,1$); г – линия середины V оборота при $V = 15,2$ мм и $\text{Ш} = 9,9$ мм ($\times 3,1$); д – линия конца V оборота при $V = 31,8$ мм и $\text{Ш} = 18,8$ мм ($\times 1,3$); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Hendenstroemia bosphorensis*

из отложений аякского яруса Верхоянья (Вавилов, 1969а). Данные цератиты имеют сходный тип развития лопастных линий.

A. septentrionale имеет латиселлатный тип просутуры (рис.11, табл.10). Развитие его лопастной линии происходило по типу: $VU : ID$ (вторая сатура) $\rightarrow VUU^1 JD$ (первая половина I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 : ID$ (та же половина I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2 = S) I (D_1 D_1)$ (зафиксировано, начиная с конца III оборота). Лопастей конечных стадий развития несут в основании крупные зубцы (рис. 12); нижняя часть стенок седла также зазубрена. Многие седла имеют филлоидную форму.

Khvalynites в сравнении с *Arctoceras* и *Koninckites* имеет более замедленное развитие отдельных элементов лопастной линии. Разделение вентральной лопасти *Khvalynites* наблюдается лишь в начале третьего оборота его раковины. Характерной чертой *Khvalynites* является развитие крупной зазубренности лопасти U, общее же число умбиликальных элементов разного порядка у него меньше, чем у *Arctoceras* (см. табл.10). Общий ход развития линии *Khvalynites*, как у *Arctoceras* — $VUU^1 : ID$ (вторая половина III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 : I(D_1 D_1)$ (начало III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2) I (D_1 D_1)$ (конец III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 I (D_1 D_1)$ (зафиксировано в начале VI оборота).

Рассматриваемые цератиты *Arctoceras* и *Khvalynites* несомненно принадлежат разным семействам. *A. septentrionale* я отношу к *Arctoceratidae* и соглашаюсь с Л.Д. Кипарисовой в отношении систематической принадлежности *Kh. unicus* (*Dagnoceratidae*).

Особенностью верхоянского *Clypeoceras* (*Paranoriridae*) является наличие сложной зазубренности в основании дорсальной лопасти. Судя по материалам Шиндевольфа (Schindewolf, 1968b) и Вавилова (1969а), раздвоение вентральной лопасти и заложение лопасти U^2 у *Koninckites* (*Paranoritidae*) осуществлялось на более ранней стадии онтогенеза, чем у *Clypeoceras*.

НАДСЕМЕЙСТВО NANNITACEAE

Детально исследован онтогенез лопастной линии у *Prospingites czekanowskii* русско-го яруса Арктической Сибири, *Nannites simplex* (Chao) и *Owenites koeneni* аякского яруса Южного Приморья.

Тип просутуры *Prospingites* латиселлатный (рис.13, 14, табл.10). Развитие лопастной линии *Prospingites* происходило по типу: $VU : ID$ (вторая сатура) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : U^2 I (D_1 D_1)$ (конец III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^3 : U^2 I (D_1 D_1)$ (конец IV — начало VI оборотов) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^3 = mS) U^2 I (D_1 D_1)$ (конец VI оборота). Первая зазубренность умбиликальных лопастей намечается в пределах четвертого оборота.

Привлекает внимание ангустиселлатный тип просутуры *N. simplex* (см. табл.10). Развитие умбиликальных элементов лопастной линии у *N. simplex* более замедленное, чем у *P.czekanowskii*.

Аналогичное развитие имеет и *Paranannites minor* из анасибиритовых слоев Приморья, но его лопасти U и I зазубрены (см. табл.10).

Тип просутуры *Owenites*, так же как и *Prospingites*, латиселлатный (рис.15, табл.10). Ход онтогенетического развития *O. koeneni* можно наметить с помощью следующих формул: $VU : ID$ (вторая сатура и начало I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : ID$ (вторая половина I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 U^2 ID$ (начало III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 = MS) I (D_1 D_1)$ (начало IV оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 = SS) I (D_1 D_1) (V$ оборот). Одна из особенностей *Owenites* проявляется в несколько более замедленном развитии лопасти U^1 (по сравнению с другими представителями *Nannitaceae*) и своеобразном развитии последующих умбиликальных элементов. В связи с этим, учитывая также и весьма убедительные данные по внутреннему строению их раковины (см. табл.9), на что указал еще Шиндевольф (Schindewolf, 1941), представляется, что правы Кипарисова и Попов (1958, выделившие *Owenites* в самостоятельное семейство *Owenitidae*, а не Э.Т. Тозер (Tozer, 1971 a), рассматривающий *Owenites* и *Prospingites* в составе единого семейства *Paranannitidae*.

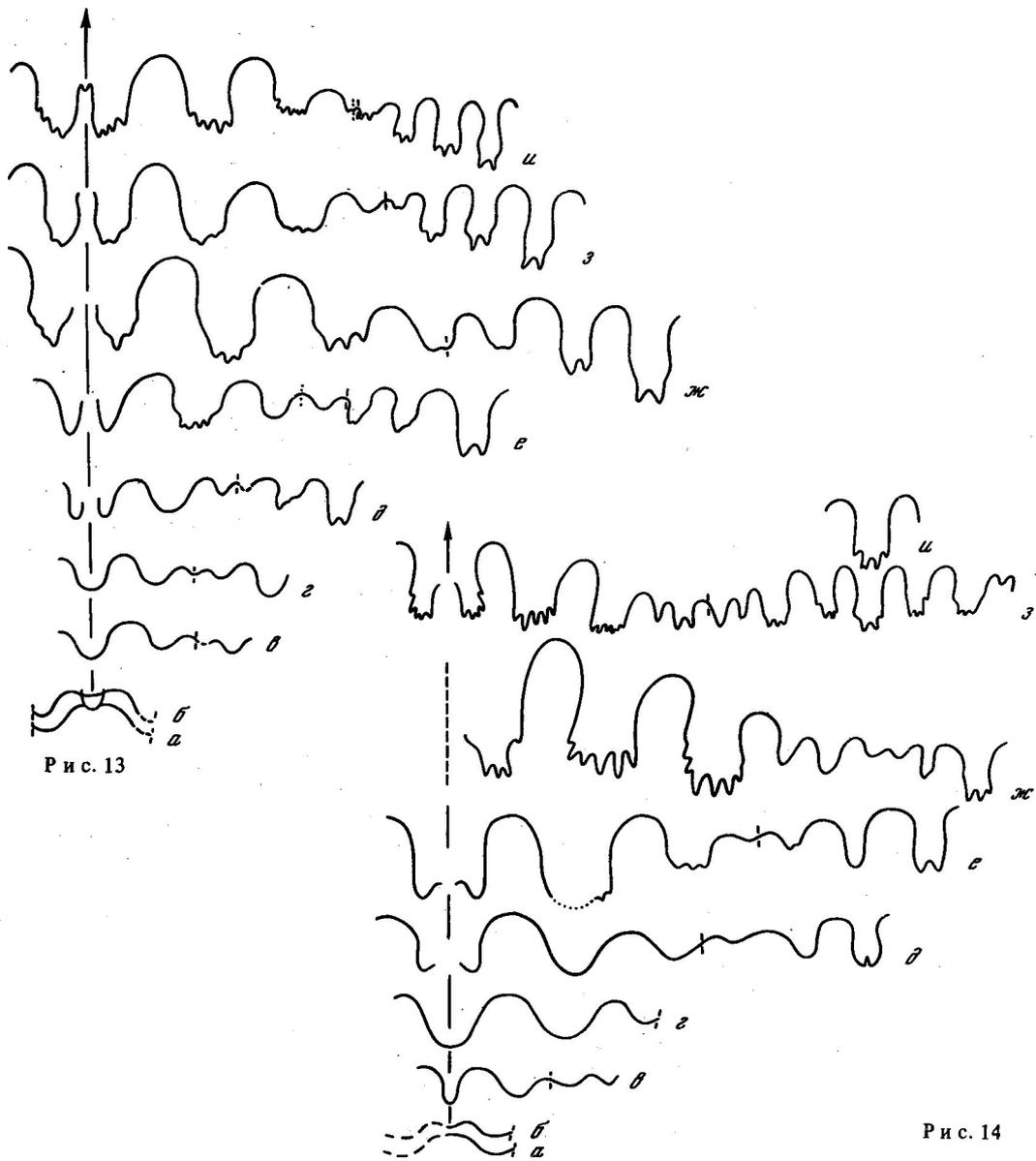


Рис. 13

Рис. 14

Рис. 13. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Prosphingites czekanowskii* Mojs.

Стадии а-з зарисованы с экз. № 253/802, стадия и - с экз. № 254/802; а, б - первая и вторая линии ($\times 36$), в - третья линия при $B = 0,23$ мм и $\text{Ш} = 0,50$ мм ($\times 36$); г - линия первой половины I оборота при $B = 0,24$ мм и $\text{Ш} = 0,56$ мм ($\times 36$); д - линия второй половины III оборота при $B = 0,40$ мм и $\text{Ш} = 1,9$ мм ($\times 18$); е - линия второй половины IV оборота при $B = 1,4$ мм и $\text{Ш} = 5,2$ мм ($\times 8,2$); ж - линия первой половины VI оборота при $B = 3,0$ мм и $\text{Ш} = 6,2$ мм ($\times 8,2$); з - линия второй половины VI оборота при $B = 4,5$ мм и $\text{Ш} = 7,7$ мм ($\times 5,9$); и - линия второй половины VIII оборота при $B = 10,7$ мм и $\text{Ш} = 11,3$ мм ($\times 2,7$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Рис. 14. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Prosphingites ovalis* Kipar.

Стадии а-г зарисованы с экз. № 608/801, стадия д-и - с экз. № 607/801; а, б - первая и вторая линии ($\times 37,4$); в - линия первой половины II оборота при $B = 0,34$ мм и $\text{Ш} = 0,52$ мм ($\times 37,4$); г - линия первой половины IV оборота при $B = 0,90$ мм и $\text{Ш} = 1,86$ мм ($\times 20$); д - линия первой половины IV оборота при $B = 0,93$ мм и $\text{Ш} = 2,40$ мм ($\times 20$); е - линия второй половины IV оборота при $B = 1,26$ мм и $\text{Ш} = 2,86$ мм ($\times 8,2$); ж - линия второй половины VII оборота при $B = 6,5$ мм и $\text{Ш} = 14,0$ мм ($\times 4,7$); з - линия второй половины VIII оборота при $B = 8$ мм и $\text{Ш} = 15$ мм ($\times 1,5$); и - дорсальная лопасть при $B = 9$ мм и $\text{Ш} = 19$ мм ($\times 1,5$); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива; вяжский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

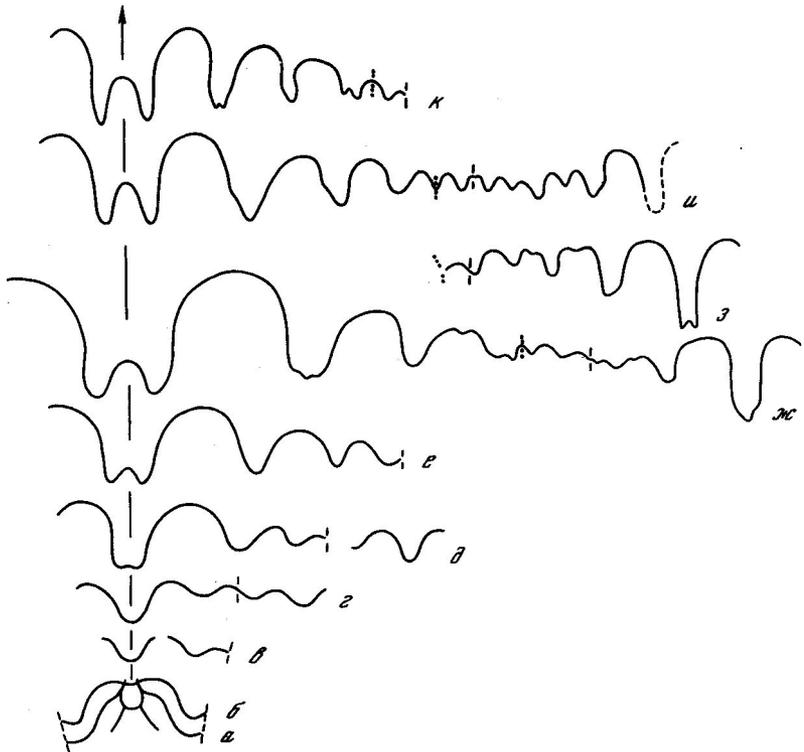


Рис. 15. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Owenites koeneni* H. et S.

Все стадии зарисованы с экз. № 384/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 39,6$); в — третья линия при $V = 0,26$ мм и $Ш = 0,53$ мм ($\times 39,6$); г — линия начала второй половины I оборота при $V = 0,36$ мм и $Ш = 0,52$ мм ($\times 39,6$); д — линия конца I оборота при $V = 0,46$ мм и $Ш = 0,83$ мм ($\times 39,6$); е — линия первой половины III оборота при $V = 1,42$ мм и $Ш = 1,93$ мм ($\times 21,8$); ж — линия первой половины IV оборота при $V = 1,89$ мм и $Ш = 2,66$ мм ($\times 21,8$); з — линия первой половины V оборота при $V = 4,2$ мм и $Ш = 3,8$ мм ($\times 10,7$); и — линия второй половины V оборота при $V = 7,1$ мм и $Ш = 7,2$ мм ($\times 5,0$); Южное Приморье, р. Артемовка; явский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

НАДСЕМЕЙСТВО МЕЕКОЦЕРАТАСЕАЕ

К числу цератитов рассматриваемого надсемейства (см. табл. 10), у которых прослежены особенности онтогенетического развития лопастных линий, относятся *Ophiceras* (*Lytophysceras*) *sacuntala* и *Acontophysceras* cf. *gibbosum* из индских отложений Гималаев (Schindewolf, 1968b), *Gyronites subdharmus*, *Ambites* cf. *discus*, *Meekoceras subcoristatum*, *Nordophysceras schmidti*, *N. euomphalus*, *N. sp.*, *Karangatites popovi*, *Svalbardiceras sibiricum*, *S. asiaticum*, *Arctomeekoceras rotundatum*, *Boreomeekoceras keyserlingi*, *Dieneroceras chao*, *D. (?) spathi*, *Arctoprionites prontchischevi*, *A. maritimus*, *Hemiprionites dunajensis* и *H. contortus* из нижнего триаса Южного Приморья и Арктической Сибири (рис. 16–25).

Шиндевольф определил, что онтогенетическое развитие лопастных линий офицератид (*Ophiceras*, *Acontophysceras*) шло по пути наращивания умбиликальных элементов: $ELU_1 I \rightarrow ELU_1 U_3 U_1 I$. В индексах Руженцева это выглядит как: $VU : ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^2 I (D_1 D_1)$.

Сходный тип развития, судя по новым данным, обнаруживают и микоцератиды. Тип просутуры микоцератид латиселлатный (см. табл. 10).

К числу других наиболее древних представителей рассматриваемого надсемейства относятся *Gyronites*, *Meekoceras* и *Dieneroceras*.

Лопастные линии *G. subdharmus* исследованы начиная с третьего оборота фрагмокона, где они имеют пятилопастное строение: $(V_1 V_1) U U^1 : JD$ (конец третьего оборота). Раздвоение дорсальной лопасти *D. chaoi* имеет место между четвертым и пятым оборо-

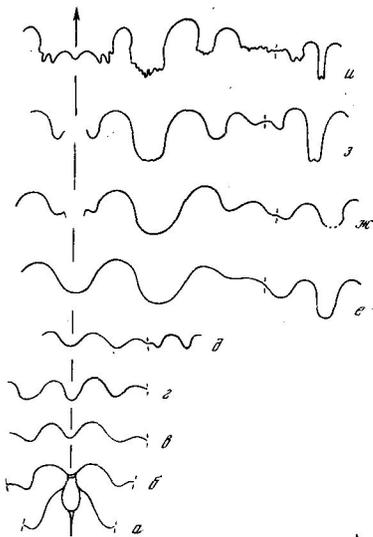


Рис. 16

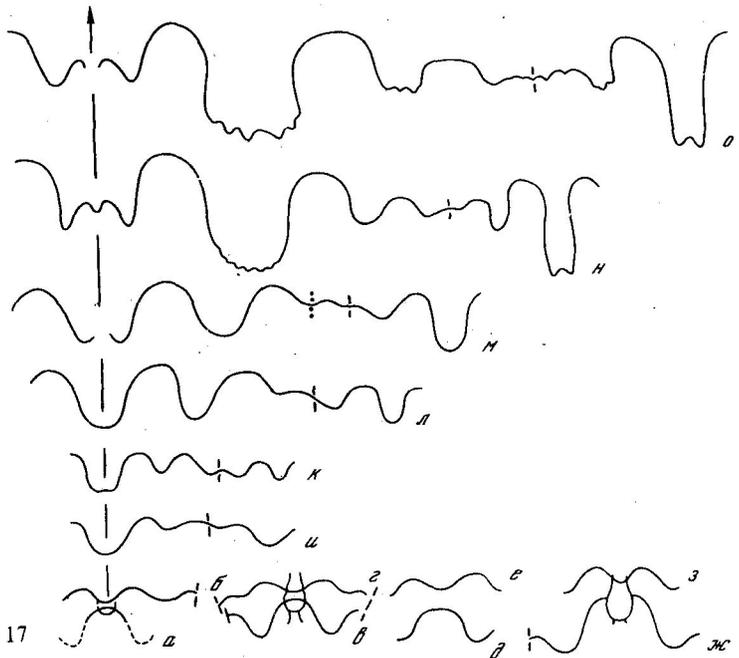


Рис. 17

Рис. 16. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Meekoceras subcristatum* Kipar.

Все стадии зарисованы с экз. № 425/801; а, б – первая и вторая линии ($\times 26$); в – третья линия при $V = 0,30$ мм и $Ш = 0,53$ мм ($\times 26$); г – четвертая линия при $V = 0,34$ мм и $Ш = 0,53$ мм ($\times 26$); д – линия конца I оборота при $V = 0,34$ мм и $Ш = 0,54$ мм ($\times 26$); е – линия второй половины II оборота при $V = 0,76$ мм и $Ш = 0,94$ мм ($\times 26$); ж – линия второй половины III оборота при $V = 1,85$ мм и $Ш = 1,58$ мм ($\times 14$); з – линия первой половины IV оборота при $V = 2,9$ мм и $Ш = 2,2$ мм ($\times 7$); и – линия второй половины V оборота при $V = 11,2$ мм и $Ш = 5,8$ мм ($\times 2,2$); Южное Приморье, западное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

Рис. 17. Онтогенетическое развитие линии *Nordophiceras schmidti* (Mojs.) morph A

Стадии а, б, л – о зарисованы с экз. № 270/802, стадии в, г – с экз. № 271/802, стадии д, е – с экз. № 273/802, стадии ж–к – с экз. № 272/802; а–з – первые и вторые линии ($\times 36,8$), имеет место индивидуальная изменчивость размера седла просутуры и цекума; и – линия первой половины I оборота при $V = 0,21$ мм и $Ш = 0,47$ мм ($\times 36,8$); к – линия первой половины II оборота при $V = 0,37$ мм и $Ш = 0,49$ мм ($\times 21,8$); л – линия второй половины II оборота при $V = 0,50$ мм и $Ш = 0,80$ мм ($\times 21,8$); м – линия второй половины III оборота при $V = 0,93$ мм и $Ш = 1,57$ мм ($\times 21,8$); н – линия второй половины IV оборота при $V = 2,4$ мм и $Ш = 3,0$ мм ($\times 16,9$); о – линия второй половины V оборота при $V = 4,3$ мм и $Ш = 4,2$ мм ($\times 10,8$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

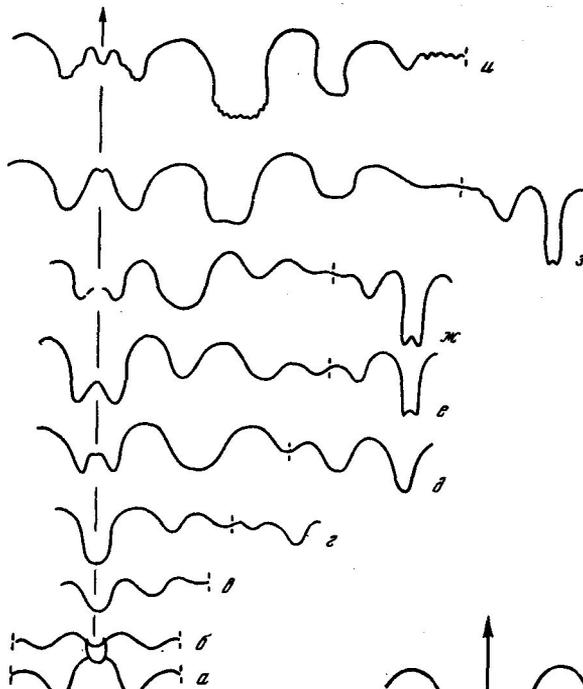


Рис. 18

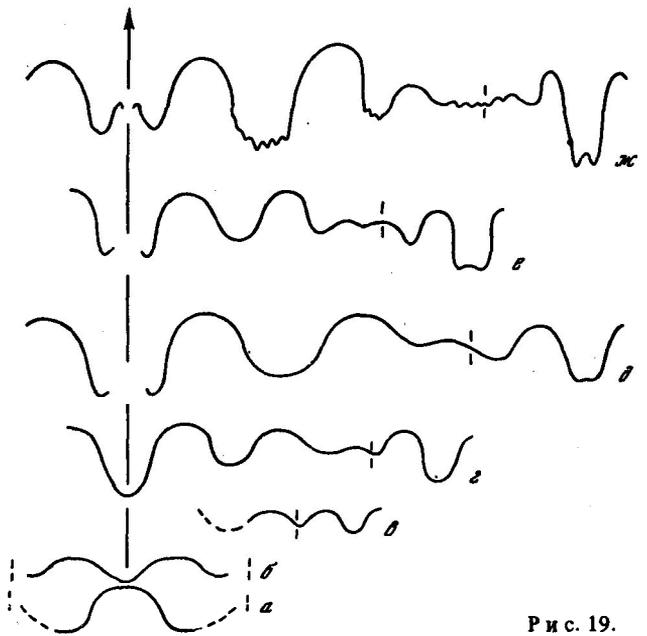


Рис. 19.

Рис. 18. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Nordophiceras euomphalus* (Keys.) morpha B

Стадии а-з — зарисованы с экз. № 269/802, стадия и — с экз. № 144/802; а, б — первая и вторая линии ($\times 40,2$); г — линия, вероятно, второй половины I оборота при $B = 0,23$ мм и $\text{Ш} = 0,50$ мм ($\times 40,2$); д — линия, по-видимому, второй половины III оборота при $B = 0,89$ мм и $\text{Ш} = 1,4$ мм ($\times 21,6$); е — линия, вероятно, первой половины IV оборота ($\times 16,8$); ж — линия, вероятно, второй половины IV оборота при $B = 2,3$ мм и $\text{Ш} = 2,0$ мм ($\times 14,7$); з — линия, вероятно, первой половины V оборота при $B = 5,2$ мм и $\text{Ш} = 3,1$ мм ($\times 14,7$); линия второй половины VI оборота при $B = 15,4$ мм и $\text{Ш} = 8,0$ мм ($\times 3,4$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Рис. 19. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Karangatites popovi* sp. nov.

Все стадии зарисованы с экз. № 158/802; а, б — первая и вторая линии ($\times 49,2$); в — линия первой половины I оборота при $B = 0,34$ мм и $\text{Ш} = 0,62$ мм ($\times 49,2$); г — линия, вероятно, первой половины II оборота при $B = 0,46$ мм и $\text{Ш} = 0,90$ мм ($\times 49,2$); д — линия, вероятно, второй половины II оборота при $B = 0,54$ мм и $\text{Ш} = 1,06$ мм ($\times 49,2$); е — линия второй половины III оборота при $B = 1,04$ мм и $\text{Ш} = 0,90$ мм ($\times 26,4$); ж — линия второй половины V оборота при $B = 6,2$ мм и $\text{Ш} = 5,1$ мм ($\times 6,0$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

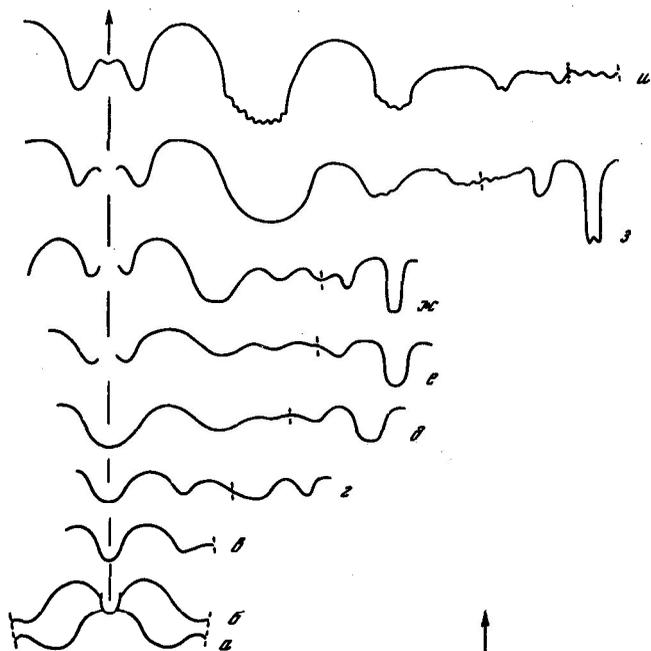


Рис. 20

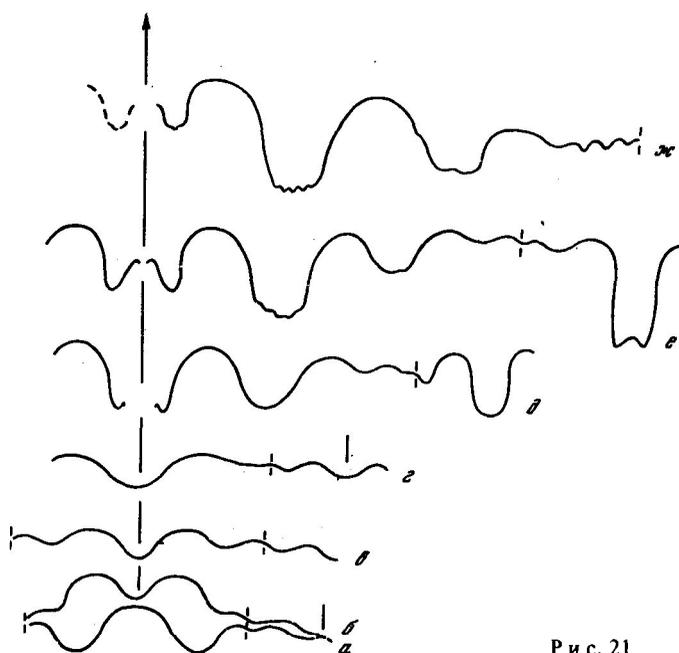


Рис. 21

Рис. 20. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Svalbardiceras sibiricum* (Mojs.) morpha A

Стадии а-з зарисованы с экз. № 174/802, стадия и - с экз. № 171/802; а, б - первая и вторая линии ($\times 41,4$); в - третья линия при $B = 0,27$ мм и $\text{Ш} = 0,56$ мм ($\times 41,4$); г - четвертая линия при $B = 0,28$ мм и $\text{Ш} = 0,56$ мм ($\times 41,4$); д - линия второй половины I оборота при $B = 0,39$ мм и $\text{Ш} = 0,70$ мм ($\times 41,4$); е - линия второй половины II оборота при $B = 0,99$ мм и $\text{Ш} = 1,4$ мм ($\times 22,4$); ж - линия второй половины III оборота при $B = 1,80$ мм и $\text{Ш} = 1,43$ мм ($\times 17,3$); з - линия второй половины IV оборота при $B = 3,9$ мм и $\text{Ш} = 3,3$ мм ($\times 11,2$); и - линия первой половины V оборота при $B = 10,8$ мм и $\text{Ш} = 6,1$ мм ($\times 5,3$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Рис. 21. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Svalbardiceras asiaticum* sp. nov. morpha B

Все стадии зарисованы с экз. № 243/802; а, б - первая и вторая линии ($\times 48,7$); в - третья линия при $B = 0,24$ мм и $\text{Ш} = 0,47$ мм ($\times 48,7$); г - линия, вероятно, первой половины второго оборота при $B = 0,44$ мм и $\text{Ш} = 0,76$ мм ($\times 48,7$); д - линия, вероятно, первой половины III оборота при $B = 1,43$ мм и $\text{Ш} = 1,21$ мм ($\times 26,4$); е - линия, по-видимому, первой половины V оборота при $B = 4,1$ мм и $\text{Ш} = 2,3$ мм ($\times 13,2$); ж - линия, вероятно, второй половины V оборота при $B = 9,8$ мм и $\text{Ш} = 6,0$? мм ($\times 6,1$); Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

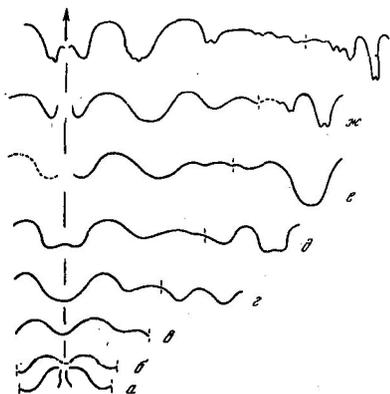


Рис. 22

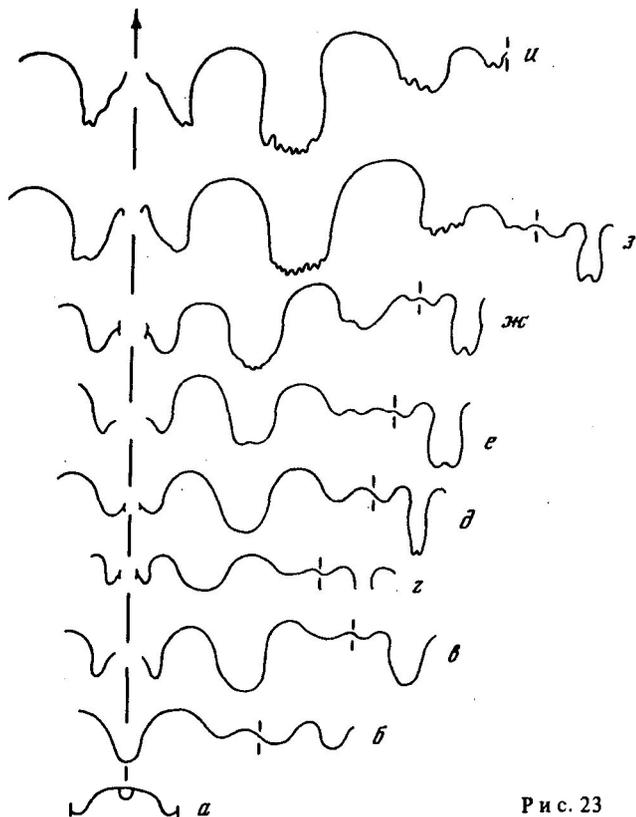


Рис. 23

Рис. 22. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arcctomeekoceras rotundatum* (Mojs.)

Стадии а-е зарисованы с экз. № 268/802, стадии ж-з - с экз. № 251/802; а, б - первая и вторая линии ($\times 32,8$); в - третья линия при $V = 0,21$ мм и $Ш = 0,62$ мм ($\times 41$); г - линия, вероятно, второй половины I оборота при $V = 0,36$ мм и $Ш = 0,63$ мм ($\times 32,8$); д - линия, вероятно, конца I оборота при $V = 0,43$ мм и $Ш = 0,77$ мм ($\times 32,8$); е - линия, вероятно, второй половины II оборота при $V = 1,16$ мм и $Ш = 1,47$ мм ($\times 17,6$); ж - линия, вероятно, первой половины VI оборота при $V = 6,1$ мм и $Ш = 3,2$ мм ($\times 4,1$); з - линия, Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Рис. 23. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Dieneroceras chaoi* Kipar.

а - экз. № 350/801, просутура ($\times 37,8$); б-ж - экз. № 609/801; б - линия первой половины I оборота при $V = 0,21$ мм и $Ш = 0,43$ мм ($\times 75$); в - линия второй половины II оборота при $V = 1,22$ мм и $Ш = 1,27$ мм ($\times 20,3$); г - линия первой половины III оборота при $V = 1,93$ мм и $Ш = 1,57$ мм ($\times 10,1$); д - линия второй половины III оборота при $V = 2,2$ мм и $Ш = 1,9$ мм ($\times 10,1$); е - линия первой половины IV оборота при $V = 2,8$ мм и $Ш = 2,9$? мм ($\times 10,1$); ж - линия второй половины V оборота при $V = 3,6$ мм и $Ш = 2,9$ мм ($\times 10,1$); з - экз. № 350/801, линия начала второй половины VI оборота при $V = 8,2$ мм и $Ш = 5,2$ мм ($\times 4,7$); и - экз. № 347/801, линия середины второй половины VI оборота при $V = 8,7$ мм и $Ш = 5,5$? мм ($\times 3,2$); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

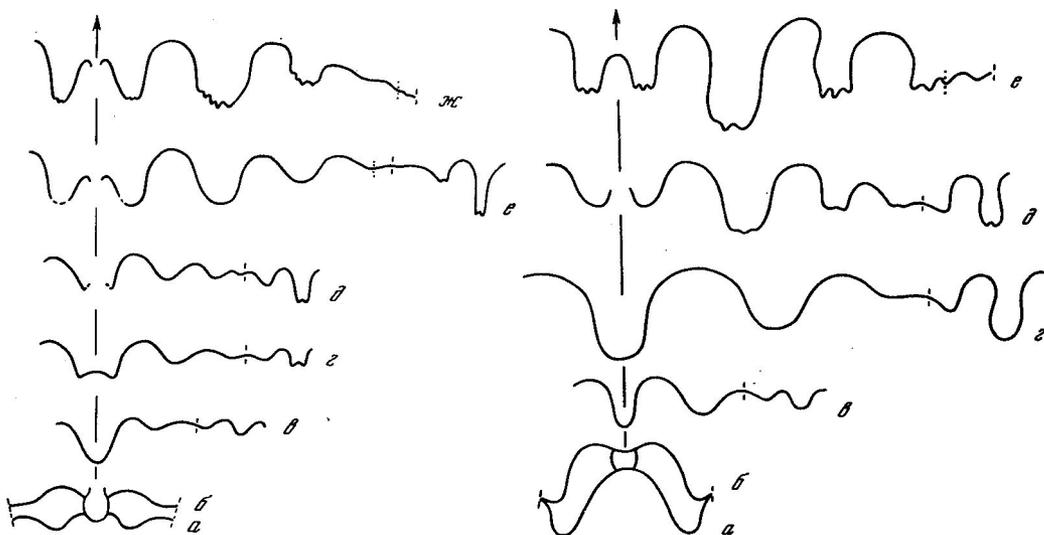


Рис. 24. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Arctopronites prontchischevi* sp. nov.

Все стадии зарисованы с экз. № 246/802; а, б — первая и вторая линии ($\times 46$); в — линия второй половины I оборота при $V = 0,31$ мм и $Ш = 0,62$ мм ($\times 24,8$); г — линия первой половины II оборота при $V = 0,57$ мм и $Ш = 0,80$ мм ($\times 24,8$); д — линия второй половины III оборота при $V = 1,53$ мм и $Ш = 1,55$ мм ($\times 12,4$); е — линия начала первой половины V оборота при $V = 6,4$ мм и $Ш = 3,5$ мм ($\times 5,8$); ж — линия середины первой половины V оборота при $V = 6,9$ мм и $Ш = 4,1$ мм ($\times 5,8$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spinificatus*

Рис. 25. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Hemipronites dunajensis* Yu. Zakh.

Стадии а—д зарисованы с экз. № 244/801, стадия е—с экз. № 234/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 43$); в — линия первой половины I оборота при $V = 0,34$ мм и $Ш = 0,41$ мм ($\times 43$); г — линия второй половины II оборота при $V = 0,84$ мм и $Ш = 0,86$ мм ($\times 43$); д — линия второй половины III оборота при $V = 3,2$ мм и $Ш = 2,0$ мм ($\times 11,5$); е — линия второй половины IV оборота при $V = 9,0$ мм и $Ш = 6,2$ мм ($\times 4,6$); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

тами. Лопасть U^2 закладывается лишь в начале шестого оборота: $(V_1 V_1) U U^1 U^2 : I (D_1 D_1)$. Дорсальная лопасть здесь существенно раздвоена. Все лопасти, кроме U^2 , зазубрены в основании.

Большой интерес представляют данные о *Meekoceras* и *Dieneroceras*, поскольку развитие лопастных линий у них происходило в несколько ином плане, чем это наблюдается у их предков (*Ophiceratidae*, *Gyronitidae*). Предполагаемые потомки *Meekoceras* (*Nordopliceras*, *Svalbardiceras*, *Arctomeekoceras*, *Boreomeekoceras*, *Karangatites*), очевидно, имели уже иной онтогенез в плане развития предков *Meekoceras*.

Онтогенетическое развитие лопастных линий *M. Subcratum* (см. рис.16) шло по пути образования лопасти U^1 и усложнения лопасти I, а именно: $VU : ID$ (вторая просатура) $\rightarrow V U U^1 ID$ (конец I оборота — конец II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) U U^1 : I (D_1 D_1)$ (начало третьего оборота; здесь развитие лопастной линии идет в таком же плане, как и у предковых форм, хотя усложнение дорсальной лопасти в онтогенезе произошло несколько раньше) $\rightarrow (V_1 V_1) U U^1 (I_2 I_1) (D_1 D_1)$ (конец III оборота; здесь происходит раздвоение лопасти I за счет появления дополнительного вреза в нижней части стенки этой лопасти; у других представителей *Meekocerataceae*, за исключением *Dieneroceras*, аналогичный врез приходится на вершину соседнего с лопастью I седла, это некоторое смещение места закладки шестого элемента лопастной линии у разных представителей описываемого надсемейства и находит свое отражение в индексах формул: у *Gyronites*, *Nordopliceras* и многих других представителей, рассматриваемый элемент лопастной линии обозначен как U^2 , а у *Meekoceras* и *Dieneroceras* — как I_2) $\rightarrow (V_1 V_1) U U^1 I_2 : I_1 (D_1 D_1)$ (начало IV оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) U U^1 (I_2 = mS) I_1 (D_1 D_1)$ (V—VI оборота). Первая зазубренность лопасти U наблюдается в пределах первой половины пятого оборота.

У *Dieneroceras* (см. рис.23) обращает на себя внимание очень широкое седло просу-туры (латиселлатный тип) и более раннее по сравнению с *Meekoceras* расчленение вен-тральной лопасти (в конце II, а не в начале III оборотов), раздвоение дорсальной ло-пасти и усложнение лопасти *U* сравнимых родов наблюдается на одной и той же ста-дии развития (более ранней, чем у их предковой формы — *Gyronites*): $VU:ID$ (первая половина I оборота) $\rightarrow (V_1V_1) UU^1:ID$ (III оборот) $\rightarrow (V_1V_1) UU^1 (I_2I_1) (D_1D_1)$ (IV–V обороты) $\rightarrow (V_1V_1) UU^1 I_2: I_1 (D_1D_1)$. Лопасть $I_2 D$ *chaoi* значительно ме-нее усложнена, чем соответствующий элемент *M. subcristatum*.

Отличительной особенностью большинства более поздних представителей Meekoce-
rataceae (*Karangatites*, *Svalbardiceras*, *Arctomeekoceras* и, по-видимому, *Boremeekoceras*) несколько более раннее по сравнению с *Gyronites* и *Meekoceras* расчленение вен-тральной лопасти. Так, онтогенетическое развитие лопастных линий *S. sibiricum* (см. рис. 20) вы-глядит следующим образом: $VU:ID$ (вторая сутура, начало I оборота) $\rightarrow VUU^1:ID$ (конец I оборота) $\rightarrow (V_1V_1) UU^1 (U^2) ID$ (конец II оборота) $\rightarrow (V_1V_1) UU^1 U^2 I (D_1D_1)$ (конец III оборота) $\rightarrow (V_1V_1) UU^1 (U^2=MS) I (D_1D_1)$ (конец IV оборота и далее).

Разные виды рода *Svalbardiceras* (см.рис.17–21) имеют идентичный тип развития рассматриваемого признака (некоторые различия проявляются лишь в пропорциях от-дельных элементов, замеры которых приведены в табл. 10).

Небольшое различие в темпах развития отдельных элементов лопастной линии обна-руживается у разных видов рода *Nordophiceras* (см. рис.17–18, табл.10). Аналогичное явление наблюдается и у разных видов рода *Arctopronites* (см. рис.24, табл.10).

Meekocerataceae в целом развивались по пути наращивания элементов лопастной ли-нии в районе умбиликального шва, усложнения лопасти U^2 , значительно реже I.

НАДСЕМЕЙСТВО COLUMBITACEAE

Особенности онтогенетического развития лопастных линий исследованы у шести представителей данного надсемейства — *Hellenites tchernyscheviensis*, *Neocolumbites insi-
gnis*, *N. grammii*, *Columbites ussuriensis*, *Subcolumbites multififormis* и *Paragoceras gracialis*, принадлежащих семействам Hellenitidae и Columbidae (рис.26–29). Все исследован-ные формы происходят из отложений русского яруса о-ва Русский.

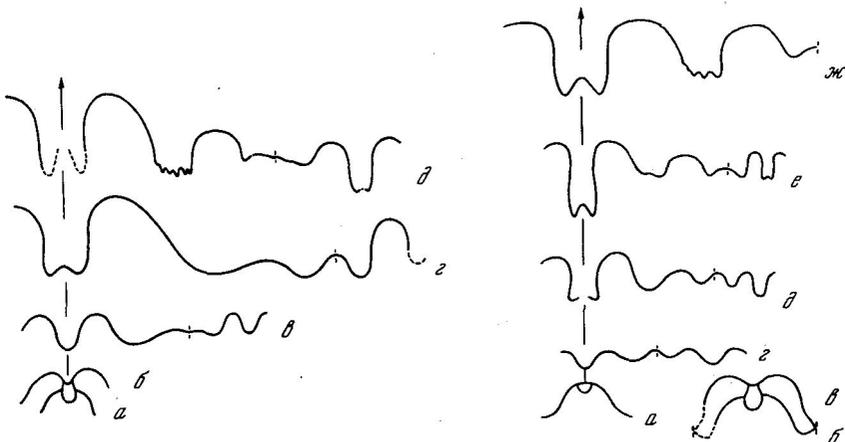


Рис. 26. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Neocolumbites insignis* Yu. Zakh.

Все стадии зарисованы с экз. № 620/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 32,8$); в — ли-ния первой половины II оборота при $V = 0,43$ мм и $Ш = 0,72$ мм ($\times 32,8$); г — линия вто-рой половины II оборота при $V = 0,77$ мм и $Ш = 1,20$ мм ($\times 32,8$); д — линия второй половины V оборота при $V = 5,3$ мм и $Ш = 5,2$ мм ($\times 4,1$); Южное Приморье, о-в Русский; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*

Рис. 27. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Neocolumbites grammii* Yu. Zakh.

Стадии а, г—е зарисованы с экз. № 477/801; стадия б, в — с экз. № 695/801, стадия ж — экз. № 469/801; а—в — первая и вторая линии ($\times 35,3$); г — третья линия при $V = 0,29$ мм и $Ш = 0,45$ мм ($\times 35,3$); д — линия второй половины III оборота при $V = 1,33$ мм и $Ш = 200$ мм ($\times 9,5$); е — линия первой половины V оборота при $V = 3,2$ мм и $Ш = 3,8$ мм ($\times 4,4$); ж — линия, вероятно, первой половины VI оборота при $V = 8,9$ мм ($\times 3,4$); Южное Приморье, о-в Русский; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*

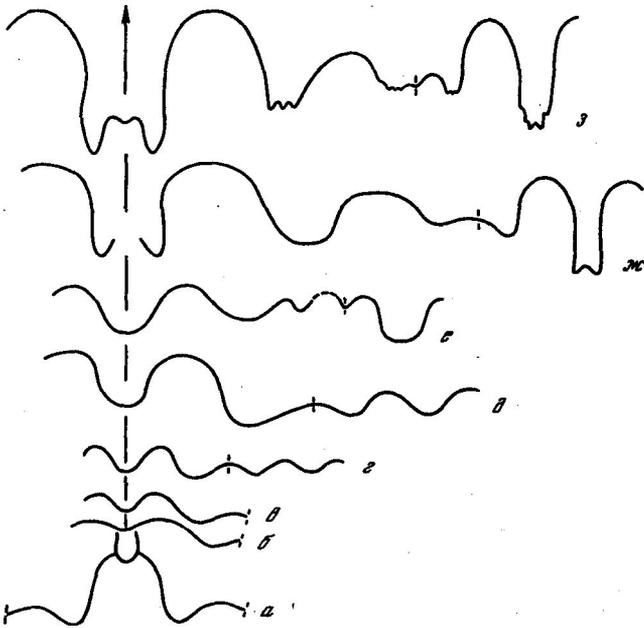


Рис. 28

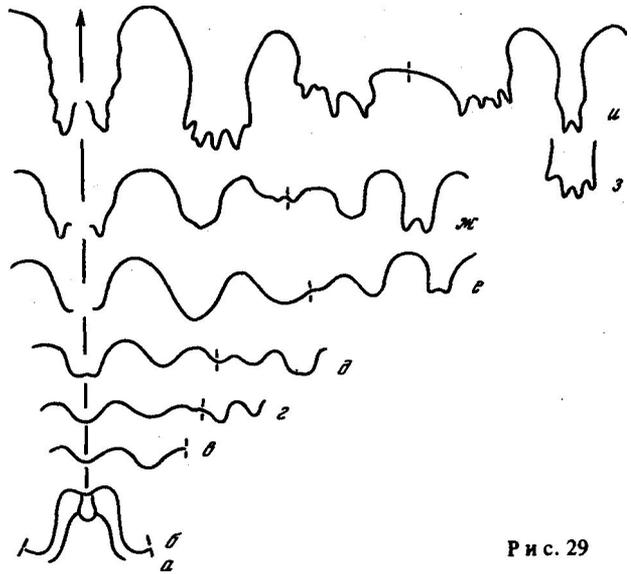


Рис. 29

Рис. 28. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Columbites ussuriensis* Burij et Zharn.

Все стадии зарисованы с экз. № 613/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 45$); в — третья линия при $V = 0,29$ мм и $\text{Ш} = 0,54$ мм ($\times 45$); г — линия середины I оборота при $V = 0,28$ мм и $\text{Ш} = 0,51$ мм ($\times 45$); д — линия первой половины II оборота при $V = 0,50$ мм и $\text{Ш} = 0,73$ мм ($\times 45$); е — линия первой половины III оборота при $V = 0,90$ мм и $\text{Ш} = 1,57$ мм ($\times 24$); ж — линия второй половины III оборота при $V = 1,32$ мм и $\text{Ш} = 2,3$ мм ($\times 24$); з — линия первой половины VI оборота при $V = 5$ мм и $\text{Ш} = 7$ мм ($\times 5,6$); Южное Приморье, о-в Русский; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*

Рис. 29. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Subcolumbites multiformis* Kipar.

Стадии а-ж зарисованы с экз. № 614/801, стадия з — с экз. № 456/801, стадия и — экз. № 615/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 45$); в — третья линия при $V = 0,24$ мм и $\text{Ш} = 0,43$ мм ($\times 45$); г — линия второй половины I оборота при $V = 0,28$ мм и $\text{Ш} = 0,49$ мм ($\times 45$); д — линия второй половины II оборота при $V = 0,30$ мм и $\text{Ш} = 0,52$ мм ($\times 45$); е — линия первой половины III оборота при $V = 0,79$ мм и $\text{Ш} = 1,64$ мм ($\times 24,6$); ж — линия первой половины V оборота при $V = 2,0$ мм и $\text{Ш} = 3,2$ мм ($\times 12,3$); з — дорсальная лопасть при $V = 6,8$ мм и $\text{Ш} = 16$ мм ($\times 3,5$); и — линия второй половины VII оборота при $V = 7,9$ мм и $\text{Ш} = 16,0$ мм ($\times 1,9$); Южное Приморье, о-в Русский; русский ярус, зона *Subcolumbites multiformis*

Представители рода *Neocolumbites* обладают более примитивно устроенной просутурой в сравнении с *Columbites* и *Subcolumbites*. У исследованных *Neocolumbites* (рис. 26, 27, табл. 10) тип просутуры латиселлатный, у *Columbites* и *Subcolumbites* – ангустиселлатный. Таким образом, перестройка просутуры у рассматриваемых цератитов происходит в пределах единого семейства. Наряду с этим у *Columbites* наблюдается развитие вентральной лопасти и умбиликальных элементов по сравнению с *Neocolumbites*.

Онтогенез *C. ussuriensis* (см. рис. 53, табл. 10) происходит по типу: VU : ID (вторая сутура – начало II оборота) → VUU¹ ID (начало III оборота) → (V₁V₁)UU¹ : I(D₁D₁) (конец III – VI обороты).

Онтогенетическое развитие *N. insignis*, в соответствии со сказанным, несколько иное: VU : I D (вторая сутура) → VU (U¹) : ID (начало II оборота) → (V₁V₁)UU¹ : ID (конец II оборота) → (V₁V₁)UU¹ : I(D₁D₁) (зафиксировано только в конце V оборота).

Наиболее ускоренное развитие отдельных элементов лопастной линии (раздвоение вентральной и дорсальной лопастей) наблюдается у поздних представителей колумбитид *Subcolumbites* (см. рис. 54, табл. 10): VU : ID (вторая сутура – начало I оборота) → VUU¹ : ID (конец I оборота) → (V₁V₁)UU¹ ID (начало II оборота) → (V₁V₁)UU¹ : I(D₁D₁) (начало III – конец VI оборотов). Особенным признаком *Subcolumbites*, отличающим его от других колумбитид, является заметное усложнение его дорсальной и вентральной лопастей (дорсальная лопасть приобретает четырехзубчатое очертание, стенки вентральной лопасти гофрированы).

Ускоренное развитие отдельных элементов лопастной линии, близкое к развитию *Subcolumbites*, наблюдается и у другого позднего представителя колумбитид – *Paragoceras* (см. табл. 10).

НАДСЕМЕЙСТВО DINARITACEAE

Необходимость выделения надсемейства Dinaritaceae на основе Dinaritidae доказана А.А. Шевыревым (1968), который привел данные по онтогенезу *Kashmirites*, *Preflorianites*, *Xenoceltites*, *Kazakhstanites*, *Tirolites* и *Dinarites* из отложений русского яруса Мангышлака. Ниже приводятся новые данные по *Anakashmirites latiplicatus*, *Anasibirites nevolini*, *Xenoceltites glacialis*, *Hemilecanites* sp., *Hemilecanites* sp. indet., *Palaeokazakhstanites ussuriensis*, *Olenekites spiniplicatus*, *Subolenekites altus*, *Parasibirites grambergi*, *Sibirites eichwaldi*, *Keyserlingites middendorffi* и *K. subrobustus* из отложений аякского и русского ярусов нижнего триаса Южного Приморья и Арктической Сибири (рис. 30–35, табл. 10).

У одного из ранних представителей рассматриваемого надсемейства – *A. latiplicatus* лопастная линия развивалась по типу: VU : ID (конец I – начало II оборотов) → (V₁V₁)U : ID (вторая половина II оборота) → (V₁V₁)U(U¹)ID (конец II оборота) → (V₁V₁)UU¹ ID (конец III – начало IV оборотов) → (V₁V₁)U U¹(D₁D₁) (конец IV – начало VI оборотов). Зазубренность лопастей отмечается с шестого оборота (в пределах IV оборота лопасти V₁, U, U¹ и I не расчленены).

Шевырев (1968) приводит аналогичную формулу, отражающую особенности онтогенеза лопастной линии и для другого представителя кашмиритид – *Kashmirites*. Появление лопасти U¹ у *Anakashmirites* и *Kashmirites* наблюдается на одной и той же стадии онтогенеза, вместе с тем раздвоение вентральной лопасти у *Kashmirites* происходит на несколько более ранней стадии, чем это наблюдается у *Anakashmirites*.

Лопасты V₁ исследованного *A. latiplicatus* (VI оборот) имеют в основании зубчики, отсутствующие у мангышлакского *Kashmirites*.

В составе Dinaritaceae в настоящей работе рассматриваются также и ксеноцелтитиды, отличающиеся от наиболее примитивных представителей исследуемого надсемейства появлением дополнительного элемента U² (редко I²). Кроме этого, судя по материалам А.А. Шевырева (1968), касающимся *Preflorianites*, формирование лопасти U¹ у них происходит на более ранней стадии онтогенеза, чем это наблюдается у *Anakashmirites* и *Kashmirites*. Лопасты V₁ *Preflorianites* зазубрены. Близкое к *Preflorianites* развитие имеет и *Xenoceltites*. Онтогенетическое развитие лопастной линии сибирского *X. glacialis* (рис. 31, табл. 10) происходило по типу: VUU¹ : ID (конец I оборота – II оборот) → (V₁V₁)U U¹(U²) : I(D₁D₁) (конец IV оборота) → (V₁V₁)UU¹U² : I(D₁D₁) (начало

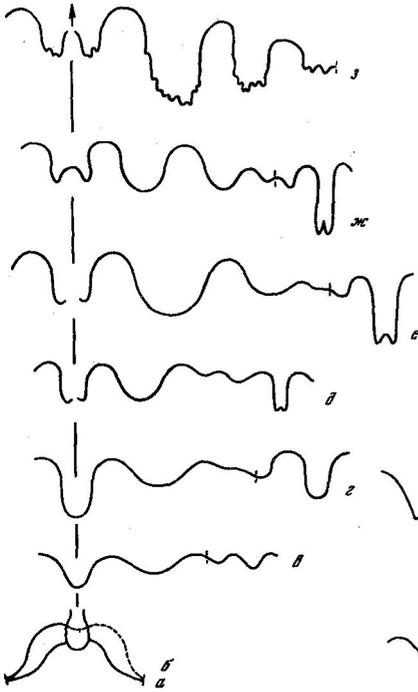


Рис. 30

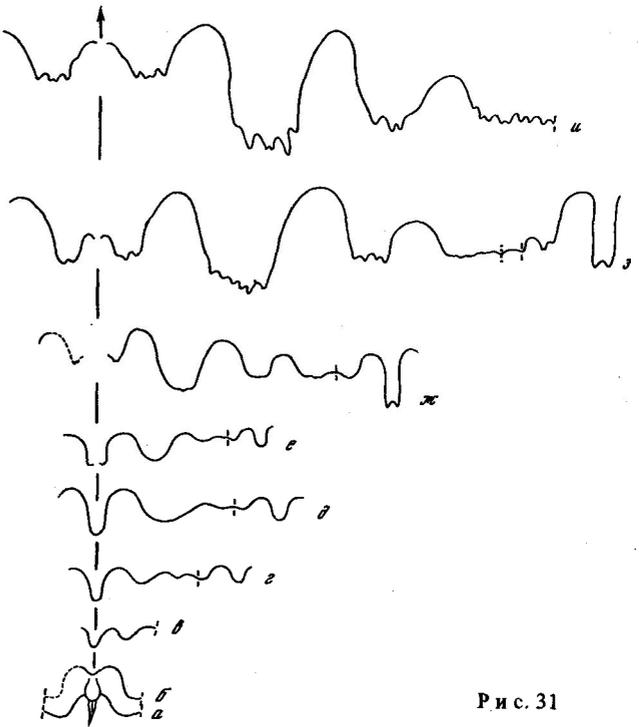


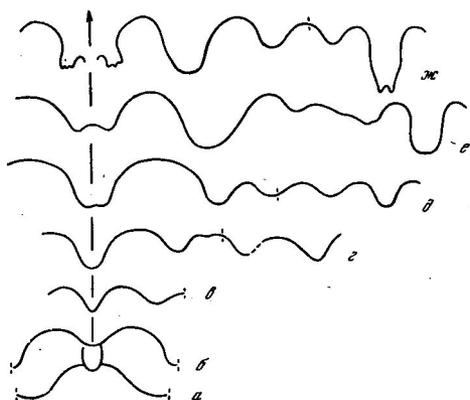
Рис. 31

Рис. 30. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Anasibirites nevolini* Burij et Zharn. morph A

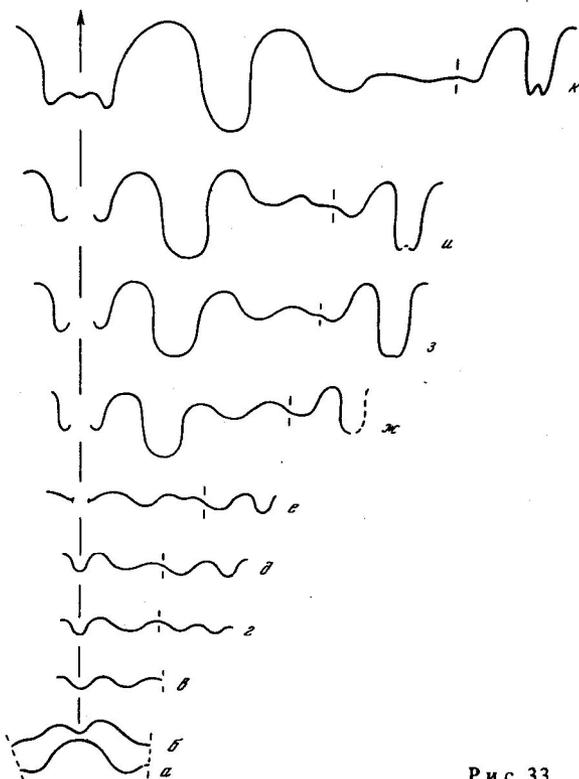
Стадии а-ж зарисованы с экз. № 624/801, стадия з - с экз. № 625/801; а, б - первая и вторая линии ($\times 34,5$); в - линия первой половины I оборота при $B = 0,39$ мм и $\text{Ш} = 0,74$ мм ($\times 34,5$); г - линия первой половины II оборота при $B = 0,57$ мм и $\text{Ш} = 0,67$ мм ($\times 34,5$); д - линия конца II оборота при $B = 0,89$ мм и $\text{Ш} = 0,94$ мм ($\times 18,5$); е - линия первой половины III оборота при $B = 1,34$ мм и $\text{Ш} = 1,34$ мм ($\times 18,5$); ж - линия, вероятно, первой половины IV оборота при $B = 2,9$ мм и $\text{Ш} = 2,2$ мм ($\times 9,3$); з - линия, вероятно, второй половины V оборота при $B = 11,1$ мм и $\text{Ш} = 8,9$ мм ($\times 2,9$); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*

Рис. 31. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Anasibirites nevolini* Burij et Zharn. morph B

Стадии а-з зарисованы с экз. № 627/801, стадия и - с экз. № 626/801; а, б - первая и вторая линии ($\times 29,4$); в - третья линия при $B = 0,40$ мм и $\text{Ш} = 0,41$ мм ($\times 29,4$); г - линия первой половины II оборота при $B = 0,51$ мм и $\text{Ш} = 0,41$ мм ($\times 29,4$); д - линия конца первой половины II оборота при $B = 0,57$ мм и $\text{Ш} = 0,66$ мм ($\times 29,4$); е - линия первой половины III оборота при $B = 0,94$ мм и $\text{Ш} = 0,99$ мм ($\times 15,8$); ж - линия второй половины IV оборота при $B = 4,2$ мм и $\text{Ш} = 2,8$ мм ($\times 7,9$); з - линия первой половины V оборота при $B = 6,2$ мм и $\text{Ш} = 3,9$ мм ($\times 7,9$); и - линия второй половины VI оборота при $B = 14,2$ мм и $\text{Ш} = 8,8$ мм ($\times 3,7$); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*



Р и с. 32



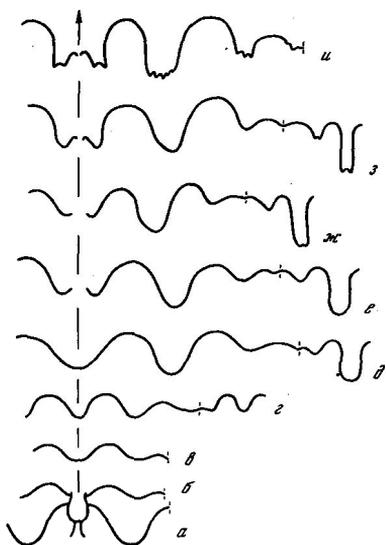
Р и с. 33

Р и с. 32. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Palaekazachstanites ussuriensis* Yu. Zakh.

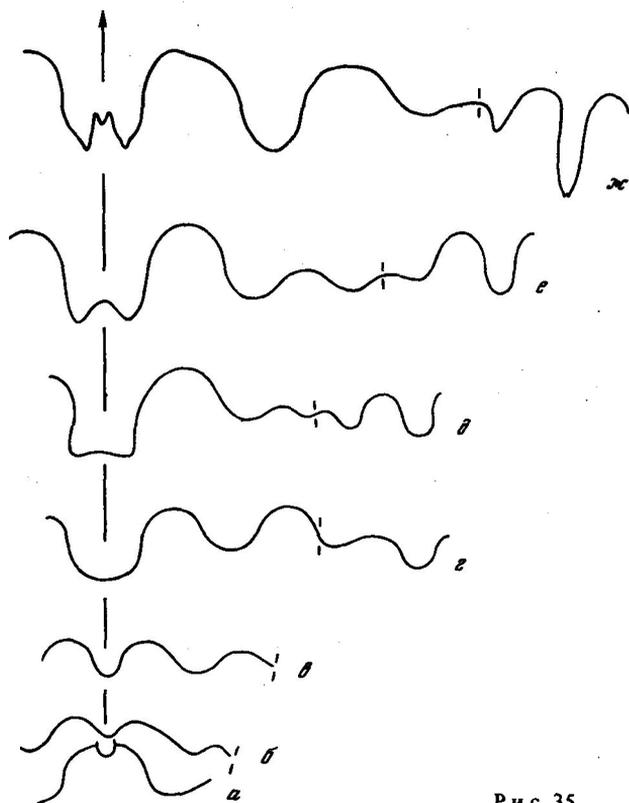
Все стадии зарисованы с экз. № 10/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 34,2$); в — линия первой половины I оборота при $V = 0,40$ мм и $Ш = 0,54$ мм ($\times 34,2$); г — линия первой половины II оборота при $V = 0,54$ мм и $Ш = 1,07$ мм ($\times 34,2$); д — линия второй половины II оборота при $V = 0,64$ мм и $Ш = 1,14$ мм ($\times 34,2$); е — линия второй половины III оборота при $V = 1,23$ мм и $Ш = 1,53$ мм ($\times 18,5$); ж — линия второй половины V оборота при $V = 5,7$ мм и $Ш = 5,8$ мм ($\times 4,3$); Южное Приморье, западное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

Р и с. 33. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.) morpha B

Стадии а-е — зарисованы с экз. № 699/802, ж-к — с экз. № 403/802; а, б — первая и вторая линии ($\times 31,8$); в — третья линия при $V = 0,24$ мм и $Ш = 0,48$ мм ($\times 31,8$); г — линия второй половины I оборота при $V = 0,31$ мм и $Ш = 0,48$ мм ($\times 31,8$); д — линия второй половины I оборота при $V = 0,32$ мм и $Ш = 0,50$ мм ($\times 31,8$); е — линия первой половины III оборота при $V = 0,39$ мм и $Ш = 0,61$ мм ($\times 31,8$); и — линия первой половины III оборота при $V = 0,97$ мм и $Ш = 1,17$ мм ($\times 17,2$); з — линия первой половины III оборота при $V = 1,17$ мм и $Ш = 1,3$ мм ($\times 17,2$); и — линия второй половины III оборота при $V = 1,4$ мм и $Ш = 1,5$ мм ($\times 17,2$); к — линия второй половины IV оборота при $V = 0,41$ мм и $Ш = 3,85$ мм ($\times 8,9$); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*



Р и с. 34



Р и с. 35

Р и с. 34. Онтогенетическое развитие *Subolenekites altus* (Mojs.) morph A

Стадии а-з зарисованы с экз. № 274/802, стадия и - с экз. № 275/802; а, б - первая и вторая линии ($\times 37$); в - линия первой половины I оборота при $V = 0,20$ мм и $\text{Ш} = 0,49$ мм; г - линия первой половины II оборота при $V = 0,38$ мм и $\text{Ш} = 0,64$ мм ($\times 37$); д - линия второй половины II оборота при $V = 0,64$ мм и $\text{Ш} = 0,71$ мм ($\times 20$); е - линия второй половины III оборота при $V = 1,6$ мм и $\text{Ш} = 1,7$ мм ($\times 15,6$); ж - линия первой половины IV оборота; Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Р и с. 35. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Sibirites eichwaldi* Mojs. morph A

Стадии а-в зарисованы с экз. № 257/802, стадии г-ж - с экз. № 258/802; а, б - первая и вторая линии ($\times 70,7$); в - линия первой половины I оборота при $V = 0,20$ мм и $\text{Ш} = 0,41$ мм ($\times 70,7$); г - линия первой половины I оборота при $V = 0,23$ мм и $\text{Ш} = 0,43$ мм ($\times 76,7$); д - линия конца первой половины I оборота при $V = 0,34$ мм и $\text{Ш} = 0,57$ мм ($\times 70,7$); е - линия второй половины I оборота при $V = 0,43$ мм и $\text{Ш} = 0,71$ мм ($\times 70,7$); ж - линия первой половины IV оборота при $V = 4,2$ мм и $\text{Ш} = 4,6$ мм ($\times 8,9$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Воборота). Аналогичным образом развивался и мангышлакский *Xenoceltites mangyshlakensis* (Шевырев, 1968).

Представителей *Anasibirites*, близких по развитию лопастной линии к *Preflorianites* и *Xenoceltites*, следует рассматривать, по-видимому, также в составе семейства *Xenoceltitidae*. *A. nevolini* (см. рис.30, табл.10), как и типичные цератиты *Dinaritaceae*, обладают латиселлатным типом просутуры и характеризуются нижеследующими особенностями развития: $VU : ID$ (начало I оборота) $\rightarrow VU (U^1) : ID$ (начало II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : I (D_1 D_1)$ (конец II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2) I (D_1 D_1)$ (начало III оборота+) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^2 : I (D_1 D_1)$ (начало IV оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2 = mS) : I (D_1 D_1)$ (конец V оборота). Развитие *A. nevolini* по сравнению с вышеописанным отличается только несколько более ранним развитием лопастей U^1 и U^2 .

Род *Hemilecanites* включен в состав семейства *Xenoceltitidae* весьма условно (отли-

Развитие лопастных линий одного из наиболее древних представителей сибиритид — *Palaeokazachstanites* (см. рис.32, табл.10) происходило по такому же типу, как у кашмиритид: $VU : ID$ (вторая сутура, начало I оборота) $\rightarrow VU (U^1) ID$ (начало II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 ID$ (II — V обороты). Периоды возникновения различных элементов лопастных линий у *Palaeokazachstanites* и другого представителя сибиритид — *Kazachstanites* совпадают (у последнего отсутствует только зазубренность лопастей V_1). Сходное развитие имеет и *Olenekites* (см. рис.33, табл.10). Ветви вентральной лопасти у *O. spiniplicatus* обычно остроконечные (как у *Kazachstanites*), однако иногда даже в пределах одного и того же экземпляра удается обнаружить V_1 как остроконечные, так и зазубренные (Захаров, 1970, б, рис.4 е—д). Кроме этого *Olenekites* характеризуется появлением первых признаков лопасти U^2 .

Несколько своеобразно развитие таких сибиритид, как *Subolenekites* (см. рис.34, табл.10): $VU : ID$ (вторая сутура, начало I оборота) $\rightarrow VUU^1 : ID$ (начало II оборота) $\rightarrow VUU^1 (U^2) ID$ (конец II — конец III оборотов) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2) I (D_1 D_1)$ (IV — оборот) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2 = mS) I (D_1 D_1)$ (конец V оборота).

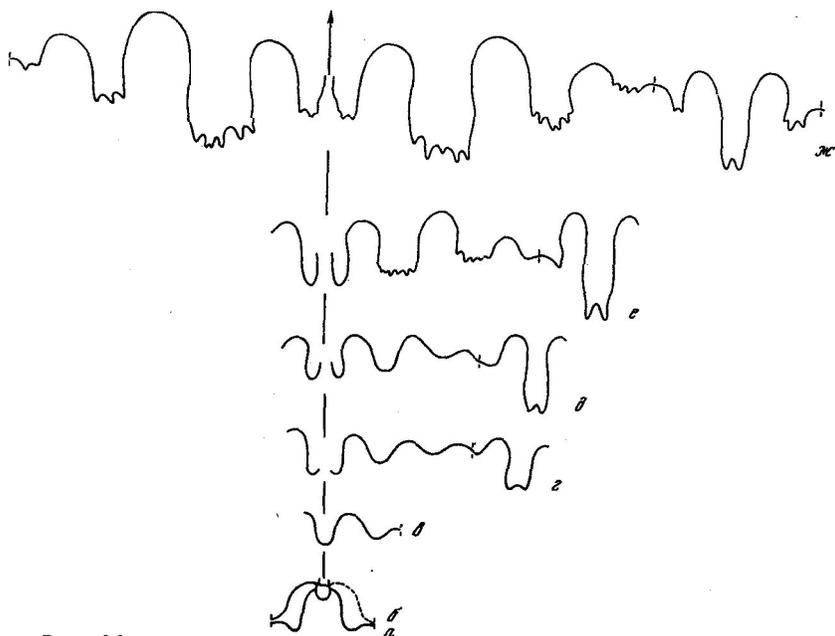
Тозер (Tozer, 1971 а) предложил выделить *Olenekites* и *Kazachstanites* в самостоятельное семейство *Olenekitidae*, но, учитывая новые данные, имеет смысл выделять это подразделение в ранге подсемейства (*Sibiritinae*), которое вместе с *Stephanitinae* и *Sibiritinae* составляет семейство *Sibiritidae*. Развитие лопастной линии *Sibirites* осуществлялось по типу: $VU : ID$ (вторая сутура, начало I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 ID$ (конец I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (D_1 D_1)$ (зафиксировано в начале IV оборота). Онтогенетическое развитие другого представителя сибиритид — *Parasibirites* (см. табл. 10) — примерно такое же. Отличительной особенностью *P. glacialis* является замедленное развитие (по сравнению с *Sibirites*) дорсальной лопасти. На поздних стадиях онтогенеза *P. glacialis* (VI оборот) наблюдается в зачаточном виде лопасть U^2 , в конце VI оборота усложняются ветви вентральной лопасти.

В составе *Dinaritaceae* предлагается рассматривать и семейство *Keuserlingitidae*, отличающееся от других семейств данного подразделения наиболее сложно расчлененной лопастной линией. Результаты сравнения двух видов рода *Keuserlingites* (см. табл.10) показывают, что развитие их лопастной линии происходило однотипно (отдельные элементы *K. subrobustus* развивались более медленно, чем соответствующие части лопастной линии *K. middendorffi*). Ниже в индексах В.Е. Руженцева отображен ход развития *K. subrobustus*: $VU (U^1) : ID$ (конец первой половины I оборота) $\rightarrow VUU^1 : ID$ (конец I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2 ?) ID$ (конец II оборота; элемент, условно обозначенный как U^2 , можно интерпретировать и как I^2) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^2 ? I (D_1 D_1)$ (IV — начало V оборотов) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2 ? = mS) (D_1 D_1)$ (начало VI оборота).

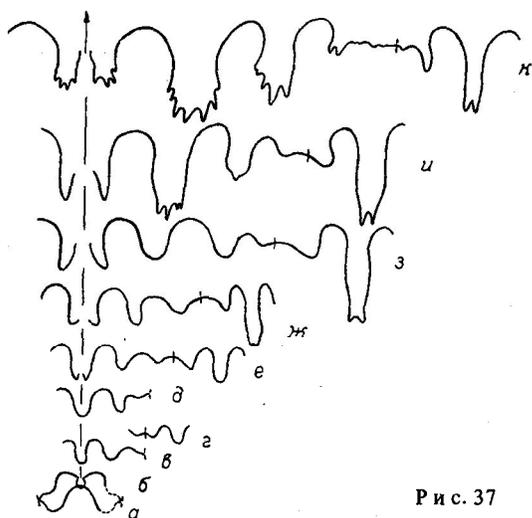
В целом развитие *Dinaritaceae* шло по пути приобретения и усложнения лопасти U^2 (реже I^2). Тип просутуры у всех исследованных представителей рассматриваемого надсемейства латиселлатный.

НАДСЕМЕЙСТВО USSURITACEAE

Особенности онтогенетического развития лопастных линий в настоящее время прослежены у *Leiophyllites visendus* (Шевырев, 1968), а также *Anaxenaspis orientalis*, *Burijites skorochodi* (рис.36), относящихся к семейству *Palaeophyllitidae* надсемейства *Ussuritaceae*, *Flemingites radiatus* (рис.37) семейства *Flemingitidae* и *Monophyllites* sp. семейства



Р и с. 36



Р и с. 37

Р и с. 36. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Burijites skorochodi* (Burij et Zharn.)

Все стадии зарисованы с экз. № 630/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 31,2$); в — линия первой половины I оборота при $B = 0,35$ мм и $\text{Ш} = 0,50$ мм ($\times 31,2$); г — линия, вероятно, второй половины II оборота при $B = 0,51$ мм и $\text{Ш} = 0,76$ мм ($\times 31,2$); д — линия, вероятно, второй половины III оборота при $B = 1,01$ мм и $\text{Ш} = 1,43$ мм ($\times 16,8$); е — линия, по-видимому, второй половины V оборота при $B = 3,1$ мм и $\text{Ш} = 3,2$ мм ($\times 8,4$); ж — линия, вероятно, второй половины VI оборота при $B = 8,3$ мм и $\text{Ш} = 7,1$ мм ($\times 3,9$); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*

Р и с. 37. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Flemingites radiatus* Waagen

Все стадии зарисованы с экз. № 6/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 23$); в — третья септа при $B = 0,16$ мм и $\text{Ш} = 0,51$ мм ($\times 23$); г — линия, вероятно, первой половины I оборота при $B = 0,32$ мм и $\text{Ш} = 0,57$ мм ($\times 23$); д — линия, вероятно, первой половины II оборота при $B = 0,38$ мм и $\text{Ш} = 0,67$ мм ($\times 23$); е — линия, вероятно, второй половины II оборота при $B = 0,44$ мм и $\text{Ш} = 0,77$ мм ($\times 23$); ж — линия, вероятно, второй половины III оборота при $B = 1,36$ мм и $\text{Ш} = 1,40$ мм ($\times 12,5$); з — линия, по-видимому, второй половины III оборота при $B = 1,4$ мм и $\text{Ш} = 2,1$ мм ($\times 12,5$); и — линия первой половины V оборота при $B = 3,8$ мм и $\text{Ш} = 5,7$ мм ($\times 6,3$); к — линия, вероятно, первой половины VII оборота при $B = 19,7$ мм и $\text{Ш} = 8,2$ мм ($\times 1$); Южное Приморье, западное побережье Уссурийского залива; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*

Ussuritidae, происходящих из аякского и анизийского ярусов нижнего и среднего триаса Южного Приморья и Кавказа.

Наиболее древними представителями Ussuritaceae являются, по-видимому, флемингитиды и некоторые палеофиллитиды. Лопастные линии *F. radiatus* (см. рис.37, табл. 10) развивались по типу: $VU:ID$ (вторая сутура, первая половина I оборота) $\rightarrow VUU^1:ID$ (начало II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1:ID$ (конец II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1: I(D_1 D_1)$ (вторая половина III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1(I_2 - mS) I_1(D_1 D_1)$ (начало VII оборота). Просутура *Flemingites* ангустиселлатного типа.

Аналогичное развитие линий наблюдения и у таких примитивных палеофиллитид, как *Burijites* (см. рис.36, табл.10): $VU:ID$ (вторая сутура, начало I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1: I(D_1 D_1)$ (зафиксировано на II и III оборотах) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 I_2: I_1(D_1 D_1)$ (конец V – конец VI оборотов).

Сходное развитие имеют и *Anaxenaspis* (см. табл.10), но лопасть I_2 рассматриваемого рода более сложно устроена, чем соответствующая часть лопастной линии *Burijites*.

Судя по материалам А.А. Шевырева (1968), развитие лопастной линии у поздних палеофиллитид (*Leiophyllites*) происходит по типу: $VU:ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (I_2 I_1) D \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 I_2: I_1(D_1 D_1)$ (в новой интерпретации). От *Anaxenaspis* лейофиллитиды отличаются более ранним расчленением ветвей вентральной лопасти (V_1), ускоренным развитием лопастей U и U^1 . Представляется, что именно *Anaxenaspis*, появившиеся в аякском веке, являются предками *Leiophyllites*, возникших в конце русского века и широко развившихся в среднем триасе.

Для других поздних представителей Ussuritaceae – уссуритид (*Monophyllites*) свойственна такая же последовательность в развитии лопастной линии, какая наблюдалась и при изучении флемингитид и палеофиллитид: $VUID$ (начало второй половины I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 I_2: I_1 D$ (конец III оборота).

Результаты сравнения *Monophyllites* (Захаров, 1974а) с лейофиллититами показывают, что для *Monophyllites* характерно несколько более раннее усложнение лопастей V и I . Интерпретация, согласно которой уссуритиды произошли от палеофиллитид (Шевырев, 1968), подтверждается.

В целом для представителей Ussuritaceae свойствен не только своеобразный тип развития лопастной линии с усложнением внутренней боковой лопасти, но и ангустиселлатный тип просутуры (наблюдался у *Flemingites*, *Burijites* и *Leiophyllites*), четырехлопастное строение второй сутуры (наблюдалось у *Flemingites*, *Burijites*, *Leiophyllites* и *Monophyllites*), а также филлоидное очертание седел.

Приводимый в данном разделе материал имеет важное значение для систематики аммоноидей, поскольку до его получения считалось, что уссуритиды, так же как и палеофиллитиды, принадлежат аммонитам, а не цератитам. По-иному определялось и систематическое положение флемингитид (Шевырев, 1968, Tozer, 1971а).

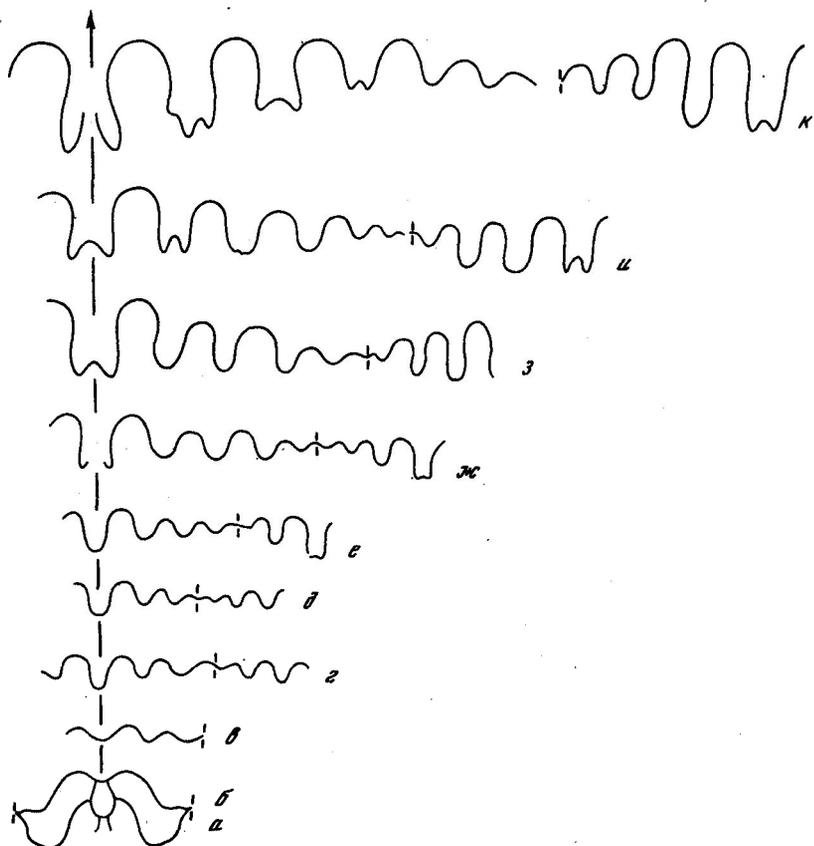
НАДСЕМЕЙСТВО ARCESTACEAE

Лопастная линия детально исследована лишь у пяти родов рассматриваемого надсемейства – *Procarmites*, *Megaphyllites* и *Arcestes* (Шевырев, 1968; Branco, 1879) из средне- и верхнетриасовых отложений Европы, а также *Phyllocladiscites* (рис.38), *Pararorapoceras* (см. табл. 10) из анизийских отложений Приморья и Колымы.

Онтогенетическое развитие *Phyllocladiscites basarginensis* предлагается интерпретировать в таком виде (см. табл. 11, рис.38): $VU(U^1) ID$ (вторая сутура) $\rightarrow VUU^1: ID$ (третья сутура) $\rightarrow VUU^1: U^2 ID$ (вторая половина I оборота) $\rightarrow VUU^1 U^3 U^2 I(D_1 D_1)$ (конец I оборота) $\rightarrow VUU^1 U^3: U^2 J(D_1 D_1)$ (вторая половина II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^3 U^5 U^6 U^4 I(D_1 D_1)$ (конец II оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) U U^1 U^3 U^5 U^6 U^7: U^4 U^2 I(D_1 D_1)$ (начало III оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) U U^1 U^3 U^5 U^6 U^7 \dots U^4 U^2 I(D_1 D_1)$ (IV–V обороты).

В отличие от прочих наиболее детально исследованных представителей Arcestaceae (*Procarmites*, *Megaphyllites*, *Arcestes*) филлокладисциты обладают латиселлатным (а не ангустиселлатным) типом просутуры.

Чрезвычайно интересен тот факт, что во фторой сутуре *Ph. basarginensis* обнаружен пятый недоразвитый элемент (лопасть U^1), третья его сутура уже отчетливо пятило-



Р и с. 38. Онтогенетическое развитие лопастной линии *Phyllocladiscites basarginensis* Yu. Zakh.

Все стадии зарисованы с экз. № 621/801; а, б — первая и вторая линии ($\times 36,8$); в — третья линия при $V = 0,29$ мм и $\text{Ш} = 0,64$ мм ($\times 36,8$); г — пятая линия при $V = 0,30$ мм и $\text{Ш} = 0,63$ мм ($\times 36,8$); д — линия второй половины I оборота при $V = 0,29$ мм и $\text{Ш} = 0,74$ мм ($\times 36,8$); е — линия начала второй половины II оборота при $V = 0,41$ мм и $\text{Ш} = 0,92$ мм ($\times 36,8$); ж — линия начала второй половины II оборота при $V = 0,57$ мм и $\text{Ш} = 1,20$ мм ($\times 36,8$); з — линия, по-видимому, середины II оборота при $V = 0,60$ мм и $\text{Ш} = 1,20$ мм ($\times 36,8$); и — линия начала III оборота при $V = 0,89$ мм и $\text{Ш} = 1,34$ мм ($\times 36,8$); к — линия середины III оборота при $V = 1,07$ мм и $\text{Ш} = 1,60$ мм ($\times 36,8$); Южное Приморье, пролив Босфор Восточный, мыс Басаргии; анизийский ярус, зона *Phyllocladiscites basarginensis*

пастная. В этом состоит одно из отличий *Phyllocladiscites* от *Megaphyllites*. Кроме этого, *Ph. basarginensis* отличается от мегафиллитов типа *M. prometheus* Shevugov и более ранним раздвоением вентральной лопасти и несколько иным порядком формирования умбиликальных элементов (правда, Шевырев (1968) отмечает сходство в развитии умбиликальных элементов сравниваемых родов, основываясь на материале Кавказа).

Полученные новые данные указывают, по-видимому, на разную семейственную принадлежность кавказских мегафиллитов и дальневосточных филлокладисцитов.

В целях сравнения триасовых агониатитов и цератитов с палеозойскими гониатитами, а также позднемезозойскими аммонитами на основе данных по онтогенезу их линий в настоящую работу дополнительно включены новые материалы по *Neoglyphioceras abramovi* (см. табл. 10) и *Gaudryceras cf. tenuiliratum*.

Полученные сведения подтверждают правильность высказываний Руженцева (1960), согласно которым агониатиты и цератиты обладают отличным от гониатитов способом формирования основных элементов лопастной линии (в общем виде $VU : ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : I (D_1 D_1)$, вместо $VUD \rightarrow (V_1 V_1) LUID$, свойственного типичным гониатитам). Некоторые отклонения от этого правила, судя по материалам Кульмана и Видмана (Kullman, Wiedmann, 1970), по-видимому, имеют место.

В начальных разделах настоящей главы детально разобран вопрос об особенностях строения и функциональном значении гидростатического аппарата аммоноидей. Вы-

полнить это было сравнительно нетрудно, поскольку внутреннее строение протоконха и камер фрагмокона при благоприятных обстоятельствах сохраняется в ископаемом состоянии почти полностью. При реконструкции же локомоторного аппарата, имеющего, как показал Г.В. Зуев (1966), важное значение для цефалопод, ведущих активный образ жизни, мы сталкиваемся с почти непреодолимыми препятствиями, поскольку он состоит в основном из мягких органов, остатки которых в ископаемом состоянии (Zeiss, 1969a) сохраняются чрезвычайно редко. Для выяснения степени развития составляющих локомоторный аппарат органов приходится довольствоваться косвенными данными, которые можно получить, изучая скульптуру септ и конфигурацию лопастных линий (Руженцев, 1960), строение отпечатков мускулов на внутренней поверхности жилой камеры (Crick, 1968; Jordan, 1968), форму раковины (степень ее обтекаемости) (Kummel, Lloyd 1955), морфологические особенности жилой камеры.

Развитие локомоторного аппарата несомненно оказывало влияние на совершенствование прикрепительной мускулатуры (Попов, 1959; Захаров, 1971a), что находило свое отражение, в частности, в усложнении формы септ и лопастных линий. Нужно учитывать, однако, что существует и противоположная точка зрения относительно происхождения прикрепительной мускулатуры, своеобразным отпечатком которой является сходная скульптура септ. По мнению А.Н. Иванова (1973), мезозойские аммоноидеи, приспособившиеся к планктонно-нектонному образу жизни, во время нападения на свою жертву совершали внезапные броски из неподвижно находящейся раковины; сложная прикрепительная мускулатура аммоноидей, как считает Иванов, должна была развиваться во избежание отрыва их тела от раковины.

К ВОПРОСУ О КОРРЕЛЯЦИОННЫХ СВЯЗЯХ МЕЖДУ ОТДЕЛЬНЫМИ ОРГАНАМИ И ПРИЗНАКАМИ АММОНОИДЕЙ

Корреляционные связи между органами, по мнению И.И. Шмальгаузена (1942), имеют в онтогенезе регуляторный характер. Для обеспечения активного образа жизни головоногих моллюсков, обладающих раковинной, важное значение имеют, с одной стороны, приспособления, обеспечивающие поступательное движение (локомоторный аппарат), а с другой — органы, связанные с обеспечением нейтрализации силы тяжести (гидростатический аппарат). Выявление возможных корреляционных связей между отдельными признаками скелета ископаемых цефалопод имеет определенное значение при решении некоторых вопросов экологии и систематики.

Накопленный на основании изучения аммоноидей фактический материал, касающийся данной проблемы, весьма ограничен.

Замечено, что аммоноидеи, значительно различающиеся по форме поперечного сечения раковины, обычно имеют существенно разное число гидростатических камер, и, наоборот, гомеоморфным видам, нередко далеким по родству, свойственна почти одинаковая в этом смысле структура фрагмокона (Захаров, 1971a).

У аммоноидей, обладающих широким и умеренно низкими оборотами (табл. VI, фиг. 1—6; см. рис. 6а, г) наблюдается как ограниченное, так и достаточно большое число гидростатических камер (первое преобладает):

Род	Число камер в оборотах						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
	Раковины с небольшим числом камер						
<i>Otoceras</i>	—	7	8	9	—	—	—
<i>Arctoceras</i> (молодые обороты)	8	5—7	7	8	—	—	—
<i>Prospingites</i>	5—9	5—8	5—10	5—9	5—10	7—9	8?
<i>Nannites</i>	10	9	11	10	—	—	—
<i>Owenites</i> (молодые обороты)	5?	5—6	6	7—8	—	—	—

<i>Columbites</i>	8	10	8	7	7-8		
<i>Subcolumbites</i>	9	8	8-9	8-9	-	-	-
<i>Anakashmirites</i>	-	5?	5	-	-	-	-
<i>Olenekites</i>	11	11	8	11	-	-	-
<i>Subolenekites</i>	7	10	10	11	12	-	-

Раковины с достаточно большим числом камер

<i>Neoglyphioceras</i>	9	10	14	17	16	14	13
<i>Keyserlingites</i>	9-11	10-15	12-15	14-15	-	-	-
<i>Monophyllites</i>	11	15	15	-	-	-	-
<i>Damesites</i>	12	15	15	16	17	-	-
<i>Gaudryceras</i>	11	13	12	14	15	-	-

Тонкодискоидальные и тонколинзовидные раковины, или оксиконы (табл. II, фиг. 8-12; рис. 3, табл. IV, фиг. 2-7, табл. V; табл. X, фиг. 8-14) отличаются многокамерностью фрагмокона. Неизвестно ни одного случая, чтобы тонколинзовидные оксиконы обладали ограниченным числом камер (только самые молодые обороты таких раковин в силу своей меньшей уплощенности и большей вздутости имеют сравнительно небольшое число камер):

Род	Число камер в оборотах				
	I	II	III	IV	V
<i>Pseudosageceras</i>	14	14	16	24	
<i>Hedenstroemia</i>	10	11	14	21	28?
<i>Kingites</i>	11	12	14	24?	
<i>Koninckites</i>	6?	8	12	23	
<i>Paranorites? (kolymensis)</i>	13	13	13	16	19
<i>Nordophiceras</i>	11	11-16	13-14	16-19	19
<i>Svalbardiceras</i>	10-12	11-15	14-16	14-18	19?
<i>Arctomeekoceras</i>	-	10	10	13	20
<i>Boreomeekoceras</i>	15	18	21	18	15
<i>Hemiprionites</i>	11	11-12	17		

Ярким примером палеозойских оксиконов, также отличающихся своей многокамерностью, может служить девонский *Beloceras*.

Причину существования корреляционной связи между числом камер фрагмокона и формой его поперечного сечения понять нетрудно. Увеличение числа камер в значительно уплощенных раковинах придает им дополнительную прочность (тела линзовидной и тонкодискоидальной формы, как известно, менее прочны, чем шаровидные тела). Вместе с тем необходимо учитывать, что сгущения септ в отдельных интервалах фрагмокона могли быть вызваны и другими причинами (в частности сезонными явлениями, отражающимися на особенностях роста), не связанными с формой поперечного сечения оборотов.

Новые данные по внутреннему строению раковин аммоноидей позволяют обратить внимание и на существование зависимости между размерами отдельных частей скелета эмбрионов. Так, формы обладающие крупными протоконхами (*Keyserlingites* или *Gaudryceras*) имеют соответственно и крупные размеры аммонителлы и цекума.

На существование корреляций между строением лопастной линии, рельефом септ и формой поперечного сечения оборотов раковины указывает Богословский (1969). Шевырев (1968) обратил внимание на тот факт, что у триасовых аммоноидей, обладающих хорошо развитой скульптурой (*Clydonitaceae*, *Dinaritaceae*, *Tropitaceae*), как правило, наблюдается более простая лопастная линия, чем у цератитов с гладкими раковинами (*Arcestaceae*, *Pinasosarataceae*). В этой зависимости, по его мнению, проявляется функциональное значение септы как средства обеспечения прочности раковины.

Определенной зависимости между развитием сифона и сутуры не улавливается (Miller, Unklesbay, 1943).

ОСОБЕННОСТИ РОСТА РАКОВИН
РАННЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Современные головоногие моллюски отличаются сравнительно быстрым индивидуальным развитием (Jaeskel, 1958). Большая часть современных цефалопод достигает своего максимального размера в течение двух-четырёх лет, некоторые гигантские осьминоги и кальмары — нескольких десятков лет.

Темп роста цефалопод не отличается равномерностью (на разных стадиях онтогенеза он различен). Так, месячный прирост *Octopus*, *Loligo* и *Sepioteuthis* за первые полгода их жизни составляет более 10–13 мм (длина мантии у только что вылупившейся из яйца особи этих групп не превышает 2–5 мм), в последующие месяцы прирост их тела менее выражен и колеблется в разное время от 3 до 6 мм, особенно замедляется рост с наступлением половозрелости (Акимушкин, 1963; Филиппова, 1973).

Рост головоногих моллюсков продолжает оставаться неравномерным и в пределах отдельных стадий их индивидуального развития. В.Ф. Ван Хеукелэм (Van Heukelem, 1973) указывает, что на особенности роста и изменение веса тела моллюсков существенное влияние оказывает также и режим их питания. Ему удалось обнаружить, например, что *Octopus cyanea*, расселившиеся в районе одного из исследованных им рифов, имели более мелкие размеры по сравнению с особями того же вида, обитавшими в соседней бухте, более богатой пищевым материалом. Недавно было обнаружено, что интенсивность потребления пищи у осьминогов, влияющая на темп роста, контролируется в свою очередь температурой. Так, результаты исследования разных видов осьминогов показывают, что при повышении температуры воды на 10° интенсивность потребления пищи у них удваивается. Таким образом, изменение темпа роста современных цефалопод в значительной степени связано также и со сменой сезонов года, отличающихся, в частности, температурным режимом.

Об особенностях роста ископаемых цефалопод можно судить лишь на основе строения их скелетных остатков, и в первую очередь — фрагмокона раковины.

Особенности роста имеющихся в нашем распоряжении аммоноидей (экспериментальная работа проводилась совместно с В.С. Кривошапкиной) были выявлены на основе 1) исследования спирали их раковин (Жирмунский, 1914; Шульга-Нестеренко, 1925; Naumann, 1846; Currie, 1942, 1943, 1944; Raup, 1967), 2) результатов подсчета расстояний между смежными септами фрагмокона (Currie, 1942; Makowski, 1963; Lehmann, 1966), 3) изучения изменений ширины раковин в онтогенезе (Kant, Kullman, 1973), 4) исследования таких следов задержек роста, как пережимы (валики) раковины (Руженцев, 1962).

Наибольший объем выполненной работы приходится на исследование структуры фрагмокона (подсчеты расстояний между септами фрагмокона выполнены на основании исследования 50 экземпляров). Все основные наблюдения были получены в результате исследования прозрачных шлифов (медиальных и поперечных сечений), изготовленных из раковин аммоноидей по специальной методике (Захаров, 1972). Замеры расстояний между септами проводились в привентральной части раковины. Определения показателей спирали раковины проводились на основе подсчетов отношений медиальных высот смежных оборотов (Шульга-Нестеренко, 1925).

Сравнения результатов исследований, проведенных по разным методикам, проводились с помощью диаграмм и таблиц, составленных на основе многочисленных замеров. Данные об особенностях роста триасовых агониатитов и цератитов сопровождаются в целях сравнения сведениями аналогичного характера, касающимися гониатитов и аммонитов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫХ ПЕРИОДОВ РОСТА АММОНОИДЕЙ

Общий объем гидростатических камер любых цефалопод, обладающих наружной раковиной, находится, естественно, в прямой зависимости от веса тела моллюска. В связи с этим увеличение суммарного объема камер фрагмокона является по сути дела отражением увеличения веса моллюска, связанного прежде всего с его ростом. При замедленном росте цефалопод объем их гидростатических камер наращивается в незначительной степени, и это отражается в том, что конечные, ближайšie к жилой камере, септы фрагмокона оказываются сближенными. В результате ускоренного роста цефалопод соответствующая часть их фрагмокона приобретает иную структуру (расстояния между септами увеличиваются).

Используя данные по структуре фрагмокона, у всех исследованных нами аммоноидей, принадлежащих к самым различным систематическим группам, удается различить три основных постэмбриональных периода роста.

В первый период, следующий непосредственно после эмбриональной стадии развития, имел место крайне замедленный рост раковины. Этот период роста предлагается называть торпидальным (от *torpidus* лат. — замедленный, оцепенелый). Особенности торпидального периода показаны на диаграммах, построенных на основе замеров расстояний между септами (рис. 39, 41, табл. 11). Участки диаграмм, соответствующие торпидальному периоду роста рассматриваемых аммоноидей, располагаются полого, что особенно хорошо отражено на рис. 40 (*Boreomeekoceras*). Несколько более сложная картина наблюдается у *Xenodiscus* и *Phyllocladiscites* (см. табл. 11).

Второй постэмбриональный период у исследуемых аммоноидей характеризуется заметно выраженным ростом (фреквентальный период; предлагаемое название происходит от *frequens* лат. — ускоренный). Участки диаграмм роста, соответствующие этому периоду, располагаются в одних случаях (*Arctoceras*, *Olenekites*) очень круто (являются отражением интенсивного роста), а в других (*Hedenstroemia*, *Neoglyphioceras*) — сравнительно более полого (отражают ускоренный рост, который является, в нашем понимании, промежуточным типом роста между замедленным и интенсивным). В связи с этим у *Hedenstroemia*, *Neoglyphioceras*, *Arctohungarites*, *Desmophyllites* и *Zelandites*, например, торпидальный и фреквентальный периоды значительно менее четко разграничены, чем это имеет место у *Olenekites* (см. табл. 11).

Третий из различаемых периодов отличается крайне неравномерным ростом, и в связи с этим его предлагается называть иррегулярным (от *irregularis* лат. — неравномерный). Участки диаграмм роста, соответствующих этому периоду, располагаются полого (*Hedenstroemia*, *Owenites*, *Olenekites*, *Keyserlingites*), наклонно (*Neoglyphioceras*, *Nordophiceras*, *Zelandites*) или же круто (*Columbites*, *Subcolumbites*, *Arctohungarites*), но всюду сопровождаются резко очерченными "пиками" (см. рис. 40), отражающими отчетливо выраженную неравномерность роста.

Продолжительность торпидального, фреквентального и иррегулярного периода у разных групп аммоноидей различная, у представителей одних и тех же форм приблизительно одинаковая. На табл. 12 названия исследованных аммоноидей расположены в порядке уменьшения продолжительности первого постэмбрионального периода.

Из числа аммоноидей, характеризующихся очень коротким торпидальным периодом, следует назвать в первую очередь *Arctoceras*, *Prosphingites* и некоторых *Columbites*. У *Arctoceras* рассматриваемый период ограничен временем формирования только небольшой части фрагмокона (первой половины I оборота). Фреквентальный период у представителей этого рода, напротив, довольно продолжителен (охватывает период формирования более двух оборотов, правда, в конце I оборота фрагмокона отмечаются некоторые признаки неравномерно-замедленного роста). Примером аммоноидей, характеризующихся довольно продолжительным первым постэмбриональным периодом, могут служить *Neoglyphioceras*, *Boreomeekoceras* и *Phyllopachiceras*. Признаки замедленного роста у *Neoglyphioceras* фиксируются в конце третьего оборота фрагмокона. Более продолжителен торпидальный период у *Boreomeekoceras* (см. рис. 40) и *Phyllocladiscites* (признаки замедленного роста прослеживаются почти до конца III оборота).

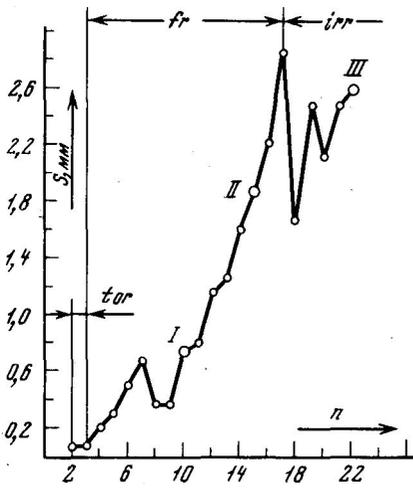


Рис. 39

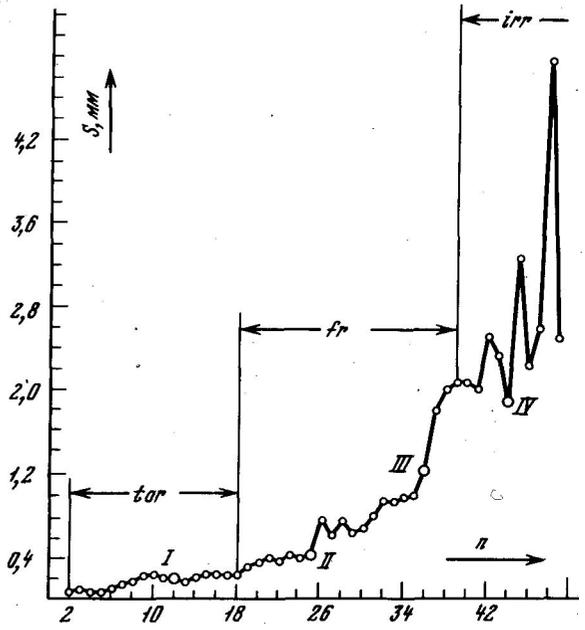


Рис. 40

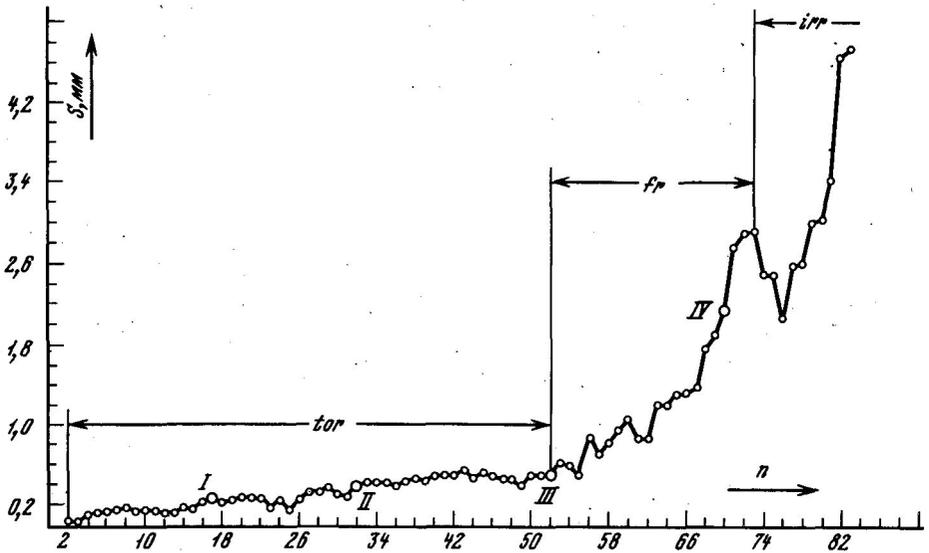


Рис. 41

Рис. 39. Постэмбриональные периоды роста у *Arctoceras septentrionale* (Dien.): торпидальный (tor), частотный (fr) и иррегулярный (irr)

Крупными кружками и римскими цифрами обозначены окончания оборотов; S — длина гидростатических камер, n — порядковые номера камер

Рис. 40. Постэмбриональные периоды роста у *Boreomeekoceras keyserlingi* (Mojs.)

Условные обозначения как на рис.39

Рис. 41. Постэмбриональные периоды роста у *Keyserlingites middendorfi* (Keys.)

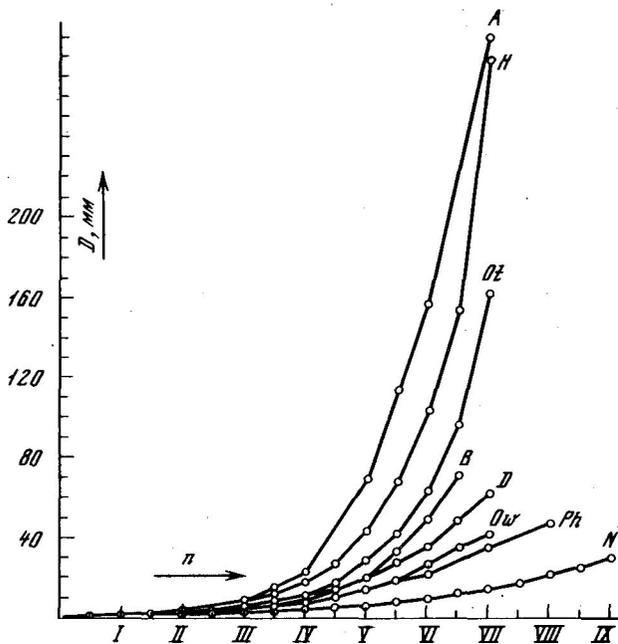
Условные обозначения как на рис. 39

Таблица 11

Три периода роста у представителей каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей

Вид, форма	Номера оборотов фрагмокона										
	I		II		III		IV		V	VI	
	Торпидальный период						Фреквентальный период			Иррегулярный период	
<i>Neoglyphioceras abramovi</i>	3	3	3	3	3	3	у	у	у	НУ	
<i>Boreomeekoceras keyserlingi</i>	3	3	3	3	3	3	У(НУ)	И	И	НЗ	И
<i>Phyllopachiceras ezoense</i>	3	3	3	3	3	3	у	3-И	НЗ-И	НЗ	
<i>Desmophyllites</i> sp.	3		3	3	3	у	у	у	НУ	НУ	у
<i>Paranorites? kolymensis</i>	3	3	3(У)	3	3	У(И)	У(И)	у	НЗ-У(И)	УИ	
<i>Owenites koeneni</i>	И	И	3	3	И	И	у		3	НЗ	НЗ
<i>Damesites sugata</i>	3	3	3	3	у	НУ	НУ	НУ	НУ		
<i>Nordophiceras schmidtii</i>	3	3	3	3	у	у	у	НУ	НУ		
<i>Columbites ussuriensis</i> , экз. 726/801	НЗ(У)	НЗ(У)	НЗ	3	И	НЗ	НИ-НЗ	НЗ	НИ		
<i>Columbites ussuriensis</i> , экз. 710/801	3	3	3(У)	у	И	НИ-И	И	НИ	И		
<i>Xenodiscus subleptodiscus</i>	И-3	3	3	И	у	И	И	НЗ			
<i>Subcolumbites multiformis</i>	3	3	3	у	у	у	И	И	И	НИ	НИ
<i>Keyserlingites middendorffi</i>	3-3(У)	3(У)	3	у	И	И	И	НЗ	НЗ-НУ	НЗ	
<i>Olenekites spiniplicatus</i> morpha B	3(У)	3	3	И	И	И	НЗ	НЗ			
<i>Arctohungarites? sp.</i>	3	3	3	у	у	НУ	НУ	НУ	НИ		
<i>Phyllocladiscites basarginensis</i>	у-3	3	3	у	у	у	НЗ	НУ	НУ	НУ	НЗ
<i>Gaudryceras cf. denseplicatus</i>	3	3	3(У)	НУ	НУ(3)	у(И)	НИ	И	И		
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	3	3	3	у(3)	у(3)	3-у	у	НИ	НЗ		
<i>Olenekites spiniplicatus</i> morpha A	3	3	у	И	И	И	НУ	НИ	НИ	НЗ	НЗ
<i>Grambergia olenekensis</i>	3	3	у	у	у	у	И	И	НЗ		
<i>Prospingites czekanowskii</i>	3	у	у	И	НИ	НИ	НИ	НИ	НЗ	НЗ	
<i>Hedenstroemia mojsisovici</i>	3	у	у	у	И	НЗ	НЗ				
<i>Arctoceras septentrionale</i>	3	И	НЗ	И	И	И	НЗ				

Условные обозначения. З – рост замедленный, У – ускоренный, И – интенсивный, НЗ – неравномерно-замедленный, НУ – неравномерно-ускоренный, НИ – неравномерно-интенсивный, З(У) – промежуточного типа между замедленным и ускоренным (но ближе к замедленному), У(И) – промежуточного типа между ускоренным и интенсивным (но ближе к ускоренному). Линиями указаны предполагаемые границы между периодами постэмбрионального роста.



Р и с. 42. Особенности онтогенетического изменения размеров раковины некоторых триасовых и каменноугольных аммоноидей

D — диаметр раковины, n — порядковые номера оборотов; H — *Hedenstroemia*, N — *Neoglyphioceras*, Ot — *Otoceras*, A — *Arctoceras*, Ow — *Owenites*, D — *Dieneroceras*, B — *Boreomeekoceras*, Ph — *Phyllocladiscites*

Фреквентальный период у представителей разных групп аммоноидей также неодинаков по продолжительности: у *Nordophiceras*, *Boreomeekoceras*, *Columbites*, *Arctohungarites*, *Phyllocladiscites*, *Phyllopachiceras*, *Damesites* и *Desmophyllites* этот период значительно менее продолжителен (соответствующие признаки наблюдаются только в пределах 1–2,5 пол. оборота), чем, например у *Arctoceras*, *Subcolumbites* и *Gram-*

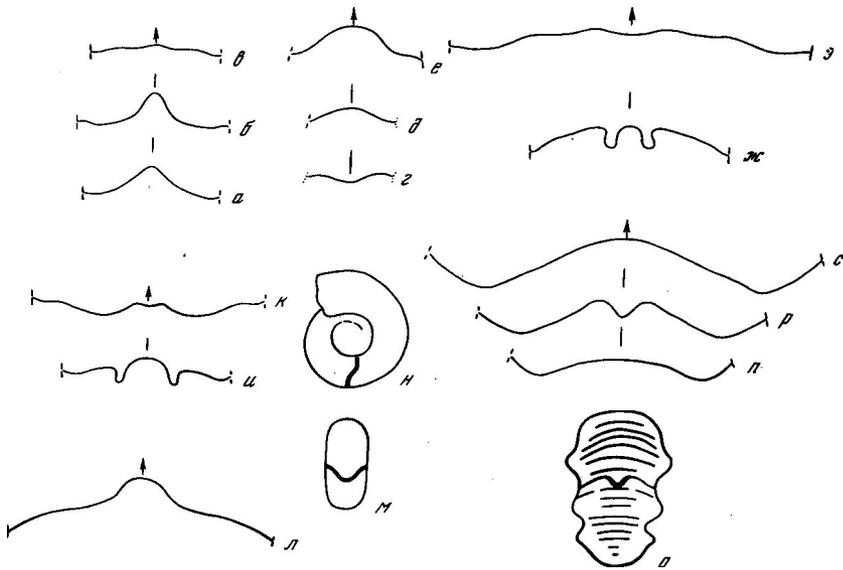
bergia (признаки ускоренного и интенсивного роста наблюдаются в пределах 5–6 полуоборотов). Первые признаки иррегулярного периода роста у представителей различных групп аммоноидей нередко наблюдаются в пределах разных оборотов фрагмокона: у *Hedenstroemia*, *Arctoceras*, *Prosphingites*, *Columbites*, *Phyllocladiscites* и *Damesites* — на третьем обороте, у *Xenodiscus*, *Owenites*, *Svalbardiceras*, *Nordophiceras*, *Boreomeekoceras*, *Subcolumbites*, *Grambergia*, *Phyllopachiceras*, *Desmophyllites* и *Gaudryceras* — только на четвертом или пятом оборотах (см. табл. 11).

Представляют интерес и некоторые другие данные, характеризующие особенности роста аммоноидей. Результаты исследования показывают, что изменения пропорций различных частей раковины рассматриваемых аммоноидей происходило в онтогенезе с разной скоростью (рис. 42). Вместе с тем, судя по приводимой диаграмме, отражающей особенности изменения размера диаметра раковины в разные периоды онтогенеза, темп роста по этому показателю у всех исследованных аммоноидей существенно нарастает на значительно более поздней стадии, чем это выявилось в результате исследования структуры фрагмокона (различие между диаметром фрагмокона и соответствующим диаметром раковины, замеренным непосредственно у устья жилой камеры, учтено). Попытаемся объяснить, в чем состоит смысл такого расхождения в результатах, полученных разными методами. Если изменение соотношений между септами фрагмокона косвенно отражает изменение веса или общего объема тела моллюска, а изменение диаметра раковины — изменение размеров тела в поперечнике, то напрашивается вывод, что изменение объема тела аммоноидей на ранних стадиях онтогенеза происходило преимущественно за счет увеличения тела моллюска в длину, а не в поперечнике. В связи с этим выводом представляет интерес сопоставление некоторых фактов, иллюстрирующих более сложную картину, наблюдающуюся на поздних стадиях онтогенеза некоторых аммоноидей. Выясняется, например, что объем тела *Hedenstroemia* и *Arctoceras* наращивался на поздних стадиях онтогенеза как за счет наращивания тела в поперечнике, так и увеличения его в длину. Объем же тела *Prosphingites*, напротив, изменялся только за счет увеличения его в длину (диаметр дефинитивной раковины *Prosphingites* небольшой, вместе с тем прирост объема гидростатического аппарата значителен; длина жилой камеры взрослой особи рассматриваемого рода в отличие от большинства мезозойских аммоноидей составляет более одного полного оборота, в то время как длина жилой камеры ее юной особи (аммонителлы) короткая ($\alpha = 265^\circ$)).

ИЗМЕНЕНИЯ ФОРМЫ УСТЬЯ РАКОВИНЫ НЕКОТОРЫХ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Судя по очертаниям непнионического пережима (валика) и конфигурации линий нарастания на поверхности раковины, форма устья раковины раннетриасовых аммоноидей в онтогенезе не оставалась постоянной (рис. 43). У большинства взрослых раковин раннетриасовых аммоноидей привентральная часть устья образует округленный выступ (выпуклость изгиба линий роста обращена вперед). У *Khvalynites* (см. рис. 43а–в) такого типа конфигурация линий роста прослеживается на разных стадиях онтогенеза (как на ранних, так и на более поздних). Иная картина наблюдается в развитии *Proshingites* (см. рис. 43 г–е). В пределах вентральной стороны шестого оборота их раковины наблюдаются линии роста, выпуклость которых обращена назад, соседние линии образуют дуги с противоположной ориентировкой. Устье седьмого оборота раковины *Proshingites* имеет широкий округленный выступ (см. рис. 43е).

Наблюдать очертания непнионического пережима (валика) на поверхности первого оборота раковины удается довольно редко (проще наблюдать его в шлифах, но в таком случае невозможно определить форму устья аммонителлы). Привентральная выпуклость изгиба этого образования у *Xenoceltites glacialis* (см. рис. 43 м, н) обращена назад.



Р и с. 43. Изменение конфигурации линий роста аммоноидей в онтогенезе на примере некоторых раннетриасовых цератитов

а–в – *Khvalynites unicum* (Kipar.), экз. № 600/801: а – при В = 4,0 мм, Ш = 5,2 мм и Д = 9,6 мм (× 2,4); б – при В = 8,8 мм, Ш = 8,8 мм и Д = 18,0 мм (× 1,2); в – при В = 54,0 мм, Ш = 27,0 мм и Д = 99,7 мм (× 0,1); Южное Приморье, о-в Русский; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*; г–е – *Proshingites czekanowskii* Mojs.; г – экз. № 696/802, форма линий роста при Д = 9,0 мм (× 1,3); д – тот же экз. при Д = 9,2 мм (× 1,3); Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; е – экз. № 697/801 при Д = 16 мм (× 1,3); р. Оленек; возраст тот же; ж–з – *Nordopliceras euomphalus* (Keys.) morph A, экз. № 149/802: ж – при В = 6,0 мм и Ш = 4,2 мм (× 2,5); з – при В = 19,6 мм и Ш = 8,6 мм (× 1,2); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; и–к – *Karangatites popovi* sp. nov., экз. № 158/802; и – при В = 2,8 мм и Ш = 2,9 мм (× 3,9); к – при В = 10,0 мм и Ш = 6,7 мм (× 1,8); местонахождение и возраст те же; л – *Arctoprionites prontchischevi* sp. nov., экз. № 612/802 при Д = 26,1 мм (× 1,2); местонахождение и возраст те же; м–н – *Xenoceltites glacialis* (Mojs.), экз. № 267/802, форма непнионического пережима (валика) аммонителлы при Д = 0,8 мм (× 15,9); местонахождение и возраст те же; о–с – *Keyserlingites subrobustus* (Mojs.), экз. № 418/802: о – конфигурация линий нарастания в районе вентрального бугорка при Д = 18,8 мм (× 2); п – при В = 6,2 мм и Ш = 8,0 мм (× 2,5); р – при В = 7,7 мм и Ш = 25,2 мм (× 23,8) (× 2,5); с – при В = 8,8 мм и Ш = 13,0 мм (× 2,5); местонахождение и возраст те же

Сложный контур устья только на средних стадиях онтогенеза имеют раковины *Nordopliceras euomphalus* (см. рис. 43 ж, з), *Karangatites popovi* (см. рис. 43 и, к.) и *Keyserlingites subrobustus* (см. рис. 3 о—с).

Дефинитивная раковина *Hellenites* в отличие от молодых раковин имеет щелевидную форму устья (Захаров, 1968, рис. 33д, табл. XXIX, фиг. 9).

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ИЗМЕНЕНИЯ СКУЛЬПТУРЫ РАННЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

Сведения о характере изменения скульптуры в онтогенезе аммоноидей и, в частности, триасовых цератитов крайне ограничены.

Первые признаки скульптуры у *Arctoceras* и *Khvalynites* обнаружены в средней части третьего оборота, предыдущая часть фрагмента гладкая.

У разных видов рода *Nordopliceras* появлению привентральных бугорков предшествует образование поперечных пережимов (начало IV оборота). Первые же бугорки появляются лишь в пределах второй половины четвертого оборота. Отчетливо выраженные бугорки продолжают фиксироваться и в самом начале пятого оборота. В более позднем периоде онтогенеза (вторая половина V и VI оборотов) по крайней мере у *N. euomphalus* бугорки совершенно отсутствуют.

Бугорки *Subolenekites* выражены в онтогенезе по-разному (наиболее резко выражены в начале V оборота).

Изменение скульптуры *Parasibirites grambergi* проявляется нижеследующим образом: 1) первый и почти весь второй обороты раковины гладкие, 2) первые боковые ребра бугорчатого типа замечены в конце второго оборота, более выраженными они становятся в пределах третьего оборота, 3) в дальнейшем наряду с боковыми ребрами, которые становятся грубыми, в пределах вентральной стороны раковины появляются тонкие ребра, образующие дуги, выпуклая часть которых обращена вперед (IV и V обороты), 4) происходит формирование отчетливо выраженных вентральных ребер, составляющих скульптуру в виде "елочки" (начало VI оборота).

У *Parasibirites pretiosus* первые признаки появления скульптуры (боковые бугорки) наблюдаются на третьем обороте раковины.

Заслуживают внимания сведения об особенностях изменения скульптуры *Keyserlingites*. Начальные три оборота *K. subrobustus* еще совершенно гладкие. В самом начале четвертого оборота отмечается появление слабо выраженных привентральных бугорков и поперечных ребер, которые становятся более выраженными в пределах последующих участков этого же оборота. Большой интерес представляет присутствие на пятом обороте раковины наряду с привентральными бугорками отчетливо выраженных так называемых интравентральных бугорков (см. рис. 43, о) расположенных в средней части вентральной стороны (эти структуры у кейзерлингитов впервые обнаружил М. В. Корчинская). В более позднем периоде онтогенеза интравентральные бугорки совершенно исчезают. В конце шестого оборота раковины рассматриваемого вида несут два ряда бугорков — привентральные и умбиликальные. У другого вида *Keyserlingites* — *K. middendorffi* широкое развитие получают умбиликальные бугорки, интравентральные образования совершенно отсутствуют, а привентральные бугорки присутствуют лишь у крупных и гигантских форм.

Таким образом первые, признаки отчетливо выраженной скульптуры у исследуемых раннетриасовых аммоноидей (скульптурированных) отмечаются, как правило, в пределах третьего или четвертого оборотов раковины, что согласуется с общепринятыми представлениями о том, что ранние стадии онтогенеза раковины скульптурированных аммоноидей были гладкими. Здесь только необходимо оговориться, что у *Subcolumbites multiformis* элементы грубой скульптуры (ряд бугорков) отмечаются даже на протоконхе (табл. XI, фиг. 8а—в), но такие случаи, вероятно, чрезвычайно редки. О наличии скульптуры непосредственно после непионического пережима (валика) у отдельных юрских аммоноидей (*Kosmoceras*, *Garantiana*) сообщает Маковский (Makowski, 1963). Необычно раннее появление скульптуры отмечается и у мелового *Baculites* (Smith, 1901).

О СВЯЗИ МЕЖДУ РОСТОМ И МОРФОГЕНЕЗОМ ОТДЕЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ СКЕЛЕТА АММОНОИДЕЙ

Заслуживает пристального внимания тот факт, что начало фреквентального периода роста исследованных аммоноидей совпадает с конечной стадией морфогенеза основных элементов их лопастных линий. Так, у *Owenites* начало интенсивного роста приходится на ту стадию онтогенеза, когда завершилось формирование двух полных оборотов фрагмокона. Морфогенез элементов лопастных линий этого рода происходил по типу: $VU : ID$ (начало I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 ID$ (конец I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^2 ID$ (начало III оборота, начало фреквентального периода роста). В последующей стадии индивидуального развития происходило лишь раздвоение дорсальной лопасти и усложнение умбиликальных лопастей.

Аналогичное совпадение начала фреквентального периода с завершением морфогенеза основных элементов лопастных линий имеет место и у двенадцати других исследованных в этом отношении родов триасовых и меловых аммоноидей. Исключение в исследованной группе аммоноидей составляет каменноугольный гониатит *Neoglyphioceras*, обладающий примитивно устроенной лопастной линией. Формирование основных элементов лопастной линии данного гониатита завершилось до окончания торпидального периода (*Neoglyphioceras* свойственна большая продолжительность этого периода): VUD (начало I оборота) $\rightarrow (V_1 V_1)UD \rightarrow (V_1 V_1)LUID$ (конец I оборота).

Связь между особенностями роста и развитием септальных трубок выражена значительно слабее (появление в онтогенезе наиболее совершенного типа септальных трубок чаще всего связано с началом иррегулярного периода роста).

Первое формирование грубых элементов скульптуры у исследованных (скульптурированных) аммоноидей приходится, как правило, примерно на конец торпидального — начало фреквентального периодов.

ХАРАКТЕРИСТИКА СТАДИЙ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ АММОНОИДЕЙ С УЧЕТОМ ОСОБЕННОСТЕЙ РОСТА

Стадии индивидуального развития аммоноидей впервые были намечены американским палеонтологом Хайэттом (Hyatt, 1897). Предложенная им классификация с некоторыми изменениями продолжает использоваться и в настоящее время. Признавая реальность существования выделенных Хайэттом стадий, современные палеонтологи вместе с тем указывают на существенные трудности в их разграничении в связи с отсутствием общих критериев для их выделения. Например, Друщиц и Хиами (1969) четко обосновали начало стадии аммонителлы, но не наметили ее окончание. А.Н. Иванов (1971а) вынужден был ограничить конец стадии аммонителлы условно временем формирования второго оборота раковины (у скульптурированных аммоноидей второй оборот обычно еще остается гладким, однако большинство аммоноидей лишены грубой скульптуры, в связи с этим данный критерий не может быть широко использован), хотя представляется маловероятным, чтобы продолжительность той или иной стадии индивидуального развития у многих групп аммоноидей оставалась постоянной.

В настоящей работе предлагаются определенные критерии для выделения трех периодов постэмбрионального роста аммоноидей. При этом показывается, что границы этих периодов во многих случаях совпадают со стадиями морфогенеза основных структур раковины. В связи с этим, как будет показано ниже, намечаемые периоды роста могут быть использованы для уточнения относительной продолжительности стадий постэмбрионального развития аммоноидей, намеченных Хайэттом.

Результаты проведенных исследований подтверждают представления о том, что в постэмбриональный период развития аммоноидей имели место по меньшей мере три более или менее выраженные стадии.

Торпидальный период роста у большинства аммоноидей соответствует, вероятно, первой постэмбриональной возрастной стадии, которую Хайэтт (Hyatt, 1897) и Ру-

женцев (1940) называют непионической, или личиночной, а Друшич, Хиами (1969) и Иванов (1971б) — стадией аммонителлы. В этот период, отличающийся крайне низким темпом роста, происходило, как отмечалось выше, формирование в простейшем виде основных элементов лопастных линий.

Фреквентальный период можно сравнить, очевидно, со второй постэмбриональной стадией — ювенильной (первый период роста, по А. Орбиньи, неаническая, или юношеская, по Хайэтту). Эта стадия характеризуется заметно ускоренным ростом, формированием грубых элементов скульптуры (у скульптурированных форм), существенным усложнением лопастных линий, основные элементы которых были сформированы к концу стадии аммонителлы.

Иррегулярный период роста соответствует, по нашим представлениям, эфетической (зрелой, или взрослой) и геронтической (старческой) стадиям, выделенным Хайэтом (Huatt, 1897), взрослой стадии, слагающейся из зрелой и поздnezрелой, или сенильной подстадий по Иванову (1971б). Рост аммоноидей, принадлежащих к разным группам, на этой стадии по темпу может быть самым различным, но обычно отличается заметной неравномерностью. Сложность элементов лопастных линий и септальных трубок достигает своего максимума обычно уже к началу этого периода. На сенильной (геронтической) подстадии аммоноидей (это наблюдалось у *Keyserlingites*) нередко появляются своеобразные признаки скульптуры, отсутствующие на более ранних стадиях онтогенеза.

ГЛАВА ПЯТАЯ

ВОЗМОЖНЫЕ ПРИЗНАКИ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА АММОНОИДЕЙ

В настоящее время широко дискутируется вопрос о возможности различения признаков полового диморфизма у различных групп аммоноидей. Исследования в этом направлении представляют несомненный интерес в связи с решением некоторых проблем экологического характера; они имеют большое значение и для систематики, поскольку вполне вероятно, что многие из форм, являющиеся представителями разных полов соответствующих видов, рассматриваются в настоящее время как самостоятельные таксоны (виды, роды).

ПРИЗНАКИ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА СОВРЕМЕННЫХ ЦЕФАЛОПОД

Половой диморфизм наиболее резко выражен, как известно, у осьминогов *Argonata*, взрослые самки которых более чем в 15 раз крупнее самцов (Ruedemann, 1919); последние гибнут после первого же размножения. Самцы аргонавтов обладают видоизмененной (гектоколизированной) рукой, которая во время спаривания отрывается от его тела. Самки обладают временным приспособлением (раковиной) для вынашивания молоди (Кондаков; 1940; Несис, 1973). Любопытно, что у других групп осьминогов, например *Octopus*, в отличие от аргонавтов самки преимущественно меньше по размеру, чем самцы. Исключение в этом отношении составляет *Octopus vulgaris* (Mangold-Wirz, 1963). Между самцами и самками осьминога *Alloposus* существенной разницы в размерах нет (Несис, 1973). Меньшие размеры самок по сравнению с самцами наблюдаются и у многих других представителей современных цефалопод — *Sepioteuthis*, *Vampyroteuthis*, *Loliginidae* (за исключением *Loliolopsis*), некоторых *Sepia* и *Spirula* (Несис, 1973; Bruun, 1943; Wells, Wells, 1959).

У разных видов *Sepia* представители разных полов отличаются конфигурацией спинных пластинок (Lamy, 1937).

Наибольший интерес для палеонтологов, изучающих цефалопод с наружной раковиной, представляют сведения о диморфизме современного наутилуса. А. Вилли (Willey, 1895), которому удалось выполнить большое число замеров раковин этого представителя цефалопод, пришел к выводу, что самцы *Nautilus pompilius* в среднем крупнее самок, причем обороты раковин самцов имеют более вздутую форму, чем соответствующие обороты раковин самок, т.е. раковины самцов более широкие. Существенные различия между самцами и самками наутилуса в форме поперечного сечения раковины ясно показаны Вилли на приводимом им рисунке (Willey, 1895, фиг. 1). Результаты этих наблюдений в дальнейшем были подтверждены (Lamy, 1937). Вместе с тем Вилли обратил внимание на то обстоятельство, что отмечается заметная изменчивость в пропорциях раковин как самцов, так и самок (приводит примеры крайне максимального и минимального различия между ними); в связи с этим в отдельных случаях при определении половой принадлежности приходится сталкиваться с большими трудностями. Принадлежность к полу молодых особей наутилуса по форме раковины определить не удастся.

Э. Лами (Lamy, 1937) и В.Н. Шиманский (1948) впоследствии подробно объяснили причину различий раковин самцов и самок наутилуса. Результаты исследования органов тела показали, что самцы и самки рассматриваемых цефалопод отличаются в первую очередь строением и формой комплекса внутренних щупалец. В составе этого ком-

плекса у самцов развивается особый орган (спадикс), который образуется за счет срастания влагалещ щупалец. Спадикс гомологичен гектокотилю (копулятивному органу) цефалопод, обладающих внутренней раковиной (Шиманский, 1948). Существенное различие в размерах мелких органов самцов и самок наутилуса и находит отражение в форме их раковины. Диморфизм раковин наутилуса вызван наличием существенно развитого и большого по объему спадикса у самцов.

Данные по современным цефалоподам издавна использовались в палеонтологии. Первое предположение о том, что аммоноидеи принадлежат к раздельнополым животным и что признаки их полового диморфизма могут быть обнаружены, было высказано еще в прошлом веке (Blanville, 1840). И. Бланвиль не привел конкретного примера полового диморфизма аммоноидей, но отметил, что по аналогии с современным наутилусом диморфизм аммоноидей должен проявляться в степени вздутости их жилой камеры. Исходя из имевшихся в то далекое время сведений о современных цефалоподах (по-видимому, используя данные по Argonauta), Бланвиль предположил также, что самки аммоноидей крупнее самцов (аналогичных взглядов придерживается и большинство современных исследователей) и что вентральная часть раковины самок должна быть более выпуклой, чем соответствующая часть раковины самцов за счет развития яичников.

Как видно из материалов, полученных по современным цефалоподам, в том числе и наутилусу (Шиманский, 1948; Willey, 1895), интерпретация Бланвиля и его многочисленных последователей, основанная на сравнении с наутилусом, является, по-видимому, неудачной. Вздутость оборотов раковины наутилуса характерна для самцов, обладающих сравнительно большим по объему спадиксом, а не для самок; кроме этого результаты, полученные много лет спустя после исследований Бланвиля, показали, что самцы и самки наутилуса близки по размеру, причем самцы несколько крупнее, что находится в противоречии с гипотезой этого исследователя.

Под влиянием Бланвиля диморфизмом аммоноидей (преимущественно юрских) заинтересовались П. Рэйнес и другие исследователи (Makowski, 1963), которые обратили внимание на тот факт, что в отдельных захоронениях ископаемых цефалопод обнаруживаются раковины, различающиеся размерами (макро- и микроконхи, по Калломону), формой поперечного сечения жилой камеры и скульптурными особенностями апертуры, но обладающие идентичным строением внутренних оборотов раковины. Юрские аммониты стали излюбленным объектом подобного рода исследований, особенно после того как было установлено, что отчетливо выраженные апертурные выступы, или ушки (встречаются только у юрских микроконхов) формируются лишь в период взрослой стадии и могут служить одним из важных признаков полового диморфизма.

Наряду с юрскими аммонитами для обсуждения рассматриваемой проблемы привлекались такие данные по палеозойским наутилоидеям и гониатитам (Munier-Chalmas, 1892; Ruedemann, 1919; Demanet, 1943).

В последние годы интерес к проблеме полового диморфизма аммоноидей существенно возрос благодаря детальным исследованиям Дж. Калломона (Callomon, 1963), Г. Маковского (Makowski, 1963, 1971), У. Лемана (Lehmann, 1966, 1969, 1971) и других исследователей. Этой проблеме было уделено большое внимание на XXIII сессии Международного геологического конгресса, состоявшейся в Праге в 1968 г. (Callomon, 1969; Palframan, 1969; Sylvester-Bradley, 1969; Westermann, 1969; Zeiss, 1969b).

ДИМОРФИЗМ РАННЕТРИАСОВЫХ ЦЕРАТИТОВ

Половые признаки аммоноидей, естественно, могут быть обнаружены только у взрослых особей.

Взрослая стадия юрских аммоноидей, по мнению Лемана (Lehmann, 1971), обычно характеризуется тремя чертами: 1) сокращением расстояний между последними септами фрагмокона вследствие уменьшения темпов роста; 2) изменением скульптуры вблизи устья (у микроконхов скульптура раковины остается более или менее постоянной в течение всего онтогенеза, вместе с тем устьевой край нередко имеет своеобраз-

разные выросты или их менее выраженные модификации; скульптура жилой камеры макроконхов может отличаться от таковой фрагмокона, причем заметных новообразований в форме устьевого края у них не наблюдается); 3) формированием необычной формы жилой камеры (свойственно, как отмечено в пункте 2, микроконхам).

Характеристика юрских аммоноидей, приводимая Леманом, может быть дополнена на основе материалов других исследователей (Palframan, 1967, 1969; Makowski, 1963; Westermann, Getty, 1970; Westermann, Riccardi, 1972), показывающих, что микроконхи более эволютны и имеют обычно менее широкие обороты, чем макроконхи. Это наблюдение приобретает важное значение при рассмотрении особенностей диморфизма триасовых цератитов, среди которых микроконхи с ушками, свойственные некоторым юрским аммоноидеям, не обнаруживаются.

Диморфизм большинства групп раннетриасовых цератитов заметно проявляется не столько в размере раковины, сколько в степени ее эволютности. В связи с этим диморфы триасовых видов было предложено называть соответственно эволютоконхами (evoluticonchs) и инволютоконхами (involuticonchs) (Захаров, 1969).

В настоящее время эволютоконхи и инволютоконхи известны у четырнадцати видов раннетриасовых аммоноидей (табл. 12).

Эволютоконхи и инволютоконхи имеются, по-видимому, также и в составе *Vavilovites turgidus* (судя по коллекции М.Н. Вавилова), *Arctoceras septentrionale* и некоторых других видов.

Исследованные эволютоконхи имеют менее широкие обороты, чем соответствующие им инволютоконхи (исключение составляют некоторые тонкодискоидальные и тонколинзовидные формы). Результаты исследования триасовых видов показывают также, что максимальные размеры эволютоконхов и инволютоконхов в среднем совпадают, но вследствие различия в степени эволютности равные по размеру раковины несколько отличаются по числу оборотов (табл. 13).

В составе вида *Keyserlingites middendorffi* наряду с эволютоконхами и инволютоконхами размером до 107 мм в диаметре, составляющие основную массу захоронений этого вида, обнаружено несколько форм гигантских размеров (до 360 мм), или мегаконхов в терминологии Иванова (1971 а, 1975).

Различия триасовых эволютоконхов и инволютоконхов по скульптуре приустьевого части раковины (у скульптурированных форм) чаще всего выражены слабо; как у тех, так и у других форм в конечной стадии онтогенеза скульптура обычно становится менее резко выраженной, но несколько более грубая скульптура свойственна инволютоконхам. Форма устьевого края соответствующих эволютоконхов и инволютоконхов однотипна. Скульптура мегаконхов весьма своеобразна. Приустьевая скульптура гигантских *Keyserlingites middendorffi* усложнена добавочным рядом бугорков, размещающихся на вентральном перегибе (признаки геронтической подстадии).

Как видно из табл. 12, многие из приводимых в ней форм рассматривались до недавнего времени как самостоятельные виды. К выводу о принадлежности соответствующих эволютоконхов и инволютоконхов к одному виду и, по-видимому, половой природе наблюдаемого диморфизма я прихожу, исходя из нижеследующих морфологических, эколого-географических и географических критериев:

1. Отсутствие у рассматриваемых форм существенных различий в строении лопастной линии, внутреннем строении раковин и скульптуре.
2. Отсутствие переходных форм только на самых поздних стадиях индивидуального развития. Биологическое различие взрослых особей подчеркивается особенностями формы раковины (эволютностью, шириной оборотов и т.д.), некоторыми особенностями скульптуры, признаками, позволяющими оценить темпы роста раковины. Развитие широких, вздутых оборотов раковины может быть вызвано по аналогии с современным наутилусом развитием копулятивного органа.
3. Некоторые из рассматриваемых форм сопровождаются в ориктоценозах юными особями, так что создается впечатление, что в совокупности они принадлежали единой естественной популяции.

Т а б л и ц а 12

Список эволютоконхов и инволютоконхов раннетриасовых аммоноидей

Вид	Эволютоконхи	
	Предлагаемое обозначение	Синонимы
<i>Prospiringites czekanowskii</i>	<i>P. czekanowskii</i> morpha A	<i>P. czekanowskii</i> (Mojsisovics, 1886)
<i>Nordopficeras schmidti</i>	<i>N. schmidti</i> morpha A	<i>Meekoceras schmidti</i> (Mojsisovics, 1886)
<i>Nordopficeras euomphalus</i>	<i>N. euomphalus</i> morpha A	<i>Meekoceras karpinskii</i> (Mojsisovics, 1886)
<i>Karangatites popovi</i>	<i>K. popovi</i> morpha A	<i>K. sp. A</i> (Захаров, 1969)
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	<i>S. sibiricum</i> morpha A	—
<i>Svalbardiceras asiaticum</i>	<i>S. asiaticum</i> morpha A	<i>S. cf. chowadei</i> (Захаров, 1969)
<i>Arctomeekoceras rotundatum</i>	<i>A. rotundatum</i> morpha A	<i>Meekoceras rotundatum</i> (Mojsisovics, 1886)
<i>Boreomeekoceras keyserlingi</i>	<i>B. keyserlingi</i> morpha A	<i>B. sp.</i> (Захаров, 1969)
<i>Arctoprionites prontchischevi</i>	<i>A. prontchischevi</i> morpha A	<i>A. sp. y</i> (Захаров, 1969)
<i>Anasibirites nevolini</i>	<i>A. nevolini</i> morpha A	<i>A. elegans</i> <i>A. ovsiannikovi</i> (Бурий, Жарникова, 1972) <i>A. nevolini</i> (Захаров, 1968)
<i>Xenoceltites glacialis</i>	<i>X. glacialis</i> morpha A	<i>Ceratites multiplicatus</i> , <i>C. hyperboreus</i> (Mojsisovics, 1886)
<i>Olenekites spiniplicatus</i>	<i>O. spiniplicatus</i> morpha A	<i>Dinarites volutus</i> (Mojsisovics, 1886, 1888)
<i>Subolenekites altus</i>	<i>S. altus</i> morpha A	<i>Dinarites intermedius</i> (Mojsisovics, 1886)
<i>Sibirites eichwaldi</i>	<i>S. eichwaldi</i> morpha A	<i>S. sp.</i> (Захаров, 1969)

Т а б л и ц а 13

Особенности роста эволютоконхов и инволютоконхов на примере *Olenekites spiniplicatus*

Морфа	№ экз.	Дпр, мм	Диаметр раковины, мм			
			I	II		
Морфа А (эволютоконх)	28/802	—	—	0,69	1,04	1,54
То же	417/802	0,42	0,64	0,90	1,26	1,82
Морфа В (инволютоконх)	377/802	0,40	0,60	0,88	1,29	1,90

4. Совместное нахождение диморфных форм (в одних и тех же конкрециях, линзах, слоях).

5. Повсеместно изолированное нахождение соответствующих эволютоконхов и инволютоконхов по отношению к другим видам этого же рода.

6. Сравнительно высокая вероятность (Р) совместного нахождения взрослых индивидуумов исследуемых форм в разных ориктоценозах. Так, для *Olenekites spiniplicatus*

Инволютоконхи		Иллюстративный материал
Предлагаемое обозначение	Синонимы	
<i>P. czekanowskii</i> morpha B	<i>P. sp.</i> (Захаров, 1969)	Табл. VI, фиг. 1–6
<i>N. schmidti</i> morpha B	<i>N. sp.</i> (Захаров, 1969)	Табл. VII, фиг. 4–9
<i>N. euomphalus</i> morpha B	<i>Ceratites euomphalus</i> (Keyserling, 1845)	Табл. IX, фиг. 1–4
<i>K. popovi</i> morpha B	<i>K. sp. 1</i> (Захаров, 1969)	Табл. IX, фиг. 7, 8
<i>S. sibiricum</i> morpha B	–	Табл. X, фиг. 1–5
<i>S. asiaticum</i> morpha B	<i>S. aff. frebaldi</i> (Захаров, 1969)	Табл. X, фиг. 6, 7
<i>A. rotundatum</i> morpha B	<i>A. sp.</i>	Табл. X, фиг. 8–14
<i>B. keyserlingi</i> morpha B	<i>Meekoceras keyserlingi</i> (Mojsisovics, 1886)	–
<i>A. prontchischevi</i> morpha B	<i>A. sp. z</i> (Захаров, 1969)	Табл. XI, фиг. 3, 4
<i>A. nevolini</i> morpha B	<i>A. popovi</i> (Бурый, Жарникова, 1972)	Табл. XI, фиг. 9–13
<i>X. glacialis</i> morpha B	<i>Dinarites glacialis</i> , <i>Ceratites fissiplicatus</i> , <i>C. discretus</i> (Mojsisovics, 1886)	Табл. XII, фиг. 1–4
<i>Olenekites spiniplicatus</i> morpha B	<i>Dinarites spiniplicatus</i> , <i>D. densiplicatus</i> <i>D. tolli</i> (Mojsisovics, 1886)	Табл. XII, фиг. 5–9
<i>S. altus</i> morpha B	<i>Dinarites altus</i> (Mojsisovics, 1886)	Табл. XII, фиг. 10–17
<i>S. eichwaldi</i> morpha B	<i>Ceratites eichwaldi</i> (Keyserling, 1845)	–

Диаметр раковины, мм						
III		IV		V		VI
2,3	3,6	4,9	7,2	10,2	14,0	18,0
2,7	4,2	6,2	9,2	12,0		
2,4	4,5	6,7	9,7	14,0	19,3	

catus (Mojs.) morpha A и *O. spiniplicatus* (Mojs.) morpha B

$$P = \frac{m}{n} \cdot 100 = \frac{37}{133} \cdot 100 = 28\%$$

где n – максимально возможное число совместных находений форм (или число ориктоценозов, содержащих остатки взрослых *O. spiniplicatus*), m – фактическое число совместных находений этих диморф.

7. Близкий порядок чисел в соотношении диморфных форм. Например, соотношение эволютоконхов и инволютоконхов в отложениях нижнего триаса приустьевой части р. Оленек соответственно определяется как 2,4:1 (число наблюдений над особями разного размерного состава, в том числе и молоди, — 1700).

8. Идентичность видовых ассоциаций (изолированно встречающиеся диморфы ассоциируются обычно с идентичными видами).

9. Сходство в географическом распространении. Совпадение ареалов распространения соответствующих диморф легче всего показать на примере *Olenekites spiniplicatus* (Захаров, 1969), и *Keyserlingites middendorffi*, имеющих распространение от севера Якутии до верховьев Колымы.

10. Сходство в геологическом распространении.

У многих видов раннетриасовых аммоноидей возможные признаки полового диморфизма пока еще достаточно не изучены. Неясна еще, например, природа широких и узких форм *Otoceras boreale* (Захаров, 1971б). Нужно учитывать также, что у отдельных видов диморфизм скелета мог заметно и не проявиться.

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ АММОНОИДЕЙ НА ОСНОВЕ ИЗУЧЕНИЯ ЗАДЕРЖЕК В ИХ РОСТЕ

Проблема полового диморфизма аммоноидей тесно связана с вопросом о продолжительности их жизни. Как отмечалось выше, Бланвиль (Blanville, 1840) пришел к выводу, что самки и самцы должны отличаться по размеру. Это замечание справедливо для юрских аммоноидей, в составе видов которых половые диморфы существенно различаются по размеру, вследствие чего они и были названы микроконхами и макроконхами (Callomon, 1963). У одних видов юрских аммонитов микроконхи имеют пять, а макроконхи — семь оборотов (в связи с этим первые в 4—5 раз мельче вторых), в микроконхах некоторых других видов насчитывается семь оборотов, а в макроконхах — на два оборота больше (Makowski, 1963). Известны и такие примеры, когда макроконхи отдельных юрских аммоноидей, например *Dactylioceras*, отличаются от соответствующих микроконхов только на один оборот (Lehmann, 1971).

Результаты исследований триасовых аммоноидей показывают, что диморфы разных видов, интерпретируемые мною как половые, почти не различаются по размеру диаметра их раковины (табл. 14).

Триасовые эволютоконхи соответствуют, по-видимому, юрским микроконхам. В пользу этого говорит, во-первых то, что юрские микроконхи обычно более эволютны, чем соответствующие макроконхи (наблюдения произведены по раковинам равных размеров), хотя у отдельных видов юрских аммоноидей, например *Dactylioceras*, различие макро- и микроконхов по степени эволютности не выражено. Во-вторых, юрские микроконхи, как и триасовые эволютоконхи, имеют тенденцию к формированию менее вздутых (по сравнению с соответствующими макроконхами) оборотов. Аналогичное развитие имеют, как отмечалось выше, и самки современного наутилуса; на этом основании я вслед за Ф. Демане (Demagnet, 1943) и В. Аркеллом (Arkell, 1957) прихожу к выводу, что именно эволютоконхи, в том числе и юрские микроконхи, а не инволютоконхи и макроконхи (юрские), как продолжают считать, следуя за Бланвилем, большинство современных аммонитологов, могли быть самками. Аргументы Лемана (Lehmann, 1966, 1971) в пользу открытия якобы яиц в жилой камере макроконхов представляются неубедительными. Образования аналогичного типа, имеющие скорее всего неорганическое происхождение, встречались мною в одной из гидростатических камер триасового *Prosphingites*.

В чем заключается биологический смысл различий в степени эволютности форм аммоноидей, принадлежащих к одному и тому же виду? Эти различия являются, как показал Г. Шмидт (Schmidt, 1935), одним из показателей различия темпов роста. Диаметр инволютоконхов, имеющих пять полных оборотов, составляет 19,3 мм; эволютоконхи достигают примерно такого же размера только после формирования пяти с половиной полных оборотов.

Размер эволютоконхов и инволютоконхов шести видов триасовых цератитов

Вид	Эволютоконхи		Инволютоконхи		Мегаконхи	
	Д, мм	Материал	Д, мм	Материал	Д, мм	Материал
<i>Nordophiceras schmidti</i>	24,7–52,5, единичные до 79,5	Массовый	26,1–47,9	Массовый	Отсутствуют	—
<i>N. euomphalus</i>	32,3–65,0	"	25,9–52,0	"	"	—
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	12,0–30,5	36 экз.	14,5–36,3	19 экз.	"	—
<i>S. asiaticum</i>	16,3–33,7	11 экз.	9,1–30,5	7 экз.	"	—
<i>Olenekites spiniplicatus</i>	20,0–36,0	Массовый	20,0–33,3	Массовый	"	—
<i>Keyserlingites middendorffi</i>	37,0–104,6	"	37,0–107,7?	"	290–360	2 экз.

Таким образом, результаты наблюдений показывают, что инволютоконхи *Olenekites spiniplicatus* отличаются от эволютоконхов несколько более интенсивным ростом в течение периода формирования четвертого и пятого оборотов раковины.

На рис. 44 изображены диаграммы роста двух раковин *Olenekites spiniplicatus*, принадлежащих, по-видимому, разным диморфам. Рассматриваемые экземпляры также отличаются по темпу роста.

Леман (Lehmann, 1971) справедливо пишет, что замедление роста менее выражено у макроконхов (соответствует инволютоконхам), чем у микроконхов. Правда, Г. Вестерману (Westermann, 1971), напротив, известны случаи более быстрого роста микроконхов. Крупные размеры юрских макроконхов по сравнению с микроконхами обусловлены, очевидно, не столько различием в степени интенсивности их роста, сколько большей продолжительностью жизни макроконхов.

Степень различия в продолжительности жизни самцов и самок аммоноидей, существовавших в разные геологические периоды, очевидно, не оставалась постоянной. Предполагаемые самцы триасовых аммоноидей (инволютоконхи), вероятно, мало отличались по продолжительности жизни от предполагаемых самок (эволютоконхов). Продолжительность жизни предполагаемых самцов юрских аммонитов (макроконхов), напротив, должна была заметно превышать продолжительность жизни предполагаемых самок (микроконхов). Причину возникновения единичных мегаконхов среди особей того же вида нормального размера следует также связывать, по-видимому, не с каким-то сверхвысоким темпом роста этих отдельных особей, а с продолжительностью их жизни.

Обращаясь к данным по современным моллюскам, мы видим, что продолжительность жизни самцов и самок цефалопод действительно не всегда совпадает, поскольку самки гибнут зачастую после первого же периода размножения, а самцы нередко продолжают жить после этого еще в течение некоторого времени.

Вид	Продолжительность жизни самки	Продолжительность жизни самцы	Первоисточник
<i>Octopus vulgaris</i>	1 год	2–3'года	Несис, 1973
<i>Todarodes pacificus</i>	1 год	1 год	То же
<i>Sepioteuthis arctipinnis</i>	2 года	3 года	Рао, 1954
<i>Loligo pealei</i>	19 мес.	3 года	Филиппова, 1973
<i>Loligo vulgaris</i>	Редко доживают до трех лет	3 года	Jaesckel, 1958

Продолжительность жизни аммоноидей можно оценить лишь условно на основе некоторых косвенных данных. В результате наблюдений над ископаемым симбиозом

Таблица 15

Число задержек роста аммонойд, подсчитанное по числу сгущений септ

Род	Номер оборота фрагмокона		
	I	II	III
<i>Hedenstroemia m. jsisovicsi</i>	2-3 (1)	3 (2)	4 (1-2)
<i>Neoglyphioceras abramovi</i>	1-2 (1)	3-4 (1-2)	3-6 (1)
<i>Arctoceras septentrionale</i>	2 (1)	?	2 (1)
<i>Paranorites ? kolymensis</i>	4 (1-2)	4 (2?)	4 (1?)
<i>Prosphingites czekanowskii</i>	3-4 (1-2?)	4 (1?)	3-4 (1-2?)
<i>Owenites koeneni</i>		3 (2)	2 (1)
<i>Norbopliceras schmidti</i>	2-3 (1)	3-5 (2)	4-5 (1)
<i>Svalbardiceras sibiricum</i>	3-4 (1?)	3-5 (2)	4-5 (2?)
<i>Boreomeekoceras keyserlingi</i>	5 (1-2)	5 (2)	6 (1?)
<i>Columbites ussuriensis</i>	2-4 (?)	4 (2?)	4 (1)
<i>Subcolumbites multiformis</i>	2 (2?)	2 (1-2)	2 (1-2)
<i>Olenekites spiniplicatus</i>	3 (1?)	3-4 (1-2)	3 ?(?)
<i>Keyserlingites middendorffi</i>	3 (1?)	3 (1)	5 (2?)
<i>Arctohungarites ? sp.</i>		2 (1)	4? (1-2)
<i>Grambergia olenekensis</i>	2 (2)	4 (?)	4? (?)
<i>Phyllocladiscites basarginensis</i>	1-3 (1)	3 (1-2)	3-4 (1)
<i>Phyllopachiceras ezoense</i>	2 (?)	3 (2?)	6 (2)
<i>Desmophyllites sp.</i>	2-4 (?)	5-6 (1-2)	4-6 (1)
<i>Damesites sugata</i>	2-4 (1)	5-6 (2)	4 (1-2)
<i>Gaudryceras cf. denseplicatus</i>	2 (2)	1 (1)	3 (2)
<i>Zelandites sp.</i>	4 (1-2)	3-4 (2)	4-5 (1-2)

Примечание. Цифры в каждом столбце обозначают число задержек низшего порядка, приходящиеся на один оборот (в скобках указано, какое число задержек более высокого порядка они образуют). Подсчеты произведены на основе анализа соответствующих диаграмм.

Таблица 16

Число изменений в показателях спирали раковин аммонойд

Род	Номер оборота		
	I	II	III
<i>Neoglyphioceras abramovi</i>	—	4 (2?)	5 (2)
<i>Prosphingites ovalis</i>	—	2 (2)	3 (1?)
<i>Norbopliceras schmidti</i>	—	3 (2)	5 (2)
<i>Columbites ussuriensis</i>	—	2 (1)	4 (1-2)
<i>Subcolumbites multiformis</i>	—	3 (?)	2 (1-2?)
<i>Olenekites spiniplicatus</i>	—	2 (1)	2 (2?)
<i>Keyserlingites middendorffi</i>	—	4 (1?)	4 (2?)
<i>Arctohungarites ? sp.</i>	—	2-3 (1?)	3-4 (2-3)
<i>Grambergia olenekensis</i>	—	2 (2?)	4 (?)
<i>Phyllocladiscites basarginensis</i>	—	2-3 (2)	4 (1?)
<i>Gaudryceras denseplicatus</i>	—	3 (1)	6 (2)
<i>Zelandites sp.</i>	—	5-6 (1-2)	2 (2)

Примечание. Цифры в каждом столбце обозначают число изменений низшего порядка, приходящиеся на один оборот (в скобках указано, какое число изменений более высокого порядка они образуют). Подсчеты произведены на основе анализа соответствующих диаграмм.

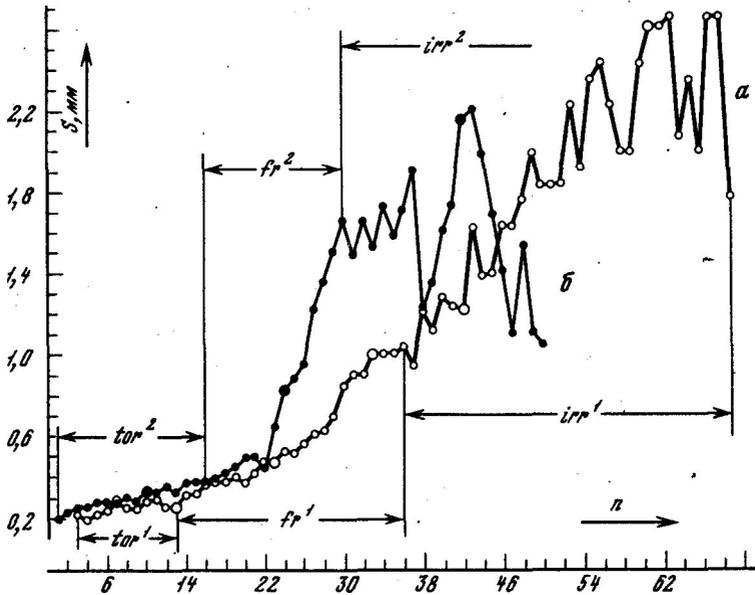
аммонойд и серпул (Lange, 1932; Schindewolf, 1934) Шиндевольф определил, как известно, в довольно широких пределах продолжительность роста одного оборота раковины аммонойд (от четырех месяцев до трех лет). Иванов (1971в) оценивает возраст отдельных индивидуумов по числу септ, содержащихся в исследуемых раковинах. В. Шталь и Р. Иордан (Stahl, Jordan, 1969), на основе результатов изотопного анализа карбонатного вещества септ аммонойд, определили, что в течение года у

Номер оборота фрагмокона			Среднее на один оборот
IV	V	VI	
5-6 (1-2)	4-6 (1)	4-5 (2)	3,0-3,5 (1,3-1,7) 3,3-4,8 (1,5-1,6)
4 (2?)			4,0 (1,5?-1,8?)
3 (1?)			3,3-3,8 (1,0?-1,7?)
	3 (2)		2,7 (1,7)
5-8 (2)			3,5-5,3 (1,5)
7 (2?)			4,3-5,3 (1,7?)
5 (-)			5,3 (1,3?)
2 (2)			3,0-3,5 (1,7?)
4 (1?)	2 (?)		2,4 (1,2?-1,7?)
4 (1)			3,3-3,5 (1,0?-1,3?)
6 (1?)			4,3 (1,3?)
4 (2?)			3,3? (1,3? -1,7?)
4? (1)			3,5? (1,5?)
2 (?)	3 (?)		2,4-3,0 (1,0-1,3)
6 (2?)			4,3 (2,0?)
4 (1-2)			3,8-5,0 (1,0-1,7)
5-6 (2)			4,0-5,0 (1,5-1,7)
2 (1?)			2,0 (1,5?)
3-6 (2)			3,6-4,8 (1,5-1,7)

Номер оборота			Среднее на один оборот
IV	V	VI	
5 (1?)	4 (1?)	6 (2?)	4,8 (1,6)
4 (2)			3,0 (1,7?)
4 (1-2)			4,0 (1,7-2,0)
2 (2)			2,7 (1,3-1,7)
3 (2)	3 (2)		2,8 (1,7?-2,0?)
3 (1?)			2,3 (1,3?)
3 (2-3)			3,7 (1,7?-2,0?)
5 (1-2)			3,3-4,0 (1,3?-2,0?)
			-
4 (1?)	4 (1-2)		3,5-4,3 (1,2-1,5)
4 (2?)			4,3 (1,7?)
5 (1)	5 (?)	4 (1-2)	4,2-4,4 (1,2-1,8)

одних юрских аммонитов (*Leioceras*) образуется 1/3-1/4 оборота раковины и около 5 септ, а у других (*Staufenia*) - 2/5 оборота и приблизительно 12 септ (сравнений с особенностями роста, отражающимися в структуре фрагмокона, произведено не было и поэтому данные результаты требуют проверки и уточнения).

Мои предположения относительно продолжительности жизни аммоноидей основываются на результатах подсчета числа задержек в процессе их роста, выявленных



Р и с. 44. Особенности роста двух разных экземпляров *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.)
 а — экз. № 28/802, эволютоконх; б — экз. № 435/802, инволютоконх; условные обозначения как на рис. 39

преимущественно на основе исследований особенностей размещения септ в фрагмоне (в качестве контроля служили результаты наблюдений над изменением показателей спирали раковины). Основной трудностью этого метода исследования является установление порядка обнаруживаемых задержек на фоне неравномерного роста раковины.

Как выяснилось, в пределах каждого из оборотов исследованных триасовых аммоноидей (в целях сравнения приводятся данные и по палеозойским и позднемезозойским представителям) в среднем насчитывается 3–5 задержек роста низшего порядка (табл. 15), слагающие в своей совокупности 1–2 задержки более высокого порядка (во многих случаях достоверно фиксировать число последних не удастся).

Сходные данные удалось получить и в результате исследования особенностей изменения показателей спирали раковины различных групп аммоноидей (табл. 16).

Результаты исследования пережимов (валиков), встречающихся на поверхности ядер раковин и собственно раковин некоторых аммоноидей, показывают, что они нередко располагаются в пределах различных оборотов крайне неравномерно:

Вид	Номер оборота					Среднее на один оборот
	I	II	III	IV	V	
<i>Neocolumbites insignis</i>	1 (1)	1 (1)	2 (2)	3 (3)	3 (3)	2,0 (2,0)
<i>Prospiringites ovalis</i>	1 (–)	3 (1)	4 (2)	5 (3)	1 (1)	2,9 (1,7?)
<i>Ovenites koeneni</i>	1 (–)	3 (–)	3 (–)	2 (–)	5 (1)	2,8 (–)
<i>Columbites ussuriensis</i>	1 (–)	2 (1)	4 (2)	3 (1)		2,8 (1,3)
<i>Phyllocladiscites basarginensis</i>	1 (1)	3 (2)	3 (2)	2 (1)		2,3 (1,5)
<i>Gaundryceras cf. denseplicatus</i>	1 (1)	5 (–)	6 (1)	3 (1)		3,8 (1,0?)

Примечание. Первая цифра в каждом столбце обозначает общее число пережимов, приходящееся на один оборот, в скобках указано число отчетливо выраженных пережимов в их общем числе.

Сведения о размещении пережимов у аммоноидей при решении рассматриваемой проблемы следует использовать с большой осторожностью.

Если считать, что периодически повторяющиеся задержки роста высокого порядка связаны с неблагоприятным сезоном года, то, судя по результатам, отражающим сравнительно равномерное распределение этих задержек (см. табл. 15, 16), можно предположить, что у разных групп исследованных аммоноидей в течение равного промежут-

ка времени наращивалось примерно одинаковое число оборотов раковины (один оборот в среднем наращивался, вероятно, за 1,3—1,7 года). Учитывая, что число оборотов в раковинах различных групп аммоноидей колеблется от 5—6 оборотов до 9—10, предполагается, что продолжительность жизни исследованных аммоноидей была различной (от 6,5 лет до полутора-двух десятков лет). Разница между продолжительностью жизни самок и самцов таких триасовых аммоноидей, как *Olenekites spiniplicatus*, была, очевидно, небольшой. Самцы юрского вида *Dactyloceras athleticum*, обладающие раковинной из девяти оборотов (Lehmann, 1971), жили, по-видимому, на 1,3—1,7 года дольше самок (раковина последних состоит из восьми оборотов). Разница между продолжительностью жизни самок и самцов юрского *Cadoceras tschekini*, судя по материалам Маковского (Makowski, 1963), составляла, очевидно, около 2,6—3,4 года (макроконхи этого вида состоят из восьми оборотов, а микроконхи — только из шести). Приводимые в таком предварительном виде данные о продолжительности жизни аммоноидей, несомненно, требуют дальнейшего уточнения.

К ВОПРОСУ ОБ ОБРАЗЕ ЖИЗНИ ТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

ОБ ОБРАЗЕ ЖИЗНИ СОВРЕМЕННЫХ ЦЕФАЛОПОД

Современные цефалоподы, как известно, ведут разнообразный, в общем хищнический образ жизни (Кондаков, 1940). Большинство осьминогов и близких к ним форм обитает на дне морских водоемов. В качестве придонно-пелагических (нектобентических) форм цефалопод обычно указывают сепий. Многие кальмары, напротив, проводят большую часть своей жизни в толще пелагиали. Примером планктонных цефалопод может служить осьминог *Argonauta*. По-видимому, для всех современных цефалопод свойственны более или менее выраженные суточные вертикальные миграции. Моллюски с редуцированным скелетом (кальмары) способны погружаться на большую глубину, чем, например, наутилус или спирула, раковина которых на значительных глубинах разрушается (Зуев, Махлин, 1973). Сезонные горизонтальные миграции, связанные с нагулом и нерестом, наблюдаются не у всех групп современных цефалопод. Пищей молоди кальмаров, как и многих других современных цефалопод, являются планктонные организмы. При достижении размера, соответствующего половому созреванию (15–18 см), кальмары изменяют свой режим питания, предпочитая использовать в пищу бентосных и нектонных животных (Филиппова, 1973).

Подвижные формы цефалопод отличаются широким географическим распространением (наиболее распространены в теплых водах). В большинстве своем современные головоногие моллюски являются стеногалинными и обычно не переносят даже незначительного понижения солености (ниже 30‰). Но известны и некоторые отклонения от этого правила. Д.П. Найдин (1969) приводит данные о том, что в водах западной части Балтийского моря, обладающих соленостью в 15‰, достаточно многочисленны *Alloteuthis* и *Loligo* (правда здесь они не размножаются); в опресненных водах залива Святого Лаврентия обитают некоторые виды *Octopus*.

Период размножения большинства тропических и субтропических видов цефалопод приходится на весенние и ранне-летние месяцы (Акимушкин, 1963). В умеренных водах период нереста менее растянут, чем в тропических. Нерест некоторых цефалопод круглогодичен. Цефалоподы, обитающие в открытом море, в период размножения образуют скопления вблизи берегов. Исключение составляют некоторые обитатели больших глубин (*Bathyteuthis*), а также *Spirula*. К.Н. Несис (1973) объясняет прибрежный нерест цефалопод (в защищенных от волнений бухтах) приспособлением против выноса молоди течениями в губительные для их жизни районы открытого океана, обедненные пищей. Массовая гибель многих взрослых цефалопод связана с нерестом.

В заключение краткого обзора имеет смысл привести характеристику образа жизни единственного представителя современных цефалопод, обладающего наружной раковиной, — наутилуса. Сведения о глубинах его обитания и вертикальных миграциях уже приводились в главе четвертой, где обсуждался вопрос о значении гидростатического аппарата в жизни цефалопод. Виды наутилуса обитают только в районе юго-западной части Тихого океана, преимущественно в тропических водах. Наутилус приобрел репутацию "мусорщика", поскольку излюбленной его пищей является разлагающееся мясо трупов животных (Stenzel, 1848). Обладая сильными челюстями, наутилус способен использовать в пищу животных, имеющих жесткий наружный скелет (ракообразных). Раковина наутилуса несет защитную окраску, что указывает на возможность его обитания в мелководье в светлое время суток. Однако чернильный ме-

шок, свойственный многим другим цефалоподам, у него отсутствует, что связано, вероятно, с пассивным образом жизни в дневное время. При необходимости наутилус способен быстро плавать. Нерестилища наутилуса размещаются на мелководьях. Продолжительность жизни, предположительно, один год (Несис, 1973).

ОБ ОБРАЗЕ ЖИЗНИ АММОНОИДЕЙ

Образ жизни аммоноидей издавна связывали с поведением современного наутилуса, но, поскольку сведения об экологии последнего и до настоящего времени не отличаются достаточной полнотой, представления об образе жизни аммоноидей неоднократно изменялись (Розанов, 1914; Diener, 1912). До установления того факта, что современный наутилус ведет преимущественно придонный образ жизни, многие ученые, в том числе Неймайр и Квенштедт, основываясь на факте широкого распространения аммоноидей, рассматривали их как активноплавающих обитателей открытого моря. В числе немногочисленных оппонентов этих ученых был Хайэтт. В дальнейшем число приверженцев гипотезы о преимущественно придонном образе жизни аммоноидей увеличилось (свободно-плавающий образ жизни некоторых аммоноидей не оспаривался). Спэт (Spath, 1927—1933) пришел к выводу, что взрослые аммоноидеи вели преимущественно оседлый образ жизни, расселяясь преимущественно в юной стадии индивидуального развития.

Говоря о придонном образе жизни аммоноидей, многие из исследователей представляли их преимущественно ползающими формами. Против гипотезы о преимущественно ползающем образе жизни аммоноидей решительно выступал Динер (Diener, 1912, 1925). Учитывая заметные отклонения в строении гидростатического аппарата аммоноидей по сравнению с соответствующим образованием наутилуса, он призывал проявлять большую осторожность в перенесении данных по наутилусу на аммоноидей. Динер считал, что гладкие формы, обладающие тонкой раковиной, были активными пловцами; формы, имевшие тонкую, снабженную шипами раковину, были нектопланктоном; и только немногочисленные формы с асимметричными раковинами вели, по мнению Динера, ползающий образ жизни. А. Пэрна (1915), основываясь на данных Динера, предпринял попытку выявить степень активности аммоноидей на основе изучения степени обтекаемости их раковины. Исследования в этом направлении в дальнейшем были продолжены рядом других исследователей (Scott, 1940; Kummel, Lloyd, 1955). На основе различий аммоноидей (взрослых и юных) по форме раковины были сделаны также выводы относительно различия образа жизни юных и взрослых особей (Руженцев, 1962; Dunbar, 1924), посмертного переноса раковин (Reyment, 1958) и т.д.

На основании расчетов степени плавучести раковин аммоноидей А. Трумен (Trueman, 1941) показал, что большинство из них не были, как и предполагал Динер, ползающими животными. Но, так же как и Динер, он не смог дать четких указаний, на каком удалении от дна обитало большинство аммоноидей. Существенное значение для решения рассматриваемой проблемы приобретают данные о симбиозе аммоноидей и разных групп эпифауны (Розанов, 1914; Lange, 1932; Schindewolf, 1934; Reyment, 1958; Seilacher, 1960), представленных серпулами, устрицами, брахиоподами и мшанками, инкрустирующими раковины аммоноидей. А. Зайлахеру (Seilacher, 1960) удалось показать, что все исследованные им устрицы, прикрепившиеся к бокам и вентральной стороне раковины юрского *Buchiceras*, имели строго направленный рост, что позволяет восстановить прижизненное положение аммонита (в период роста этих прикрепившихся устриц раковина аммонита была ориентирована вертикально, причем устье было направлено почти вверх). Если бы *Buchiceras* вел ползающий образ жизни, устрицы, по мнению Зайлахера, избегали бы поселяться в пределах вентральной стороны раковины, поскольку испытывали бы постоянное трение о предметы дна. Но часть устриц все-таки поселилась и на вентральной стороне, следовательно, аммонит не вел такой образ жизни. Вместе с тем наличие остатков эпифауны на раковине аммонита указывает само по себе на тот факт, что *Buchiceras* вел придонный образ жизни.

Зайлахер приходит к заключению, что исследованный им юрский аммонит, вероятно, не был ни быстрым пловцом, ни типичной бентосной формой; он, скорее всего, медленно плавал и парил непосредственно вблизи дна водоема.

Приблизительно к такому же выводу относительно образа жизни других аммоноидей приходят Скотт (Scott, 1940), Хаас (Haas, 1942), Леман (Lehmann, 1971), Иванов (1973) и многие другие современные исследователи. Они считают, что аммоноидеи были, очевидно, медлительными животными (но при необходимости могли быстро переплывать с места на место), поселявшимися в придонной части моря, богатой растительностью и падалью. Аммоноидеи, по-видимому, питались животными (мелкими гастроподами, ракообразными, мелкими рыбами), которых привлекала придонная растительность, и падалью (в предполагаемой зубной части одного из аммонита Леману удалось обнаружить раковину остракоды). Мутвей и Реймент (Mutvi, Reument, 1973) считают, учитывая малые размеры челюстей аммоноидей (Kaiser, Lehmann, 1971), что пищей аммоноидей в основном мог служить планктон, следом за которым они регулярно совершали вертикальные суточные миграции.

Защитным средством аммоноидеям, по мнению Цейса (Zeiss, 1969a) и Лемана (Lehmann, 1971), служила чернильная жидкость (в жилых камерах некоторых аммоноидей были обнаружены остатки чернильного мешка). Маскировочный эффект вызывает, возможно, и скульптура раковин, образующая своеобразные тени (Cowen, Gertman, Wiggert, 1973).

Представляют интерес высказывания ряда исследователей (Scott, 1940; Teichert, 1943, 1948; Ziegler, 1967; Kummel, 1948; House, 1963; Hudson, Palframan, 1970) относительно особенностей распределения аммоноидей в разных батиметрических зонах морских бассейнов. По мнению Тайхерта, девонские аммоноидеи, по-видимому, избегали открытых шельфовых морей и предпочитали заселять участки лагун, расположенные в 10—70 милях от берега, но не биогермные фации (встречаемые в рифовых отложениях гонатиты имеют плохую сохранность). Скотт пришел к выводу, что юрские аммоноидеи в пределах разных батиметрических зон морских бассейнов размещались неравномерно: они заселяли преимущественно нижнюю сублитораль (инфранеритовая зона), располагавшуюся между глубинами 20 и 100 морских саженей (36—182 м); в более мелких водах верхней сублиторали (эпинеритовая зона — 13—36 м) и более глубоких водах батииали (эпibatиальная и инфрабатиальная зоны — не менее 182 м) встречается, судя по рисунку, приводимому Скоттом (Scott, 1940, стр. 1194, фиг. 10), заметно меньшее число аммоноидей, что подтверждается и наблюдениями Б. Циглера (Ziegler, 1967).

Г. Скотт (Scott, 1940) считал, что аммоноидеи, обладающие разной формой и скульптурой раковины, расселялись в пределах разных батиметрических зон. В сравнительно глубоких водах, лишенных растительности, преобладали гладкие и слабо скульптурированные формы, имеющие вздутые обороты; для нижней сублиторали характерны резко скульптурированные формы, а для верхней сублиторали — формы с линзовидной гладкой раковиной. Однако на современном уровне наших знаний в распределении аммоноидей в составе осадков древних морских бассейнов вырисовывается более сложная картина. В настоящее время приходится считать, что результаты экспериментальных наблюдений Реймента (Reument, 1958, 1971), который, продолжив исследования А. Миллера (Miller, 1957), показал, что хотя раковины аммоноидей обладают меньшими способностями к посмертному дрейфу в силу некоторых особенностей их строения, чем современный наutilus, тем не менее вздутые инволютные их формы (*Phylloceras* и др.) способны, подобно *Nautilus pompilius*, посмертно дрейфовать, заходя в прибрежной зоне. В таких случаях мы не можем судить о районе их обитания. Скопления подобных раковин могут служить только индикатором древней береговой линии. Более надежные сведения об областях обитания можно получить для форм с уплощенными раковинами, обладавших, по мнению Реймента, меньшей посмертной плавучестью, а также для аммоноидей, сохранивших в жилых камерах остатки челюстного аппарата или органов мягкого тела (испытавшим быстрое захоронение).

ИНТЕРПРЕТАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ДАННЫХ ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ АММОНОИДЕЙ В ОТЛОЖЕНИЯХ НИЖНЕГО ТРИАСА НА ПРИМЕРЕ РАЗРЕЗА р. ОЛЕНЕК

В главе третьей указывалось, что в разных фациях нижнего триаса остатки аммоноидей распределены крайне неравномерно, и в этом отношении полученный материал подтверждает вывод Скотта (Scott, 1940) и Циглера (Ziegler, 1967) о том, что аммоноидеи обитали преимущественно в пределах участков нижней сублиторали, характеризующихся сравнительно спокойным режимом вод, обилием растительности, а, следовательно, и мелких животных, которые использовались аммоноидеями в пищу. Отмечается заметная приуроченность некоторых видов аммоноидей к определенным фациям сублиторали (Захаров, 1968).

Наиболее интересным с палеоэкологической точки зрения разрезом нижнего триаса Востока СССР является, несомненно, разрез, расположенный в приустьевой части р. Оленек (ручей Менгилях).

Скопления раковин цефалопод сосредоточены здесь в многочисленных известково-глинистых конкрециях, заключенных в черных глинистых сланцах, лишенных знаков ряби. Раковины цефалопод сосредоточены, как правило, в центральной части конкреций. Отдельные части крупных раковин иногда высовываются из конкреций (эти части раковин нередко корродированы).

Раковины моллюсков рассматриваемого разреза отличаются, как правило, отличной сохранностью (имеют жилые камеры, вещество многих раковин содержит арагонит) и лишены следов переноса. Жилые камеры аммоноидей заполнены темным глинистым материалом, а гидростатические камеры — прозрачным кальцитом, что также свидетельствует о хорошей сохранности фрагмента. Более того, раковины аммоноидей (чаще всего *Olenekites*) сопровождаются образованиями, редко сохраняющимися в ископаемом состоянии — "анаптихами", которые Леман (Lehmann, 1972; Kaiser, Lehmann, 1971) отождествляет с челюстями аммоноидей. Такие образования встречаются и в разрезах Южного Приморья. В разрезе нижнего триаса р. Оленек удалось обнаружить около двух-трех десятков "анаптихов". Вблизи устья одного из экземпляров *Olenekites spiniplicatus* мною были встречены образования (обнаружены в шлифе), которые весьма напоминают сближенные верхнюю и нижнюю челюсти (Захаров, 1974б). В одной из конкреций между двумя наложенными друг на друга "анаптихами" обнаружено образование, являющееся, вероятно, обломком радулы.

Ориентировка раковин в конкрециях самая различная; встречаются конкреции, в которых они имеют почти одинаковую ориентировку (очевидно, совпадающую со слоистостью). Наутилоидеи, обладающие прямыми раковинами, ориентированы обычно не параллельно по отношению друг к другу (отражает отсутствие следов течений).

Многие из исследованных видов аммоноидей рассматриваемого района имеют значительное распространение в разрезе (в пределах почти всей зоны *Olenekites spiniplicatus*), т.е. они существовали одновременно в течение длительного промежутка времени. В связи с этим представляют значительный интерес их взаимные ассоциации, наблюдаемые в разных конкрециях. Всего исследовано более тысячи конкреций, переполненных аммоноидеями. Обращает на себя внимание определенная закономерность в распределении представителей этих одновременно существовавших видов аммоноидей. Целая серия конкреций содержит, например, многочисленных *Olenekites* и единичных *Keyserlingites* (оленокиты составляли ядро древних сообществ). Здесь следует обратить внимание на тот факт, что обе эти формы имеют однотипную скульптуру (представлена ребрами и шипами). Встречаются конкреции, в которых заключены остатки только *Nordphiceras* и *Svalbardiceras* (обе формы гладкие и имеют уплощенную форму вентральной стороны раковины). Известны и многие другие ассоциации. Например, *Arctomeekoceras* часто встречается с *Boreomeekoceras* (раковины этих форм инволютные гладкие). Нередки случаи, когда конкреции содержат представителей только одного какого-либо вида (или же представители других видов единичны).

В большинстве конкреций сохранились только аммоноидеи, сопровождаемые лишь в отдельных случаях 1) другими представителями головоногих моллюсков (прямыми

и спирально-свернутыми наутилоидеями, реже белемноидеями), 2) очень мелкими (до 1–2 мм) гастроподами, образующими скопления, 3) мелкими двустворками (единичные экземпляры с неразъединенными створками; в одной из конкреций было обнаружено скопление двустворок, образующих гирлянду, но аммоноидеи в ней отсутствовали), 4) мелкими скафоподами, 5) брахиоподами (преимущественно лингулами, единичные экземпляры), 6) конодонтами (скопления конодонтов встречены в ассоциации с *Olenekites spiniplicatus* и "анаптыхами"), 7) зубами рыб, 8) остатками растений (*Pleurogmeia*).

Ниже в качестве примеров распределения аммоноидей в исследуемых ориктоценозах приведем несколько выборок, составленных по отдельным конкрециям.

Выборка 1 (конкреция № 66). Конкреция состоит из скопления раковин *Subolenekites altus* (42 экз.), диаметр которых колеблется от 10,0 до 27,2 мм. Им подчинены *Nordophiceras schmidti* (3 экз. диаметром до 18 мм), *Sibirites eichwaldi* (1 экз.), *Keyserlingites middendorffi* (1 экз. диаметром в 36 мм). Все раковины данной выборки имеют жилые камеры; ориентированы почти в одной плоскости.

Выборка 2 (конкреция № 460). Состоит из скопления *Keyserlingites middendorffi* (не менее 12 экз. диаметром 12–45 мм), четырех раковин *Arctomeekoceras rotundatum* (диаметром 10–27 мм), одного *Boreomeekoceras keyserlingi* (диаметром около 20 мм) и четырех мелких двустворок (высотой 4–8 мм). У большинства цефалопод жилая камера уцелела. Ориентировка раковин субпараллельная.

Здесь необходимо обратить внимание на тот факт, что груборебристые формы (*Keyserlingites*) ассоциируются с формами, обладающими гладкими инволютными раковинами (*Arctomeekoceras*, *Boreomeekoceras*). Согласно схеме Скотта о батиметрическом распределении аммоноидей (Scott, 1940), такие формы должны встречаться в осадках, отложившихся на разных глубинах. Наблюдения аналогичного характера, противоречащие в этом отношении гипотезе Скотта, недавно были выполнены М.С. Мезежниковым и Н.И. Шульгиной (на примере юрских аммонитов).

Выборка 4 (конкреция 910). Конкреция содержит только раковины *Olenekites spiniplicatus*, сосредоточены в ее центральной части. Размер конкреции в поперечнике около 120 мм, диаметр ядра, заключающего скопление раковин, не превышает 60 мм. На поверхности скола насчитывается 23 раковины (с диаметром от 5 до 20 мм), преобладают формы с диаметром, превышающим 10 мм. Взрослые экземпляры принадлежат инволютоконхам. Все раковины имеют жилые камеры, ориентированы беспорядочно.

Выборка 5 (экз. № 1097, обломок конкреции или линзы). Отмечается скопление *Nordophiceras schmidti* (не менее 24 экз.) диаметром от 8,5 до 45 мм и *Svalbardiceras sibiricum* (не менее 10 экз.) диаметром от 10 до 30 мм. Почти все экземпляры имеют жилые камеры. Раковины ориентированы преимущественно в одной плоскости.

Выборка 6 (экз. 1370, обломок линзы или уплощенной конкреции). Содержит скопления *Nordophiceras schmidti* (более 63 экз.) и *Svalbardiceras sibiricum* (более 56 экз.). Размеры, как в предыдущей выборке. Рассматриваемые виды ассоциируются с более редкими представителями других аммоноидей (*Olenekites spiniplicatus*, 29 экз.; *Keyserlingites middendorffi*, 6 экз.), а также наутилоидей (*Trematoceras cf. companile*, 7 экз.), обладающих прямой раковиной с диаметром поперечного сечения до 9 мм. Большинство экземпляров цефалопод имеет жилые камеры. Раковины ориентированы преимущественно в одной плоскости.

Выборка 7 (конкреция № 1089). Аммоноидеи представлены преимущественно раковинами *Sibirites eichwaldi* (в сколе конкреции насчитывается более десятка раковин размером от 10 до 22 мм в диаметре). Сибириты ассоциируются с единственной заметной на сколе раковиной *Olenekites spiniplicatus* (диаметром 19 мм) и единственной двустворкой *Mysidioptera* (створки не разъединены). Раковины имеют хорошую сохранность и ориентированы преимущественно в одной плоскости.

Итак, раковины, собранные в разрезе нижнего триаса, приустьевой части р. Оленек, в силу своей многочисленности, хорошей сохранности и отсутствия следов механического перемещения вполне пригодны для реконструкции образа жизни триасовых аммоноидей. Присутствие в жилых камерах некоторых из них остатков челюстного аппарата является надежным индикатором быстрого захоронения раковины вместе с

телом моллюска (Reyment, 1958). Механическая сортировка рассматриваемого материала в силу приведенных выше фактов в больших масштабах исключена.

Вопрос о способе образования известковистых конкреций, содержащих скелетные остатки животных, является, как известно, дискуссионным. Из многих излагаемых на этот счет гипотез наибольшее внимание привлекает гипотеза, излагаемая Л. Уиксом (Weeks, 1957) и поддерживаемая Рейментом (Reyment, 1958). По представлениям Уикса, формирование конкреций обычно связано с образованием "сланцев стоячей воды". Формированию этих образований предшествуют, как предполагается, условия, характеризующие дефицитом кислорода (низкий pH). В этих условиях карбонат не осаждается. Быстрое формирование карбонатного осадка в форме конкреций происходит, по-видимому, за счет появления в такой обстановке гниющих тел, вызывающих увеличение щелочности (повышение pH). Гниющий материал в связи с этим служит центром осаждения вещества конкреций. Уиксу удавалось находить в конкрециях следы нефти, которая могла возникнуть из гниющих остатков.

Образование конкреций триасовых отложений р. Оленек было вызвано, по-видимому, присутствием гниющих тел в жилых камерах раковин цефалопод — посмертно перенесенные раковины теряли мягкое тело (Reyment, 1958), центром образования вещества конкреций, согласно гипотезе Уикса, они служить не могут. В жилых камерах отдельных раковин из нижнего триаса р. Оленек остатки, тесно связанные с мягким телом ("анатихи"), как отмечалось выше, сохранились. Фрагменты крупных раковин аммонойд иногда высовываются из конкреций, очевидно, вследствие того, что в отличие от жилых камер содержали меньшее количество органического вещества, изолированного к тому же стенками камер и септами. В качестве органического ядра конкреции могли служить как отдельные раковины с сохранившимися остатками мягкого тела, так и целые скопления подобных раковин. Аммонойды в период начала формирования конкреций находились, вероятно, не во взвешенном положении, поскольку вместе с их раковинами в центре рассматриваемых образований встречаются остатки бентоса. Судя по степени сохранности раковин, формирование конкреции происходило, по-видимому, в условиях лишь небольших перемещений органического ядра. Здесь необходимо добавить, что, по данным Реймента (Reyment, 1958), большому переносу подвергаются иногда лишь раковины, избавившиеся от мягкого тела, в таком случае быстрого захоронения не происходит. Гипотеза Уикса не предполагает такой ситуации в случае образования конкреций.

Изложенный выше материал позволяет с известной долей условности считать, что ассоциации органических остатков, наблюдающиеся в конкрециях, отражают первичный состав некроценозов отдельных участков древнего морского бассейна.

Причина гибели аммонойд в том или ином случае может быть различной. Возможно, прав Найдин (1969), связывающий массовую гибель многих ископаемых цефалопод не столько с катастрофическими ситуациями, сколько с периодом их нереста (по аналогии с современными цефалоподами). Присутствие в раннетриасовых ориктоценозах молодежи отдельных видов аммонойд позволяет вместе с тем предположить, что возможный район нереста по крайней мере некоторых из исследованных видов совпадал, или почти совпадал, с местом их обитания.

Принимая положение о том, что сведения о составе органических остатков конкреций могут быть использованы в реконструкции конкретных некроценозов, представим себе, что аммонойды, содержащиеся в материале конкреций, большую часть времени своей жизни проводили в толще воды, в значительном удалении от дна водоема, и гибель застала их вдали от дна. В таком случае нельзя было бы ожидать какой-либо определенной закономерности в распределении раковин аммонойд в различных захоронениях. Остатки представителей различных видов были бы рассеяны более или менее равномерно во всех исследуемых захоронениях (доминанты встречались бы, естественно, в большем числе в каждой из просмотренных выборок; в нашем случае ядром сообщества древнего морского бассейна, несомненно, являлись *Olenekites spiniplicatus*, которые составляют около 35% всех органических остатков, собранных в описываемом разрезе). Но этой картины в разрезе русского яруса приустьевой части р. Оленек мы не наблюдаем. Более или менее выраженное посмертное обособление

групп аммоноидей, обладающих сходной скульптурой и формой раковины, вызвано, вероятно, тем, во-первых, что такое обособление имело место и при жизни этих моллюсков, и, во-вторых, что непосредственно перед своей гибелью рассматриваемые группы аммоноидей были сосредоточены вблизи дна (поэтому они и оказались захороненными в локальных участках).

Полученные материалы свидетельствуют в пользу той точки зрения, согласно которой аммоноидей, подобно современному наутилусу вели преимущественно придонный образ жизни (как в период нагула, так и нереста). Придонный период жизни большинства аммоноидей прерывался, вероятно, лишь на сравнительно короткое время в периоды, связанные с суточной вертикальной и, в меньшей степени, некоторыми видами сезонных миграций очень характерными для современных цефалопод (Акимускин, 1963; Несис, 1973; Филлипова, 1973).

ГЛАВА СЕДЬМАЯ

СИСТЕМА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ
РАННЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ

На основе материалов, изложенных в главе третьей, в систему триасовых аммоноидей (Spath, 1934; Arkell, Kummel, Wright, 1957; Кипарисова, Попов, 1958; Шевырев, 1968; Tozer, 1971a) внесены следующие изменения:

1) Семейство Hedenstroemiidae переведено из отряда Ceratitida в отряд Agoniatitida; 2) нанитиды (Prosphingitinae subfam. nov. и Nannitinae Diener) и овенитиды объединены в надсемейство Nanniticeae; 3) семейства Hellenitidae Kummel, Columbidae Spath и Chioceratidae fam. nov. объединены в надсемейство Ussuritaceae; 4) флемингитиды, палеофиллитиды, уссуритиды и ?данубитиды сгруппированы в надсемейство Ussuritaceae в составе отряда Ceratitida (семейство Ussuritidae исключено из отряда Ammonitida); 5) изменен объем некоторых надсемейств, семейств и других таксонов, изменен ранг отдельных семейств и подсемейств. Диагнозы таксонов составлены с учетом данных о внутреннем строении раковины и онтогенетическом развитии лопастной линии.

Приводимая ниже система включает лишь представителей раннего триаса (звездочкой отмечены таксоны, по которым получены новые сведения).

ОТ Р Я Д AGONIATITIDA RUZHENCEV, 1957

ПОДОТ Р Я Д PROLECANITINA MILLER ET FURNISH, 1954

НА Д С Е М Е Й С Т В О MEDLICOTTIACEAE KARPINSKY, 1889

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Medlicottinae Karpinsky, 1889)]

Нижний карбон – нижний триас. Одно триасовое семейство – Episageceratidae.

С Е М Е Й С Т В О EPISAGECERATIDAE RUZHENCEV, 1956

Верхняя пермь – нижний триас. В триасе два рода: *Episageceras* Noetling, 1904 (= *Protosageceras* Popow, 1961); *Latisageceras* Ruzhencev.

НА Д С Е М Е Й С Т В О SAGECERATACEAE HYATT, 1884*

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Sageceratidae Hyatt, 1884)]

Раковина от линзовидной до дискоидальной, с сильно объемлющими оборотами, с узким или закрытым умбиликусом, гладкая. Протоконх среднего размера, просифон с укороченной связкой. Положение сифона, близкое к вентральному. Тип септальных трубок наружных оборотов, близкий к прохоанитовому. Просутира латиселлатного типа. Лопастная линия на взрослой стадии с адвентивными элементами. Лопастные седла в различной степени рассечены. Нижний – верхний триас. Шесть семейств: Sageceratidae, Hedenstroemiidae, Aspenitidae, Lanceolitidae, ?Benekeidae, Ussuriidae.

С Е М Е Й С Т В О SAGECERATIDAE HYATT, 1884*

Раковина с уплощенной вентральной стороной, яйцевидным протоконхом, каплевидным цекумом, короткой связкой просифона, короткой жилой камерой аммонителлы. Положение сифона вентральное. Тип септальных трубок наружных оборотов прохоанитовый (проявляется начиная с четвертого оборота). Лопастная линия развивается в онтогенезе по типу $VU : 1D \rightarrow VUU^1 : 1D \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2-S) I (D_1 D_1) \rightarrow$

→ $(V_1 V^1 V^2 V^3 V^4 V^4 V^3 V^2 V^1 V_1) U U^1 (U^2 = SS) I(D_1 D_1)$. Нижний (инд) – верхний триас. В нижнем триасе четыре рода: *Pseudosageceras* Diener, 1895* (= *Erechiceras* Krafft, 1902; *Pseudosageceras (Metasageceras)* Renz et Renz, 1948); *Cordillerites* Hyatt et Smith, 1905; *Epihedestroemia* Spath, 1934.

СЕМЕЙСТВО HEDENSTROEMIIDAE WAAGEN, 1895*

[nom. transl. Popov et Kiparisova, 1958 (ex Hedenstormiinae Waagen, 1895)]

Раковина с приостренной или уплощенной вентральной стороной. Протоконх шаровидный; связка просифона средней длины. Положение сифона вентральное. Тип септальных трубок наружных оборотов промежуточный между амфихоанитовым и прохонитовым (проявляется начиная с четвертого-пятого оборотов). Лопастная линия развивается в онтогенезе по типу: $VU : ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1 V_1) U U^1 (U^2 = mS) I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V^1 V^1 V_1) U U^1 (U^2 = S) I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V^1 V^2 V^2 V_1) U U^1 (U^2 = SS) I(D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский и русский века). Четыре рода: *Hedenstroemia* Waagen, 1895* (= *Anahedenstroemia* Spath, 1934, non Hyatt, 1900; *Pseudohedenstroemia* Kummel, 1957; ?*Parakymatites* Waagen, 1895); *Clypites* Waagen, 1895; *Tellerites* Mojsisovics, 1902; *Metahedenstroemia* Spath, 1934).

Каммел (Arkell, Kummel, Wright, 1957), Шевырев (1968) и Тозер (Tozer, 1971a) относят семейство Hedenstroemiidae к группе цератитов. Сходство лопастных линий Eri-sageceratidae, Sageceratidae и Hedenstroemiidae, а также внутреннего строения раковины Sageceratidae и Hedenstroemiidae позволяет сделать иной вывод. Подтверждается представление Ю.Н. Попова (1961) о том, что рассматриваемое семейство принадлежит отряду Agoniatitida.

СЕМЕЙСТВО ASPENITIDAE SPATH, 1934*

[nom. transl. Tozer, 1971 (ex Aspinitinae Spath, 1934*)]

Раковина с острой вентральной стороной. Протоконх шаровидный, просифон с короткой связкой. Сифон в пределах первого оборота раковины занимает промежуточное положение между привентральным и центральным. Лопастная линия в онтогенезе развивается по типу: $VU : ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1 V^1 V^1 V_1) U U^1 (U^2 = mS) I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V^1 V^2 V^2 V_1) U U^1 (U^2 = S) I(D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский и, вероятно, русский ярусы). Пять родов: *Aspenites* Hyatt et Smith, 1905; *Hemiaspenites* Kummel et Steele, 1962; *Parahedenstroemia* Spath, 1934* (= *Pseudowenites* Chao, 1959); *Pseudaspenites* Spath, 1934; ?*Beatites* Arthaber, 1911.

СЕМЕЙСТВО LANCEOLITIDAE SPATH, 1934

[nom. transl. Popov et Kiparisova, 1958 (ex Lanceolinae Spath, 1934)]

Нижний триас (аякский и русский ярусы). Один род – *Lanceolites* Hyatt et Smith, 1905.

СЕМЕЙСТВО USSURIIDAE SPATH, 1930*

Раковина линзовидная, с узкоокругленной вентральной стороной. Положение сифона вентральное. Адвентивные элементы лопастной линии мелкие, лопасти и седла расчленены. Лопастная линия развивается в онтогенезе по типу: $VU : ID \rightarrow (V_1 V_1) U x x (U^1) ID \rightarrow (V_1 V_1) U (U^1 = MS) : I(D_1 D_1) (V_1 V^1 V^2 V^3 V^3 V^2 V^1 V_1) U (U^1 = SS) : I(D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский и, вероятно, русский ярусы). Три рода: *Ussuria* Diener, 1895; *Metussuria* Spath, 1934; *Parussuria* Spath, 1934*.

Семейство Ussuriidae переведено мною из отряда Ceratitida в отряд Agoniatitida на том основании, что лопастные линии представителей рассматриваемого семейства развиваются по типу Sageceratataceae. Уссуридам, как и хеденштремидам, свойственно замедленное (по сравнению с сагечератидами) развитие адвентивных элементов.

О Т Р Я Д CERATITIDA HYATT, 1884

[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex subordo Ceratitina Hyatt, 1884)]

НА Д С Е М Е Й С Т В О XENODISCACEAE FRECH, 1902

[nom. transl. Kummel, 1952 (ex Xenodiscinae Frech, 1902)]

Нижняя пермь — нижний триас. В нижнем триасе одно семейство — Xenodiscidae.

С Е М Е Й С Т В О XENODISCIDAE FRECH, 1902

[nom. transl. Kummel, 1952 (ex Xenodiscinae Frech, 1902)]

Раковина с уплощенной или округленной вентральной стороной. Протоконх мелкий, шаровидный; просифон с короткой связкой. Жилая камера короткая. Положение сифона на начальных оборотах вентральное. Тип септальных трубок наружных оборотов раковины, близкий к амфиоханитовому (проявляется начиная с четвертого оборота). Развитие лопастной линии в онтогенезе происходит по типу: $VU:ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : I (D_1 D_1)$. Верхняя пермь — нижний триас (аякский ярус). В ранне-триасовую эпоху существовало два рода: *Xenodiscus* Miller et Furnish, 1940* (= *Xenaspis* Waagen, 1895; *Glyptopheras* (*Hypopheras*) Trümpy, 1969; *Bernhardites*, Shevryev, 1965; *Protopheras* Hyatt, 1900); *Glyptopheras* Spath, 1930* (подроды *Glyptopheras* Spath, 1930 и *Tompropheras* Popow, 1961).

НА Д С Е М Е Й С Т В О OTOCERATACEAE HYATT, 1900

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Otoceratidae Hyatt, 1900)]

Верхняя пермь — нижний триас. В триасе одно семейство — Otoceratidae.

С Е М Е Й С Т В О OTOCERATIDAE HYATT, 1900

Вентральная сторона с тремя килями. Протоконх крупный, просифон с короткой связкой; сифон на начальных оборотах раковины занимает вентральное положение; тип септальных трубок ретрооханитовый. Внутренняя боковая и умбиликальная лопасти зазубрены. Формула лопастной линии: $(V_1 V_1) UU^1 U^2 U^4 : U^3 I (D_1 D_1)$. Нижний триас (индский ярус). Два рода: *Otoceras* Griesbach, 1880*; *Metotoceras* Spath, 1930.

НА Д С Е М Е Й С Т В О PROPTYCHITACEAE WAAGEN, 1895*

[nom. transl. Shevryev, 1968 (ex Protychitinae Waagen, 1895*)]

Раковина от дискоидальной до шкивоподобной, с уплощенной или округленной вентральной стороной, более или менее инволютная. Лопастная линия с шестью лопастями. Исходная формула — $(V_1 V_1) UU^1 U^2 I (D_1 D_1)$. Достоверно нижний триас (возможно, верхняя пермь). Четыре семейства: Protychitidae, Arctoceratidae, Dagnoceratidae, Paranoritidae.

С Е М Е Й С Т В О PROPTYCHITIDAE WAAGEN, 1895

[nom. transl. Spath, 1930 (ex Protychitinae Waagen, 1895)]

Нижний триас (индский и аякский ярусы). Три рода: *Protychites* Waagen, 1892; *Vavilovites* Tozer, 1971* (подроды *Vavilovites* Tozer, 1971 и *Tomproptychites* Vavilov et Yu. Zakharov, 1976); *Eoptychites* Spath, 1930.

С Е М Е Й С Т В О ARCTOCERATIDAE ARTHABER, 1911*

[nom. transl. Yu. Zakharov, 1968 (ex Arctoceratinae Arthaber, 1911)]

Раковина дискоидальная, умеренно инволютная, с радиальными складками на взрослых оборотах, обычны умбиликальные бугорки. Протоконх средних размеров. Амфиоханитовый тип септальных трубок сменяется на прооханитовый в конце треть-

го оборота. Лопастная линия развивалась в онтогенезе по типу: $VU: ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : ID(V_1 V_1) UU^1 (U^2=mS) I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2=S) I(D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский ярус). Один род — *Arctoceras* Hyatt, 1900* (= *Submeekoceras* Spath, 1934; *Proptychites* (*Discoproptychites*) Kiparisova, 1956; *Ussuriceras* Spath, 1930; ? *Pachyproptychiceras* Diener, 1916).

СЕМЕЙСТВО DAGNOCERATIDAE SPATH, 1934 [nom. transl. Kiparisova, 1961 (ex Dagnoceratinae Spath, 1934)]

Нижний триас (русский ярус). Четыре рода: *Proptychitoides* Spath, 1930; *Dagnoceras* Arthaber, 1911; *Khvalynites* Shevryev, 1968*; *Metadagnoceras* Tozer, 1965.

СЕМЕЙСТВО PARANORITIDAE SPATH, 1930

Раковина дискоидальная, гладкая. Протоконх мелкий, шаровидный. Просифон с длинной связкой. Длина жилой камеры аммонителлы длинная. Сифон вентральный. Тип септальных трубок наружных оборотов раковины амфиоханитовый, приближающийся к прооханитовому. Нижний триас (индский — русский ярусы). Семь родов: *Kingites* Waagen, 1895* (= *Kumaonites* Jeannel, 1959); *Lingyunites* Chao, 1950; *Koninckites* Waagen, 1895*, *Paranorites* Waagen, 1895, *Clypeoceras* Smith, 1913* (= *Aspidites* Waagen, 1895, non Peters, 1877; *Aspiditella* Strand, 1929); *Pseudaspidites* Spath, 1934; *Paraspidites* Spath, 1934.

НАДСЕМЕЙСТВО NANNITACEAE DIENER, 1897* [nom. transl. hic (ex Nannitidae Diener, 1897)]

Раковина с более или менее сильно объемлющими оборотами, вздутыми по крайней мере на ранних и средних стадиях онтогенеза. Форма вентральной стороны округленная или приостренная. Протоконх мелкий, близкий к шаровидному. Длина жилой камеры аммонителлы короткая, взрослых форм — длинная. Просутура латиселлатного и ангустиселлатного типа. Развитие лопастных линий в онтогенезе по типу: $VUID \rightarrow VUU^1 ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 I(D_1 D_1)$. В дальнейшем обычно идет появление лопастей U^2 или U^3 и их усложнение. Достоверно триас (индский — карнийский ярусы), возможно верхняя пермь. Два семейства: *Nannitidae* и *Owenitidae*.

Несостоятельность отнесения родов *Nannites* и *Paranannites* в разные семейства и даже надсемейства (Spath, 1934; Kummel, 1957) была показана Л.Д. Кипарисовой (1961). Судя по новым материалам, *Nannitidae* и *Owenitidae*, обладающие вздутыми раковинами, характеризуются сходным развитием лопастных линий, отличающим их от других представителей цератитов; *Owenitidae* имеют своеобразное внутреннее строение раковины. Это позволяет выделить рассматриваемые группы в самостоятельное надсемейство.

СЕМЕЙСТВО NANNITIDAE DIENER, 1897*

Раковина со вздутыми оборотами, приближающаяся к шаровидной. Протоконх шаровидный; просифон с короткой или весьма короткой связкой. Положение сифона привентральное или вентральное; септальные трубки наружных оборотов амфиоханитовые или прооханитовые. Лопастная линия состоит из пяти-семи лопастей. Триас. Два подсемейства: *Prospingitinae* и *Nannitinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROSPHINGITINAE YU. ZAKHAROV, SUBFAM. NOV.*

Раковина с выпуклой или приостренной вентральной стороной. Положение сифона в пределах первого оборота меняется от привентрального до вентрального. Септальные трубки наружных оборотов прооханитовые (появляются начиная с пятого-шестого оборотов). Просутура латиселлатного типа. Лопастная линия развивается в онтогенезе по типу: $VU: ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 : U^2 I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^3=mS) U^2 I(D_1 D_1)$.

Ветви вентральной и дорсальной лопастей обычно усложнены. Нижний (инд) — средний триас. Семь родов: *Anotoceras* Hyatt, 1900; *Dunedinites* Tozer, 1963; *Prosphingites* Mojsisovics, 1886*; *Monocanthites* Tozer, 1965; *Popovites* Tozer, 1965; *Chiotites* Rens et Rens, 1948; *Zenoites* Renz et Renz, 1948.

В состав данного подсемейства условно включаем вслед за Тозером (Tozer, 1971a) формы, известные под названием *Anotoceras*. Вместе с тем *Anotoceras*, вероятно, не следует считать синонимом *Prosphingites*, как это предлагает Тозер.

ПОДСЕМЕЙСТВО NANNTINAE DIENER, 1897* [nom. transl. hic (ex Nannitidae Diener, 1897)]

Раковина с широкой округленной вентральной стороной. Положение сифона начальных оборотов вентральное или промежуточного типа между вентральным и привентральным. Септальные трубки наружных оборотов амфиоанитовые (появляются на пятом обороте). Просутура ангустиселлатного типа. Лопастная линия развивается в онтогенезе по типу: $VU:ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:JD \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:I(D_1 D_1)$, с дальнейшим появлением U^2 и U^3 (в зачаточном виде) или усложнением лопасти U^1 . Триас (аякский — норийский ярусы). Четыре рода: *Nannites* Mojsisovics, 1881* (= *Thermalites* Smith, 1921; *Juvenites* Smith, 1927); *Paranannites* Hyatt et Smith, 1905*; *Melagathiceras* Tozer, 1971; *Isculitoides* Spath, 1930.

СЕМЕЙСТВО OWENITIDAE SPATH, 1934* [nom. transl. Kiparisova et Popow, 1958 (ex Owenitinae Spath, 1934)]

Раковина линзовидная, с приостренной вентральной стороной и выпуклыми боковыми сторонами. Протококн, близкий к шаровидному. Сифон на поздних стадиях онтогенеза от субцентрального до привентрального. Септальные трубки ретроанитовые. Просутура латисселлатного типа. Лопастная линия развивается в онтогенезе по типу: $VU:ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1U^2ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1(U^2=SS)I(D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский ярус). Два рода: *Owenites* Hyatt et Smith, 1905* (= *Subowenites* Popow, 1962); *Parowenites* Spath, 1934.

НАДСЕМЕЙСТВО МЕЕКОЦЕРАТАЦЕАЕ WAAGEN, 1895 [nom. transl. Kummel, 1952 (ex Meekoceratidae Waagen, 1895)]

Нижний триас. Пять семейств: *Ophiceratidae*, *Meekoceratidae*, *Dieneroceratidae*, *Inyoitidae*, *Prionitidae*!

СЕМЕЙСТВО ОPHICERATIDAE ARTHABER, 1911

Нижний триас (индский и аякский ярусы). Пять родов: *Ophiceras* Griesbach, 1911 (подроды *Ophiceras* Griesbach, 1880; *Lytrophiceras* Spath, 1930*); *Acanthophiceras* Diener, 1916; *Discophiceras* Spath, 1935; *Gyrophiceras* Spath, 1934; *Vishnuites* Diener, 1897 (подроды *Vishnuites* Diener, 1897 (= *Paravishnuites* Spath, 1935); *Wordioceras* Tozer, 1971).

СЕМЕЙСТВО МЕЕКОЦЕРАТИДАЕ WAAGEN, 1895*

Раковина дискоидальная, с плоской округленной вентральной стороной. Протококн мелкий, близкий к шаровидному или шаровидный. Цекум каплевидный, связка просифона от весьма короткой до среднего размера. Жилая камера аммонителлы короткая. Положение сифона на ранней стадии онтогенеза вентральное или привентральное. Тип септальных трубок наружных оборотов амфиоанитовый или проанитовый. Тип просутуры латисселлатный. Онтогенетическое развитие лопастной линии по типу: $VU:ID \rightarrow VUU^1ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1:I(D_1 D_1)$, с появлением и усложнением U_2 , реже усложнением I. Нижний триас. Два подсемейства: *Gyronitinae* и *Meekoceratinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО GYRONITINAE WAAGEN, 1895

Нижний триас (индский — русский ярусы). Шесть родов: *Gyronites* Waagen, 1895* (= *Catalecanites* Spath, 1934; *Gyrolecanites* Spath, 1934); *Prionolobus* Waagen, 1895; ? *Ambites* Waagen, 1895; *Kymatites* Waagen, 1895*; *Pseudokymatites* Spath, 1934; *Wyomingites* Hyatt, 1900.

ПОДСЕМЕЙСТВО MEEKOCERATINAE WAAGEN, 1895

Нижний триас (аякский — русский ярусы). Семь родов: *Meekoceras* Hyatt, 1879*; *Nordopficeras* Popow, 1961*; *Arctotiroilites* Popow, 1963; *Karangatites* Popow, 1968*; *Svalbardiceras* Frebold, 1930*; *Arctomeekoceras* Popow, 1962*; *Boreomeekoceras* Popow, 1961*.

СЕМЕЙСТВО DIENEROCERATIDAE KUMMEL, 1952*

Раковина змеевидная, эволютная, с округленной вентральной стороной. Протоконх мелкий, цекум каплевидный. Положение сифона в пределах первого оборота раковины вентральное или привентральное (до центрального?). Ретрохоанитовый тип септальных трубок сменяется на амфихоанитовый на пятом или шестом оборотах. Просу́тура латиселлатного типа (с очень широким седлом). Лопастная линия в онтогенезе развивается по типу: $VU: ID (V_1 V_1) UU^1 : ID (V_1 V_1) UU^1 L_2 : I_1 (D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский и русский ярусы). Один род — *Dieneroceras* Spath, 1934* (= *Sakhaites* Vosin, 1972).

СЕМЕЙСТВО INYOITIDAE SPATH, 1934

[nom. transl. Shevryev, 1968 (ex Inyoitinae Spath, 1934)]

Нижний триас (аякский — русский ярусы). Четыре рода: *Inyoites* Hyatt et Smith, 1905; *Subvishnuites* Spath, 1930 (= *Parinyoites* Popow, 1962); *Metinyoites* Spath, 1930; *Subinyoites* Spath, 1930.

СЕМЕЙСТВО PRIONITIDAE HYATT, 1900*

Раковина дискоидальная, инволютная, с уплощенной вентральной стороной. Протоконх мелкого или среднего размеров, цекум от шаровидного до каплевидного. Положение сифона вентральное (на всех стадиях онтогенеза). Просу́тура латиселлатного типа. Лопастная линия развивается по типу: $VU: ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 U^2 : J (D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1) \cdot UU^1 (U^2 - mS) I^1 (D_1 D_1)$. Нижний триас (аякский и русский ярусы). Пять родов: *Arctoprionites* Spath, 1930*; *Hemiprionites* Spath, 1929* (= *Goniodiscus* Waagen, 1895, non Müller et Troschel, 1842); *Wasatchites* Mathews, 1929 (= *Anawasatchites* McLearn, 1945); *Prionites* Waagen, 1895; *Gurleyites* Mathew, 1929).

НАДСЕМЕЙСТВО COLUMBITACEAE SPATH, 1930*

[nom. transl. hic (ex Columbitidae Spath, 1930)]

Раковина со вздутыми, слабообъемлющими оборотами, с округленной или килеватой вентральной стороной, сифон на ранней стадии онтогенеза занимает дорсальное или придорсальное положение. Тип септальных трубок ретрохоанитовый. Просу́тура ангустиселлатная (у наиболее примитивных представителей — латиселлатная). Онтогенетическое развитие лопастных линий происходит по типу: $VU: ID \rightarrow VUU^1 ID \rightarrow (V_1 V_1) \cdot UU^1 : I (D_1 D_1)$; реже развивается лопасть U^2 . Нижний триас. Три семейства: *Hellenitidae*, *Columbitidae*, *Chioceratidae*.

СЕМЕЙСТВО HELLENITIDAE KUMMEL, 1952

Нижний триас (индский? — русский ярусы). Два рода: *Proharpoceras* Chao, 1950 (= *Tuyangites* Chao, 1960); *Hellenites* Renz et Renz, 1948 (= *Pseudarniotites* Spath, 1951; *Hellenites (Palasites)* Renz et Renz, 1948).

СЕМЕЙСТВО COLUMBITIDAE SPATH, 1930*

Раковина с гладкой, радиально-ребристой или сетчатой поверхностью. Протоконх шаровидный мелкого или среднего размера. Просифон с короткой или весьма короткой связкой. Жилая камера аммонителлы весьма короткая. Дорсальное положение сифона выдерживается по крайней мере в пределах всего первого оборота. Тип септальных трубок ретрохоанитовый. Просутира латиселлатного или ангустиселлатного типа. Лопастная линия состоит из пяти лопастей. Нижний триас (русский ярус). Девять родов: *Neocolumbites* Yu. Zakharov, 1948*; *Columbites* Hyatt et Smith, 1905*; *Subcolumbites* Spath, 1930* (= *Fengshanites* Chao, 1950); *Paragoceras* Arthaber, 1911* (= *Arnautoceltites* Diener, 1916); *Procolumbites* Astachova, 1960; *Paradinarites* Chao, 1950; *Epiceltites* Arthaber, 1911; *Protropites* Arthaber, 1911; *Tunglanites* Chao, 1959.

СЕМЕЙСТВО CHIOCERATIDAE YU. ZAKHAROV, FAM. NOV.

Раковина эволютная, с широкими, слабообъемлющими оборотами, часто с килеватой вентральной стороной. Лопастная линия состоит из шести лопастей. Нижний триас (русский ярус). Пять родов: *Vickohlerites* Kummel, 1968; *Chioceras* Renz et Renz, 1948; *Prenkites* Arthaber, 1911; *Arianites* Arthaber, 1911; *Meropella* Renz et Renz, 1948.

НАДСЕМЕЙСТВО DINARITACEAE MOJSISOVICS, 1882 [nom. transl. Shevyrev, 1968 (ex Dinaritidae Mojsisovics, 1882)]

Нижний триас. Семь семейств: *Kashmiritidae*, *Xenoceltitidae*, *Sibiritidae*, *Keyserlingitidae*, *Tirolitidae*, *Dorikranitidae*, *Dinaritidae*.

СЕМЕЙСТВО KASHMIRITIDAE SPATH, 1930

Нижний триас (аякский и русский ярусы). Шесть родов: *Anakashmirites* Spath, 1930*; *Kashmirites* Diener, 1913; *Eukashmirites* Kummel, 1969; *Pseudoceltites* Hyatt, 1900; *Hanielites* Welter, 1922; *Mangyshlakites* Shevyrev, 1968.

СЕМЕЙСТВО XENOCELTITIDAE SPATH, 1930*

Раковина с радиальными ребрами или пережимами. Протоконх средних размеров, шаровидный. Цекум каплевидный. Положение сифона на ранней стадии онтогенеза промежуточное между привентральным и центральным (крайнее вентральное положение приобретает, начиная с четвертого оборота). Смена ретрохоанитовых трубок на амфиохоанитовые наблюдается в конце четвертого оборота, трубки короткие. Просутира ангустиселлатного типа. Развитие лопастной линии происходило по типу: $VU:ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow (V_1V_1)UU^1U^2:I(D_1D_1)$. Возможно усложнение лопасти U^2 (или $I^?$). Нижний триас (аякский и русский ярусы). Семь родов: *Preflorianites* Spath, 1930; *Anasibirites* Mojsisovics, 1896 (= *Pseudosibirites* Arthaber, 1911); *Xenoceltites* Spath, 1930*; ? *Hemilecanites* Spath, 1934* (= *Kariceltites* Jeannel, 1959); *Kiparisovites* Astachova, 1964; *Hyrceanites* Shevyrev, 1968; *Tjururpites* Shevyrev, 1968. Нижний триас (аякский и русский ярусы).

СЕМЕЙСТВО SIBIRITIDAE MOJSISOVICS, 1896*

Раковины с радиальными ребрами и приумбиликальными (реже привентральными) вздуттями. Протоконх мелкий шаровидный или яйцевидной формы. Связка просифона короткая или средней длины. Жилая камера аммонителлы короткая. Положение сифона начальной стадии онтогенеза близкое к центральному. Септальные трубки наружных оборотов ретрохоанитового или проохоанитового типа. Лопастная линия состоит из пяти лопастей (шестая лопасть появляется лишь в зачаточном виде). Нижний триас. Три подсемейства: *Oleñekitinae*, *Stephanitinae*, *Sibiritinae*.

Семейство *Sibiritidae* рассматривается здесь в том объеме, в каком его представляет А.А. Шевырев. Э.Т. Тозер (Tozer, 1971) недавно выделил новое семейство *Olenekidae*, однако полученные данные позволяют рассматривать эту группу только в ранге одного из подсемейств *Sibiritidae* (учитывая большое сходство сибиритид по внутреннему строению раковины и однотипное развитие лопастных линий). Вслед за Артабером и Тозером (Tozer, 1971) род *Stephanites* включен в состав самостоятельной семейственной группы — *Stephanitinae* (Тозер возводит ее, в отличие от Артабера, в ранг семейства).

ПОДСЕМЕЙСТВО OLENEKITINAE TOZER, 1971* [nom. transl. hic (ex *Olenekitidae* Tozer, 1971)]

Раковина с радиальными ребрами, исчезающими на вентральной стороне, и умбиликальными бугорками. Протоконх яйцевидный. Связка просифона средней длины. Положение сифона в пределах первого оборота центральное (становится вентральным после первого оборота). Тип септальных трубок наружных оборотов ретрохоанитовый и амфихоанитовый. Лопастная линия в онтогенезе развивается по типу: $VU:ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 ID (V_1 V_1) UU^1 (U^2) : I (D_1 D_1)$. Возможно усложнение U^2 . Нижний триас (аякский и русский ярусы). Четыре рода: *Palaeokazachstanites* gen. nov.*, *Kazachstanites* Sheyrev, 1968; *Olenekites* Hyatt, 1900*; *Subolenekites* gen. nov.*

ПОДСЕМЕЙСТВО STEPHANITINAE ARTABER, 1896

Нижний триас (аякский ярус). Три рода: *Parastephanites* Hyatt, 1900 (= *Acrochordicerooides* Strand, 1929); *Stephanites* Waagen, 1895; *Amphistephanites* gen. nov.*

ПОДСЕМЕЙСТВО SIBIRITINAE MOJSISOVICS, 1896* [nom. transl. hic (ex *Sibiritidae* Mojsisovics, 1896)]

Раковина дискоидальная, эволютная, с более или менее уплощенной вентральной стороной. Радиальные ребра перекидываются через вентральную сторону, образуя дуги или изгибы в виде "елочки". Типичны боковые и вентральные бугорки. Протоконх шаровидный, связка просифона весьма короткая. Положение сифона в пределах первого оборота раковины вентральное, близкое к центральному (вентральное положение приобретает начиная с третьего или четвертого оборотов). Тип септальных трубок наружных оборотов амфихоанитовый (проявляется на пятом обороте). Развитие лопастной линии по типу: $VU:ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 I (D_1 D_1)$. Далее в зачаточном виде появляется лопасть U^2 , усложняются ветви вентральной лопасти. Нижний триас (русский ярус). Два рода: *Parasibirites* Popow, 1962*; *Sibirites* Mojsisovics, 1886*.

СЕМЕЙСТВО KEYSERLINGITIDAE YU. ZAKHAROV, 1970*

Раковина толстодискоидальная, радиально-ребристая, с вентральными и умбиликальными бугорками. Протоконх яйцевидный, приближающийся к веретеновидному, крупный. Цекум каплевидный, просифон с длинной связкой. Первичное привентральное положение сифона сменяется на вентральное непосредственно вблизи цекума. Тип септальных трубок наружных оборотов раковины амфихоанитовый, близкий к прохоанитовому (проявляется начиная с четвертого оборота). Лопастная линия с хорошо выраженной зазубренностью лопастей; развивалась в онтогенезе по типу: $VU:ID \rightarrow (V_1 V_1) \cdot UU^1 (U^2 ?) ID \rightarrow (V_1 V_1) UU^1 (U^2 ? = mS) I (D_1 D_1)$. Нижний триас (русский ярус). Один род — *Keyserlingites* Hyatt, 1900* (= *Durgaites* Diener, 1905; *Robustites* Phillipi, 1901; *Anastephanites* Spath, 1930).

СЕМЕЙСТВО TIROLITIDAE MOJSISOVICS, 1882

Нижний триас (аякский? — русский ярусы). Шесть родов: *Tirolites* Mojsisovics, 1879 (= *Svilajites* Kittl, 1903); *Carniolites* Arthaber, 1911; *Hololobus* Kittl, 1903; *Bittnerites* Kittl, 1903; ? *Tirolitoides* Spath, 1934; ? *Diaplococeras* Hyatt, 1900 (= *Licaites* Kittl, 1903).

СЕМЕЙСТВО DORIKRANITIDAE ASTACHOVA, 1960

Нижний триас (русский ярус). Один род — *Doricranites* Hyatt, 1889 (= *Bogdoites* Kittl, 1903; *Subdoricranites* Astachova, 1960).

СЕМЕЙСТВО DINARITIDAE MOJSISOVICS, 1882

Нижний триас (русский ярус). Четыре рода: *Dinarites* Mojsisovics, 1882 (= *Plococeras* Hyatt, 1900; *Dinarites* (*Hercegovites*) Kittl, 1903); *Balkanites* Ganey, 1966; *Stacheites* Kittl, 1903; *Pseudodinarites* Hyatt, 1900.

НАДСЕМЕЙСТВО USSURITACEAE HYATT, 1900*

[nom. transl. hic. (ex Ussuritidae Hyatt, 1900)]

Раковина дискоидальная, приближающаяся к змеевидной, с округленной, реже килеватой вентральной стороной. Умбиликус от умеренно широкого до весьма широкого. Положение сифона в начале первого оборота раковины близкое к центральному или привентральному. Просутура ангустиселлатного типа, вторая линия четырехлопастная. Онтогенетическое развитие лопастной линии — по типу: $VU: ID \rightarrow VUU^1: ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 I_2: I_1 (D_1 D_1)$, возможно усложнение лопасти I_2 . Седла филюидного чертания. Нижний — верхний (?) триас. Четыре семейства: *Flemingitidae*, *Palaeophyllitidae*, *Ussuritidae*, ?*Danubitidae*.

Принадлежность *Palaeophyllitidae* цератитам подтверждена А.А. Шевыревым (1968). Полученный новый материал позволяет включить в состав этого же отряда и семейства *Ussuritidae*, которое до сих пор относилось к отряду *Ammonitida*. Открытие ангустиселлатного типа просутуры у флемингитид и получение соответствующих данных по онтогенезу их лопастных линий дают основание рассматривать и эту группу в составе описываемого надсемейства.

СЕМЕЙСТВО FLEMINGITIDAE HYATT, 1900

Нижний ярус (аякский ярус). Шесть родов: *Flemingites* Waagen, 1892*; *Euflemingites* Spath, 1934; *Pseudoflemingites* Spath, 1930; *Subflemingites* Spath, 1934; *Anaflemingites* Kummel et Steele, 1962; *Xenodiscoides* Waagen, 1895.

СЕМЕЙСТВО PALAEOPHYLLITIDAE РОПОВ, 1958

Нижний (аякский и русский ярусы) — средний триас. Шесть родов: *Anaxenaspis* Kiparisova, 1956*; *Leiophyllites* Diener, 1915; *Burijites* gen. nov.*; *Palaeophyllites* Welter, 1922; *Eophyllites* Spath, 1930; *Schizophyllites* Renz et Renz, 1948.

СЕМЕЙСТВО USSURITIDAE HYATT, 1900*

Нижний (русский ярус) — верхний (?) триас. В раннетриасовую эпоху существовал один род — *Ussurites* Hyatt, 1900.

СЕМЕЙСТВО DANUBITIDAE SPATH, 1951

Нижний (русский ярус) — средний (?) триас. В раннем триасе существовал один род — *Danubites* Mojsisovics, 1893 (= *Floriantes* Hyatt, 1900; *Paradanubites* Shevyrev, 1968).

Данубитид обычно относят к надсемейству *Ceratitacea* (Кипарисова, 1961; Шевырев, 1968; Kummel, 1957). Э.Т. Тозер (Tozer, 1971) исключил недавно их из этого надсемейства, сгруппировав с некоторыми хунгаритидами. Не соглашаясь с таким объединением, я условно отношу *Danubites* к надсемейству *Ussuritacea*, руководствуясь лишь самым общим сходством в направлении онтогенетического развития лопастной линии рассматриваемых групп аммоноидей.

НАДСЕМЕЙСТВО HUNGARITACEAE WAAGEN, 1895
[nom. transl. Shevyrev, 1968 (ex Hungaritidae Waagen, 1895)]

Нижний – верхний триас. В нижнем триасе одно семейство – Hungaritidae.

СЕМЕЙСТВО HUNGARITIDAE WAAGEN, 1895*

Раковина инволютная, с приостренной (часто килеватой) или уплощенной вентральной стороной, типична радиальная складчатость. Протоконх мелкий, близкий к шаровидному. Цекум шаровидный, просифон с короткой связкой. Положение сифона на всех стадиях онтогенеза вентральное. Медиальная высота оборотов резко возрастает в самом начале онтогенеза. Смена амфиоханитовых септальных трубок на прооханитовые наблюдается на четвертом обороте. Лопастная линия обычно с многочисленными элементами, зубчатая в основании. Нижний (русский ярус) – верхний триас. В нижнем триасе два рода: *Dalmatites* Kittl, 1903; *Prohungarites* Spath, 1934.

НАДСЕМЕЙСТВО ARCESTACEAE MOJSISOVICS, 1875
[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Arcestidae Mojsisovics, 1875)]

Нижний – верхний триас. В нижнем триасе одно подсемейство в составе семейства Megaphyllitidae Mojsisovics, 1896: Procarnitinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО PROCARNITINAE CHAO, 1959
[nom. transl. hic (ex Procarnitidae Chao, 1959)]

Нижний триас (русский ярус). Два рода: *Digitophyllites* Chao, 1950, *Procarnites* Arthaber, 1911.

Высказывается мнение (Шевырев, 1968), что роды *Procarnites* и *Megaphyllites* принадлежат различным надсемействам; менее отдаленное их родство предполагается Тозером (Tozer, 1971). Каммел (Kummel, 1969) обращает внимание на то, что у типового вида рода *Procarnites* адвентивные элементы вентральной лопасти появляются лишь на самых поздних стадиях онтогенеза (при V более 33 мм). В связи с этим данный признак не может быть широко использован для разграничения родов *Procarnites* и *Megaphyllites*, настолько сходным внешне и по многим элементам лопастной линии, что рассматриваются в настоящей работе в составе единого семейства (в разных подсемействах).

НАДСЕМЕЙСТВО PINACOCERATACEAE MOJSISOVICS, 1879
[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Pinacoceratidae Mojsisovics, 1879)]

Нижний – верхний триас. В нижнем триасе одно семейство – Gymnitidae.

СЕМЕЙСТВО GYMNITIDAE WAAGEN, 1895

Нижний (русский ярус) – верхний триас. В нижнем триасе один род – *Eogymnites* Spath, 1951.

НАДСЕМЕЙСТВО CERATITACEAE MOJSISOVICS, 1879
[nom. transl. Mojsisovics, 1896 (ex Ceratitidae Mojsisovics, 1879)]

Нижний – средний триас. В нижнем триасе одно семейство – Beyrichitidae.

СЕМЕЙСТВО BEYRICHITIDAE SPATH, 1934

Нижний (русский ярус) – средний триас. В нижнем триасе один род – *Beyrichites* Waagen, 1895.

НАДСЕМЕЙСТВО NORITACEAE KARPINSKY, 1889
[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Noritinae Karpinsky, 1889)]

Нижний — средний триас. Одно семейство — Noritidae.

СЕМЕЙСТВО NORITIDAE KARPINSKY, 1889
[nom. transl. Waagen, 1895 (ex Noritinae Karpinsky, 1889)]

Нижний (аякский и русский ярусы) — средний триас. В нижнем триасе два рода: *Subalbanites* gen. nov.*, *Albanites* Arthaber, 1809.

Вопрос об историческом развитии раннетриасовых аммоноидей тесно связан с проблемой изменения фаун на рубеже палеозоя и мезозоя.

По представлениям В.Г. Очева (1973), занимающегося изучением наземных позвоночных, рубеж перми и триаса — это не момент возникновения крупных групп (отрядов) наземных позвоночных, не момент полного вымирания палеозойских групп, а время наиболее интенсивной перестройки биоценологических соотношений. Очев (1973) называет изменение тетрапод на рубеже перми и триаса "великим биоценологическим сдвигом", который проявился в резком падении роли одних групп и достижении биологического прогресса другими.

Результаты анализа морской фауны перми и триаса (Руженцев, 1965) позволяют сделать аналогичный вывод. Наиболее полные данные, касающиеся этого вопроса, получены по аммоноидеям.

К числу постоянно заселенных цефалоподами пермо-триасовых акваторий Мирового океана, как отмечалось выше, относится Тетис. В течение наиболее позднего (джульфинского) века перми в водах Тетиса обитали аммоноидеи, представленные отрядами *Agoniatitida*, *Goniatitida* и *Ceratitida*. Любопытно, что цератиты, широко развивавшиеся в триасе, приобрели значение доминирующей группы не в начале индского века, а в конце перми. Более того, появление цератитов отмечается еще в ранней перми, но в эту эпоху, в отличие от джульфинского века, доминантами аммоноидей, естественно, были агониатиты и гониатиты.

Рубеж перми и триаса, судя по имеющимся в настоящее время данным, перешли лишь представители отряда *Agoniatitida* и *Ceratitida*. А.А. Шевырев (1968) и Л.Д. Кипарисова (Верещагин и др., 1972) предполагают, что в раннем триасе уцелел и единственный представитель гониатитов — *Pseudogastrioceras*, обнаруженный стратиграфически ниже слоев с *Paratirolites* в Закавказье, но эти слои предлагается в настоящее время рассматривать в качестве пермских (Ростовцев, Азарян, 1971; Tozer, 1969). Достоверно мы можем говорить лишь о двух родах, общих для джульфинского и индского веков — *Episageceras* и *Xenodiscus*.

Раннетриасовые аммоноидеи изучены достаточно подробно, чего нельзя сказать о позднепермских представителях цефалопод. Существует пока еще пробел в наших знаниях о составе аммоноидей поздней перми, поскольку отложения самых верхних горизонтов перми еще мало изучены (Степанов, 1973; Furnish, Glenister et al., 1973). В связи с этим вполне можно ожидать появления новых данных, которые могут изменить наши представления об особенностях изменения аммоноидей на рубеже перми и триаса. Результаты изучения филогении раннетриасовых аммоноидей и стратиграфии индских отложений уже сейчас позволяют высказать предположение, что наряду с *Medlicottiaceae*, *Xenodiscaceae* и *Otocerataceae*, достоверно известными как в перми, так и в триасе, в джульфинском веке существовали также и представители некоторых других надсемейств (*Proptychitaceae* и *Nannitaceae*), предковые группы которых удовлетворительно пока еще не определены.

Наиболее древние триасовые агониатиты принадлежат надсемейству *Medlicottiaceae*. Исходным родом триасовых агониатитов явился, очевидно, *Episageceras*, который возник в поздней перми. Одного из поздних представителей этого рода (*Episageceras* sp. nov.) мне удалось встретить в аякских отложениях нижнего триаса верховьев Колымы.

Представляется, что в индском веке от *Episageceras* отделился другой известный род семейства *Episageceratidae* — *Latisageceras*, а также *Pseudosageceras* (*Hedenstroemia-ceae*), из которого в аякском, русском и анизийском веках возникли такие предста-

вители саггепатид, как *Cordillerites*, *Epihedestroemia* и *Sageceras* (рис. 45). *Hedenstroemiidae* и *Aspenitidae*, возможно, произошли также от саггепатид. К надсемейству *Hedenstroemiaceae*; как было показано в главе четвертой, предлагается относить и семейство *Ussuriidae*, отличающееся от других агониатитов более сложным расчленением лопастной линии.

Всего известно около 19 родов раннетриасовых агониатитов, принадлежащих, по-видимому, 6 семействам. Существенное сокращение числа агониатитов мы наблюдаем не в раннем триасе, как можно было бы ожидать, а в анизийском веке (достоверно известен один род). Наибольшей продолжительностью существования из них отличаются *Episageceras* и *Pseudosageceras*, к числу агониатитов, существовавших сравнительно кратковременно, можно отнести *Hedenstroemia*, *Aspenites*, *Hemiaspenites*, *Parahedenstroemia*, *Pseudaspidites*, а также уссуриид:

Род	Время, млн. лет	Род	Время, млн. лет
<i>Episageceras</i>	Не менее 22	<i>Otoceras</i>	Около 0,3
<i>Pseudosageceras</i>	Около 14	Представители	
<i>Hedenstroemia</i>	Около 2,8	Ussuritaceae (<i>Anaxenaspis</i> , <i>Burijites</i> , <i>Palaeophyllites</i> , <i>Eophyllites</i> , <i>Flemingites</i>)	Около 3,4
<i>Ussuria</i>	Около 2,8		
<i>Xenodiscus</i>	Не менее 11		

П р и м е ч а н и е. Расчет произведен исходя из того, что продолжительность триаса составляет 45 млн. лет, а одного века раннего триаса — около 5,6 млн. лет. Эти данные условно распространены и на позднюю пермь.

Наиболее древней группой цератитов являются пермские *Paraceltitidae* (надсемейство *Xenodiscaceae*), предковую группу которых В.Е. Руженцев (1960) связывает с артинскими агониатитами (семейство *Daraelitidae*), поскольку лопастная линия цератитов и агониатитов развивалась по одному типу (*U* — типу), совершенно иное развитие (по *L* — типу) получили гониатиты, представляющие собой, по мнению Руженцева (1960), особую ветвь, возникшую также из агониатитов. Нужно иметь в виду, что многие зарубежные исследователи (Kullman, Wiedmann, 1970) этой точки зрения не разделяют, считая агониатитов синонимами гониатитов.

Триасовые *Xenodiscaceae* представлены, по-видимому, единственным семейством (*Xenodiscidae*), в составе которого различаются лишь два триасовых рода — *Xenodiscus* (сведения о принимаемом в настоящей работе объеме этого рода приведены в табл. 1) и *Glyptophteras*. В составе последнего предлагается различать два подрода (Захаров, 1971б) — *Glyptophteras*, известный в Гималаях, и *Tomptophteras*, типичный для Бореальной области. Род *Xenodiscus* существовал более двух геологических веков, род *Glyptophteras*, напротив, известен лишь как представитель раннего инда.

Надсемейство *Otocerataceae* получило широкий расцвет, как известно, в джульфинском веке поздней перми (10 родов). Руженцев (1960) считает, что древнейшие представители рассматриваемого надсемейства (*Anderssonoceras*) обособились от парцельтитид (*Xenodiscaceae*) в результате резких раннеонтогенетических изменений (*Anderssonoceras* существенно отличается от представителей предполагаемой предковой группы).

Число родов *Otocerataceae*, сохранившихся в триасе, по-видимому, не превышает двух — *Otoceras* и *Metotoceras*. Ю. Бандо (Bando, 1973) недавно описал новый род *Djulfotoceras*, происходящий из пермо-триасовых отложений Ирана, но точное стратиграфическое положение его еще предстоит определить.

Для представителей *Otocerataceae* характерна кратковременность их существования (исключение составляют роды типа *Rotaraxoceras* и *Pseudotoceras*). Так, триасовый *Otoceras*, представленный двумя-тремя параллельно развивающимися видами, существовал в течение очень непродолжительной части индского века (поскольку слои с *Otoceras* в Восточном Верхоянье составляют по мощности примерно 1/20 часть индского яруса, продолжительность существования рода *Otoceras* можно условно оценить в 0,3 млн. лет).

Руженцев (1959) считает отцератид одной из тупиковых ветвей цератитов.

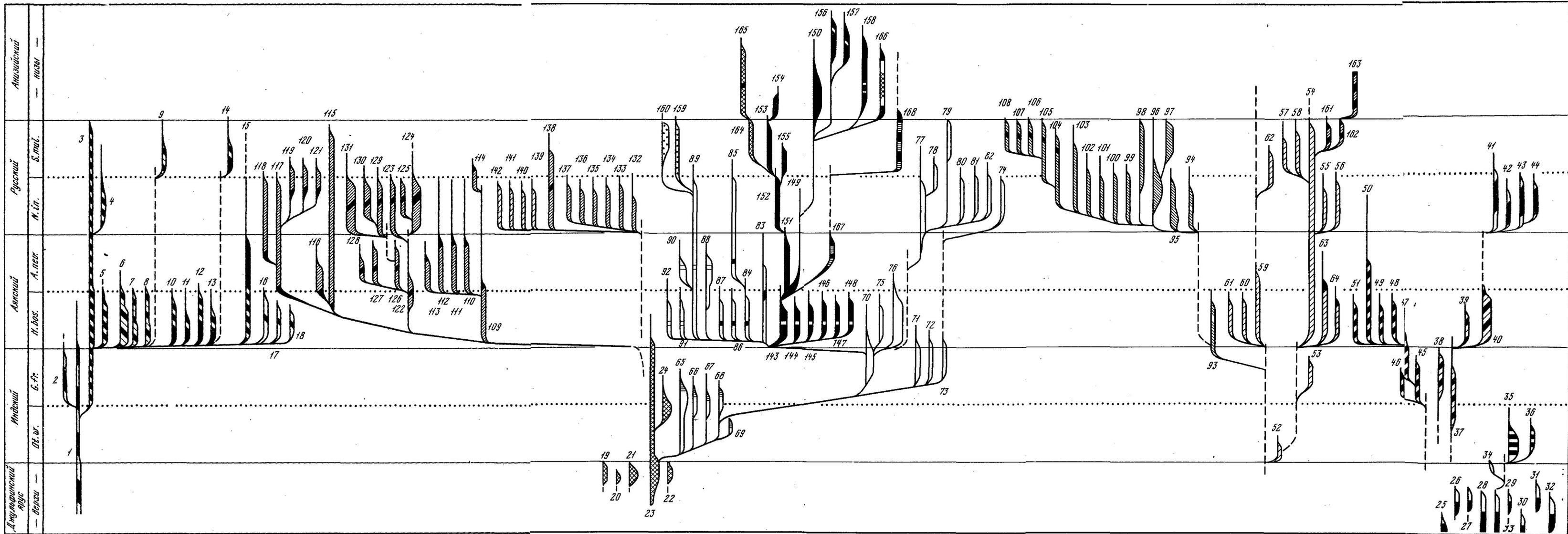


Рис. 45. Филогенетические связи родов раннетриасовых аммонидей

1, 2 — надсемейство Medlicottiaceae: 1, 2 — семейство Episagoceratidae (1 — *Episagoceras*, 2 — *Iatisagoceras*); 3–18 — надсемейство Sagecerataceae: 3–5 — Sageceratidae (3 — *Pseudosagoceras*, 4 — *Cordillerites*, 5 — *Epihedensstroemia*); 6–9 — Hedenstroemiidae (6 — *Hedenstroemia*, 7 — *Clypites*, 8 — *Tellerites*, 9 — *Metahedenstroemia*); 10–13 — Aspenitidae (10 — *Aspenites*, 11 — *Hemiaspenites*, 12 — *Parahedenstroemia*, 13 — *Pseudoaspidites*, 14 — *Beatites*); 15 — Lanceolitidae (*Lanceolites*); 16–18 — Usuriidae (16 — *Ussuria*, 17 — *Metussuria*, 18 — *Parussuria*); 19–24 — надсемейство Xenodiscaceae: 19–24 — Xenodiscidae (19–21 — Dzhullitinae: 19 — *Abicites*, 20 — *Dzhullites*, 21 — *Paratirolites*; 22–24 — Xenodiscinae: 22 — *Physonites*, 23 — *Xenodiscus*, 24 — *Glyptophiceras*); 25–36 — надсемейство Otocerataceae: 25–33 — Araxoceratidae (25 — *Araxoceras*, 26 — *Dzhulfoceras*, 27 — *Vedioceras*, 28 — *Rotaraxoceras*, 29 — *Avushoceras*, 30 — *Vescotoceras*, 31 — *Urarioceras*, 32 — *Prototoceras*, 33 — *Pseudotoceras*); 34–36 — Otoceratidae (34 — *Julfotoceras*, 35 — *Otoceras*, 36 — *Metotoceras*); 37–51 — надсемейство Proptychitaceae: 37–40 — Proptychitidae (37 — *Proptychites*, 38 — *Vavilovites*, 39 — *Eoptychites*, 40 — *Arctoceras*); 41–44 — Dagnoceratidae (41 — *Proptychitoides*, 42 — *Dagnoceras*, 43 — *Khvalynites*, 44 — *Metadagnoceras*); 45–51 — Paranoritidae (45 — *Kingites*, 46 — *Lingyunites*, 47 — *Kinnickites*, 48 — *Paranorites*, 49 — *Clypeoceras*, 50 — *Pseudoaspidites*, 51 — *Paraspidites*); 52–64 — надсемейство Nannitaceae: 52–58 — Nannitidae (52–58 — Prospingitinae: 52 — *Anotoceras*, 53 — *Dunedinites*, 54 — *Prospingites*, 55 — *Monacantites*, 56 — *Popovites*, 57 — *Chiotites*, 58 —

Zenoites; 59–62 — Nannitinae: 59 — *Nannites*, 60 — *Paranannites*, 61 — *Melagathiceras*, 62 — *Isculitoides*); 63–64 — Owenitidae (63 — *Owenites*, 64 — *Parowenites*); 65–92 — надсемейство Meekocerataceae: 65–69 — Ophiceratidae (65 — *Ophiceras*, 66 — *Acanthopliceras*, 67 — *Discophiceras*, 68 — *Gyrophiceras*, 69 — *Vishnuites*); 70–82 — Meekoceratidae (70–74 — Gyronitinae: 70 — *Gyronites*, 71 — *Prionolobus*, 72 — *Ambites*, 73 — *Kymatites*, 74 — *Pseudokymatites*); 75–82 — Meekoceratinae: 75 — *Wyomingites*, 76 — *Meekoceras*, 77 — *Nordopliceras*, 78 — *Arctotiroilites*, 79 — *Karangatites*, 80 — *Svalbardiceras*, 81 — *Arctomeekoceras*, 82 — *Boreomeekoceras*); 83 — Dieneroceratidae (*Dieneroceras*): 84–87 — Inyoitidae (84 — *Inyoites*, 85 — *Subvishnuites*, 86 — *Metinyoites*, 87 — *Inyoites*); 88–92 — Prionitidae (88 — *Hemiprionites*, 89 — *Arctoprionites*, 90 — *Wasarchites*, 91 — *Prionites*, 92 — *Gurleyites*); 93–108 — надсемейство Columbataceae: 93–94 — Hellenitidae (93 — *Proharpoceras*, 94 — *Hellenites*); 95–103 — Columbidae (95 — *Neocolumbites*, 96 — *Columbites*, 97 — *Sibicolumbites*, 98 — *Paragoceras*, 99 — *Procolumbites*, 100 — *Paradinarites*, 101 — *Epiceltites*, 102 — *Protropites*, 103 — *Tungranites*); 104–108 — Chioceratidae (104 — *Vickohlerites*, 105 — *Chioceras*, 106 — *Prenkites*, 107 — *Ariantites*, 108 — *Meropella*); 109–142 — надсемейство Dinaritaceae: 109–114 — Kashmiritidae (109 — *Anakashmirites*, 110 — *Kashmirites*, 111 — *Eukashmirites*, 112 — *Pseudoceltites*, 113 — *Hanielites*, 114 — *Mangyshlakites*); 115–122 — Xenoceltitidae (115 — *Preflorianites*, 116 — *Anasibirites*, 117 — *Xeniceltites*, 118 — *Hemilecanites*, 119 — *Kiparisovites*, 120 — *Hyrcanites*, 121 — *Tjururpites*); 122–130 — Sibiritidae (122–125 — Olenekitinae: 122 — *Palaeokazakhstanites*, 123 —

Kazakhstanites, 124 — *Olenekites*; 125 — *Svalbardiceras*; 126–130 — Sibiritinae: 126 — *Parastephanites*, 127 — *Stephanites*, 128 — *Amphistephanites*, 129 — *Parasibirites*, 130 — *Sibirites*); 131 — Keyserlingitidae (*Keyserlingites*); 132–137 — Tirolitidae (132 — *Tirolites*, 133 — *Carniolites*, 134 — *Hololobus*, 135 — *Bitmerites*, 136 — *Tirolitoides*, 137 — *Diaplococeras*); 138 — Doricranitidae (*Doricranites*); 139–142 — Dinaritidae (139 — *Dinarites*, 140 — *Baklanites*, 141 — *Stacheites*, 142 — *Pseudodinarites*); 143–158 — надсемейство Ussuritaceae: 143–148 — Flemingitidae (143 — *Flemingites*, 144 — *Euflemingites*, 145 — *Pseudoflemingites*, 146 — *Subflemingites*, 147 — *Anaflemingites*, 148 — *Xenodiscoides*); 149–155 — Palaeophyllitidae (149 — *Anaxerspis*, 150 — *Leiophyllites*, 151 — *Birijites*, 152 — *Palaeophyllites*, 153 — *Eophyllites*, 154 — *Ussuriphyllites*, 155 — *Schizophyllites*); 156–157 — Ussuritidae (156 — *Ussurites*, 157 — *Monophyllites*); 158 — Danubitidae (*Danubites*); 159–163 — надсемейство Hungaritaceae: 159–160 — Hungaritidae (159 — *Dalmatites*, 160 — *Prohungarites*); 161–163 — надсемейство Arcestaceae: 161–163 — Megaphyllitidae (161–162 — Procarnitinae: 161 — *Digitophyllites*, 162 — *Megaphyllites*); 163 — *Megaphyllites*); надсемейство Pinacocerataceae: 164–165 — Gymnitidae (164 — *Eogymnites*, 165 — *Japonites*); 166 — надсемейство Ceratitaceae: Beyrichitidae (*Beyrichites*) 167–168 — надсемейство Noritaceae: 167–168 — Noritidae (167 — *Subalbanites*, 168 — *Albanites*). Условные обозначения зон: Ot.w. — *Otoceras woodwardi*, G. fr. — *Gyronites frequens*, f. bos. — *Hedenstroemia bosphorensis*, A. nev. — *Anasibirites nevolini*, N. in. — *Neocolumbites insignis*, S. mul. — *Subcolumbites multiformis*

Наиболее древними из известных представителей надсемейства Proptychitaceae являются, с одной стороны, *Proptychites* и *Vavilovites* (ветвь Proptychitidae — Arctoceratidae — Dagnoceratidae), а с другой, — *Kingites* (Paranoritidae) (см. рис. 45). Филогенетические связи надсемейства Proptychitaceae далеко не ясны. Архипов (1971) условно связывает род *Vavilovites* (= "*Pachyproptychites*") с джувльфинскими Otocerataceae (представителями *Araxoceras* и *Vedioceras*).

Представители Proptychitaceae существовали, по меньшей мере, в течение всего раннего триаса. Периоды их максимальной родовой дифференциации тяготеют к рубежу индского и аякского веков (*Eoptychites*, *Arctoceras*, *Paranorites*, *Clypeoceras*, *Paraspidites*), в меньшей степени — к рубежу аякского и русского веков (семейство Dagnoceratidae).

Четвертым из надсемейств, корни которых, как предполагается, уходят за пределы триаса, является Nannitaceae, представленное весьма своеобразными аммоноидеями (наннитидами и овенитидами), обладающими пахиконовыми и сфероконовыми раковинами. В составе наннитид предлагается различать два подсемейства — Nannitinae и Prosphingitinae (см. рис. 45). Обособление рассматриваемых подсемейств произошло, по-видимому, в индском веке.

По длительности своего существования в составе наннитин выделяется род *Nannites*, появившийся, по-видимому, в начале аякского века и вымерший только в карнийском (?) веке (Кипарисова, 1961; Кипарисова, Попов, 1958). Многие исследователи считают, что этот род характерен только для позднего триаса, однако открытие ангустиселлатного типа просутуры у раннетриасовых форм из Приморья (см. табл. 11), внешне сходных с позднетриасовыми *Nannites*, убеждают в правильности высказывания Кипарисовой (1961).

Из прочих наннитин, появившихся на рубеже индского и аякского веков, известны *Melagathiceras* и *Paranannites*. В русском веке из *Nannites* образовался, по-видимому, род *Isculitoides*. Предковые формы наннитин, существовавшие в индском веке, неизвестны.

Длительностью существования отличаются и некоторые просфингитины. Так, представители рода *Prosphingites* достоверно известны из отложений аякского и русского ярусов. Тозер (Tozer, 1971a) допускает еще большие пределы распространения рода *Prosphingites* (считает раннеиндский *Anotoceras* синонимом *Prosphingites*). Однако такая интерпретация не находит поддержки (Kummel, 1972; Vando, 1973). На современном уровне наших знаний можно лишь весьма условно предполагать, что *Anotoceras* является корнем, от которого через неизвестные пока звенья произошли *Dunedinites* (индский век), *Prosphingites* и представители овенитид (аякский век). Расцвет просфингитин совпал с русским веком, когда наряду с *Prosphingites* существовали *Monocantites*, *Popovites*, *Chiotites* и *Zenoites*. В последующие века триаса вместе с существенно сократившимися по числу таксонов представителями Nannitaceae (*Nannites*) обитали их многочисленные потомки (Arcestaceae).

Надсемейство Meekocerataceae является одной из наиболее распространенных групп раннетриасовых аммоноидей (29 родов). Рассматриваемая группа возникла в начале индского века (Ophiceratidae) и в течение дальнейшего своего существования дважды получала широкое развитие (в аякском и русском веках). Основная ветвь Meekocerataceae (рис. 45) развивалась, очевидно, в нижеследующем порядке (из ксенодисцид): Ophiceratidae (5 родов) → Gyronitinae (5 родов) → Meekoceratinae (9 родов). Поздние представители данной ветви существовали параллельно в течение почти двух веков. От гиронитин в начале аякского века отделились также Dieneroceratidae (1 род), Inyoitidae (4 рода) и Prionitidae (5 родов).

Весьма своеобразным внутренним строением раковины обладают представители Columbataceae. Связи между тремя группами рассматриваемого надсемейства (Hellenitidae, Columbidae и Chioceratidae) еще не совсем ясны (см. рис. 45). Расцвет надсемейства совпал с русским веком (15 родов).

Наиболее разнообразной в таксономическом отношении группой раннетриасовых аммоноидей является надсемейство Dinaritaceae, появившееся и получившее очень быстрое развитие в начале аякского века. Оно представлено семействами Kashmiritidae (6 родов), Xenoceltitidae (7 родов), Sibiritidae (9 родов), Keyserlingitidae

(1 род), *Tirolitidae* (около 6 родов), *Doricranitidae* (1 род) и *Dinaritidae* (4 рода). Филогенетические связи этих групп также еще не совсем ясны. Предполагается, что корни многих из перечисленных семейств связаны с ксенодисцидами аякского века (см. рис. 45). Наиболее сложно дифференцированной группой *Dinaritaceae* является семейство *Sibiritidae*. В настоящей работе предлагается рассматривать в его составе три подсемейства — *Olenekitinae*, *Stephanitinae* и *Sibiritinae*. Не исключено, что исходной формой оленекитин, Тозер (Tozer, 1971) описывает эту группу в ранге семейства, является аякский *Palaeokazachstanites* или близкие к нему роды (по лопастной линии, скульптуре и внутреннему строению раковины *Palaeokazachstanites* обнаруживает большое сходство с возникшими в более позднее время *Kazachstanites* и *Olenekites*). Род *Subolenekites* произошел, по-видимому, от *Olenekites*.

Предковая группа стефанитин, Тозер (Tozer, 1971a) рассматривает их в ранге семейства, неизвестна.

Исходной формой сибиритин является, очевидно, *Parasibirites*. Сибиритины, так же как и представители рода *Keyserlingites*, возникли, вероятно, из стефанитин.

Распространение *Dinaritaceae* ограничивается только аякским и русским веками раннего триаса.

Весьма большое значение для восстановления истории развития мезозойских аммоноидей представляют данные о раннетриасовых семействах *Flemingitidae*, *Palaeophyllitidae*, *Ussuritidae* и *Danubitidae*, которые в настоящей работе объединены в составе надсемейства *Ussuritaceae* (до сих пор семейство *Ussuritidae* рассматривалось в составе надсемейства *Pylocerataceae*). Представителей данного надсемейства объединяет сходство в развитии лопастных линий.

Представители *Ussuritaceae* произошли, вероятно, от тех *Meekocerataceae* (*Dieneroceras*), у которых, в отличие от прочих представителей этого надсемейства, наблюдается отклонение в развитии лопастной линии (промежуточный тип между развитием по пути образования лопасти U^2 и развитием с формированием лопасти J^2). Предковой группой *Ussuritaceae* являются, очевидно, флемингитиды (представляет интерес тот факт, что даже у примитивных представителей рассматриваемого надсемейства тип просутуры является ангустиселлатным). Предполагается, что развитие *Ussuritaceae* происходило по двум линиям: 1) *Flemingites* → *Renzioceras* → *Palacophyllites* → *Eophyllites* (ранний триас) → *Ussuriphyllites* (средний триас) и 2) *Flemingites* → *Anaxenaspis* → *Leiophyllites* → *Ussurites* (нижний и средний триас) → *Monophyllites* (средний триас). Два последних рода второй линии относятся к семейству *Ussuritidae*, а все остальные представители обеих линий — к *Palaeophyllitidae* (см. рис. 45). Общее число родов рассматриваемой группы, встречающихся в отложениях нижнего триаса, не менее 14.

Представители *Ussuritaceae* отличаются сравнительно быстрым темпом эволюции. В течение трех веков (около 17 млн. лет) в каждой из указанных выше линий сменилось по пять родов, т.е. продолжительность существования одного рода в каждой из линий *Ussuritaceae* составляет около 3,4 млн. лет.

Именно из *Ussuritaceae* произошло надсемейство *Phellocerataceae*, существовавшее в течение всей юры и мела.

В приводимом обзоре следует уделить некоторое внимание группам аммоноидей, получившим широкое развитие в среднем и верхнем триасе, но первые немногочисленные представители которых возникли в раннем триасе. К их числу относятся *Hungaritaceae*, *Arcestaceae*, *Pinasocerataceae*, *Ceratitaceae* и *Noritaceae*.

Триасовые аммоноидеи надсемейства *Hungaritaceae* представлены двумя родами семейства *Hungaritidae* — *Dalmatites* и *Prohungarites*. Предполагается, что они произошли от прионитид (*Meekocerataceae*).

Надсемейство *Arcestaceae* представлено также только двумя триасовыми родами — *Digitophyllites* и *Procarnites*, принадлежащими, как мне представляется, подсемейству *Procarnitinae* семейства *Megaphyllitidae*. Предковой формой прокаρνитин может оказаться *Prospiringites* (надсемейство *Nannitaceae*).

Надсемейство *Pinasocerataceae*, судя по имеющимся данным, было представлено в раннем триасе единственным родом *Eogymnites*, принадлежащим семейству *Gymnitidae*. Он произошел, по-видимому, из палеофиллитид (*Ussuritaceae*). Не исключено, что непосредственным потомком *Eogymnites* является анизийский *Japonites*.

Надсемейство Ceratitaceae рассматривается в меньшем объеме, чем это делалось до недавнего времени (Шевырев, 1968). Предполагается, что в раннем триасе появился только один род этого надсемейства — *Beyrichites*, получивший широкое развитие в среднем триасе. Ceratitaceae произошли, вероятно, также от палеофиллитид.

Надсемейство Noritaceae, как и Ceratitaceae, рассматривается мною в ином объеме, чем это принято делать в настоящее время. Исходными формами Noritaceae послужили, вероятно, раннетриасовые *Subalbanites*, недавно обнаруженные в анасибиритовых слоях Приморья, и *Albanites*, известные из более молодых отложений Албании. *Subalbanites*, как предполагается, произошли из палеофиллитид (*Anaxenasnis*).

Представителям различных семейственных групп аммоноидей, свойствен определенный тип лопастной линии и внутреннего строения раковины. Для восстановления филогенетических связей особенно большое значение приобретают признаки, возникшие на самой ранней стадии онтогенеза.

Триасовое время можно назвать периодом существенной перестройки первичных септ аммоноидей. Палеозойские аммоноидеи обладают, как известно, простурами аселлатного и латиселлатного типов, а юрские и меловые аммоноидеи — только ангустиселлатного типа. Таким образом, филогенетическое развитие простур аммоноидей происходило в следующем порядке: аселлатный тип → латиселлатный тип → ангустиселлатный тип. До сих пор не было ясно, в какую из эпох триасового периода намечалась вторая существенная перестройка простуры (из латиселлатной в ангустиселлатную). Результаты проведенных мною исследований показывают, что преобладающее большинство раннетриасовых аммоноидей имеют простуры еще латиселлатного типа, свойственного и большинству палеозойских аммоноидей. Из 34 исследованных простур разных раннетриасовых видов, только шесть простур, т.е. 18% от них общего числа, оказались ангиустиселлатного типа. Причем к последним относятся представители надсемейств Nannitaceae (поздние представители), Columbiferae (поздние представители) и Ussuritaceae.

На основании полученных материалов можно прийти к выводу, что начало заметной перестройки простуры аммоноидей (из латиселлатного типа в ангиустиселлатный) относится не к самому началу мезозоя, а только к концу раннего (русский век) — началу среднего триаса.

Кроме сведений о простуре, большое значение при интерпретации особенностей исторического развития крупных систематических групп аммоноидей приобретают данные о числе лопастей второй септы (по представлениям Руженцева, вторая лопастная линия, так же как и простура, представляет собой эмбриональное образование). Все раннетриасовые и анизийские аммоноидеи, у которых удалось наблюдать начальные септы, обладают четырехлопастной второй септурой. Исключение составляет только *Phyllocladiscites basarginensis*, один из ранних представителей Arcetaceae, вторая лопастная линия которого, как недавно удалось наблюдать, имеет в зачаточном виде пятую лопасть (см. рис. 38). Третья лопастная линия рассматриваемой формы имеет пять уже отчетливо индивидуализированных лопастей. Превращение четырехлопастной второй линии мезозойских аммоноидей в пятилопастную в крупных масштабах имело место лишь в начале юры.

Положение сифона на ранних стадиях индивидуального развития аммоноидей многих систематических групп не является однотипным (как это имеет место на взрослой стадии большинства аммоноидей), поэтому данный признак также используется в настоящей работе для восстановления филогенетических связей. Крайнее вентральное (или близкое к нему) положение сифона на всех стадиях онтогенетического развития свойственно Hedenstroemiaceae, Xenodiscaceae, Otocerataceae, Proptychitaceae и Melocerotaceae, т.е. тем группам, первые представители которых возникли в перми или индском веке. Такое же положение сифона (или близкое к нему) было унаследовано, возможно, и некоторыми представителями Ussuritaceae, получившими наибольшее развитие в среднем триасе. Аммоноидеи надсемейства Columbiferae на ранних стадиях индивидуального развития имеют характерное для них дорсальное положение сифона (позднетриасовые Tropitaceae, возможные потомки этой линии, обладают аналогичным положением сифона). Представителям надсемейства Dinatitaceae свойственно преимущественно центральное положение сифона, а представителям Nannitaceae — преимущест-

венно привентральное его положение. У таких представителей Nannitaceae, как Oweinitidae, внутреннее положение сифона (промежуточный тип между привентральным и центральным) наблюдается как в пределах первого, так и многих последующих оборотов раковины, что в свое время чрезвычайно заинтересовало Шиндевольфа (Schindewolf, 1941), который усмотрел в этом признак таксона высокого ранга. Аналогичная картина наблюдается и у позднетриасовых Arcestidae, которые, как представляется, произошли от Nannitaceae. Наряду с этими аммоноидеями в пределах надсемейства Arcestaceae известны и формы с вентральным положением сифона.

В главе третьей уже отмечалось, что все исследованные индские цератиты, как и большинство палеозойских аммоноидей, обладают ретрохоанитовым типом септальных трубок, что отличает их от юрских и меловых аммоноидей, на поздних стадиях онтогенеза которых обнаруживаются только прохоанитовые септальные трубки. Существенная филогенетическая перестройка септальных трубок цератитов осуществлялась начиная с аякского века раннего триаса.

Если признать, что наиболее характерными чертами юрских и меловых аммонитов являются наличие ангустиселлатного типа просутуры, пятилопастной второй линии, прохоанитового типа септальных трубок, возникающего на более ранних оборотах раковины, чем это наблюдается у наиболее развитых цератитов, а также появление сложной зазубренности элементов лопастной линии, то на примере развития триасовых цератитов можно попытаться проследить, в каком порядке возникали эти черты в филогенезе аммоноидей. Для упрощения изложения здесь не принимаются во внимание признаки вторично измененных Ancyloceratidae. Следует также иметь в виду, что триасовые цератиты, с одной стороны, и по крайней мере большинство юрских и меловых аммоноидей, с другой стороны, относятся к разным отрядам, поэтому в рассматриваемом случае возможны сравнения до отрядного уровня.

Ниже рассматриваются результаты некоторых наблюдений. При изучении представителей надсемейства Columbiferae мы сталкиваемся с таким случаем, когда усовершенствованию септальных трубок предшествует формирование просутуры ангустиселлатного типа. Примитивные Ussuritaceae (Palaeophyllitidae) имеют ангустиселлатный тип просутуры, но элементы лопастных линий наружных оборотов их раковин еще слабо рассечены. Напротив, у агониатитов *Parussuria* лопастная линия имеет весьма сложное строение, в то время как просутура еще не достигла ангустиселлатного типа. В пределах второй лопастной линии некоторых *Phyllocladiscites* (Arcestaceae) в зачаточном виде обнаружена пятая лопасть в составе элементов второй линии, однако просутура этой формы еще не достигла ангустиселлатного типа. Это замечание касается и позднетриасовых арцестид (Branco, 1879; Schindewolf, 1968b).

Результаты исследования представителей различных надсемейств триасовых аммоноидей, сопоставленные с данными по юрским и меловым представителям, приводят нас к выводу, что единообразие в их развитии не наблюдается. Можно говорить лишь о наиболее общей, не всегда выдерживающейся последовательности филогенетических преобразований крупных таксонов мезозойских аммоноидей, которая выражается в таком виде: 1) формирование септальных трубок прохоанитового типа и усложнение элементов лопастных линий, 2) возникновение просутур ангустиселлатного типа и дальнейшее усложнение элементов лопастных линий, 3) образование пятилопастной второй линии.

Приведем некоторые пояснения. Первый из перечисленных выше признаков (прохоанитовый тип септальных трубок) формировался в филогенезе, как показывают результаты наблюдений над особенностями онтогенетического развития многих представителей триасовых аммоноидей, медленно и постепенно. Появление же второго признака (ангустиселлатного типа просутуры) происходило, по-видимому, сравнительно быстро. Вместе с тем известны случаи, когда второй признак, так же как и первый, наблюдается только у большинства (или только части) некоторых групп аммоноидей семейственного ранга (отсутствуют у наиболее примитивных родов). Образование третьего признака (пятой лопасти в составе элементов второй линии) происходило, по-видимому, быстро, скачкообразно, и этим явлением были охвачены, очевидно, многие представители крупных таксонов. Этому быстрому преобразованию предшествовала, правда, довольно длительная подготовительная работа, результат которой мы

наблюдаем, например, у *Ussuritaceae* (проявляется в существенном усложнении всех элементов лопастной линии) или у *Arcestaceae* (появлении зачаточной пятой лопасти в пределах второй линии некоторых представителей надсемейства).

В связи с получением новых данных о развитии мезозойских аммоноидей уместно напомнить некоторые высказывания Шиндевольфа (Schindewolf, 1950) относительно основных особенностей эволюции. Эволюция, по представлению Шиндевольфа, носит циклический характер, а каждый цикл эволюции имеет три фазы (типогенез, типостаз и типоплиз), характеризующиеся различным темпом развития и некоторыми другими особенностями. В начале эволюционного цикла в течение короткого с геологической точки зрения периода, согласно рассматриваемой гипотезе, обычно скачкообразно возникает новый тип строения, присущий определенному, любому по рангу таксону (типогенез). Затем в рамках заложенного типа происходит длительная фаза преобразования организации (типостаз) в форме непрерывного видообразования. Основной план строения группы остается при этом неизменным. В заключение цикла (типоплиз) развиваются многочисленные признаки вырождения форм.

Данные по филогенетическому развитию триасовых аммоноидей позволяют выразить сомнение в возможности широкого использования схемы циклов и фаз эволюции, предложенных Шиндевольфом (Schindewolf, 1950). Отдельные признаки, весьма характерные для ступени развития юрских и меловых филлоцератин, литоцератин и аммонитин (ангустиселлатный тип просутуры, прохонанитовый тип септальных трубок, сложная зазубренность лопастей и седел), возникают параллельно в разных отрядах триасовых аммоноидей (в отдельных филогенетических линиях цератитов и агониатитов). Таким образом, теряется различие между типогенезом и типостазом, поскольку явление параллельного развития, по мнению Шиндевольфа, типично для типостаза, а не типогенеза. Кроме того, признаки "вырождения" (типоплиз) тех или иных групп триасовых аммоноидей проявляются, как показал Видман (Wiedmann, 1973), очень редко.

Вместе с тем, предложенная Шиндевольфом схема, очевидно, не может претендовать и на универсальность, поскольку эволюция на разных уровнях организации проявляется, очевидно, по-разному.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

ЗНАЧЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ РЕНТГЕНОСТРУКТУРНОГО И МАСС-СПЕКТРОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗОВ РАКОВИН АММОНОИДЕЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПРОБЛЕМ ЗООГЕОГРАФИИ И КЛИМАТОЛОГИИ РАННЕГО МЕЗОЗОЯ

В последние годы большое внимание уделяется изучению карбонатного скелета современных морских животных с целью выяснения особенностей изменения его химико-минералогического состава в зависимости от условий среды. На основе результатов этих исследований и изучения карбонатов ископаемых животных (Берлин и др., 1966, 1970; Боуэн, 1969; Вольф и др., 1971; Лоуэнстам, 1968; Найдин, 1972; Сакс, Аникина и др., 1972; Тейс, Найдин, 1973; Тейс, Найдин, Сакс, 1968; Bowen, 1961; Curtis, Krinsley, 1965; Dodd, 1963, 1967; Epstein, Lowenstam, 1953; Fabricius et al., 1970; Hallam, Price, 1966, 1968; Jordan, Stahl, 1970; Kalp, Turekian, Boyd, 1952; Kaltenecker, 1967; Lerman, 1965; Lowenstam, 1954, 1961; Lowenstam, Epstein, 1959; Odum, 1951a, b; Oxburgh, Segnit, Holland, 1959; Pilkey, 1959; Siegel, 1960; Spaeth, Hoefs, Vetter, 1971; Stahl, Jordan, 1969; Stehli, 1956; Stenberg, Fisher, Holland, 1959; Turekian, 1955, 1959; Turekian, Armstrong, 1961; Urey et al., 1951) создается перспектива для восстановления условий среды геологического прошлого. Однако при решении вопросов такого порядка приходится сталкиваться со значительными трудностями, связанными с тем, что большинство известных древних морских животных совершенно не пригодно для восстановления первичного состава их скелета.

В частности, единственным в мире районом, где некоторые из раннетриасовых морских животных (моллюсков) сохранили почти первичный состав своего скелета, является район приустьевой части р. Оленек и Таймыра. Хорошо сохранившиеся моллюски Альп имеют поздне триасовый возраст.

МАТЕРИАЛ

Основным материалом для исследования послужили раковины аммоноидей, в меньшей степени наутилоидей (прямых и спирально-свернутых), белемноидей, двусторчатых моллюсков и гастропод, собранных в отложениях единого разреза нижнего триаса приустьевой части р. Оленек (с целью сравнения опробованы также раковины иноцерамид, происходящих из юрских отложений этого же разреза).

Наряду с моллюсками р. Оленек, анализу подверглись дополнительно раковины раннетриасовых аммоноидей Восточного Верхоянья, Южного Приморья и Запада США (из коллекции Б. Каммела).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Разностороннему исследованию с помощью рентгено-структурного, спектрально-го, химико-аналитического и масс-спектрометрического анализов подверглись как хорошо сохранившиеся, так и диагенетически измененные раковины раннетриасовых аммоноидей, из разных разрезов Востока СССР. Наибольший объем работ выполнен с помощью масс-спектрометрического (85 определений) и рентгено-структурного (около 100 определений) анализов.

Минералогический состав раковин определялся с помощью рентгено-структурного метода на дифрактометре УРС-50-ИМ. Спектры образцов, полученные при помощи медной трубки с никелевым фильтром, записывались в области 2θ от 25 до 31° . Эталонным кальцита являлся материал раковины *Ostrea* (примакушечная ее часть и участки с мускульными отпечатками, где возможно присутствие небольшого количества арагонита, были заранее удалены). Эталонным арагонита служил материал раковин *Venerupis*. Всего использовалось 11 эталонов с различным соотношением кальцита и арагонита (Захаров, Худоложкин, 1969).

Содержание стронция и бария в пробах определялись количественным спектральным методом на приборе КСА-1. Карбонатный материал проб предварительно смешивался с буфером (в пропорции 1:1 или 1:2), состоящим из угольного порошка (5 частей) и Na_2SO_4 (1 часть). В специальный эталон наряду с буфером вводилось определенное количество кальцита (в зависимости от содержания Са и Sr в пробах), при этом в расчетах учитывалось "загрязнение" за счет возможного введения стронция. Чувствительность метода составляет около 0,0005% при определении стронция и 0,001% при определении бария.

Присутствие прочих элементов в исследованных раковинах обычно определялось полуколичественным спектральным методом.

Для определения атомного отношения Sr/Ca необходимо было иметь сведения о точном составе кальция в исследованных пробах. Эти данные были получены на основе химико-аналитического метода.

Изотопный состав кислорода раковин определялся масс-спектрометрическим методом на основе стандарта, предложенного Р.В. Тейс и Д.П. Найдиным (1973). Пробы отбирались из различных участков стенки раковины и разных септ одних и тех же экземпляров, а также раковин, встречающихся совместно в отдельных конкрециях. Материалом проб являлось вещество преимущественно хорошо сохранившихся раковин (светло-кремовых, светло-коричневых, перламутровых). Вместе с тем опробовались и полностью или частично перекристаллизованные раковины бурого, белого и черного цветов, имеющие нередко своеобразную мозаичную текстуру. Опробованию подвергались и такие экземпляры аммоноидей, у которых одни участки раковины диагенетически изменены, а другие, напротив, имеют хорошую сохранность (опробовались те и другие участки единой раковины).

МИНЕРАЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ РАКОВИН РАННЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЙ ВОСТОКА СССР

Все исследованные раковины раннетриасовых аммоноидей Востока СССР, за исключением некоторых представителей из Арктической Сибири, имеют кальцитовый, диагенетически измененный состав.

Хорошо сохранившиеся раковины раннетриасовых цефалопод Арктической Сибири, несмотря на принадлежность их разным группам (наутилоидеям, аммоноидеям и белемноидеям), имеют довольно близкий минералогический состав, отличающийся высоким содержанием арагонита (до $99,5 \pm 0,2\%$). Вместе с тем минералогический состав различных участков многих раковин не отличается постоянством. Содержание арагонита во внешне малоизмененных участках раковин раннетриасовых цефалопод Арктической Сибири колеблется от 34,0 до 99,5% (Захаров, Худоложкин, 1969, табл. 1). Среднее содержание арагонита в септах (Захаров, Худоложкин, 1969, табл. 2) значительно выше, чем в наружных участках раковины. Это, возможно, вызвано тем, что наружная стенка раковины более подвержена диагенетическим изменениям, чем септы.

По-видимому, правы К. Турекьян и Р. Армстронг (Turekian, Armstrong, 1961), считающие, что все древние головоногие моллюски в прижизненном состоянии обладали арагонитовыми элементами скелета, как это наблюдается у современных наутилуса и спирулы.

ЗАВИСИМОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ СТРОНЦИЯ, МАГНИЯ И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ЭЛЕМЕНТОВ ОТ МИНЕРАЛОГИЧЕСКОГО СОСТАВА РАКОВИНЫ

Хорошо сохранившиеся раковины раннетриасовых цефалопод (Арктическая Сибирь) обладают более высокими концентрациями стронция, чем диагенетически измененные, чисто кальцитовые экземпляры (Арктическая Сибирь, Южное Приморье, Запад США), что подтверждает широко распространенное представление о существовании зависимости между концентрациями стронция и минералогическим строением карбонатного скелета. Этому выводу не противоречат результаты опробования септ отдельных экземпляров аммоноидей (Захаров, Худоложкин, 1969).

Наиболее полное представление о содержании стронция в раковинах цефалопод дает атомное отношение Sr/Ca:

Вид	В, мм	Ca, %	Sr, %	Sr/Ca x 1000 (атомн.)
<i>Boreomeekoceras keyserlingi</i>	35–36	38,08	0,25	3,00
<i>Keyserlingites mindendorffi</i>	84–87	38,48	1,40	16,77
<i>Atractites aff. boeckni</i>	40–45	37,27	1,50	18,40
	(фрагмент)			

Приводимые данные показывают, что максимальное содержание стронция в наружной части раковины некоторых моллюсков Арктической Сибири в два-три раза выше, чем это наблюдается в цефалоподах из каменноугольных отложений Шотландии (Hallam, Price, 1966). Из мезозойских цефалопод довольно высокое содержание стронция ($Sr/Ca \times 1000 = 9,7 \pm 0,3$) известно также у *Belleminitella americana* из верхнего мела США. Такое повышенное содержание стронция в ископаемых раковинах вряд ли соответствует первичному составу. Не исключено, что повышенная концентрация стронция вызвана адсорбцией наружного арагонитового слоя, на что в свое время обратили внимание Турекьян, Армстронг (Turekian, Armstrong, 1961), Пилкэй и Гуделл (Pilkey, Goodell, 1964). Если это предположение верно, то становится более понятно, почему наружная часть раковин исследованных цефалопод содержит большие концентрации стронция, чем, по-видимому, менее измененные септальные перегородки.

Содержание магния в раковинах рассматриваемых цефалопод, так же как и содержание стронция, зависит от их минералогического состава. Установлено, что концентрации магния в кальцитаррагонитовых раковинах Арктической Сибири колеблются от 0,03 до 1%, причем в отдельных раковинах (60/802, 68/802, 45/802) его содержание настолько низкое, что совершенно не улавливается химико-аналитическим методом. В кальцитовых раковинах Приморья и Айдахо магний присутствует в значительных концентрациях (3–10 и более процентов), что является обычным для диагенетически измененных скелетов. В некоторых диагенетически измененных раковинах Арктической Сибири, правда, обнаруживается сравнительно низкое содержание магния (десятые доли процента). Нужно признать, вероятно, справедливое замечание К. Картиса и Д. Кринсли (Curtis, Krinsley, 1965) о том, что магний подвержен в диагенезе большим изменениям, чем стронций.

Диагенетически измененные кальцитовые раковины исследованных цефалопод (Арктическая Сибирь, Южное Приморье, США) отличаются от хорошо сохранившихся преимущественно арагонитовых и кальцит-арагонитовых экземпляров Арктической Сибири также и значительно повышенным содержанием железа (3–10% вместо 0,5–5%), марганца (3–10% вместо 0,01–3%), алюминия (1–3% вместо 0,01–0,8%) и кремния (1–3% и более вместо сотых долей), что в значительной мере согласуется с литературными данными (Turekian, Armstrong, 1961; Rucker, Valentine, 1961). Концентрации некоторых элементов примерно в равных количествах встречаются во всех исследованных раковинах, независимо от их сохранности (Be – 0,0003%, Pb и Co – до 0,006%, Ni, Zr и Cr – до 0,003%, As – до 0,03%, Ti и Ba – до 0,06%, Cu – до 0,01%, Na – до 0,3%).

ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ КИСЛОРОДА В ВЕЩЕСТВЕ РАКОВИН РАННЕТРИАСОВЫХ МОЛЛЮСКОВ АРКТИЧЕСКОЙ СИБИРИ, ВЕРХОЯНЬЯ, ПРИМОРЬЯ И ЗАПАДА США

Результаты масс-спектрометрических анализов карбонатных скелетов различных организмов обычно используют для определения температуры водной среды, в которой они обитали. Метод изотопной термометрии нашел широкое применение в исследовании ископаемых, преимущественно кайнозойских, меловых и юрских организмов. Сведения о концентрациях O^{18} в карбонатных скелетах более древних организмов чрезвычайно редки. Так, соответствующие данные о раннетриасовых организмах до проведения настоящих исследований, выполненных совместно с Д.П. Найдиным и Р.В. Тейс, совершенно отсутствовали. Сведения об изотопном составе скелета организмов позднего триаса и палеозоя крайне органичны. Г. Лоуэнстам, В. Компстон, Ф. Дорман и Э. Джилл (Лоуэнстам, 1968) приводят данные по некоторым каменноугольным и пермским брахиоподам и криноидеям Австралии. Недавно получен материал по изотопному составу моллюсков, брахиопод, кораллов и криноидей, происходящих из отложений верхнего триаса Альп (Kaltenegger, 1967; Fabricius et al., 1970). Других сведений аналогичного характера об организмах древнее юры нет.

Приводимый ниже материал представляет интерес по следующим причинам: во-первых, он содержит первую информацию об изотопном составе скелетов различных организмов раннего триаса; во-вторых, полученные сведения в совокупности с данными по минералогическому составу, содержанию стронция и других элементов позволяют наметить некоторые закономерности в характере изменений, происходящих в процессе диагенеза органических карбонатов; и, в-третьих, данные по изотопному составу кислорода раковин раннетриасовых моллюсков могут быть использованы для выявления своеобразных особенностей химизма вод Бореального бассейна, которые, очевидно, имели место по крайней мере в начале мезозоя.

Результаты исследования раннетриасовых моллюсков показывают, что независимо от принадлежности их к разным группам (изотопный состав выявлен у 16 видов аммоноидей, двух видов наутилоидей, один из которых имеет прямую, а другой — спирально-свернутую раковины, одного вида белемноидей и одного вида двустворчатых моллюсков, имеющих арагонитовые раковины) все они имеют сравнительно низкие содержания изотопа O^{18} (Захаров, Найдин, Тейс, 1975, табл. 1). Значения δO^{18} во внешне неизменных раковинах Арктической Сибири колеблются в среднем от $-5,00$ (минусовое значение) до $-8,00$ ‰ (несколько десятков наблюдений). (Здесь и всюду далее имеются в виду значения δO^{18} , полученные при прокаливании проб карбонатов — δO^{18} прокал.). В существенно измененных раковинах Арктической Сибири значения δO^{18} изменяются от $-8,27$ до $-15,55$ ‰ (9 наблюдений), в перекристаллизованных раковинах Верхоянья значение δO^{18} определено как $-15,95$ ‰ (одно наблюдение), в аналогичных по степени сохранности раковинах Приморья оно составляет $-9,88$ ‰ (одно наблюдение), Запада США — (минус) 8078 ‰ (одно наблюдение).

Обращает на себя внимание тот факт, что диагенетически измененные раковины имеют заметно более низкие содержания δO^{18} , чем малоизмененные экземпляры. В свою очередь содержания δO^{18} диагенетически измененных раковин северных и более южных районов Северного полушария по каким-то причинам не являются идентичными.

ОСОБЕННОСТИ ДИАГЕНЕЗА АРАГОНИТОВЫХ РАКОВИН

Результаты сопоставления данных о содержании стронция, в минералогическом и изотопном составе позволяют с известной долей условности наметить в диагенетических изменениях арагонитовых раковин раннетриасовых моллюсков Арктической Сибири несколько последовательных стадий:

а) Стадия ослабления кристаллической решетки. Начальная стадия диагенеза наиболее заметно проявляется в изменении содержания стронция на отдельных

участках раковины. Имеет место, по-видимому, как некоторое уменьшение содержания стронция, способствующее перекристаллизации первичного карбоната, так и обогащение стронцием отдельных участков раковины, связанное, вероятно, с адсорбцией наружного слоя. Действительные масштабы вторичного изменения в содержании стронция на ранних стадиях диагенеза установить трудно. На возможность значительных изменений отношения Sr/Ca под действием неорганических процессов в раковинах ископаемых моллюсков до их перекристаллизации указывали многие исследователи (Rogland, Pilkey, Blackwelder, 1969). Рассматриваемые диагенетические изменения, проявляющиеся в той или иной степени, затушевывают особенности первичного распределения стронция в раковине, связанные, очевидно, преимущественно с температурным режимом ее образования. С вариацией солености вод, в которых обитал организм, изменения в содержании стронция обычно не связывают (Hallam, Price, 1968), однако существует и противоположная точка зрения (Сакс, Аникина и др., 1972), заслуживающая самого пристального внимания.

В начале диагенетических процессов, совершающихся в раковине, заметные изменения в содержании стронция, по всей вероятности, не сопровождаются или почти не сопровождаются перекристаллизацией (раковина цефалопод нацело сложена арагонитом, возможная примесь вторичного кальцита не превышает 1–5⁰/оо); содержание O¹⁸ соответствует наиболее высокому уровню (δO^{18} составляет в среднем около – 6–7⁰/оо).

б) Стадия слабой перекристаллизации. Имеет место дальнейшее изменение концентраций стронция в разных участках раковины (процесс идет неравномерно и, как правило, в сторону уменьшения содержания). Вынос стронция сопровождается на этой стадии диагенеза заметным замещением арагонита кальцитом (окончание стадии мы условно фиксируем по накоплению примерно 20–30% кальцита). Содержание изотопа O¹⁸ по сравнению с концентрацией стронция значительно более стабильно и продолжает соответствовать наиболее высокому уровню.

в) Стадия значительной перекристаллизации. В раковинах, содержащих около 50% вторичного кальцита, концентрации стронция значительно более низкие, чем это наблюдается у большинства существенно арагонитовых образований. В связи с этим представляет интерес то обстоятельство, что содержание O¹⁸ в таких измененных раковинах все еще соответствует наиболее высокому уровню.

г) Стадия весьма существенной перекристаллизации. Существование этой, по-видимому, сравнительно кратковременной стадии, характеризующейся заметным изменением в изотопном составе органогенного карбоната, лишь предполагается.

д) Стадия полной перекристаллизации. Кальцитовые раковины раннетриасовых головоногих моллюсков Арктической Сибири отличаются крайне низкой концентрацией стронция и обычно повышенными содержаниями магния и железа. Содержание изотопа O¹⁸ в них соответствует наиболее низкому уровню (δO^{18} достигает только – 15,0⁰/оо).

Таким образом, приведенный выше материал показывает, что имеется некоторая связь между изменением минералогического состава и содержанием стронция в раковинах триасовых моллюсков Арктической Сибири. Аналогичной же зависимости между содержаниями арагонита и изотопов кислорода в пределах значительной части диагенеза не наблюдается. Содержание O¹⁸ в рассматриваемом случае резко снижается, очевидно, лишь при полной перекристаллизации арагонита или же в пределах стадии, непосредственно предшествовавшей образованию вторичного мономинерального карбоната. Исключения из этого правила редки.

Учитывая относительную стабильность содержания O¹⁸ при значительных изменениях содержания стронция и минералогического состава в раковинах цефалопод нижнего триаса Арктической Сибири, можно допустить, что уровень наибольшего значения δO^{18} (от – 5,0 до – 8,0⁰/оо), характерный для раковин, почти нацело сложенных арагонитом, соответствует первичному или близок к нему.

О СОЛЕННОСТИ ВОД БОРЕАЛЬНОГО БАССЕЙНА В РАННЕМ ТРИАСЕ

Существенные понижения значений δO^{18} в современных морях связаны, как известно, не столько с повышением температуры их вод, сколько с опреснением (Epstein, Mayeda, 1953). В настоящее время особенно обеднены O^{18} океанические воды полярных и приполярных районов, опреснение которых связано с поступлением в эти водоемы талых вод. Так, значение δO^{18} поверхностных вод у побережья Гренландии составляет только $-11,07\text{‰}$ (δO^{18} пресной воды, образующейся в результате таяния снега, равно -17‰).

Поверхностные же воды многих других современных бассейнов, например Средиземного моря (Stahl, Rinow, 1973), характеризуются изменчивым содержанием изотопа O^{18} .

В связи с тем, что соленость вод в разных морях современного Мирового океана не отличается, как известно, постоянством, было введено понятие "среднеокеанической воды", под которой подразумевают воды открытых океанов на глубинах от 500 до 1000 м, имеющие соленость в $34,7\text{‰}$ и значение δO^{18} , равное $0,00 \pm 0,1\text{‰}$ (Тейс, Найдин, 1973).

По мнению Лоуэнстама (1968), Боуэна (1969) и некоторых других исследователей, соленость морских вод, а следовательно, и их изотопный состав, в мезозое изменились незначительно (за исключением районов, близких к устьям рек) из-за отсутствия на протяжении этой эры значительных масс льда. Между тем до недавнего времени анализ карбонатных остатков древних организмов с помощью масс-спектрометрического метода не предпринимался, если имелись указания на возможное опреснение водоема, в котором они обитали (связано со сложностью расшифровки палеотемператур опресненных бассейнов). В связи с этим представляют интерес полученные нами сведения о сравнительно низком содержании O^{18} в арагонитовых раковинах раннетриасовых цефалопод Арктической Сибири.

Сравнительно низкие значения δO^{18} по раковинам моллюсков Арктической Сибири, обладающим почти первичным минералогическим составом, вызваны, как нам представляется, не столько возможными диагенетическими процессами (основные особенности изменения δO^{18} под влиянием диагенеза подробно разобраны выше), сколько физико-химическими свойствами вод раннетриасового Бореального бассейна, в котором обитали исследуемые моллюски. Имеется основание полагать, что значения δO^{18} в интервале от $-5,0$ до $-8,0\text{‰}$, полученных по хорошо сохранившимся (как показали результаты рентгено-структурного анализа) раковинам раннетриасовых аммоноидей, а также двустворчатых моллюсков, наутилоидей и белемноидей Арктической Сибири, являются первичными, что свидетельствует о развитии в начале мезозоя опреснения вод Бореального бассейна.

Вывод, к которому мы приходим, не нов. Во второй главе настоящей работы уже отмечалось, что в течение пермского периода аммоноидеи не заселяли постоянно моря Бореального бассейна. Считают, что в джульфинском веке они здесь совершенно отсутствовали, в пределах же Тетиса джульфинские аммоноидеи имеют сравнительно широкое распространение (в количественном отношении). В.И. Устрицкий (1970) объясняет отсутствие джульфинских аммоноидей в водах Бореального бассейна не только температурным фактором, но и изменением солености вод этого бассейна, утратившего связь с Тетисом. По представлению И.С. Грамберга и Н.С. Спиро (1965), детально исследовавших пермские и мезозойские отложения низовьев р. Оленек (хорошо сохранившиеся раннетриасовые аммоноидеи происходят именно из этого района), наиболее резкое изменение состава морской воды произошло на рубеже перми и триаса. Можно предполагать, что в начале триаса воды Бореального бассейна по содержанию солей уже приблизились к нормальным водам Мирового океана, но еще сохранили следы опреснения. Создавшиеся более благоприятные по сравнению с джульфинским веком условия в Бореальном бассейне и были использованы эмигрантами из юж-

ных областей для его заселения. Большая часть этих эмигрантов была представлена головоногими моллюсками.

Некоторое отклонение в солености вод раннетриасового Бореального бассейна подчеркивается также присутствием большого количества конхострак в индских отложениях Северо-Востока СССР, ассоциирующихся в отдельных случаях с аммоноидеями. В аякских отложениях конхостраки встречаются здесь реже (в верховьях Колымы их единичные экземпляры встречены среди скопления аммоноидей, принадлежащих роду *Hedenstroemia*).

Для понимания истории становления состава вод Мирового океана значительный интерес представляют также и сведения о вероятных изменениях солености Бореального бассейна в среднем и позднем мезозое. Несколько пониженная соленость арктических бассейнов для юрского периода допускается В.Н. Саксом и Т.И. Нальняевой (1966), а также А. Халламом (Hallam, 1969) на основе особенностей расселения головоногих и двустворчатых моллюсков. Сведения, полученные в результате изучения состава бора и поглощенных оснований в мезозойских осадках (Грамберг, Спиро, 1965; Ивановская, 1967), а также изотопного состава кислорода и содержания магния в рострах белемнитов (Берлин и др., 1970; Сакс, 1972; Найдин, 1973) равным образом указывают на вероятные изменения в солености Бореального бассейна в мезозое.

В связи с этими высказываниями представляют интерес и наши данные об изотопном составе арагонит-кальцитовых *Retroceramus*, происходящих из среднеюрских отложений приустьевой части р. Оленек. Юрские двустворчатые моллюски имеют более высокое содержание O^{18} по сравнению с раннетриасовыми двустворчатыми и головоногими моллюсками арагонитового состава (рассматриваемые юрские и триасовые моллюски происходят из единого разреза, обнажающегося на правом борту р. Оленек между горой Туора и устьем ручья Менгилах). Содержание δO^{18} в пробах, отобранных из разных слоев двух крупных раковин *Retroceramus*, колеблется от $-3,87$ до $-6,28$ ‰. Необходимо только учитывать, что приведенные значения δO^{18} , по-видимому, не отражают первичный изотопный состав раковин ретроцерамов. В данном случае значения δO^{18} , вероятно, искажены за счет явных признаков диагенетических изменений (результаты рентгеноскопии свидетельствуют о присутствии в веществе юрских раковин заметного количества арсенипирита, отсутствующего в арагонитовом материале триасовых форм), но это замечание по существу не отражается на намечающемся выводе. Степень опресненности Бореального бассейна в раннетриасовую эпоху была более заметной, чем в раннем лейасе — поздней юре. Этот вывод, однако, не вполне согласуется с данными, основанными на изучении бора в осадках. Повышенные содержания бора в отдельных слоях нижнего триаса могут быть объяснены влиянием эффузивной деятельности (Ивановская, 1967).

Поскольку наши исследования являются первым опытом в изучении ископаемых остатков раннего триаса при помощи изотопного метода, а соответствующие хорошо сохранившиеся раковины известны лишь в пределах Бореальной области, серьезные аргументы, позволяющие судить о степени различия солености бореальных и тетических морей в начале триаса, естественно отсутствуют и вряд ли могут быть получены в будущем при помощи изотопного метода. Мы можем обсуждать этот вопрос на основе данных по триасовому периоду в целом, поскольку хорошо сохранившиеся беспозвоночные, в том числе и арагонитовые раковины аммоноидей, пригодные для соответствующего анализа, в пределах Тетиса известны только из отложений позднего триаса (Альпы). По рострам рэтских *Austroteuthis* Кальтенегер (Kaltenegger, 1967) приводит значения δO^{18} порядка от $-1,11$ до $3,14$ ‰. По раковинам различных моллюсков позднего триаса Альп значения δO^{18} изменяются от $-0,05$ до $-2,83$ ‰ (Fabricius et al., 1970).

Различие в значениях δO^{18} , полученных по скелетным остаткам тетических и бореальных цефалопод идентичной сохранности, можно объяснить тем, что воды Тетиса в триасовом периоде в отличие от вод Бореального бассейна, по-видимому, имели нормальную соленость или значительно более близкую к нормальной.

В итоге наших коллективных исследований (Захаров, Найдин, Тейс, 1975) мы приходим к заключению, что вывод Лоуэнстама (Lowenstam, 1961), заключающийся в том, что отношения O^{18}/O^{16} и Sr/Ca в океанах в течение последних 250 миллионов лет оставались постоянными, касается в основном бассейна Тетис и примыкающих к нему открытых акваторий; отклонения, имеющие локальный характер (Jordan, 1971), по-видимому, имели место. При рассмотрении отдельных геологических эпох и периодов (поздняя пермь, ранний триас, в меньшей степени юра) этот вывод не может быть распространен на бассейн Арктики.

Полученный новый материал может быть использован для объяснения того странного факта, что позднепалеозойские и ранне-среднемезозойские морские фауны Южного полушария обнаруживают близость с тетическими, в то время как бореальные фауны являются более эндемичными. Некоторое исключение составляют двустворчатые моллюски, менее подверженные, по мнению К. Наказавы (Nakazawa, 1971), влиянию изменений водной среды по сравнению со многими другими группами морских животных и в первую очередь — цефалоподами. Особенности размещения континентальных массивов в Северном и Южном полушариях обеспечили, по-видимому, возможность длительного опреснения морских бассейнов в области современной Арктики, но не создали подобных условий в Антарктике. В этом, вероятно, и кроется одна из важнейших причин вышеупомянутого явления. На особенности размещения морских фаун, естественно, оказывают влияние целый ряд факторов (Hallam, 1972), в том числе и соленость вод. Подтверждением этой точки зрения может служить, по-видимому, новейшая находка спорангия *Pleuromeia* в Арктической Сибири (определение Красиловой; местоположение указано в описании разреза нижнетриасовых отложений, обнажающихся в районе ручья Менгилах), показывающая, что мангровая растительность палеоарктического побережья в раннем триасе существенно не отличалась от мангров побережий Тетиса и Тихого океана. Эндемизм головоногих моллюсков Бореальной области, вызванный наличием климатической зональности, в раннем триасе был усилен, вероятно, за счет своеобразия солевого состава вод Бореального бассейна.

Развиваемые в настоящей работе представления о некоторой опресненности вод мезозойских арктических морей, заселенных различными организмами, естественно приводит к пересмотру сложившихся представлений об отношении некоторых ископаемых групп морских организмов и, в частности, головоногих моллюсков, к фактору солености. Полученные материалы по изотопному составу кислорода раковин аммоноидей, наугилоидей и белемноидей подтверждают предположение Сакса, Нальняевой (1966), Халлама (Hallam, 1969) и Найдина (1973) о том, что ископаемые цефалоподы могли приспособиться к условиям некоторого понижения солености, оставаясь в общем стеногалинными (известны некоторые сведения о том, что биологический эффект действия солености может контролироваться температурой).

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОД БОРЕАЛЬНОГО БАССЕЙНА В РАННЕМ ТРИАСЕ

В связи с неопределенностью водного фона раннемезозойских морей, располагавшихся в районе современной Арктики, полученные в результате исследования раннетриасовых моллюсков Арктической Сибири значения δO^{18} не могут быть пересчитаны на палеотемпературы обычным методом. Расчет палеотемператур опресненных бассейнов ведется (шаги в этом направлении еще только предпринимаются) с учетом так называемой водной поправки (Тейс, Найдин, 1973), которая принимается правда с большой условностью, поскольку надежная шкала "водных поправок" еще не разработана. К оценке возможных температур раннетриасовых морей Арктической Сибири в настоящее время можно подойти лишь в самой предварительной форме.

Судя по расчетам Тейс, выполненным с учетом водной поправки, условно оценивающейся в $7,52^{\circ}/\text{oo}$, температура вод Бореального бассейна в триасе была заметно более низкой ($T = 12,7-25,4^{\circ}$ и в среднем составляла около $14,5^{\circ}$), чем температура вод Тетиса. Температура тетических вод в районе Альп в карнийско-рэтское время была, по данным В. Кальтенегера (Kalteneger, 1967), постоянно выше $21,5^{\circ}$, а, по сведениям Ф. Фабрициуса (Fabricius et al., 1970), — не менее $16,5^{\circ}$. Результаты сравнения новых данных с материалами по климатологии Бореальной области в юрское время (Сакс, Шульгина, Сазонова, 1972) показывают вместе с тем, что очень существенных изменений в климате в начале мезозоя, очевидно, не произошло (в отличие от позднего палеозоя). Среднегодовая температура Бореальных вод в средневолжское время была, исходя из опубликованных данных, приблизительно такой же, как и в раннетриасовую эпоху. Вместе с тем, производя подобные сравнения, следует отчетливо себе представлять, что данные по юрским палеотемпературам, используемые Саксом и другими исследователями, требуют, по-видимому, проверки и уточнения с учетом палеогеографических данных (возможно и здесь потребуются вводить соответствующую, небольшую, "водную поправку"), на что в последнее время обращают внимание некоторые исследователи (Тейс, Найдин, 1973; Stahl, Rinow, 1973) — "температуры", подсчитанные по изотопному составу кислорода в скелетных образованиях животных, обитавших в опресненных водах, как известно, оказываются завышенными.

ОСОБЕННОСТИ МИГРАЦИИ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ АММОНОИДЕЙ РАННЕГО ТРИАСА

Миграция раннетриасовых аммоноидей в пределах Пацифики осуществлялась преимущественно вдоль юго-восточной и восточной окраин Азии. Распределение остатков *Glyptoniceras*, *Otoceras*, *Ophiceras*, *Discophiceras* и *Vishnuites* позволяет проследить путь перемещения гималайской фауны индского века через Китай и Японию в Бореальную область; *Gyronites* достигли в своем переселении в этом же направлении только Уссурийской (Южное Приморье, Малый Хинган) и Удской (Забайкалье) провинций Западной Пацифики.

Устанавливается тесная связь Западной Пацифики раннетриасовой эпохи с бассейном Тетис и несколько более ослабленная связь этих областей с районом Запада США. Основной обмен между фаунами западной и восточной частей Пацифики осуществлялся, по всей вероятности, минуя воды Бореального бассейна (раннетриасовые аммоноидеи США обнаруживают наибольшее сходство в видовом отношении с фаунами Соляного кряжа, Гималаев, Тимора, Афганистана и Приморья).

Связи между морскими фаунами востока Азии и миграция их к берегам Америки (приэкваториальный район) и определяют основные контуры Тихого океана раннетриасовой эпохи. Гипотеза Т.Хьюза (Hughes, 1975), согласно которой кордильерная часть Северной Америки в начале триаса располагалась рядом с восточной окраиной Азии, приводимым материалом не подтверждается.

Северный Ледовитый океан в раннем триасе представлял собою, вероятно, мелководный, более или менее замкнутый бассейн (судя по наличию тесных связей между фаунами различных его морей и взаимоотношению их с тетическими формами, а также изотопному составу раковин бореальных цефалопод). Рассматриваемый бассейн раннего триаса, очевидно, был более изолирован от Мирового океана, чем это представляется ряду исследователей (Kummel, 1973; Smith, Bridger, Drewry, 1973).

Имеются убедительные доказательства того, что Атлантический океан в триасовом периоде не существовал (Дагис, 1974; Westerman, 1970; Kummel, 1973). К этой проблеме имеют отношение данные о том, что раннетриасовые аммоноидеи Запада США обнаруживают большее сходство с фаунами Восточно-Тихоокеанской и Индийской областей, чем с комплексами Средиземноморья. Известен ряд родов аммоноидей, встречающихся только на Западе США, о-ве Тимор, в Приморье, Малом Хингане, Японии и Китае, но не обнаруженных в Средиземноморье (из числа аякских форм можно назвать *Cordillerites*, *Metussuria*, *Pseudospidites*, *Inyoites*, *Gurleyites*, *Preflorianites*, *Anasibirites*). С другой стороны, подавляющее большинство форм, встречающихся в Средиземноморье и на Западе США, обнаружено и в Западной Пацифике. Эти данные, которые не были известны К. Динеру (Diener, 1916), показывают, что Средиземноморье сообщалось с морями Запада США в раннем триасе, по-видимому, только через акваторию Тихого океана.

Основанием для предположения о существовании пролива между западной частью Средиземноморья и Кордильерами (бассейна Посейдон), очевидно, не может быть использован материал, касающийся особенностей расселения только двух родов раннетриасовых аммоноидей (*Epiceltites* обнаружены только в отложениях русского яруса Средиземноморья и Запада США, *Lanceolites* — в аякских отложениях

Таблица 17

Степень различия Тетического и Бореального палеозоогеографических поясов раннего триаса по аммоноидеям

Таксономический уровень	Век		
	Индский	Аякский	Русский
а) По методу Престона (коэффициент Z)			
Надсемейственный	—	—	—
Семейственный	—	—	0,33
Родовой	0,28	0,42	0,67
б) По методу Семкина (в %)			
Семейственный (с учетом численности родов)	24	44	57
в) По методу Жаккара (в %)			
Надсемейственный	—	20	33
Семейственный	10	46	60
Родовой	46	67	89

Примечание: При $Z = 1$ различия максимальные, при $Z \leq 0,27$ — минимальные, при которых фаунистические комплексы принимаются за однородные или близкие к однородным (показано прочерком).

США и в русском ярусе Средиземноморья). Здесь мы имеем дело, видимо, с неполнотой сведений о действительном их ареале. Другими данными, позволяющими интерпретировать связи Средиземноморья с Америкой в раннем триасе, мы не располагаем.

Согласно концепции фиксизма, Тетис имел вид узкой акватории, зажатой между Лавразией и Гондваной и простирающейся от Альпийской области до восточной окраины Азии. В последние годы появились данные по палеозоогеографии, привлекающие внимание к концепции мобилизма. Выявились, например, резкие различия норийских брахиопод и аммоноидей предполагаемых северной и южной окраин бассейна Тетис. А.С. Дагис (1974), полемизируя с Б.К. Кушлиным (1969), объясняет это различие тем, что Тетис представлял собою обширную акваторию с батинальными и даже абиссальными условиями в центральных его частях, препятствующими расселению фауны (от Памира до Гималаев).

Материалы по раннетриасовым беспозвоночным подтверждают представление о том, что миграция триасовой фауны имела широкое развитие вдоль северного побережья бассейна Тетис, однако четкой дифференциации тетических фаун раннетриасового возраста в меридиональном направлении не наблюдается (широтная дифференциация в этом бассейне проявилась более отчетливо).

Аммоноидеи резко выделяются среди других беспозвоночных раннего триаса по своему таксономическому разнообразию: известно около 150 родов аммоноидей, что превышает общее число родов всех прочих групп организмов (фораминифер, брахиопод, двустворок, гастропод, наутилоидей, белемноидей, конхострак, остракод, позвоночных и таких проблематичных остатков, как конодонты), известных из морских отложений нижнего триаса. Широкое использование материала по раннетриасовым аммоноидеям для палеогеографических построений представляется в связи с этим вполне оправданным.

Наиболее разнообразны тетические аммоноидеи: в пределах Тетического пояса, соответствующего зоне тропического и субтропического климата, обнаружен 171 род раннетриасовых аммоноидей, Бореального пояса — только 72 рода; аммоноидеи Австралийского пояса пока еще мало изучены (известно 19 родов).

Таблица 18

Степень различия (Z) основных зоогеографических подразделений аякского века по аммоноидеям на родовом уровне

Средиземно-морская	Индийская	Западно-Тихоокеанская	Восточно-Тихоокеанская	Бореальная	Зоогеографическое подразделение (область)
13	0,59	0,36	0,63	0,63	Средиземноморская
	48	0,42	0,53	0,57	Индийская
		55	0,42	0,55	Западно-Тихоокеанская
			27	0,57	Восточно-Тихоокеанская
				28	Бореальная

Примечания. 1. Расчеты выполнены по методу Престона: при $Z = 1$ различия максимальные, при $Z \leq 0,27$ — минимальные, при которых фаунистические комплексы принимаются за однородные (или близкие к однородным). 2. Первая цифра в каждой строке обозначает число родов, прочие цифры — степень различия комплексов (коэффициент Z). 3. Принимаемый объем зоогеографических подразделений (областей): 1) Индийская — Афганистан, Соляной кряж, Гималаи, Тимор; 2) Средиземно-морская — от Альп и Ирана, на западе, до Мангышлака и Памира, на востоке; 3) Западно-Тихоокеанская (Западная Пацифика) — Чужный Китай, Япония, Южное Приморье, Малый Хинган, Северная Монголия, Забайкалье; 4) Восточно-Тихоокеанская (Восточная Пацифика, Андийская, по Динеру) — Запад США; 5) Бореальная — Северо-Восток СССР, Шпицберген, Гренландия, Арктическая Канада, Британская Колумбия (вслед за Динером (Dinert, 1916) отнесена к Бореальной области), Аляска.

Таблица 19

Степень различия основных зоогеографических подразделений русского века по аммоноидеям на родовом уровне (объяснение приведено в табл. 18)

Средиземно-морская	Индийская	Западно-Тихоокеанская	Восточно-Тихоокеанская	Бореальная	Зоогеографическое подразделение (область)
61	0,55	0,53	0,54	0,76	Средиземноморская
	24	0,58	0,59	0,77	Индийская
		32	0,44	0,69	Западно-Тихоокеанская
			25	0,68	Восточно-Тихоокеанская
				30	Бореальная

Таблица 20

Степень различия зоогеографических подразделений русского века по аммоноидеям на семейственном уровне (объяснение приведено в табл. 18)

Средиземно-морская	Индийская	Западно-Тихоокеанская	Восточно-Тихоокеанская	Бореальная	Зоогеографическое подразделение (область)
24	0,27		0,32	0,41	Средиземноморская
	18	0,33	0,36	0,42	Индийская
		15	0,37	0,43	Западно-Тихоокеанская
			16	0,40	Восточно-Тихоокеанская
				13	Бореальная

Степень различия тетических и бореальных аммоноидей разных веков раннего триаса отражают картину их расселения. В конце перми аммоноидеи обитали, по-видимому, только в пределах низких широт, причем сокращение их ареала сопровождалось естественным уменьшением числа таксономических групп и общей численности этих животных. В индском веке таксономическое разнообразие тетических аммоноидей еще более обеднилось (представлены 21 родом), вместе

Таблица 21

Изменение таксономического разнообразия и степени эндемизма раннетриасовых аммоноидей в зависимости от географического положения основных центров их формообразования и расселения

Зоогеографический пояс	Область (провинция)	Индский век		Аякский век		Русский век	
		Число родов	Процент эндемизма	Число родов	Процент эндемизма	Число родов	Процент эндемизма
Тетический	Индийская	21*	24*	48*	21*	24	8
	Средиземноморская	5	0	13	0	61*	36*
	Западно-Тихоокеанская	11?	0	55*	20*	32	13
	Восточно-Тихоокеанская	4?	0	27	7	25	8
Бореальный	Бореальная	14	7	28	4	30*	33*

Примечание. Цифры, отмеченные звездочкой, характеризуют основные центры формообразования и расселения раннетриасовых аммоноидей.

с тем уцелевшие формы расширили свой ареал, проникнув в бассейны высоких широт северного (14 родов) и южного полушарий. В связи с этим тетические и бореальные аммоноидеи индского века имеют существенно большее сходство, чем соответствующие фауны последующих веков раннего триаса (табл. 17).

Видовой эндемизм раннетриасовых аммоноидей проявляется в разных районах мира начиная с индского века. Так, степень сходства комплексов индских аммоноидей Канады и Гренландии (Канадско-Гренландская провинция) составляет 14%, а Северо-Востока СССР (Верхоянско-Колымская провинция) и Канады — 5% (расчеты выполнены по методу Жаккара). Процент видового сходства комплексов, например, аякских аммоноидей Запада США и Приморья (разные области) составляет 1,7, США и Китая — 3,8, США и Тимора — 3,8, Приморья и Соляного кряжа — 2,3%.

Аммоноидеи аякского века географически отчетливо дифференцированы и на родовом уровне (табл. 18).

Географическая дифференциация раннетриасовых аммоноидей наиболее проявилась в русском веке — зоогеографические подразделения высокого ранга различаются как на основании родовых, так и семейственных комплексов аммоноидей (табл. 19, 20).

Обращает на себя внимание тот факт, что высокий процент эндемизма аммоноидей индского века приходится только на район Соляного кряжа и Гималаев (табл. 21). В Гималайской провинции обнаружены представители почти всех родов аммоноидей, существовавших в индском веке, поэтому имеется основание считать ее основным центром расселения рассматриваемых форм (подобным центром в предшествующем джульфинском веке был, очевидно, район Средиземноморья).

Данные по распределению эндемиков позволяют считать, что в аякском веке помимо гималайского центра формообразования аммоноидей возник второй — западно-тихоокеанский; представляется, что и в русском веке было два центра формообразования, но они оказались на более отдаленном друг от друга расстоянии по сравнению с соответствующими центрами аякского века (мигрировали, заняв положение в разных климатических зонах — в Средиземноморской области Тетического пояса и преимущественно Верхоянско-Колымской провинции Бореального пояса; ведущее значение из них имела область Средиземноморья).

Таким образом, число и местоположение основных центров формообразования аммоноидей в течение раннетриасовой эпохи не оставались постоянными.

Период конца перми и начала триаса относится, очевидно, к числу немногих "сезонов" галактического года, оказавшихся критическими для возникшей на Земле жизни.

Различные группы организмов одинаково реагировали на необычные условия конца палеозоя — начала мезозоя в том смысле, что естественной реакцией всей биоты этого времени явилось сокращение численности, снижение таксономического разнообразия, уменьшение ареала. Путь же к достижению биологического прогресса у разных организмов, переживших рубеж палеозоя и мезозоя, был по своей продолжительности различен. У аммоноидей была восстановлена (а затем и значительно превышена) их бывшая численность и таксономическое разнообразие к середине раннего триаса, в то время как у двусторчатых моллюсков — только в начале позднего триаса. У брахиопод же, например, так и не был достигнут тот уровень разнообразия, который был в позднем палеозое (можно говорить только о некотором эпизодическом увеличении их роли в ископаемых сообществах, начиная со среднего триаса).

Биосфера раннего триаса существенно изменилась по сравнению с пермской за счет потери преимущественно малоактивных форм органического мира (фузулинид, кораллов, замковых брахиопод, мшанок, стебельчатых криноидей).

Развитие и расселение аммоноидей раннего триаса — пример необычайно быстрого расцвета одной из групп организмов, преодолевших рубеж палеозоя и мезозоя.

ВЫВОДЫ

1. Три подразделения нижнего триаса, прослеживающиеся в различных районах мира, отчетливо различаются по таксономическим группам аммоноидей высокого ранга (семейства, роды) и поэтому вполне могут рассматриваться в ранге ярусов. Стратотипы ярусов нижнего триаса желателно иметь в пределах Тетического пояса, учитывая особенности расселения позднепалеозойских и раннемезозойских фаун и то обстоятельство, что в пределах именно этого биохора уже выделены стратотипы джюльфинского яруса (и его дробных подразделений) верхней перми и здесь же размещены стратотипы всех ярусов среднего и верхнего триаса.

2. Ярусы нижнего триаса (при трехчленном его делении) хорошо распознаются в морских отложениях как Северо-Востока СССР, так и самых отдаленных районов мира.

3. Для среднего и верхнего подразделений нижнего отдела триаса выявляется определенная закономерность, каждый из этих ярусов начинается зоной, обильно представленной аммоноидеями в самых разных районах, и завершается зоной, содержащей аммоноидей лишь в определенных, сравнительно мало распространенных фациях (началу веков раннего триаса соответствуют, по-видимому, периоды углубления многих морских бассейнов).

4. Гидростатический аппарат аммоноидей претерпел заметную эволюцию — существенная перестройка (от палеозойского к мезозойскому типу) приходится на раннетриасовую эпоху. Группы родов, слагающие определенные семейства, обладают, как правило, весьма сходными или даже идентичными типами гидростатического аппарата.

5. Предполагаемые самцы триасовых аммоноидей (инволютоконхи), вероятно, мало отличались по продолжительности жизни от предполагаемых самок (эволютоконхов). Продолжительность жизни предполагаемых самцов некоторых юрских аммонитов (макроконхов), напротив, должна была заметно превышать продолжительность жизни предполагаемых самок (микроконхов), существенно различающихся по размеру.

6. Аммоноидеи обитали чаще всего в пределах участков нижней сублиторали, отличающихся спокойным режимом вод (вели преимущественно придонный образ жизни).

7. Рубеж палеозоя и мезозоя является не моментом полного вымирания палеозойских амmonoидей, а временем существенной перестройки биоценологических соотношений. С этим рубежом можно связывать вымирание гониатитов, другие же группы амmonoидей (агониатиты, цератиты) пережили это критическое для их развития время. Численность и таксономическое разнообразие агониатитов при этом сократились, цератиты, напротив, отличались широким развитием в триасе (хотя роль доминирующей группы они приобрели еще в поздней перми).

8. Особенности развития важных в систематическом отношении признаков амmonoидей, возникающих параллельно в разных группах высокого таксономического ранга, позволяют выразить сомнение в возможности широкого использования схемы циклов и фаз эволюции, предложенных Шиндевольфом.

9. Сравнительно низкие значения δO^{18} , полученные по арагонитовым раковинам раннетриасовых цефалопод Арктической Сибири, свидетельствуют, очевидно, о развитии в конце палеозоя — начале мезозоя опреснения вод Бореального бассейна.

10. Вывод о том, что изотопный состав кислорода в океанах в течение последних 250 млн. лет оставался постоянным, касается в основном бассейна Тетис и примыкающих к нему открытых акваторий. При рассмотрении отдельных геологических эпох и периодов (поздняя пермь, ранний триас, в меньшей степени юра) этот вывод не может быть распространен на бассейн Арктики.

11. Эндемизм раннетриасовых головоногих моллюсков Бореальной области, вызванный наличием климатической зональности, был усилен, вероятно, за счет своеобразия солевого состава вод Бореального бассейна. Подтверждением того, что на особенности размещения морских фаун по крайней мере раннего мезозоя оказывал влияние не только климат, может служить новейшая находка *Pleuromeia* в Арктической Сибири, показывающая, что мангровая растительность палеоарктического побережья в раннем триасе существенно не отличалась от мангров побережья бассейна Тетис и Тихого океана.

12. Развиваемые в настоящей работе представления о некоторой опресненности вод раннемезозойских арктических морей, которые были заселены амmonoидеями, приводят к пересмотру сложившихся представлений об отношении ископаемых цефалопод к фактору солености. Полученные материалы по изотопному составу кислорода раковин раннетриасовых двустворок, наутилоидей, амmonoидей и белемноидей подтверждают предположение о том, что ископаемые цефалоподы могли приспособиться к условиям некоторого понижения солености вод морских бассейнов.

13. Устанавливается тесная связь Западной Пацифики раннетриасовой эпохи с бассейном Тетис. Основной обмен между фаунами западной и восточной частей Пацифики осуществлялся, по всей вероятности, минуя воды Бореального бассейна (комплексы амmonoидей США обнаруживают наибольшее сходство с фаунами Соляного кряжа, Гималаев, о-ва Тимор, Афганистана и Приморья). Северный Ледовитый океан в раннем триасе представлял собою, вероятно, мелководный, более или менее замкнутый бассейн (судя по наличию тесных связей между фаунами различных его морей и взаимоотношению их с тетическими формами, а также изотопному составу раковин бореальных цефалопод); Средиземноморье сообщалось с морями Запада США, по-видимому, только через акваторию Тихого океана. Четкой дифференциации тетических фаун раннетриасового возраста в меридиальном направлении не наблюдается, широтная дифференциация в этом бассейне проявилась более отчетливо.

14. Географическая дифференциация раннетриасовых амmonoидей наиболее проявилась в русском веке — зоогеографические подразделения высокого ранга различаются по этой группе как на родовом, так и на семейственном уровне.

15. Число и местоположение основных центров формообразования амmonoидей в течение раннетриасовой эпохи не оставались постоянными: данные по распределению эндемов позволяют считать, что в индском веке существовал один центр расселения — гималайская провинция (подобным центром в предшествующем джюльфинском веке был, очевидно, район Средиземноморья), в аякском веке их стало два (гималайский и западно-тихоокеанский); представляется, что и в русском веке было два центра формообразования амmonoидей — заняли положение в Средиземноморской области Тетического пояса и Верхоянско-Колымской провинции Бореального пояса.

16. Биосфера раннего триаса существенно изменилась по сравнению с пермской за счет потери преимущественно малоактивных форм органического мира (фузулинид, кораллов, замковых брахиопод, мшанок, стебельчатых криноидей); развитие и расселение амmonoидей — пример необычайно быстрого расцвета одной из групп организмов, преодолевших рубеж палеозоя и мезозоя.

НАДОТРЯД NAUTILOIDEA. НАУТИЛОИДЕИ

ОТРЯД NAUTILIDA. НАУТИЛИДЫ

ПОДОТРЯД TAINOCERATINA

НАДСЕМЕЙСТВО TAINOCERATACEAE HYATT, 1883

СЕМЕЙСТВО PLEURONAUTILIDAE HYATT, 1900

Род *Pleuroutilus* Mojsisovics, 1882

Pleuroutilus russkiensis Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1

Название вида от о-ва Русского.

Голотип — БПИ № 90/801; Южное Приморье, о-в Русский, бухта Чернышева; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*.

Форма. Раковина полуинволютная (обороты перекрыты на 1/2), с трапецидальным поперечным сечением. Вентральная сторона узкая, округленно-уплощенная, на отдельных участках слабоогнутая. Вентральные перегибы почти не выражены; боковые стороны слабоогнуты, наибольшая ширина раковины приходится на приумбиликальную часть. Умбиликальная стенка высокая и крутая, с узкоокругленным, отчетливо выраженным краем. Умбиликус довольно узкий.

Размеры в мм и отношения

№	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
90/801	59,0	31,0	25,2	12,0	0,53	0,43	0,21

Скульптура. Боковые стороны несут отчетливо выраженные ребра извилистой формы, наиболее выраженные в средней части боковой стороны. Скульптура наружного оборота (жилая камера) представлена только тонкими линиями нарастания, сигмоидально изогнутыми на боковой стороне и образующими на вентральной стороне дуги, выпуклая часть которых обращена назад.

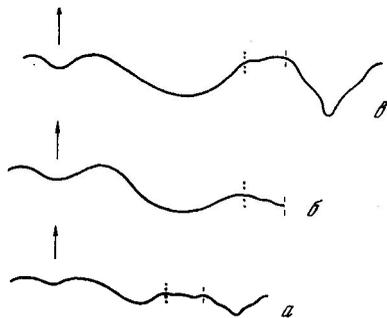
Лопастная линия (рис. 46,в) состоит из мелкой и довольно узкой вентральной, весьма широкой боковой и глубокой остроконечной дорсальной лопастей.

Сравнение. Отличается от типового вида — *Pleuroutilus trinodosus* Mojs. — большей инволютностью, узкой вентральной стороной и отсутствием привентральных бугорков.

Замечание. *Pleuroutilus* существенно отличается от *Tainoceras* по строению внутренней части лопастной линии — у *Pleuroutilus* дорсальная лопасть более глубокая, чем вентральная. В связи с этим представляется, что прав Хайэтт, выделивший *Pleuroutilus* и близкие к нему роды в самостоятельное семейство. В.Н. Шиманский (1962б), как известно, рассматривает эту группу в составе подсемейства *Pleuroautiliidae* (семейство *Tainoceratidae*).

Рис. 46. Лопастные линии представителей двух видов рода *Pleurotautilus*

а, б — *Pleurotautilus olenekensis* sp. nov.: а — экз. № 604/802 при В = 18 мм и Ш = 20 мм (× 1); б — голотип № 601/802 при В = 26 мм и Ш = 27 мм (× 1); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус; зона *Olenekites spiniplicatus*; в — *Pleurotautilus russkiensis* sp. nov., экз. 90/801 при В = 28 мм и Ш = 25,6 мм (× 1); Южное Приморье, о-в Русский, бухта Чернышева; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*



Распространение. Русский ярус Южного Приморья.

Материал. Три экземпляра найдены в линзах известковых песчаников среди алевролитов и аргиллитов зоны *Neocolumbites insignis* в районе бухты Чернышева (о-в Русский).

Pleurotautilus olenekensis Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2, 3, 5, 6

Название вида от р. Оленек.

Голотип — БПИ № 60/802; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*.

Форма. Раковина полуинволютная (обороты перекрыты на 2/3) с субквадратным поперечным сечением. Вентральная сторона широкая, уплощенная (у крупных экземпляров — слабоогнутая). Вентральный перегиб узкоокругленный, отчетливо выраженный. Боковые стороны слабоогнутые. Умбиликальная стенка весьма высокая и крутая, с резко выраженным краем; умбиликус довольно узкий.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
603/802	90,0	45,0	52,6	17,8	0,50	0,59	0,20
602/802	75,0	36,2	41,0	16,0	0,48	0,55	0,21
601/802	57,3	30,0	32,3	12,2	0,52	0,57	0,21
604/802	55,6	27,0	33,0	14,5	0,49	0,59	0,26

Сифон в наружных оборотах занимает промежуточное положение между центральным и придорсальным.

Скульптура. Боковые стороны внутренних оборотов несут более или менее выраженные ребра с бугорками на умбиликальном крае. Наружные обороты несут только складки и тонкие линии нарастания, сигмоидально изогнутые на боковых сторонах и образующие на вентральной стороне крупные дуги с узкими вершинами (обращены назад).

Лопастная линия (см. рис. 46,а,б) состоит из мелкой и довольно узкой вентральной, весьма широкой боковой и глубокой остроконечной дорсальной лопастями.

Сравнение. От близкого по форме раковины и скульптуре *Pleurotautilus subaratus* (Keys.) отличается широкой уплощенной вентральной стороной и несколько более глубокой боковой лопастью.

Распространение. Русский ярус Арктической Сибири.

Материал. 11 экземпляров встречены в конкрециях среди сланцев зоны *Olenekites spiniplicatus* р. Оленек (ручей Менгилях), вместе с *Nordophiceras schmidtii* (Mojs.) и *Keyserlingites middendorffi* (Keys.).

НАДОТРЯД AMMONOIDEA

ОТРЯД AGONIATITIDA

НАДСЕМЕЙСТВО SAGECERATACEAE HYATT, 1884
[nom. transl. Ruzhencev, 1957 (ex Sageceratidae Hyatt, 1884)]

СЕМЕЙСТВО SAGECERATIDAE HYATT, 1884

Род *Pseudosageceras* Diener, 1895

Pseudosageceras boreale Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 8–12

Название вида от *borealis* лат. — северный.

Голотип — БПИ № 605/802; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*.

Форма. Раковина тонколиновидная, с почти закрытым умбиликусом. Вентральная сторона очень узкая, уплощенная или вогнутая, с резко выраженными перегибами



Рис. 47. Лопастная линия *Pseudosageceras boreale* sp. nov., голотип № 605/802 при $V=24$ мм и $Ш=1$ мм ($\times 3,5$); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

(килями). Боковые стороны слабывыпуклые. Наибольшая ширина раковины приходится на край конусовидного углубления, окружающего умбиликус. Умбиликальная стенка крутая с круто округленным краем.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	В	Ш	В/Д	Ш/Д
608/802	96,0	57,0	19,6	0,59	0,20
605/802	46,5	28,0	11,2	0,60	0,24

Скульптура. Боковые стороны раковины несут тонкие сигмоидально изогнутые линии нарастания и слабо выраженные складки.

Сведения о внутреннем строении раковины изложены в главе третьей (см. табл. 8; рис. 5).

Лопастная линия (см. табл. 10, рис. 7, 47). Просутура латиселлатного типа. Вторая линия четырехлопастная. Хорошо развитая вторая умбиликальная лопасть наблюдается в пределах второй половины первого оборота (при $V = 0,41$ мм и $Ш = 0,79$ мм). Последующая умбиликальная лопасть закладывается в начале второго оборота (при $V = 0,69$ мм и $Ш = 0,93$ мм). Раздвоение вентральной и дорсальной лопастей произошло, по-видимому, во время формирования второй половины второго оборота фрагмокона. Первое усложнение умбиликальных элементов наблюдается в конце третьего оборота. Вентральная лопасть наружных оборотов (при $V = 55$ мм и $Ш = 17$ мм) состоит из 5–6 адвентивных лопастей, имеющих чаще всего двураздельные основания; первичная умбиликальная лопасть глубокая с тремя крупными зубцами в основании (средний из них раздвоен). Вторая умбиликальная лопасть состоит из двух раздвоенных ветвей. Число умбиликальных элементов в наружной части лопастной линии составляет около 11. Седла высокие, с узкими вершинами.

Формула лопастной линии приведена в табл. 10.

Сравнение. От близкого по форме раковины и общему строению лопастной линии типового вида — *Pseudosageceras multilobatum* Noetl. — отличается меньшим числом отчетливо индивидуализированных адвентивных элементов вентральной лопасти.

Распространение. Русский ярус Арктической Сибири.

Материал. 20 экз. обнаружены в конкрециях среди сланцев зоны *Olenekites spiniplicatus*, вместе с *Prosphingites chekanowski* Mojs. и *Keyserlingites middendorffi* (Keys.).

ОТ Р Я Д CERATITIDA

НА Д С Е М Е Й С Т В О PROPTYCHITACEAE WAAGEN, 1895
[nom. transl. Shevyrev, 1968 (ex Proptychitinae Waagen, 1895)]

С Е М Е Й С Т В О PROPTYCHITIDAE WAAGEN, 1895

Р о д *Vavilovites* Tozer, 1971

П о д р о д *Vavilovites* Tozer, 1976

Vavilovites (Vavilovites) kuluensis Yu. Zakharov, 1976

Табл. IV, фиг. 1

Vavilovites (Vavilovites) kuluensis; Вавилов, Захаров, 1976, с. 62, табл. XIV, фиг. 2

На з в а н и е в и д а от р. Кулу, правой составляющей Колымы.

Г о л о т и п — БПИ № 1/808; Верховья Колымы, р. Кеньеличи; индский ярус, зо-
на *Vavilovites kuluensis*.

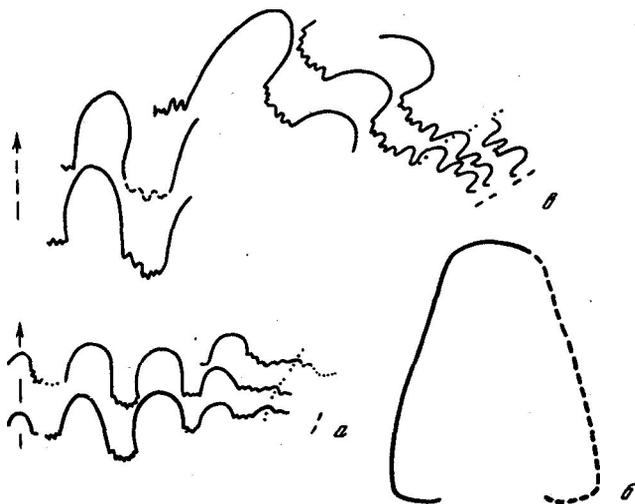
Ф о р м а (рис. 48). Раковина толстодискоидальная, инволютная (обороты пере-
крыты более чем на 1/2), с широкой уплощенно-округленной вентральной стороной,
ограниченной слабо выраженными плечами. Боковые стороны уплощенные.
Наибольшая ширина раковины приходится на умбиликальный участок, умби-
ликальная стенка высокая, с резко выраженным краем; умбиликус доволь-
но узкий.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
2/808	186?	51,6	—	20,0	0,28?	—	0,10
1/808	66,5	30,1	20,5	16,7	0,46	0,30	0,25

С к у л ь п т у р а. Раковина гладкая.

Л о п а с т н а я л и н и я в своей наружной части состоит из четырех лопастей
(см. рис. 48). Вентральная лопасть неглубокая, двураздельная, с мелкими зубчиками
в основании каждой из ветвей. Первичная умбиликальная лопасть узкая, глубокая. Вто-
рая умбиликальная лопасть значительно короче первичной умбиликальной. Третья ум-
биликальная лопасть мелкая, но довольно широкая. Основания всех умбиликальных



Р и с. 48. Лопастные линии и профиль поперечного сечения оборота раковины *Vavilovites (Vavilovites) kuluensis* Yu. Zakharov

а, б — голотип № 1/804: а — лопастные линии при В = 2,1 мм и Ш = 13 ? мм (× 1,1);
б — форма поперечного сечения оборота при В = 28 мм (× 1,2); в — экз. № 2/804 при В =
= 40 мм и Ш = 26 ? мм (× 1,1); верховья Колымы, р. Кеньеличи; индский ярус, зона *Vavi-
lovites kuluensis*

лопастей и участок линии на умбиликальной стенке зазубрены. Боковые седла широкие, наиболее крупным из них является второе седло.

С р а в н е н и е. От близкого по форме раковины и лопастной линии *Vavilovites* (*Vavilovites*) *sverdrupi* (Tozer) новый вид отличается большей эволютностью раковины и уплощенностью ее боковых сторон, а также более резко выраженным умбиликальным краем и меньшей уплощенностью вентральной стороны.

З а м е ч а н и я. В состав недавно выделенного рода *Vavilovites* Э.Т. Тозер (Tozer, 1971a), как известно, включил формы, некоторые из которых были известны под названием *Pachyproptychites*. Напомним, что исходным материалом для выделения рода *Pachyproptychites* К. Динеру послужил единственный цератит из Южного Приморья, первоначально определенный как *Proptychites otoceratoides* Dien. (Динер, 1895). Результаты исследований последних лет показали, что в пределах бухты Парис на о-ве Русском, где обнаружен этот экземпляр, распространены осадочные отложения только аякского, русского и анизийского ярусов (отложения индского возраста, к которым обычно приурочены *Vavilovites*, здесь не обнажаются). "*P.*" *otoceratoides* представлен настолько плохо сохранившимся экземпляром (раковина с одной стороны эродирована почти до медиальной плоскости, приумбиликальное вздутие на одном из уцелевших участков умбиликального края и вогнутость уцелевшей боковой стенки вызваны, по всей вероятности, деформацией, следы которой заметны во многих местах раковины), что несоответствие рисунка раковины, приведенного Динером (1895, табл. III, фиг. 26), первичной форме раковины кажется очевидным. В связи с этим я присоединяюсь к мнению Тозера (Tozer, 1971a), который предлагает исключить род *Pachyproptychites* из употребления. Исследованный Динером экземпляр является, вероятно, представителем *Arctoceras*. Бореальные формы, относившиеся до недавнего времени к роду *Pachyproptychites*, отличаются от этого экземпляра уплощенностью вентральной стороны раковины, поэтому выделение рода *Vavilovites* представляется правомерным.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Индский ярус верховьев Колымы.

М а т е р и а л. 2 экз. найдены в глинистых сланцах индского яруса р. Кеньеличи (80 и 200 м стратиграфически ниже слоев с *Hedenstroemia*). В смежных слоях встречен *Prionolobus* sp. nov.

С Е М Е Й С Т В О PARANORITIDAE SPATH, 1930

Р о д *Kingites* Waagen, 1895

Kingites korostelevi Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 2–6

Н а з в а н и е вида дано в честь геолога В.И. Коростелева, занимающегося стратиграфией триаса Верхоянья.

Г о л о т и п — БПИ № 3/805; Восточное Верхоянье, правый борт р. Бургаганджи; индский ярус, зона *Vavilovites turgidus*.

Ф о р м а (рис. 49). Раковина от тонкодискоидальной до дискоидальной, инволютная. Вентральная сторона узкая, уплощенная, с отчетливо выраженными перегибами. Боковые стороны уплощены. Умбиликус очень узкий.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	В	Ш	Д _y	В/Д	Ш/Д	Д _y /Д
4/805	33,8	18,2	9,2?	2?	0,54	0,27	0,06
3/805	19,8	10,1	3,7?	1,3	0,51	0,19	0,07

С к у л ь п т у р а. Боковые стороны несут сигмоидально изогнутые линии роста.

Л о п а с т н а я л и н и я (см. рис. 49). Вентральная лопасть двураздельная, широкая. Первичная умбиликальная лопасть глубокая, зазубренная в основании. Вторая умбиликальная лопасть короче первичной, ее основание зазубрено; последующие умбиликальные элементы значительно менее выражены. Второе боковое седло выше первого.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по форме раковины и строению лопастной линии *Kingites lens* Waagen новый вид отличается более уплощенной вентральной стороной и некоторыми деталями в строении вентральной лопасти и приумбиликальной части лопастной линии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Индский ярус Верхоянья.



Р и с. 49. Профиль поперечного сечения раковины и лопастная линия *Kingites korostelevi* sp. nov.

а — голотип № 3/805 при В = 9,2 мм (× 2,5); б — тот же экз. при В = 6 мм и Ш = 2,8 мм (× 2,5); Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; индский ярус, зона *Pachyprotychites turgidus*

М а т е р и а л. 16 экземпляров встречены в отложениях зоны *Vavilovites turgidus* правобережья р. Бургаганджи.

Р о д *Clypeoceras* Smith, 1913

Clypeoceras astakhovae Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. V, фиг. 1—3

Н а з в а н и е вида дано в честь палеонтолога Т.В. Астаховой, впервые обнаружившей *Clypeoceras* в районе побережья Оленекского залива.

Г о л о т и п — БПИ № 88/802. Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива, 3 км западнее пос. Станнах-Хочо; аякский ярус, слои с *Clypeoceras astakhovae*.

Ф о р м а (рис. 50). Раковина линзовидная, инволютная, с узкой приостренной вентральной стороной. Боковые стороны слабывпуклые, наибольшая ширина раковины приходится на центральную часть оборотов. Умбиликальная стенка отвесная, с отчетливо выраженным краем; умбиликус узкий.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
89/802	Более 175	—	30,0	22,0	—	—	Менее 0,13
86/802	—	64?	26,0	16,0	—	—	—
88/802	130?	71,0	25,0	13,7	0,55?	0,19?	0,11?
Тот же эк- земпляр	65,1	38,0	13,0	5,4	0,59	0,20	0,08

С к у л ь п т у р а. Боковые стороны раковины несут тонкие линии нарастания и едва заметные ребра, изгибающиеся в сторону устья в привентральной стороне раковины. На умбиликальном крае струйки роста образуют дугу, выпуклость которой обращена назад.

Л о п а с т н а я л и н и я (рис. 51). Вентральная лопасть разделена срединным седлом на две ветви, несущие до восьми зубцов в основании. Первичная умбиликальная лопасть глубокая, с многочисленными короткими зубцами в основании. Вторая умбиликальная лопасть почти вдвое короче первичной. Третья умбиликальная лопасть состоит из многочисленных элементов. Внутренняя боковая лопасть широкая, зазубренная. Дорсальная лопасть узкая.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого по форме раковины и лопастной линии *Clypeoceras gantmani* Роров новый вид отличается более высоким срединным седлом вентральной лопасти и меньшей рассеченностью первого бокового седла.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Арктическая Сибирь; аякский ярус.

М а т е р и а л. 6 экземпляров встречены в крупных известковистых конкрециях в отложениях аякского яруса побережья Оленекского залива, вместе с *Pseudosageceras* sp.

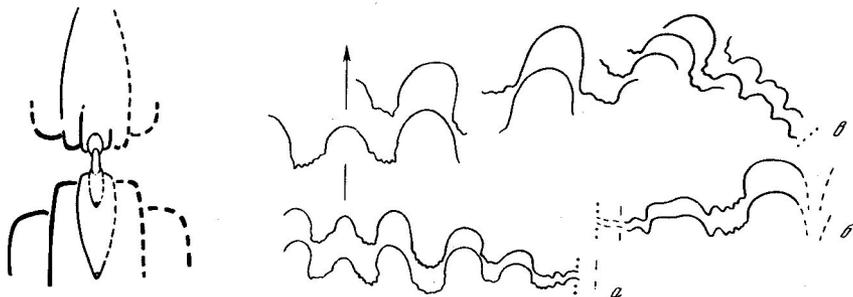


Рис. 50. Форма поперечного сечения фрагмокона *Clypeoceras astachovae* sp. nov.

Голотип № 88/802 при Ш = 26,6 мм (× 0,9); Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива; аякский ярус, слои с *Clypeoceras astachovae*

Рис. 51. Лопастные линии *Clypeoceras astachovae* sp. nov.

а, б — голотип № 88/802: а — при В = 38,6 мм и Ш = 12,5 мм (× 0,8); б — при В = 40? мм и Ш = 17,0 мм (× 0,8); в — экз. № 87/802 при В = 68? мм и Ш = 26,6 мм (× 0,8); Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива; аякский ярус, слои с *Clypeoceras astachovae*

НАДСЕМЕЙСТВО МЕЕКОСЕРАТАСЕАЕ WAAGEN, 1895
[nom. transl. Kummel, 1952 (ex Meekoceratidae Waagen, 1895)]

СЕМЕЙСТВО МЕЕКОСЕРАТИДАЕ WAAGEN, 1895

Род *Karangatites* Popow, 1969

Karangatites popovi Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. IX, фиг. 7—8

Название вида дано в честь палеонтолога Ю.Н. Попова.

Голотип — БПИ № 158/802, Арктическая Сибирь, р. Оленек (ручей Менгилях); русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*.

Форма. Раковина дискоидальная от полуэволютной до эволютной (обороты перекрыты на 1/8), с уплощенной вентральной стороной. Вентральный перегиб отчетливо выражен, боковые стороны слабовыпуклые. Умбиликальная стенка низкая, с круто округленным краем, умбиликус широкий.

Размеры в мм и отношения

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
157/802	28,9	11,1	7,8	10,2	0,40	0,27	0,35
158/802	27,4	10,0	6,8	10,5	0,37	0,25	0,38

Скульптура. Боковые стороны несут довольно прямые, наклоненные в сторону устья радиальные складки и струйки роста, перекидывающиеся через вентральную сторону. В месте пересечения складок с вентральным перегибом встречаются многочисленные бугорки.

Лопастная линия (см. рис. 19). Просутира латиселлатного типа. Последующие линии в начале первого оборота четырехлопастные. Вторая умбиликальная лопасть появилась в конце первого — начале второго оборотов. В пределах второго оборота вентральная лопасть становится двураздельной. Первые признаки двураздельности дорсальной лопасти наблюдаются в конце второго оборота. На взрослой стадии развития третья умбиликальная лопасть приобретает сложное строение. Наиболее глубокими являются первичная умбиликальная и дорсальная лопасти. Все умбиликальные лопасти зазубрены в основании.

Формула лопастной линии (табл. 10) — $(V_1 V_1)UU^1 (U^2=S) I (D_1 D_1)$.

Сравнение. От близкого по форме раковины и лопастной линии типового вида — *Karangatites evolutus* Popow — описываемая форма отличается наличием радиальных ребер и привентральных бугорков.

Распространение. Арктическая Сибирь; русский ярус.

Материал. Два экземпляра встречены среди отложений верхней части зоны *Olenekites spiniplicatus* р. Оленек (ручей Менгилах), вместе с *Nordophiceras schmidtii* и *Olenekites spiniplicatus*.

Род *Svalbardiceras* Frebold, 1930

Svalbardiceras asiaticum Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 6–7

Название вида от *asiaticum* *lat.* — азиатский.

Голотип — БПИ № 226/802, Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива, 1,8 км западнее пос. Станнах-Хочо; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*.

Форма (рис. 526, 53а). Раковина дискоидальная от инволютной до полуинволютной, с плоской вентральной стороной. Вентральный перегиб и умбиликальный край резко выражены. Боковые стороны слабовыпуклые, поперечное сечение оборотов близкое к прямоугольному. Умбиликальная стенка крутая. Умбиликус у одних форм узкий, у других — от довольно узкого до умеренно широкого.

Размеры в мм и отношения

а) Эволютоконхи

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
226/802	33,7	15,1	7,1	8,2	0,45	0,21	0,24
226/802	27,5	11,8	6,6	7,0	0,43	0,24	0,25
227/802	31,4	14,8	7,0?	7,4?	0,47	0,22	0,24
230/802	29,2	13,0	7,0	7,4	0,45	0,24	0,25
230/802	14,3	7,2	4,6	2,8	0,50	0,32	0,20
230/802	9,2	4,8	3,1	2,0	0,52	0,34	0,22
230/802	5,0	2,0	2,0	1,3?	0,40	0,40	0,26
229/802	27,0	12,9	7,2	5,9	0,48	0,27	0,22
237/802	27,0	13,0	—	6,2	0,48	—	0,23
228/802	24,8	11,0	6,0?	6,5	0,44	0,24	0,26
231/802	22,3	9,1	—	6,0	0,41	—	0,27
231/802	18,8	8,0	—	5,0	0,43	—	0,27
230/802	16,9	7,1	—	4,3	0,42	—	0,25
232/802	21,2	9,6	—	4,9?	0,46	—	0,23
233/802	20,9	9,6	5,2	4,6	0,46	0,25	0,22
234/802	16,3	7,7	4,2	3,9	0,47	0,26	0,24

б) Инволютоконхи

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
235/802	30,5	16,0	—	5,1	0,53	—	0,17
235/802	27,3	14,0	—	4,8	0,51	—	0,18
235/802	24,6	11,8	—	4,1	0,48	—	0,17
239/802	18,0	9,5	—	3,2	0,53	—	0,18
240/802	17,8	8,1	4,0?	3,0	0,45	0,22?	0,17
240/802	12,4	6,4	—	3,0	0,52	—	0,24
238/802	17,5	8,8	—	3,0	0,50	—	0,17
241/802	17,1	9,6	—	2,3	0,56	—	0,13
241/802	14,2	7,5	—	2,3	0,53	—	0,16
242/802	12,8	6,3	—	2,0	0,49	—	0,16
243/802	9,1	4,9	2,4	1,7	0,54	0,26	0,19
243/802	7,6	3,8	2,2	1,6	0,50	0,29	0,21

Скульптура. Боковые стороны раковины несут прямые или извилистые линии роста и ребра, изогнутые вперед у вентрального перегиба. Вентральная сторона несут пологие поперечные складки.

Лопастная линия (см. рис. 21, 54а; см. табл. 10). Просутира латиселлатного типа, вторая линия четырехлопастная. Раздвоение вентральной лопасти и появление второй умбиликальной лопасти происходило в период формирования конца второго или начала третьего оборотов. Третья умбиликальная лопасть появляется на середине

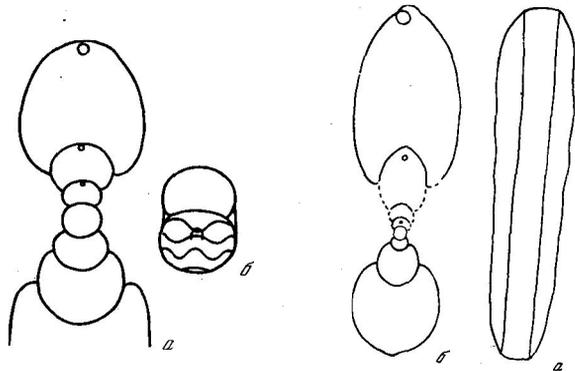


Рис. 52. Форма внутренних оборотов раковин *Svalbardiceras asiaticum* sp. nov.
 а-б — экз. № 243/802: а — при Ш = 1,76 мм (× 11); б — при Д = 0,65 мм и Ш = 0,47 мм (× 22,8); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Рис. 53. Форма раковины двух видов аммоноидей
 а — *Svalbardiceras asiaticum* sp. nov., голотип № 226/802 (× 1,4); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; б — *Burijites skorochodi* Burij et Zharn.), экз. № 226/801 (× 4); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*

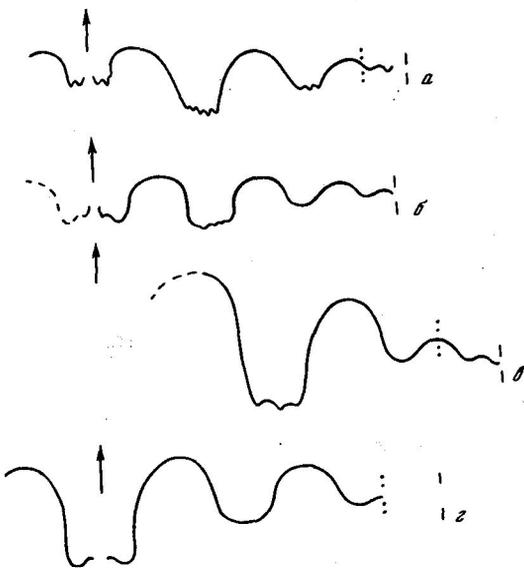


Рис. 54. Лопастные линии трех видов аммоноидей

а — *Svalbardiceras asiaticum* sp. nov., голотип № 226/802 при В = 9,4 мм и Ш = 5,2 мм (× 4,4); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; б — *Arctopronites prontchischevi* sp. nov., голотип № 224/802 при В = 8,2 мм и Ш = 7,9 мм (× 4,4); местонахождение и возраст те же; в-г — *Subalbanites mirabilis* sp. nov., экз. № 698/801: в — при В = 5,5 мм и Ш = 4,0 мм (× 14,5); г — при В = 2,2 мм и Ш = 3,0 мм (× 14,5); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*

третьего оборота). На пятом обороте эта лопасть становится широкой и рассеченной. Первичная умбиликальная лопасть имеет в основании мелкие зубчики. Вентральная лопасть мелкая. Общее число лопастей — шесть: $(V_1, V_1)UU(U^2 = S)I(D_1, D_1)$.

С р а в н е н и е. Инволютоконхи рассматриваемого вида по форме раковины и скульптуре имеют сходство с *Svalbardiceras frebaldi* Tozer, отличаясь большим числом умбиликальных элементов лопастной линии. Эволютоконхи нового вида напоминают *S. chowadei* Tozer, однако форма из Британской Колумбии имеет плохую сохранность и поэтому сравнение лопастных линий рассматриваемых форм произвести не удастся.

От *Svalbardiceras sibiricum* (Mojs.) новый вид отличается большей эволютностью и большим числом умбиликальных элементов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Арктическая Сибирь; русский ярус.

М а т е р и а л. 20 экземпляров встречены в отложениях побережья Оленекского залива, 1,8 км западнее пос. Станнах-Хочо вместе с *Prosphingites czekanowskii* Mojs., *Karangatites* sp. и *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.). Количественное соотношение эволютоконхов и инволютоконхов в исследованном месторождении (единный слой) соответственно составляет 1,9 : 1.

СЕМЕЙСТВО PRIONITIDAE HYATT, 1900

Род *Arctopronites* Spath, 1930

Arctopronites prontchischevi Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3, 4

Название вида посвящено памяти Василия и Марии Прончишевых, русских мореплавателей, погибших в устье р. Оленек в 1736 г.

Голотип — БПИ № 244/802, Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*.



Рис. 55. Форма поперечного сечения различных оборотов раковины *Arctopronites prontchischevi* sp. nov.

а-г — экз. № 246/802: а — при В = 14,8 мм и Ш = 26,1 мм (× 1,8); б — при В = 13,1 мм и Ш = 7,5 мм (× 1,8); в — при В = 4,1 мм и Ш = 2,9 мм (× 8,4); г — при Д = 4,2 мм (× 5,6); Арктическая Сибирь, р. Оленек; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Форма (рис. 55). Раковина от дискоидальной до толстодискоидальной, полуинволютной до инволютной, с округленной, несколько уплощенной вентральной стороной и округленными вентральными перегибами. Боковые стороны слабовыпуклые. Наибольшая толщина раковины приходится на приумбиликальную часть. Умбиликальная стенка высокая, отвесная, умбиликус у одних форм довольно узкий, а у других — узкий.

Размеры в мм и отношения

а) Эволютоконхи

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
244/802	31,2	14,0	9,8	7,8	0,45	0,31	0,25
244/802	25,9	12,0	8,3	6,3	0,46	0,32	0,24
245/802	27,4	13,9	6,8	5,5	0,51	0,25	0,20
245/802	23,8	11,9	6,3?	4,2	0,50	0,27	0,18
245/802	19,8	8,9	—	3,7	0,45	—	0,19

б) Инволютоконхи

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
248/802	32,7	16,5	—	5,0	0,51	—	0,15
248/802	30,0	15,0	9,0	4,9	0,50	0,30	0,16
248/802	24,3	13,0	8,8	4,0	0,53	0,36	0,16
248/802	22,4	11,8	8,7	3,8	0,53	0,36	0,17
247/802	32,0	15,7	8,4	5,0	0,49	0,26	0,16
248/802	30,0	15,0	8,2	4,8	0,50	0,27	0,16
248/802	28,4	14,1	7,8	4,0	0,50	0,27	0,14
248/802	26,3	13,7	7,8	4,0	0,52	0,30	0,15
248/802	23,2	12,6	6,9	3,8	0,54	0,30	0,16
248/802	21,2	11,8	6,2	3,7	0,56	0,29	0,17
248/802	17,9	9,1	5,8	3,1	0,51	0,32	0,17
246/802	27,0?	14,2	8,2	4,1	0,53?	0,30?	0,15?

Скульптура. Боковые стороны раковины несут почти прямые радиальные ребра, наиболее резко выраженные у умбиликального края и затухающие на вентральной стороне. Последняя несет следы спиральной струйчатости (эволютоконхи обладают более грубой скульптурой, чем инволютоконхи).

Лопастная линия (см. рис. 54б). Простура латиселлатного типа. Последующие линии в пределах первого оборота четырехлопастные. Обращают на себя вни-

мание крупные размеры вентральной лопасти. В пределах второго оборота вентральная и дорсальная лопасти двураздельны, отмечается также присутствие второй умбиликальной лопасти. В конце третьего оборота в зачаточном виде наблюдается третья умбиликальная лопасть. В пределах пятого оборота она становится широкой, слабо рассеченной. Общее число лопастей шесть (см. табл. 10): $(V_1 V_1)UU(U^2 = mS)I(D_1 D_1)$.

С р а в н е н и е. От близкого по форме и скульптуре раковины *Arctoprionites nodosus* (Frebald) отличается уплощенной вентральной стороной и несколько более широкой первичной умбиликальной лопастью.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Арктическая Сибирь, русский ярус.

М а т е р и а л. 5 экземпляров встречены в конкрециях среди отложений зоны *Olenekites spiniplicatus* р. Оленек (ручей Менгилях) и побережья Оленекского залива (1,8 км западнее пос. Станнах-Хочо). Ассоциируются с *Olenekites spiniplicatus* (Mojs.).

НАДСЕМЕЙСТВО DINARITACEAE MOJSISOVICS, 1882

[nom. transl. Shevyrev, 1968 (ex Dinaritidae Mojsisovics, 1882)]

СЕМЕЙСТВО SIBIRITIDAE MOJSISOVICS, 1896

ПОДСЕМЕЙСТВО OLENEKITIDAE TOZER, 1971

[nom. transl. hic (ex Olenekitidae Tozer, 1971)]

Род *Palaeokazachstanites* Yu. Zakharov, gen. nov.

Н а з в а н и е от наименования рода *Kazachstanites*.

Т и п о в о й в и д — *Wyomingites ussuriensis* Yu. Zakharov, 1968; аякский ярус Южного Приморья.

Д и а г н о з. Раковина толстодискоидальная, полуэволютная (обороты перекрыты на 1/2). Вентральная сторона округлая или в различной степени уплощенная, с четко выраженными краевыми кантами. Боковые стороны несут радиальные ребра и складки, переходящие через вентральную сторону. В привентральной части раковины заметны следы спиральной скульптуры. Сифон на ранней стадии онтогенеза занимает центральное положение. Лопастная линия пятилопастная: $(V_1 V_1)UU^1 : I(D_1 D_1)$. Основания лопастей тонко зазубрены.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от *Kazachstanites* уплощенной вентральной стороной раковины, наличием следов спиральной скульптуры и присутствием зубчиков в основании ветвей вентральной лопасти. От близкого по внутреннему строению раковины *Olenekites* новый род отличается теми же признаками (хотя у отдельных экземпляров *Olenekites spiniplicatus* встречаются зазубренные ветви вентральной лопасти).

З а м е ч а н и я. От сходного по форме раковины и скульптуре (в результате параллельного развития) *Arctoprionites* новый род отличается наличием спиральной скульптуры и центральным положением сифона в пределах первого оборота раковины.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Аякский ярус нижнего триаса.

Род *Subolenekites* Yu. Zakharov, gen. nov.

Н а з в а н и е происходит от рода *Olenekites*.

Т и п о в о й в и д — *Dinarites altus* Mojsisovics, 1886; русский ярус Арктической Сибири.

Д и а г н о з. Раковина толстодискоидальная, от инволютной до полуинволютной, с округленной вентральной стороной. Боковые стороны уплощенные. Форма поперечного сечения оборотов овальная. Наибольшая ширина раковины приходится на умбиликальный край. Умбиликальный край круто округлен, умбиликус довольно узкий. Боковые стороны несут радиальные ребра, имеющие вздутие на умбиликальном крае. Ребра исчезают вблизи вентральных перегибов. Положение сифона в пределах первого оборота центральное. Смена ретрохоанитового типа септальных трубок на амфихоанитовый происходит в конце третьего — начале четвертого оборотов. Онтогенетическое развитие лопастной линии происходит по типу: $VU : ID \rightarrow VUU^1 : ID \rightarrow VUU^1 (U^2) ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2) : ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (U^2 = mS)I(D_1 D_1)$.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от *Olenekites* большей инволютностью раковины и амфиоханитовым типом септальных трубок.

Геологическое распространение. Русский ярус нижнего триаса.

ПОДСЕМЕЙСТВО STEPHANITINAE ARTHABER, 1896

Род *Amphistephanites* Yu. Zakharov, gen. nov.

Название происходит от рода *Stephanites* Waagen.

Типовой вид — *Paratirolites parisensis* Yu. Zakharov, 1968; аякский ярус Южного Приморья.

Диагноз. Раковина дискоидальная, эволютная, с узкоокругленной вентральной и уплощенными боковыми сторонами. Боковые стороны несут грубые бифуркирующие ребра и бугорки. Наружная часть лопастной линии состоит из четырех лопастей. Вентральная и первичная умбиликальная лопасти глубокие.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Parastephanites* отличается узкоокругленной вентральной стороной и уплощенными боковыми сторонами; сравнение по лопастной линии произвести не удастся вследствие крайне плохой сохранности линий у известного экземпляра (фрагмент раковины) *Parastephanites*. От пермских *Paratirolites* отличается глубокой первичной умбиликальной лопастью и более мелкой зазубренностью лопастной линии.

Геологическое распространение. Аякский ярус нижнего триаса.

НАДСЕМЕЙСТВО USSURITACEAE HYATT, 1900

[nom. transl. hic (ex Ussuritidae Hyatt, 1900)]

СЕМЕЙСТВО PALAEOPHYLLITIDAE POPOV, 1958

Род *Burijites* Yu. Zakharov, gen. nov.

Название дано в честь геолога И.В. Бурия, впервые обнаружившего типовую форму рассматриваемого таксона.

Типовой вид — *Palaeophyllites skorochodi* Burij et Zharnikovi, 1972; аякский и русский ярус Южного Приморья (табл. XVIII, фиг. 2–6; см. рис. 53а).

Диагноз. Раковина змеевидная (обороты перекрыты на 1/3), с широким срединным килем на наружном обороте, ограниченном узкими продольными желобами. Боковые стороны несут радиальные складки, перекидывающиеся через вентральную сторону. Умбиликальная стенка низкая, с округленным краем; умбиликус широкий. Положение сифона в пределах первого оборота центральное, двух последующих оборотов — приближающееся к привентральному. Просутура ангустиселлатного типа. Развитие лопастной линии происходит по типу: $VU : ID \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 : I(D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1) \times \times UU^1 I_2 : I_1 (D_1 D_1) \rightarrow (V_1 V_1)UU^1 (J_2 - mS)J_1 (D_1 D_1)$.

Видовой состав — типовой вид.

Сравнение. Отличается от наиболее близкого рода *Palaeophyllites* наличием срединного киля и менее выраженной радиальной скульптурой (положение сифона в начальных оборотах раковины *Palaeophyllites* не известно).

Геологическое распространение. Аякский и русский ярусы нижнего триаса.

НАДСЕМЕЙСТВО NORITACEAE KARPINSKY, 1889

[nom. transl. Miller et Furnish, 1954 (ex Noritinae Karpinsky, 1889)]

СЕМЕЙСТВО NORITIDAE KARPINSKY, 1889

Род *Subalbanites* Yu. Zakharov, gen. nov.

Название происходит от рода *Albanites*.

Типовой вид *Subalbanites mirabilis* Yu. Zakharov sp. nov.; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini* Южного Приморья.

Д и а г н о з. Раковина толстодискоидальная, полуинволютная, с широкой уплощенной вентральной стороной. Умбиликальная стенка высокая, умбиликус умеренно широкий. Лопастная линия с глубокой вентральной стороной. Наружная часть лопастной линии состоит из четырех элементов.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от близкого по форме раковины *Albanites* менее зазубренными лопастями лопастной линии и крупным первым боковым седлом.

Г е о л о г и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Аякский ярус нижнего триаса.

Subalbanites mirabilis Yu. Zakharov, sp. nov.

Табл. XVIII, фиг. 11, 12

Н а з в а н и е в и д а от *mirabilis* лат. — необычный.

Г о л о т и п — БПИ № 91/801; Южное Приморье, левобережье р. Артемовки между пос. Харитоновка и Новохатуничи; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*.

Ф о р м а. Раковина толстодискоидальная полуинволютная (обороты перекрыты на 3/4), с широкой округленно-уплощенной вентральной стороной. Вентральный перегиб и умбиликальный край крутоокругленные. Боковые стороны уплощенные. Умбиликальная стенка высокая, крутая, умбиликус умеренно широкий.

Р а з м е р ы в м м и о т н о ш е н и я

№ экз.	Д	В	Ш	Д _у	В/Д	Ш/Д	Д _у /Д
92/801	14,5	6,9	4,8	3,7	0,44	0,33	0,26
91/801	10,5	4,8	4,2	3,2	0,46	0,40	0,30

С к у л ь п т у р а. Боковые стороны несут изогнутые складки и линии нарастания. На вентральной стороне они образуют дуги, выпуклая часть которых обращена в сторону устья.

Л о п а с т н а я л и н и я (см. рис. 54в, г). Вентральная лопасть глубокая, двураздельная. Первичная умбиликальная лопасть зазубрена только в пределах наружного оборота. Вторая умбиликальная лопасть короче первичной. Последующая лопасть состоит из нескольких элементов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Южное Приморье, аякский ярус.

М а т е р и а л. Два экземпляра встречены в отложениях зоны *Anasibirites nevolini* на левобережье р. Артемовки, вместе с многочисленными *Anasibirites* и *Wasatchites*.

ЛИТЕРАТУРА

- Акимушкин И.И.** 1963. Головоногие моллюски морей СССР. М., Изд-во АН СССР, с. 1–235.
- Архипов Ю.В.** 1971. Стратиграфия триасовых отложений бассейна реки Яны (Якутская АССР). Автореф. канд. дисс. Л., с. 1–26.
- Архипов Ю.В.** 1974. Стратиграфия триасовых отложений Восточной Якутии. Якутское книжн. изд-во, с. 1–270.
- Астахова Т.В.** 1965. Стратиграфия триасовых отложений побережья Оленекского залива. В сб.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских отложений севера Сибири. М., "Наука", с. 5–14.
- Астахова Т.В., Мстиславский М.М.** 1973. Горный Мангышлак. В кн.: Стратиграфия СССР. Триасовая система. М., "Недра", с. 186–199.
- Берлин Т.С., Найдин Д.П., Сакс В.Н., Тейс Р.В., Хабаков А.В.** 1966. Климаты в юрском и меловом периодах на севере СССР по палеотемпературным определениям. — Геология и геофизика, № 10, с. 17–31.
- Берлин Т.С., Киприкова Е.Л., Найдин Д.П., Полякова И.О., Сакс В.Н., Тейс Р.В., Хабаков А.В.** 1970. Некоторые проблемы палеотемпературного анализа (по роствам белемнитов). — Геология и геофизика, № 4, с. 36–43.
- Биттнер А.** 1899. Окаменелости из триасовых отложений Южно-Уссурийского края. — Труды Геол. ком., 7, № 4, с. 1–35.
- Бобылев В.В.** 1969. Нижний и средний триас восточных отрогов Малого Хингана. — В кн.: Сб. статей по геологии и гидрогеологии, вып. 7. М., "Недра", с. 42–55.
- Бобылев В.В.** 1971. К стратиграфии перми восточных отрогов Малого Хингана. — Бюлл. ОИП, отд. геол., 46, № 6, с. 50–61.
- Бобылев В.В., Окунева Т.М.** 1967. Стратиграфия нижнего и среднего триаса Малого Хингана. — Докл. АН СССР, 174, № 6, с. 1392–1395.
- Бобылев В.В., Салун С.А., Шевырев А.А.** 1963. К открытию ниже- и среднетриасовых отложений в среднем Приамурье. — Докл. АН СССР, 149, № 1, с. 146–148.
- Богословский Б.И.** 1969. Девонские амmonoидеи. I. Агониатиты. Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 124, с. 1–341.
- Богословская М.Ф.** 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских амmonoидей. — Палеонтол. Журн., № 1, с. 49–57.
- Боуэн Р.** 1969. Палеотемпературный анализ. Л., "Недра", с. 1–207.
- Браун Д., Кэмпбелл К., Крук К.** 1970. Геологическое развитие Австралии и Новой Зеландии. М., "Мир", с. 1–348.
- Бурий Г.И.** 1975. Нижнетриасовые конодонты Южного Приморья и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Новосибирск, с. 1–24.
- Бурий И.В.** 1959. Стратиграфия триасовых отложений Южного Приморья. — Труды Дальневост. политехн. ин-та, 54, вып. 1, с. 3–34.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К.** 1970. Новые раннетриасовые цератиты Южного Приморья. — В сб.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. М., "Наука", с. 150–160.
- Бурий И.В., Жарникова Н.К.** 1972. К биостратиграфии ниже- и среднетриасовых отложений Южного Сихотэ-Алиня. — Материалы XIX научно-техн. конференц. Дальневост. политехн. ин-та, вып. 5. Владивосток, с. 25–27.
- Бурий И.В., Захаров Ю.Д., Жарникова Н.К., Неволлин Л.А.** 1972. О находке анасибиритовой фауны в Южном Приморье и ее стратиграфическом значении. — В сб.: Осадочные и вулканогенно-осадочные формации Дальнего Востока. Владивосток, с. 79–81.
- Бычков Ю.М.** 1972. Нижний триас верховьев р. Кулу. В сб.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, вып. 20, с. 78–82.
- Бычков Ю.М., Попов Ю.Н.** 1970. Триасовая система. В кн.: Геология СССР, 30, Северо-Восток СССР, кн. 1. М., "Недра", с. 233–309.
- Вавилов М.Н.** 1964. К стратиграфии нижнего триаса Западного Верхоянья. — Вестник Ленингр. ун-та, сер. биол., геогр. и геол., вып. 4, № 24, с. 140–143.
- Вавилов М.Н.** 1966. Стратиграфия и аммониты нижнетриасовых отложений Западного Верхоянья. Автореф. канд. дисс. Л., с. 1–19.
- Вавилов М.Н.** 1967. О зонах в нижнем триасе Западного Верхоянья. — Докл. АН СССР, 175, № 5, стр. 1105–1107.
- Вавилов М.Н.** 1968. Новые данные о стратиграфии и аммонитах индского яруса Западного Верхоянья. В сб.: Мезозойские морские фауны Севера и Дальнего Востока СССР и их стратиграфическое значение. Новосибирск, "Наука", с. 5–13.
- Вавилов М.Н.** 1969а. Онтогенетическое развитие раннетриасовых цератитов рода *Koninkites*. — Палеонтол. журн., № 1, с. 131–134.
- Вавилов М.Н.** 1969б. Онтогенетическое развитие некоторых анзийских амmonoидей *Таймыра*. — Палеонтол. журн., № 2, с. 39–48.
- Вавилов М.Н., Захаров Ю.Д.** 1976. Ревизия раннетриасового рода *Pachyproptychites*. — В сб.: Морфология и систематика ископаемых беспозвоночных Дальнего Востока. Труды Биолого-почвенного ин-та, т. 42 (145). Владивосток, с. 60–67.
- Вавилов М.Н., Лозовский В.Р.** 1970. К вопросу о ярусном расчленении нижнего триаса. — Изв. АН СССР, сер. геол., № 9, с. 93–99.

- Верещагин В.Н., Кипарисова Л.Д., Ковалевский О.П., Никифорова О.И.* 1972. О границах некоторых систем палеозоя и мезозоя. В кн.: Проблемы региональной геологии СССР. — Труды ВСЕГЕИ, нов. сер., 178, с. 28–37.
- Виттенбург П.В.* 1910. Геологический очерк полуострова Муравьева-Амурского и острова Русского. СПб., с. 1–44.
- Возин В.Ф.* 1962. Стратиграфия мезозойских отложений бассейна р. Яны. М., Изд-во АН СССР, с. 1–118.
- Вольф К.Х., Чилингар Дж.В., Билес Ф.У.* 1971. Элементарный состав карбонатных органических остатков, минералов и осадков. — В кн.: Карбонатные породы. Физико-химическая характеристика и методы исследования, 2. М., "Мир", с. 9–111.
- Грамберг И.С.* 1964. Стратиграфия триасовых отложений мыса Цветкова (Восточный Таймыр). — Учен. зап. Н.-и. ин-та геол. Арктики, регион. геол., вып. 2. Л., с. 5–29.
- Грамберг И.С., Спирос Н.С.* 1965. Палеогидрохимия севера Средней Сибири в позднем палеозое и мезозое. — Труды Н.-и. ин-та геол. Арктики, 142, М., с. 1–120.
- Грунт Т.А., Дмитриев В.Ю.* 1973. Пермские брахиоподы Памира. М., "Наука", с. 1–211.
- Дагис А.С.*, 1965. Триасовые брахиоподы Сибири. М., "Наука", с. 1–186.
- Дагис А.С.* 1974. Триасовые брахиоподы. Новосибирск, "Наука", с. 1–387.
- Динер К.* 1895. Триасовые фауны цефалопод Приморской области в Восточной Сибири. — Труды Геол. ком., 14, № 13, с. 1–59.
- Домохотов С.В.* 1960. Индский ярус и зона отщербов Восточного Верхоянья. — Материалы геол. и полезн. ископ. Якутской АССР, вып. 1. Якутск, с. 111–120.
- Друици В.В., Догужаева Л.А.* 1974. О некоторых особенностях морфогенеза филлоцератид и литоцератид (Ammonoidea). — Палеонтол. журн., № 1, с. 42–53.
- Друици В.В., Михайлова И.А.* 1976. Онтогенетическое развитие некоторых тетрагонитид (Ammonoidea). — Палеонтол. журн., № 2, с. 51–63.
- Друици В.В., Хиами Н.* 1969. Некоторые вопросы изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов. Тезисы докл. на совещ. по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов". М., с. 26–30.
- Друици В.В., Хиами Н.* 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. — Палеонтол. журн., № 1, с. 35–47.
- Друици В.В., Богословская М.Ф., Догужаева Л.А.* 1976. Эволюция септалных трубок у аммоноидей. — Палеонтол. журн., № 1, с. 41–56.
- Железнов А.А., Окунева Т.М.* 1972. Южный регион. — В кн.: Геология северо-восточной Азии, 2. Стратигр. и палеогеогр. Л., "Недра", с. 236–239.
- Жирмунский А.М.* 1914. О спиральх аммонитов. (Механический анализ аммонитов и попытки его применения к решению некоторых палеонтологических задач). — Зап. Геол. отдел. Имп. об-ва любителей естествознания, антропол. и этногр. М., с. 1–28.
- Захаров Ю.Д.* 1967. Новые виды анизийских аммоноидей Южного Приморья. — Палеонтол. журн., № 3, с. 39–47.
- Захаров Ю.Д.* 1968. Биостратиграфия и аммоноидей нижнего триаса Южного Приморья. М., "Наука", с. 1–175.
- Захаров Ю.Д.* 1969. Проблема полового диморфизма ископаемых цефалопод как один из трудноразрешимых вопросов современной систематики. — В сб.: Проблемы филогении и систематики. Владивосток, с. 108–127.
- Захаров Ю.Д.* 1970а. Сравнительно-морфологический анализ раковин триасовых: цератитов Якутии. — В сб.: Вопр. геол., геохим. и металлогении сев.-зап. сектора Тихоокеанского пояса. Владивосток, с. 52–54.
- Захаров Ю.Д.* 1970б. Раннетриасовые *Olenekites* и *Keuserlingites* р. Оленек (результаты исследования цератитов в прозрачных шлифах). — В сб.: Триасовые беспозвоночные и растения Востока СССР. Владивосток, с. 5–39.
- Захаров Ю.Д.* 1971а. Некоторые особенности развития гидростатического аппарата у аммоноидей раннего мезозоя. — Палеонтол. журн. № 1, с. 27–36.
- Захаров Ю.Д.* 1971б. *Otoceras* Бореальной провинции. — Палеонтол. журн., № 3, с. 50–59.
- Захаров Ю.Д.* 1972. Формирование цекума и просифона у аммоноидей. — Палеонтол. журн., № 2, с. 64–70.
- Захаров Ю.Д.* 1973. Новое ярусное и зональное расчленение нижнего отдела триаса. — Геология и геофизика, № 7, с. 51–58.
- Захаров Ю.Д.* 1974а. Новые данные о внутреннем строении раковины каменноугольных, триасовых и меловых аммоноидей. — Палеонтол. журн., № 1, с. 30–41.
- Захаров Ю.Д.* 1974б. Новая находка челюстного аппарата аммоноидей. — Палеонтол. журн., № 4, с. 127–129.
- Захаров Ю.Д., Худоложкин В.О.* 1969. Некоторые результаты химико-минералогического исследования раковин мезозойских цефалопод Арктической Сибири и Дальнего Востока. — Палеонтол. журн., № 3, с. 24–33.
- Захаров Ю.Д., Найдин Д.П., Тейс Р.В.* 1975. Изотопный состав кислорода раковин раннетриасовых головоногих Арктической Сибири и соленость бореальных бассейнов в начале мезозоя. — Изв. АН СССР, сер. геол., № 4, с. 101–113.
- Зоненшайн Л.П., Кипарисова Л.Д., Окунева Т.М.* 1971. Первая находка морских триасовых отложений в Монголии. — Докл. АН СССР, 199, № 1, с. 167–170.
- Зуев Г.В.* 1966. Функциональные основы внешнего строения головоногих моллюсков. Киев, "Наукова думка", с. 1–140.
- Зуев Г.В., Махлин В.З.* 1969. Функциональная морфология белемнитид в связи с палеогеографической реконструкцией верхнемеловых бассейнов Русской платформы. — В сб.: Биология моря, вып. 16. Функционально-морфологические исследования некоторых животных. Киев, "Наукова думка", 134–144.
- Зуев Г.В., Махлин В.З.* 1973. Гидростатистика и вертикальное распространение некоторых современных и древних головоногих мол-

- люсков. — В сб.: Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л., с. 23–24.
- Иванов А.Н.** 1945. К вопросу о так называемой "профетической" фазе в эволюции *Kosmoseratidae*. — Бюлл. МОИП природы, отд. геол., 22 (1–2), с. 11–22.
- Иванов А.Н.** 1969. Значение неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов. Тез. докл. на совещ. по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов". М., с. 31–35.
- Иванов А.П.** 1971а. О некоторых возрастных изменениях раковин аммонитов. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 46, № 2, с. 155.
- Иванов А.Н.** 1971б. Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов. — Учен. зап. Ярославского гос. пед. ин-та, геол. и палеонтол., вып. 87, с. 76–119.
- Иванов А.Н.** 1971в. К вопросу о ритме построения перегородок в раковине аммонитов и других головоногих. — Учен. зап. Ярославского гос. пед. ин-та, геол. и палеонтол., вып. 87, с. 131–133.
- Иванов А.Н.** 1973. К вопросу о планктонном образе жизни мезозойских аммонитов. В кн.: Планктон и органический мир пелагиали в истории земли. Л., с. 25–26.
- Иванов А.Н.** 1975. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконов. — В кн.: Вопросы эволюции, экологии и тафономии аммонитов. — Труды Ярославского гос. пед. ин-та, вып. 142. Ярославль, с. 5–57.
- Ивановская А.В.** 1967. Литология мезозойских отложений бассейна нижнего течения р. Лены. Новосибирск, "Наука", с. 1–170.
- Карпинский А.П.** 1890. Об аммонях артинского яруса и некоторых сходных с ними каменноугольных формах. СПб., с. 1–192.
- Кипарисова Л.Д.** 1938. Нижнетриасовые пластинчатожаберные Уссурийского края. — Труды ГИН АН СССР, 7, с. 197–311.
- Кипарисова Л.Д.** 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. 1. Головоногие моллюски. — Труды Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., 48 Л., Госгеолтехиздат, с. 1–278.
- Кипарисова Л.Д.** 1972. Палеонтологическое обоснование стратиграфии триасовых отложений Приморского края. Ч. 2. Позднетриасовые моллюски и общая стратиграфия. — Труды Всес. н.-и. геол. ин-та, нов. сер., 181, М., "Недра", с. 1–246.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н.** 1956. Расчленение нижнего отдела триасовой системы на ярусы. — Докл. АН СССР, 104, № 4, с. 842–845.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н.** 1958. Надсемейство *Meekoserataseae*. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие. II. М., Госгеолтехиздат, с. 26–33.
- Кипарисова Л.Д., Попов Ю.Н.** 1964. Проект расчленения нижнего отдела триаса на ярусы. — В кн.: Доклады советских геологов на XXII сессии Международного геологического конгресса, проблема 16а. М., "Недра", с. 91–99.
- Кондаков П.Н.** 1940. Класс головоногих моллюсков (*Cephalopoda*). — В кн.: Руководство по зоологии, 2. Беспозвоночные. Кольчатые черви, моллюски. М.-Л., Изд-во АН СССР, с. 548–609.
- Корж М.В.** 1959. Петрография триасовых отложений Южного Приморья и палеогеография в времени их образования. М., Изд-во АН СССР, с. 1–83.
- Корж М.В.** 1960. Литологическая характеристика триасовых отложений Южного Приморья. — В сб.: Материалы стратигр. и литол. мезозойских отложений Дальнего Востока. Магадан, с. 5–58.
- Коростелев В.И.** 1972. Триасовые отложения Восточного Верхоянья. Якутск, с. 1–176.
- Корчинская М.В.** 1969. Оленекские аммониты Шпицбергена. — Учен. зап. Н.-и. ин-та геол. Арктики, палеонтол. и биостратигр., вып. 27, с. 80–89.
- Корчинская М.В.** 1970. Биостратиграфия отложений оленекского яруса Шпицбергена. — Докл. АН СССР, 193, № 5, 1130–1133.
- Красилов В.А.** 1970. Палеоэкосистемы. — Изв. АН СССР, сер. геол. № 4, с. 144–150.
- Красилов В.А., Захаров Ю.Д.** 1975. Находка *Pleuromeia* в нижнем триасе р. Оленек. — Палеонтол. журн., № 2, с. 133–139.
- Кудрявцев Г.А., Агентов В.Б., Гатинский Ю.Г., Мишина А.В.** 1969. Геология юго-восточной Азии. Индокитаей. Геология и полезные ископаемые зарубежных стран, вып. 19, Л., "Недра", с. 1–239.
- Кушлин Б.К.** 1969. Стратиграфия и аммонидеи триасовых отложений Юго-Восточного Памира. Автореф. канд. дисс. Душанбе, с. 1–18.
- Кушлин Б.К.** 1973. Памирская геосинклиналь. — В кн.: Стратиграфия СССР. Триасовая система М., "Недра", с. 374–394.
- Лазуркин Д.В., Корчинская М.В.** 1963. К вопросу о стратотипе оленекского яруса. — Труды Н.-и. ин-та геол. Арктики. 136, с. 99–104.
- Лоуэнстам Г.А.** 1968. Палеотемпературы пермского и мелового периодов. — В сб.: Проблемы палеоклиматологии. М., "Мир", с. 132–152.
- Меннер В.В.** 1962. Биостратиграфические основы сопоставления морских, лагунных и континентальных свит. — Труды ГИН АН СССР, вып. 65. М., Изд-во АН СССР, с. 1–375.
- Москаленко З.Д., Окунева Т.М., Сей И.И.** 1970. Палеогеография Дальнего Востока и Забайкалья в триасовое и юрское время. — Зап. Забайкальского филиала Географ. об-ва СССР, вып. 46, с. 34–73.
- Найдин Д.П.** 1969. Морфология и палеобиология верхнемеловых белемнитов. Изд-во МГУ, с. 1–290.
- Найдин Д.П.** 1972. Изотопные палеотемпературы и некоторые проблемы геологии. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 47, № 5, с. 112–124.
- Найдин Д.П.** 1973. Факторы, определявшие расселение мезозойских моллюсков. — В сб.: Планктон и органический мир пелагиали в истории Земли. Л., с. 39–41.
- Несис К.Н.** 1973. Экологическая классификация (жизненные формы) головоногих моллюсков. — В кн.: Зоология беспозвоночных, 2, Промысловые моллюски. М., с. 8–59.
- Обручев В.А.** 1927. Геологический обзор Сибири. М., Госиздат, с. 1–360.

- Окунева Т.М., Железнов А.А. 1970. Новые данные о возрасте халчерангинской свиты (Центральное Забайкалье). — Докл. АН СССР, 191, №2, с.414—417.
- Окунева Т.М., Хохлов Э.П. 1973. Монголо-Охотская геосинклиналильная область. — В кн.: Стратиграфия СССР. Триасовая система. М., "Недра", с.1—560.
- Очев В.Г. 1973. О характере изменения фауны наземных позвоночных на рубеже перми и триаса. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 48, №1, с.70—81.
- Попов Ю.Н. 1939а. Новые виды аммоней из триасовых отложений Охотско-Колымского края. — Проблемы Арктики, №12, с.72—82.
- Попов Ю.Н. 1939б. Триасовые отложения в районе истоков р. Колымы. — Проблемы Арктики, № 12, с. 83—86.
- Попов Ю.Н. 1956. *Otoceras* из нижнего триаса Восточного Верхоянья. — Материалы по геол. и полезн. ископ. Северо-Востока СССР, №10, Л., с. 152—155.
- Попов Ю.Н. 1958. Находка *Otoceras* в нижнем триасе Восточного Верхоянья. — Изв. АН СССР, сер. геол., № 12, с. 105—109.
- Попов Ю.Н. 1959. Биологическое и систематическое значение септы и лопастной структуры аммоноидей. — Палеонтол. журн., №4, с.41—46.
- Попов Ю.Н. 1961. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. — Труды Н.-и. ин-та геол. Арктики, 79, с. 1—179.
- Попов Ю.Н. 1968. Раннетриасовые аммоноидеи зоны *Prohungarites similis* на севере Якутии. — Палеонтол. журн., № 3, с. 134—137.
- Пэрна А. 1915. Об образе жизни гониатитов. — Геологический вестник, 1, Пг., с.6—14.
- Розанов А.Н. 1914. Реферат статьи Динера об образе жизни и распространении аммонитов. — Зап. геол. отд. Имп. об-ва любителей естествозн., антропол. и этногр. М., с.1—20.
- Ростовцев К.О., Азарян Н.Р. 1971. Граница палеозоя и мезозоя в Закавказье. — Докл. АН СССР, 199, №2, с.418—421.
- Руженцев В.Е. 1940. Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 11 вып.3. М., Изд-во АН СССР, с.1—134.
- Руженцев В.Е. 1959. Классификация надсемейства *Otocerataceae*. — Палеонтол. журн., №2, с.56—67.
- Руженцев В.Е. 1960. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей. — Труды ПИН АН СССР, 83, с.1—331.
- Руженцев В.Е. 1962. Надотряд аммоноидей. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, 1. М., Изд-во АН СССР, с.243—334.
- Руженцев В.Е. 1965. Изменение органического мира на рубеже палеозоя и мезозоя. — В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. — Труды ПИН АН СССР, 108, с.117—134.
- Руженцев В.Е., Шевырев А.А. 1965. Аммоноидеи. — В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. — Труды ПИН АН СССР, 108, М., "Наука", с.47—57.
- Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. 1954. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилонды Южного Урала. — Труды ПИН, 50, М., Изд-во АН СССР, с.1—152.
- Сакс В.Н. 1972. Некоторые общие вопросы палеогеографии мезозойской эры. — Труды ИГ и ГСО АН СССР, вып. 111. М., "Наука", с.5—18.
- Сакс В.Н., Аншкина Г.А., Киприкова Е.Л., Полякова И.Д. 1972. Магний и стронций в рострах белемнитов — индикаторы температур воды древних морских бассейнов. — Геология и геофизика, №12, с.103—109.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. 1966. Верхнеюрские и нижнемеловые белемниты Севера СССР. Роды *Pachyteuthis* и *Acroteuthis*. Л., "Наука", с.1—216.
- Сакс В.Н., Шульгина Н.И., Сазонова И.Г. 1972. Палеогеографический очерк. — В кн.: Граница юры и мела и берриаский ярус в Боральном поясе. Новосибирск, "Наука", с.268—299.
- Сёмкин Б.И. 1972а. Об аксиоматическом подходе к определению мер различия и квазиразличия на семействах множеств. — В сб: Информационные методы в системах управления, измерений и контроля (докл. II Всес. семинара), 1, Владивосток, с.208—213.
- Сёмкин Б.И. 1972б. Общие принципы введения мер различия, сходства и разнообразия в биоценологии. Симпозиум "Принципы и методы экспериментального изучения растительных сообществ". Тезисы докл. и выступления. Л., "Наука", с.14—16.
- Соколов Б.С. 1971. Биохронология и стратиграфические границы. — В кн.: Проблема общей и региональной геологии. Новосибирск, "Наука", с.155—178.
- Сороков Д.С. 1963. Пермские и триасовые отложения Лено-Оленекского района и перспективы их нефтегазоносности. Автореф. канд. дисс. М., с.1—25.
- Степанов Д.Л. 1973. О ярусном подразделении верхней перми. — Изв. АН СССР, сер. геол., №4, с.95—104.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П. 1973. Палеотермометрия и изотопный состав кислорода органических карбонатов. М., "Наука", с.1—256.
- Тейс Р.В., Найдин Д.П., Сакс В.Н. 1968. Определения позднеюрских и раннемеловых палеотемператур по изотопному составу кислорода в рострах белемнитов. — Труды ИГиГ СО АН СССР, вып. 48, с.51—79.
- Устрицкий В.И. 1970. Зоогеография позднепалеозойских морей Сибири и Арктики. — Учен. зап. Н.-и. ин-та геол. Арктики, палеонтол. и биостратигр., вып. 29, с.58—77.
- Филиппова Ю.А. 1973. Распространение и биология кальмаров. — В сб.: Зоология беспозвоночных, 2. Промысловые моллюски. М., с.60—101.
- Фисуенко О.П. 1966. Стратиграфические рубежи. Тезисы докл. второй геол. конф. "Луганские чтения". Луганск, с.80—84.
- Шевырев А.А. 1961. Онтогенетическое развитие некоторых аннлизийских цератитов Кавказа. — Палеонтол. журн., №4, с.71—85.
- Шевырев А.А. 1962. Развитие лопастной линии и терминология ее элементов у мезозойских аммоноидей. — Палеонтол. журн., №2, с.21—33.

- Шевырев А.А.** 1968. Триасовые аммоноидеи юга СССР. — Труды ПИН АН СССР, 119, М., "Наука", с.1—272.
- Шевырев А.А.** 1969. Основные проблемы изучения мезозойских аммоноидей. Тезисы докл. на совещ. по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов". М., с. 22—26.
- Шиманский В.Н.** 1948. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих. — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 52, вып. 3, с.77—163.
- Шиманский В.Н.** 1962а. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, 1, М., Изд-во АН СССР, с.33—72.
- Шиманский В.Н.** 1962б. Отряд Nautilida. Основы палеонтологии. Моллюски — головоногие, 1, М., Изд-во АН СССР, с.115—169.
- Шиманский В.Н.** 1971. Мезозойские и кайнозойские наутилоидеи. (Особенности исторического развития и стратиграфического значения). Тезисы докл. III всес. коллоквиума по наутилоидеям и родственным группам. Л., с.7—9.
- Шиманский В.Н.** 1972. Некоторые вопросы исторического морфогенеза Nautilida. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 47, №2, с.158—159.
- Шишкин М.А.** 1964. Подотряд Stereospondyli. Стереоспондилы. Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., "Наука", с.83—124.
- Шмальгаузен И.И.** 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд-во АН СССР, с.1—205.
- Шульга-Нестеренко М.И.** 1925. О спиралях артинских аммонитов. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 3, №1—2, нов. сер., 33, с.124—146.
- Шульга-Нестеренко М.И.** 1926. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. — Бюлл. МОИП, отд. геол., 4, №1—2, с.81—100.
- Юфреве О.В.** 1973. Карбон Сибирского биогеографического пояса. Новосибирск, "Наука", с.1—278.
- Ager D. V.** 1970. The Triassic in Britain and its stratigraphical nomenclature. — Quart. J. Geol. Soc. London, 126, pt 1—2, N 501/2, p. 3—17.
- Appelöf A.** 1893. Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Studien über den Bau und das Wachstum. — Kgl. Svenska Vetenskaps — Akad. Handl., 25, N 7, S. 1—106.
- Arkell W.J.** 1957. Introduction to Mesozoic Ammonoidea. Treatise on invertebrate paleontology, pt L. Geol. Soc. America — Univ. Kansas Press, p. 81—129.
- Arkell W.J., Kummel B., Wright C.W.** 1957. Mesozoic Ammonoidea. — Treatise on invertebrate paleontology, pt L. Geol. Soc. — Amer. — Univ. Kansas Press, p. 80—471.
- Arthaber G.** 1908. Über die Entdeckung von Untertrias in Albanien und ihre faunistische Bewertung. — Mitt. geol. Ges. Wien, 1, S. 245—289.
- Bando Y.** 1964. The Triassic stratigraphy and ammonite fauna of Japan. — Sci. Rept Tohoku Univ., Ser. 2 (Geol.), 36, N 1, p. 1—137.
- Bando Y.** 1971. On the Otoceratidae, Triassic ammonoids, and its stratigraphical significance. — Mem. Kagawa Univ., Fac. Educ., pt 2, N 203, p. 1—11 (in Japanese).
- Bando Y.** 1973. On the Otoceretidae and Ophiceratidae. — Sci. Rept Tohoku Univ., ser. 2, spec. vol., N 6, p. 337—351.
- Bando Y., Shimoyama Sh.** 1974. Late Scythian ammonoids from the Kitakami Massif. — Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, N. S., N 94, p. 293—312.
- Bassot J.—M., Martoja M.** 1966. Histologie et fonction du siphon chez le Nautilus. — C. r. Acad. sci., D 263, N 15, p. 980—982.
- Bidder A.** 1962. Use of the tentacles, swimming and buoyancy control in the pearly Nautilus. — Nature, 196, p. 451—454.
- Birkelund T.** 1967. Submicroscopic shell structures in early growth — stage of Maastrichtian ammonites (Saghalinites and Scaphites). — Medd. Dansk. geol. foren., 17, H. 1, S. 95—101.
- Blanville M.H.** 1840. Prodrome d'une monographie des ammonites. Extrait du Supplement du Dictionnaire des Sciences naturelles. Paris. p. 1—34.
- Bowen R.** 1961. Paleotemperature analyses of Belemnoida and Jurassic paleoclimatology. — J. Geol., 69, N 3, p. 309—320.
- Böhmers J.C.A.** 1936. Bau und Structur von Schale und Siphon bei permischen Ammonoidea. Apeldoorn, S. 1—128.
- Branco W.** 1879. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil I: Die Ammoniten. — Palaeontographica, 26, Lief. 1—2, S. 15—51.
- Branco W.** 1880. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der fossilen Cephalopoden. Teil II: Die Goniatiten, Clymenien, Nautiliden, Belemniten und Spiruliden, nebst Nachtrag zu Teil I. — Palaeontographica, 27, Lief. 1, S. 12—81.
- Bruun A.F.** 1943. The biology of *Spirula spirula* (L.). — Dana-report, N 24, p. 1—46.
- Bystrický J.** 1973. Triassic of the West Carpathians Mts. X congress of Carpathian — Balkan geological association. Bratislava, p. 1—137.
- Callomon J.H.** 1963. Sexual dimorphism in Jurassic ammonites. — Trans. Leicester Lit. Phil. Soc., 57, S. 21—56.
- Callomon J.H.** 1969. Dimorphism in Jurassic ammonites. Some reflections. — In: Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications. G.E.G. Westermann (Ed.). Int. Union Geol. Sci., Ser. A, N 1, p. 111—125.
- Chao King-koo.** 1965. The permian ammonoid-bearing formations of South China. — Sci. sinica, 14, N 12, p. 1813—1826.
- Clarke M.R.** 1969. Cephalopoda collected on the sond cruise. — J. Marine biol. Assoc. U.K. 49, N 4, p. 961—976.
- Cowen R., Gertman R., Wiggert G.** 1973. Camouflage patterns in Nautilus, and their implications for cephalopod paleobiology. — Lethaia, 6, N 2, p. 201—214.
- Crick G.C.** 1898. On the muscular attachment of the animal to its shell in some fossil cephalopoda (Ammonoidea). — Zoology, 7, ser 2, p. 71—113.
- Currie E.D.** 1942. Growth stages in the Ammonite *Promicroceras marstonense* Spath. — Proc. Roy. Soc. Edinburgh, B, 61, p. 344—367.
- Currie E.D.** 1943. Growth stages in some species of *Promicroceras*. — Geol. Mag., 80, p. 15—22.
- Currie E.D.** 1944. Growth stages in some Jurassic ammonites. — Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 61, pt. 1, p. 171—198.

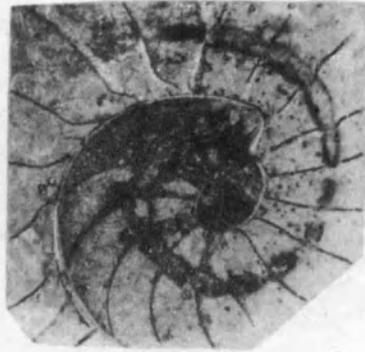
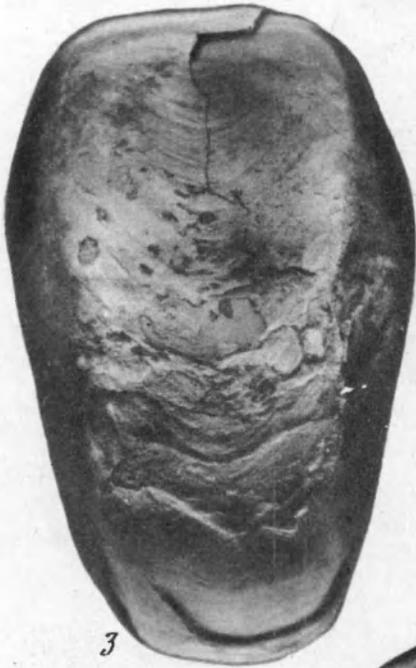
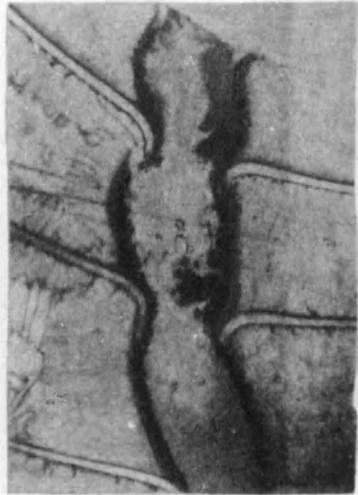
- Curtis C.D., Krinsley D.* 1965. The detection of minor diagenetic alteration in shell material. — *Geochim. et cosmochim. acta*, 29, N 2, p. 71–84.
- Demagnet F.* 1943. Les horizons marins du Westphalien de la Belgique et leurs faunes. — *Mem. Museum roy. history, natur. Bel. gique, mem.* 101, p. 1–166.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B.* 1961. The distribution of gas and liquid within the cattlebone. — *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 41, p. 365–381.
- Denton E.J., Gilpin-Brown J.B., Howarth J.V.* 1967. On the buoyancy of *Spirula*. — *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 47, N 1, p. 181–191.
- Denton E.J., Taylor D.W.* 1964. The composition of gas in the chambers of the cuttlebone of *Sepia officinalis*. — *J. Marine Biol. Assoc. U.K.* 44, N 1, p. 203–207.
- Diener C.* 1897. The Cephalopoda of the Lower Trias. — *Palaeontol. indica*, ser. 15, 2, pt 1, p. 1–181.
- Diener C.* 1912. The Trias of the Himalayas. — *Mem. Geol. Surv. India*, 36, p. 202–360.
- Diener C.* 1916. Die marinen Reiche der Triasperiode. — *Denkschr. K. Akad. Wiss.*, 93, S. 1–169.
- Diener C.* 1925. Grundzüge der Biostratigraphie. Leipzig und Wien, S. 1–304.
- Dodd J.R.* 1963. Paleocological implications of shell mineralogy in two pelecypod species. — *J. Geol.*, 71, p. 1–11.
- Dodd J.R.* 1967. Magnesium and strontium in calcareous skeletons: a review. — *J. Paleontol.*, 41, N 6, p. 1313–1329.
- Dunbar C.O.* 1924. Phases of cephalopod adaptation. — In: Organic adaptation to environment (symposium). Chap. 6. New Haven, Yale Univ. Press., p. 187–224.
- Eichler R., Ristedt H.* 1966. Untersuchungen zur Frühontogenie von *Nautilus pompilius* (Linné). — *Paläontol. Z.*, 40, N 3–4, S. 173–191.
- Epstein S., Lowenstam H.A.* 1953. Temperature-shell-growth relations of recent and interglacial Pleistocene shoal-water biota from Bermuda. — *J. Geol.*, 61, N 5, p. 424–438.
- Epstein S., Mayeda T.* 1953. Variations of O^{18} content of waters from natural sources. — *Geochim. et cosmochim. acta*, 4, N 5, p. 213–224.
- Erben H.K.* 1962. Über den Prosipho, die Prostruktur und die Ontogenie der Ammonoidea. — *Paläontol. Z.*, 36, H. 1/2, S. 99–108.
- Erben H.K., Flajs G., Siehl A.* 1968. Ammonoids: early ontogeny of ultramicroscopical shell structure. — *Nature*, 219, N 5152, p. 396–398.
- Erben H.K., Flajs G., Siehl A.* 1969. Die frühontogenische Entwicklung der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden. — *Palaeontographica*, Abt. A, 132, Lief. 1–3, S. 1–54.
- Fabricius F., Friedrichsen H., Jacobchagen V.* 1970. Paläotemperaturen and Paläoklima in Obertrias und Lias der Alpen. — *Geol. Rundschau*, 59, H. 2, S. 805–826.
- Fisher J.* 1971. Zur Geologie des Kohe Safi bei Kabul (Afganistan). — *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, 139, H. 3, S. 267–315.
- Fischer A.G., Teichert C.* 1969. Cameral deposits in cephalopod shells. — *Univ. Kansas Paleontol. Contrib.*, pap. 37, p. 1–30.
- Furnish W.M.* 1966. Ammonoids of the Upper Permian *Cyclolobus* – Zone. — *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, 125, S. 265–296.
- Furnish W.M., Glenister B.F., Nakazawa K., Kapoor H.M.* 1973. Permian ammonoid *Cyclolobus* from the Zewan formation, Gyryul Ravine, Kashmir. — *Science*, 180, N 4082, p. 188–190.
- Gramann F., Lain F., Stoppel D.* 1972. Paleontological evidence of Triassic age for limestones from the Southern Shan and Kayah States of Birma. — *Geol. Jahrd.*, 1, S. 1–33.
- Grandjean F.* 1910. Le siphon des ammonites et des belemnites. — *Bull. Soc. géol. France*, sér. 4, 10, p. 496–519.
- Griesbach C.L.* 1880. Palaeontological notes on the Lower Trias of the Himalayas. — *Rec. Geol. Surv. India*, 13, p. 94–113.
- Haas O.* 1942. The Vernay collection of Cretaceous (Albian) ammonites from Angola. — *Bull. Amer. Museum Natur. History*, 81, Art. 1, p. 1–224.
- Hada Sh.* 1966. Discovery of Early Triassic Ammonoids from Gua Musang, Kelantan, Malaya. — *J. Geosci., Osaka City Univ.*, 9, Art. 4, p. 111–121.
- Hallam A.* 1969. Faunal realms and facies in the Jurassic. — *Palaeontology*, 12, pt. 1, p. 1–18.
- Hallam A.* 1972. Diversity and density characteristics of Pliensbachian – Toarcian molluscan and brachiopod faunas of the North Atlantic margins. — *Lethaia*, 5, N 4, p. 389–412.
- Hallam A., Price N.B.* 1966. Strontium contents of recent and fossil aragonitic cephalopod shells. — *Nature*, 212, N 5057, p. 25–27.
- Hallam A., Price N.B.* 1968. Environmental and biochemical control of strontium in shells of *Cardium edule*. — *Geochim. et cosmochim. acta*, 32, N 3, p. 319–328.
- Heptonstall W.B.* 1970. Buoyancy control in ammonoids. — *Lethaia*, 3, p. 317–328.
- House M.R.* 1963. Devonian ammonoid successions and facies in Devon and Cornwall. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 119, p. 1–27.
- House M.R.* 1970. On the origin of the clymenid ammonoids. — *Palaeontology*, 13, pt L. p. 664–676.
- Hudson J.D., Palframan D.F.B.* 1970. The ecology and preservation of the Oxford Clay fauna at Woodham, Buckinghamshire. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, 124, p. 387–418.
- Hughes T.* 1975. The case for creation of the North Pacific ocean during the Mesozoic era. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 18, N 1, p. 1–43.
- Hyatt A.* 1872. Fossil cephalopods of the Museum of comparative zoology. Embriology. — *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, 3, N 5, p. 103–111.
- Hyatt A.* 1897. Cycle in the life on the individual (ontogeny) and in the evolution of its own group (phylogeny). — *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, 32, N 10, p. 209–224.
- Ishii K., Fischer J., Bando V.* 1971. Notes on the Permian – Triassic boundary in Eastern Afghanistan. — *J. Geosci. Osaka City Univ.*, 14, Art. 1, p. 1–19.
- Jaekel S.G.A.* 1958. Cephalopoden. — In: *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*. Lief. 37 (Teil 9 b₃). Leipzig, S. 479–723.

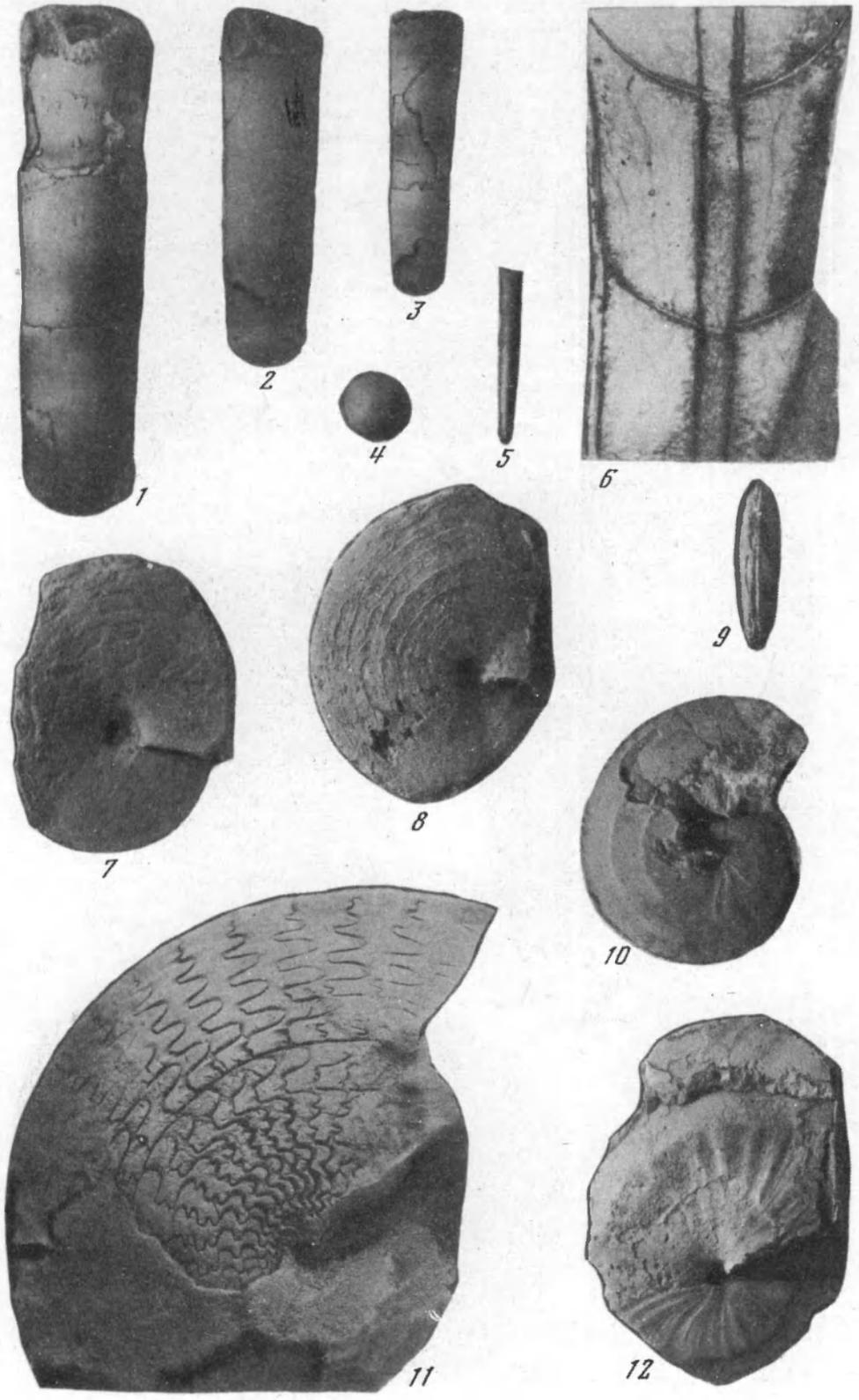
- Jones P.J.* 1967. Marine ostracoda (Palaeocopa, Podocopa) from the Lower Triassic of the Perth Basin, Western Australia. – *Palaeontol. Papers*, N 6, Bull. 108, p. 115–138.
- Jordan R.* 1968. Zur Anatomie mesozoischer Ammoniten nach Strukturelementen der Gehäuse-Innenwand. – *Beih. geol. Jahrb.*, H. 77, S. 1–64.
- Jordan R.* 1971. Zur Salinität des Meeres im höheren Oberen Jura Nordwest – Deutschlands. – *Z.Dtsch. geol. Ges.*, 122, S. 231–241.
- Jordan R., Stahl W.* 1970. Isotopische Paläotemperatur – Bestimmungen an jurassischen Ammoniten unter grundsätzliche Voraussetzungen für diese Methode. – *Geol. Jahrb.*, 89, S. 33–62.
- Kaiser P., Lehmann U.* 1971. Vergleichende Studien zur Evolution des Kieferapparates rezenten und fossiler Cephalopoden. – *Paläontol. Z.*, S. 18–32.
- Kalp J.L., Turekian K., Boyd D.W.* 1952. Strontium content of limestones and fossils. – *Bull. Geol. Soc. America*, 63, p. 701–716.
- Kaltenegger W.* 1967. Paläotemperaturbestimmungen an aragonitischen Dibranchiatenrosten der Trias. – *Naturwissenschaften*, 54, H. 19, S. 515.
- Kant P., Kullmann J.* 1973. "Knickpunkte" im allometrischen Wachstum von Cephalopoden – Gehäusen. – *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, 142, N 1, S. 97–114.
- Keyserling A.* 1845. Beschreibung einiger von Dr. A. Th. v. Middendorff mitgebrachten Ceratiten des Arctischen Sibiriens. *Bull. Acad. Sci. St.-Petersb.*, 5, S. 161–174.
- Kozur H.* 1972. Vorläufige Mitteilung zur Parallelisierung der germanischen und tethyalen Trias sowie einige Bemerkungen zur Stufen- und Unterstufengliederung der Trias. – *Mitt. Ges. Geol. Berghanstud.*, 21, S. 361–412.
- Krassilov V.A., Zakharov Yu. D.* 1975. Pleuromeia from the Lower Triassic of the Far East of the USSR. – *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 19, p. 221–232.
- Kulicki C.* Remarks on the embryony and postembryonal development of ammonites. – *Acta palaeontol. polon.*, 19, N 1, p. 201–224.
- Kullmann J., Wiedmann J.* 1970. Significance of sutures in phylogeny of Ammonoidea. – *Palaeontol. Contrib.*, pap. 47, Univ. Kansas Publ., p. 1–32.
- Kummel B.* 1948. Environmental significance of dwarfed cephalopods: J. Sediment. and Petrol., 18, N 2, p. 61–64.
- Kummel B.* 1957. Palaeoecology of Lower Triassic formations of Southeastern Idaho and adjacent areas. – *Geol. Soc. America, mem.* 67, p. 437–468.
- Kummel B.* 1968. Scythian ammonoids from Timor. *Brev. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, N 283, p. 1–22.
- Kummel B.* 1969. Ammonoids of the Late Scythian (Lower Triassic.). – *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll.*, 137, N. 3, p. 312–701.
- Kummel B.* 1970a. Ammonoids from the Kathwai Member, Mianwali formation, Slat Range, West Pakistan. – In: *Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan*. B. Kummel and C. Teichert (Eds.) Univ. Press. Kansas, p. 177–192.
- Kummel B.* 1970b. Lower Triassic (Scythian) ammonoids from Nepal. – *Brev. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, N 345, p. 1–21.
- Kummel B.* 1972. The Lower Triassic (Scythian) ammonoid Otoceras. – *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, 143, N 6, p. 365–417.
- Kummel B.* 1973. Lower Triassic (Scythian) molluscs. – In: *Atlas of Palaeobiogeography*. A. Hallam (Ed.). Amsterdam – London – New York, p. 225–233.
- Kummel B., Erbon H.K.* 1968. Lower and Middle Triassic cephalopods from Afganistan. – *Palaeontographica, Abt. A*, 129, Lief. 4–6, S. 95–148.
- Kummel B., Lloyd R.M.* 1955. Experiments on relative streamlining of coiled cephalopod shells. – *J. Paleontol.*, 29, p. 159–170.
- Kummel B., Teichert C.* 1970. Stratigraphy and Paleontology of the Permian-Triassic boundary beds, Salt Range and Trans-Indus Ranges, West Pakistan. – In: *Stratigraphic boundary problems: Permian and Triassic of West Pakistan*. B. Kummel, C. Teichert (Eds.). Univ. Press Kansas, p. 62–110.
- Lamy E.* 1937. Sur le dimorphisme sexual des coquilles. – *J. Conchyliol.*, 81, p. 283–301.
- Lange W.* 1932. Über Symbiosen von Serpula mit Ammoniten im unteren Lias Nordentschlands. – *Z. Dtsch. geol. Ges.*, 84, H. 4, S. 229–234.
- Lehmann U.* 1966. Dimorphismus bei Ammoniten der Ahrensburger Lias-Geschiebe. – *Paläontol. Z.*, 40, N 1/2, S. 26–55.
- Lehmann U.* 1969. New aspects in ammonite biology. – *Proc. North Amer. Paleontol. Conven.*, p. 1251–1269.
- Lehmann U.* 1971. Jaws, radula, and crop of Arnioceras (Ammonoidea). – *Palaeontology*, 14, pt 2, p. 338–341.
- Lehmann U.* 1972. Aptychen als Kieferelemente der Ammonites. – *Paläontol. Z.*, 46, 1/2, S. 34–48.
- Lerman A.* 1965. Paleocological problems of Mg and Sr in biogenetic calcites in light of recent thermodynamic data. – *Geochim. et cosmochim. acta*, 29, N 8, p. 977–1002.
- Lowenstam H.A.* 1954. Factors affecting the aragonite: calcite ratios in carbonate-secreting marine organism. – *J. Geol.*, 62, N 3, p. 284–322.
- Lowenstam H.A.* 1961. Mineralogy, O¹⁸/O¹⁶ ratios, and strontium and magnesium contents of recent and fossil brachiopods and their bearing on the history of the oceans. – *J. Geol.*, 63, N 3, p. 241–260.
- Lowenstam H.A., Epstein S.* 1959. Cretaceous paleotemperatures as determined by the oxygen isotope method, their relations to and the nature of rudistid reefs. – XX Congr. géol. intern. (Mexico, 1956). El sistema Cretacico, 1, p. 65–76.
- Makowski H.* 1963. Problem of sexual dimorphism in ammonites. – *Palaeontol. polon.*, 12, p. 1–92.
- Makowski H.* 1971. Some remarks on the ontogenetic development and sexual dimorphism in the Ammonoidea. – *Acta geol. polon.*, 21, N 3, p. 321–340.

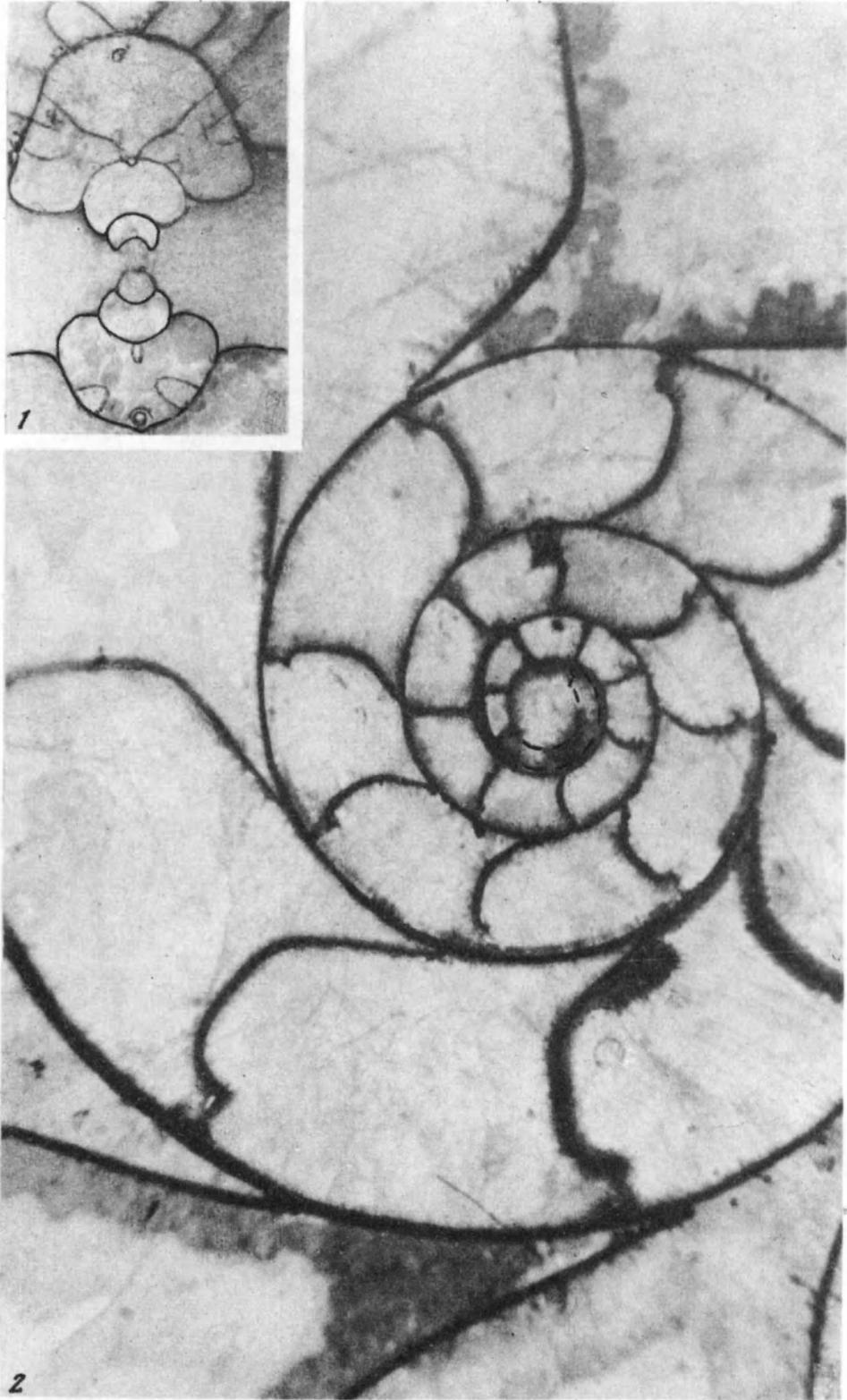
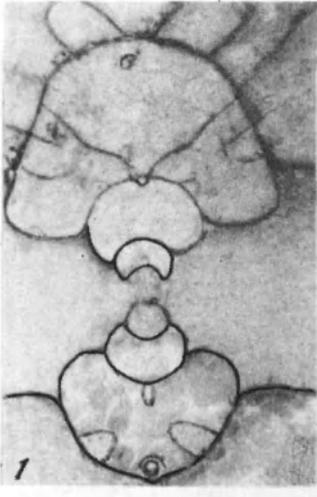
- Mangold-Wirz K.* 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. – Vic et Milieu, suppl., N 13, p. 1–285.
- Matsumoto T., Obata I.* 1955. Some Upper cretaceous desmoceratids from Hokkaido and Saghalien (studeis on the cretaceous ammonites (from Hokkaido and Saghalien – VII). Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. D., geol., 5, N 3, p. 119–151.
- Meigen W.* 1869. Ueber den hydrostatischen Apparat des Nautilus Pompilius. – Arch. Naturgesch., 36 Jahrg., 1, S. 1–34.
- Miller A.K.* 1957. Ammonoids of Paleozoic. – Geol. Soc. America, mem. 67, p. 853–860.
- Miller A.K., Unklesbay A.G.* 1943. The siphuncle of Late Paleozoic ammonoids. – J. Paleontol., 17, N 1, p. 1–25.
- Mojsisovics E.* 1886. Arktische Triasfaunen. Beiträge zur palaeontologischen Charakteristik der Arktisch – Pacifischen Triasprovinz. – Mém. Acad. Sci. Natur. Petersbourg, Sér. 7, 33, p. 111 + 1–159.
- Mojsisovics E.* 1888. Ueber einige Arktische Trias – Ammoniten. – Mém. Acad. Sci. St. – Petersb., Sér. 7, 36, N 5, p. 1–21.
- Munier-Chalmas E.C.P.* 1873. Sur le développement du phragmostracum des Céphalopodes et sur les rapports zoologiques des Ammonites. Paris, 77, N 1, p. 1557–1559.
- Munier-Chalmas E.C.P.* 1892. Sur le possibilité d'admettre un dimorphisme sexuel chez les ammonitides. – Bull. Soc. géol. France C.R., Ser. 3, 20, p. 1120–1124.
- Mutvei H., Reymont R.A.* 1973. Buoyancy control and siphuncle function in ammonoids. – Paleontology, 16, pt 3, p. 623–636.
- Nakazawa K.* 1971. Extinction of bivalves at the Permian-Triassic boundary. – Intern. Permian-Triassic Conf. (1971). Calgary, Alberta, Canada, p. 343–344.
- Nakazawa K., Newell N.D.* 1968. Permian bivalves of Japan. – Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Geol. and Mineral., 35, N 1, p. 1–108.
- Nakazawa K., Kapoor H.M., Ishii K., Bando Y., Maegoya T., Schimizu D., Nogami Y., Tokunaka T., Nohda S.* 1970. Preliminary report on Permo-Trias of Kashmir. – Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Geol. Mineral., 37 (2), p. 163–172.
- Naumann C.F.* 1846. Ueber die Spirälen der Conchylien. – Abhandl. Ges. Wiss. Leipzig, S. 151–196.
- Noetling F.* 1905. Ueber die Ontogenie von Indoceras baluchistanense Noetling. – Neues Jahrb. Mineral., Geol. und Paläontol., 1, S. 1–14.
- Obrutschew W.A.* 1926. Geologie von Sibirien. – Fortschr. Geol. und Palaeontol., H. 15, S. 1–572.
- Odum H.T.* 1951a. The stability of the world strontium cycle. – Science, 114, p. 407–411.
- Odum H.T.* 1951b. Notes on the strontium content of sea water, celestite radiolaria, and strontianite snail shells. – Science, 114, p. 211–213.
- Owen R.* 1832. Memoir on the pearly Nautilus (Nautilus pompilius, Linn.) with illustration of the external form and internal structure. London, p. 1–68.
- Oxburgh U.M., Segnit R.E., Holland H.D.* 1959. Coprecipitation of strontium with calcium carbonate from aqueous solutions. – Bull. Geol. Soc. America, 70, N 12, pt 2, p. 1653–1654.
- Palframan D.F.B.* 1967. Variation and ontogeny of some Oxford clay ammonites: Distichoeras bicostatum (Stahl) and Horioceras baugieri (d'Orbigny), from England. – Palaeontology, 10, p. 60–94.
- Palframan D.F.B.* 1969. Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in Hecticoceras brightii (Pratt). – In: Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications. G.E.G. Westermann (Ed.). Stuttgart, p. 126–152.
- Pilkey O.H.* 1959. Effect of water temperature and salinity on skeletal magnesium and strontium uptake by Dendraster. – Bull. Geol. Soc. America, 70, N 12, pt 2, p. 1784–1785.
- Pilkly O.H., Goodell H.G.* 1964. Comparison of the fossil and recent mollusk shells. – Bull. Geol. Soc. America, 75, N 3, p. 217–228.
- Preston F.W.* 1962. The cononical distribution of commonness and rarity. – Ecology, 43, N 3, p. 410–432.
- Rao K.V.* 1954. Biology and fishery of Palkbay squid, Sepioteuthis arctipinnus Gould. – Indian J. Fishery, 1, p. 37–66.
- Raup D.M.* 1967. Geometric analysis of shell coiling: general problems. – J. Paleontol., 41, N 1, p. 43–65.
- Raup D.M.* 1973. Depth inferences from vertically imbedded cephalopods. – Lethaia, 6, p. 217–226.
- Reymont R.A.* 1958. Some factors in distribution of fossil cephalopods. – Stockholm Contrib. Geol., 1, p. 97–184.
- Reymont R.A.* 1959–1960. Notes on the internal structure of some Jurassic and cretaceous ammonites. – Stockholm Contrib. Geol. 5, p. 19–40.
- Reymont R.A.* 1971. Introduction to quantitative paleoecology. Amsterdam – London – N.Y., p. 1–226.
- Rogland P.C., Pilkey O.H., Blackwelder B.W.* 1969. Comparison of the Sr/Ca ratio of fossil and recent mollusk shells. – Nature, 224, N 5225, p. 1223–1324.
- Rucker J.B., Valentine J.W.* 1961. Salinity response of trace element concentration in Crassostrea virginica. – Nature, 190, p. 1099–1100.
- Ruedemann R.* 1919. On sex distinction in fossil cephalopods. – Bull. N.Y. State Museum, 227/228, p. 68–70.
- Runneger B.* 1969. A Lower Triassic ammonoid fauna from Southeast Queensland. – J. Paleontol., 43, N 3, p. 818–828.
- Schindewolf O.H.* 1929. Vergleichende Studien zur Phylogenie, Morphogenie und Terminologie der Ammonoitenlinie. – Abhandl. preuss. geol. Landesanst., N.F., H. 115, S. 1–102.
- Schindewolf O.H.* 1931. Über den Ammoniten-Siphon. – Sitzungsber. preuss. geol. Landesanst., H. 6, S. 197–209.

- Schindewolf O.H.* 1933. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. – Abhandl. preuss. geol. Landesanst., N.F., H. 148, S. 1–122.
- Schindewolf O.H.* 1934. Über Epöken auf Cephalopoden – Gehäusen. – Palaeontol. Z., 16, 1–4, S. 15–31.
- Schindewolf O.H.* 1941. Über den Siphon einiger triadischer Ammonoiten. – Jahrb. Reichsst. Bodenforsch., 60, S. 143–147.
- Schindewolf O.H.* 1950. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, S. 1–506.
- Schindewolf O.H.* 1957. Die Lobenlinie im System der Ammonoidea. – Neues Jahrb. Geol. und Paläontol., H. 10, S. 433–443.
- Schindewolf O.H.* 1962. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 2. – Abhandl. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Liter., N 8, S. 111–257(430–572).
- Schindewolf O.H.* 1967. Analyse eines Ammoniten Gehäuses. – Abhandl. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Liter., N 8, S. 1–54(137–188).
- Schindewolf O.H.* 1968a. Homologie und Taxonomie – Morphologische Grundlegung und phylogenetische Auslegung. – Acta Biotheoretica, 18, p. 235–283.
- Schindewolf O.H.* 1968b. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. 7. – Abhandl. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Liter., N 3, S. 1–209(731–901).
- Schindewolf O.H.* 1970. Stratigraphie und Stratotypus. – Abhandl. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. und Liter., N 2, S. 1–236.
- Schmidt H.* 1935. Einführung in die Paläontologie. Stuttgart, S. 1–253.
- Scott G.* 1940. Paleocological factors controlling distribution and mode of life of cretaceous ammonoids in Texas Area. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geologists, 24, N 7, p. 1164–1203.
- Seilacher A.* 1960. Epizoans as a key to ammonoids ecology. – J. Paleontol., 34, N 1, p. 189–193.
- Siegel F.R.* 1960. The effect of strontium of the aragonite–calcite ratios of pleistocene corals. – J. Sediment. and Petrol., 30, N 2, p. 297–304.
- Smith J.P.* 1901. The larval coil of Baculites. – Amer. Naturalist, 35, N 409, p. 39–49.
- Smith J.* 1932. Lower Triassic ammonoids of North America. – U.S. Geol. Surv. Prof. Pap., N 167, p. 1–199.
- Smith A.G., Briden J.C., Drewry G.E.* 1973. Faunerozoic world map. In: Organisms and continents through time. N.F. Hughes (Ed.). – Spec. Pap. Paleontol., N 12. London, p. 1–42.
- Spaeth Chr., Hoefs J., Vetter H.* 1971. Some aspects of isotopic composition of belemnites and related paleotemperatures. – Bull. Geol. Soc. America, 82, N 11, p. 3139–3150.
- Spath L.F.* 1927–1933. Revision of the Jurassic cephalopod fauna of Kachh (Cutch). Pt 6. – Palaeontol. indica, new ser., 9, N 2, p. 1–945.
- Spath L.F.* 1930. The Eotriassic invertebrate fauna of East Greenland. – Medd. Grønland, 83, N 1, S. 1–90.
- Spath L.F.* 1934. Catalogue of the fossil Cephalopoda in the British Museum (Natural History). Pt IV. The Ammonoidea of the Trias. London, p. XVI + 1–521.
- Spath L.F.* 1935. Additions to the Eo-Triassic invertebrate fauna of East Greenland. – Medd. Grønland, 98, N 2, S. 1–115.
- Spath L.F.* 1950. The study of ammonites in thin median sections. – Geol. Mag., 87, p. 77–84.
- Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F.* 1970. J. Paleontol., 44, N 4, p. 730–736.
- Stahl W., Jordan R.* 1969. General considerations on isotopic paleotemperature determinations and analyses on Jurassic ammonites. – Earth Planet. and Sci. Letters, 6, N 3, p. 173–178.
- Stahl W., Rinow U.* 1973. Sauerstoffisotopenanalysen an Mittelmeerwässern. Ein Beitrag zur Problematik von Paläotemperaturbestimmungen. – "Meteor" Forsch. – Ergebn., Reihe C, N 14, S. 55–59.
- Stehli F.G.* 1956. Shell mineralogy in paleozoic invertebrates. – Science, 123, N 3206, p. 1031–1032.
- Stenzel H.B.* 1948. Ecology of living nautiloids. – Rept Committee Treat. Marine Ecol. and Paleoecol., N 8, p. 84–90.
- Sternberg T.E., Fisher A.G., Holland H.D.* 1959. Strontium content of calcites from the Steinplatte Reef complex Australia. – Bull. Geol. Soc. America, 70, N 12, pt 2, p. 1681.
- Sylvester-Bradley P.C.* 1969. Comparative and functional sex in ostracods and cephalopods. – In: Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications; Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. G.E.G. Westermann (Ed.). Stuttgart, p. 242–250.
- Taraz H.* 1971. Uppermost Permian and Permian-Triassic transition beds in Central Iran. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 55, N 8, p. 1280–1294.
- Teichert C.* 1934. The Devonian of Western Australia. – Amer. J. Sci., 241, p. 69–94.
- Teichert C.* 1948. Middle Devonian goniatites from the Buchan district, Victoria. – J. Paleontol., 22, p. 60–67.
- Tozer E.T.* 1961. Triassic stratigraphy and faunas, Queen Elizabeth Islands, Arctic Archipelago. – Mem. Geol. Surv. Canada, N 316, p. 1–116.
- Tozer E.T.* 1965. Latest Lower Triassic ammonoids from Ellesmere Island and Northeastern British Columbia. – Bull. Geol. Surv. Canada, N 123, p. 1–45.
- Tozer E.T.* 1967. A standard for Triassic time. – Bull. Geol. Surv. Canada, N 156, p. 1–103.
- Tozer E.T.* 1969. Xenodiscacean ammonoids and their bearing on the discrimination of the Permian-Triassic boundary. – Geol. Mag., 106, N 4, p. 348–361.
- Tozer E.T.* 1971a. Triassic time and ammonoids: problem and proposals. – Canad. J. Earth Sci., 8, N 8, p. 989–1031.
- Tozer E.T.* 1971b. One, two or three connecting links between Triassic and Jurassic ammonoids? – Nature, 232, N 5312, p. 565–566.

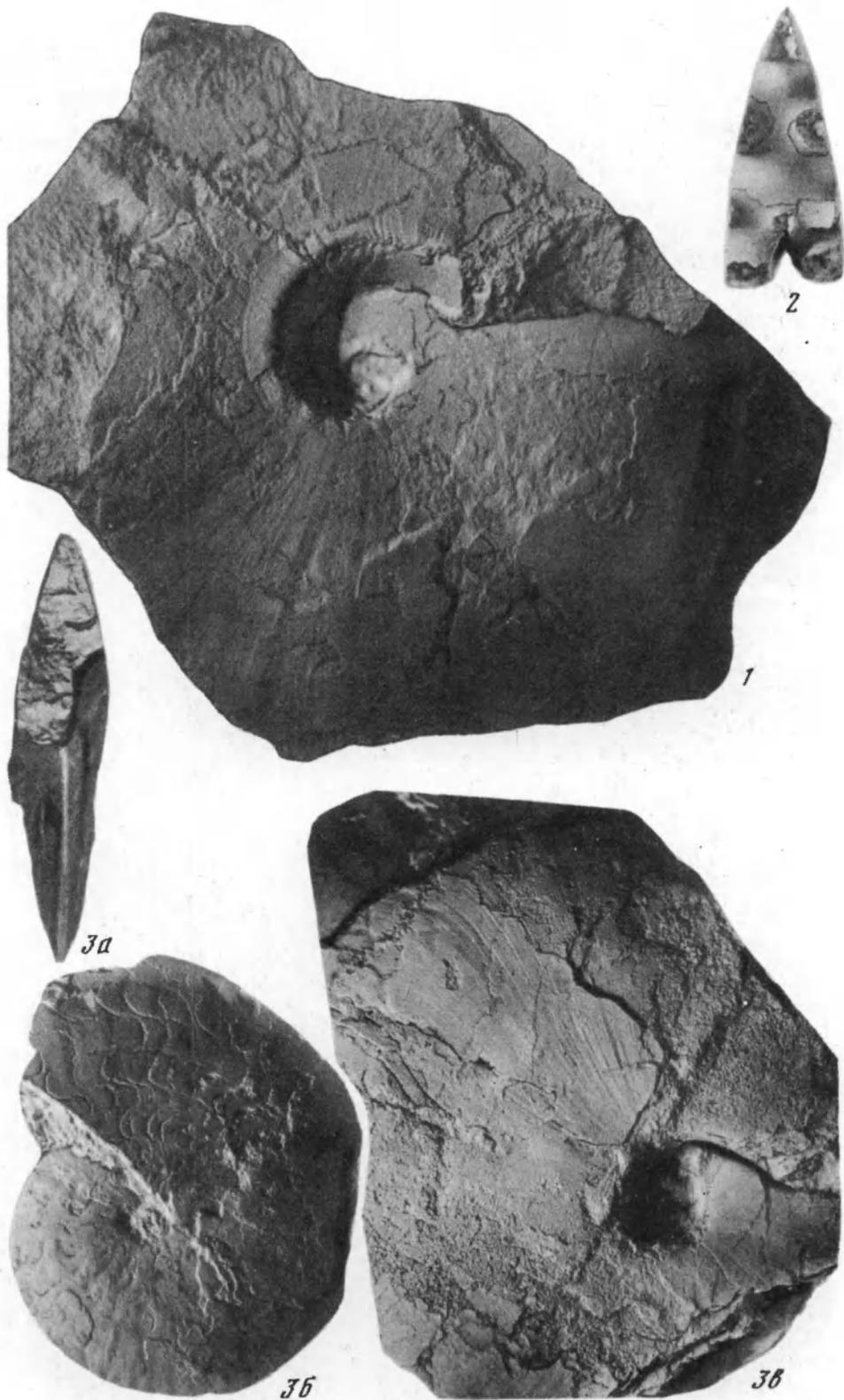
- Tozer E.T., Parker J.B.* 1968. Notes on Triassic biostratigraphy of Svalbard. — *Geol. Mag.*, **105**, N 6, p. 526–542.
- Trueman A.E.* 1920. The ammonite siphuncle. — *Geol. Mag.*, p. 26–32.
- Trueman A.E.* 1941. The ammonite body chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, **96**, pt 4, N 384, p. 339–378.
- Trümpy R.* 1961. Triassic of East Greenland. — *Geol. Arctic*, **1**, p. 248–254.
- Turekian K.* 1955. Paleocological significance of the strontium/calcium ratio in fossils and sediments. — *Bull. Geol. Soc. America*, **66**, N 1, p. 155–158.
- Turekian K.* 1959. Factors controlling the trace-element concentration in recent and fossil molluscan shells. — *Bull. Geol. Soc. America*, **70**, N 12, pt 2, p. 1690.
- Turekian K.K., Armstrong R.L.* 1961. Chemical and mineralogical composition of fossil molluscan shells from the Fox Hills formation, South Dakota. — *Bull. Geol. Soc. America*, **72**, N 12, p. 1817–1828.
- Urey H.C., Lowenstam H.A., Epstein S., McKinney C.R.* 1951. Measurements of paleotemperatures and temperatures of the Upper Cretaceous of England, Denmark, and the southeastern United States. — *Bull. Geol. Soc. America*, **62**, p. 399–416.
- Van Heukelem W.F.* 1973. Growth and life-span of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda). — *J. Zool.*, **169**, p. 299–315.
- Warrington G.* 1970. The stratigraphy and palaeontology of the "Keuper" Series of the central Midlands of England. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, **126**, pt 1–2, N 501/12, p. 184–223.
- Waterhouse J.B.* 1969. World correlations of New Zealand Permian stages. — *N.Z.J. Geol. and Geophys.*, **12**, N 4, p. 713–737.
- Wedekind R.* 1913. Die Goniatitenkalke des unteren Oberdevon von Martenberg bei Adorf. — *Ges. Naturforsch. Freunde Berlin, Sitzungsber.*, S. 23–77.
- Wedekind R.* 1916. Über Lobus, Suturallobus und Inzision. — *Zbl. Mineral., Geol. und Paläontol.*, N 8, S. 185–195.
- Weeks L.G.* 1957. Origin of carbonate concretions of shales Magdalena Valley, Columbia. — *Bull. Geol. Soc. America*, **68**, p. 95–102.
- Wells M.J., Wells J.* 1959. Hormonal control of sexual maturity in *Octopus*. — *J. Expt. Biol.*, **36**, N 1, p. 1–33.
- Westermann G.E.G.* 1969. Proposal: Classification and nomenclature of dimorphs at the genus-group level. — In: Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications. G.E.G. Westermann (Ed.). Intern. Union Geol. Sci., Ser. A, N 1, p. 234–238.
- Westermann G.E.G.* 1970. Occurrence of *Monotis* subcircular Gabb in Central Chile and the dispersal of *Monotis* (Triassic Bivalvia). — *Pacif. Geol.*, N 2, p. 35–40.
- Westermann G.E.G.* 1971. Form structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids. — *Life Sci. Contrib.*, R. Ont. Museum., N 78, p. 1–39.
- Westermann G.E.G., Getty T.A.* 1970. New Middle Jurassic Ammonitina from New Guinea. — *Bull. Amer. Paleontol.*, **57**, N 256, p. I–IV + 231–321.
- Westermann G.E.G., Riccardi A.C.* 1972. Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine–Chilean Andes. Pt 1. Hildocerataceae. — *Palaeontographica, Abt. A*, **140**, Lief. 1–3, S. 1–116.
- Wiedmann J.* 1973. Upper Triassic heteromorph ammonites. — In: Atlas of palaeobiogeography. Amsterdam–London–N.Y., p. 235–249.
- Willey A.* 1895. In the home of the Nautilus. — *Natural Sci.*, **6**, N 40, p. 405–414.
- Willey A.* 1896. Letters from New Guinea on Nautilus and some other organism. — *Quart. J. Microscop. Sci.*, **39**, new ser., p. 145–226.
- Wills L.J.* 1970. The Triassic successions in central Midlands. — *Quart. J. Geol. Soc. London*, **126**, pt 1–2, N 501/2, p. 225–290.
- Zakharov Y.D.* 1974. The importance of palaeobiogeographical data for the solution of the problem on the Lower Triassic division. — *Schriftententeihe Erdwiss. Komm. Österr. Akad. Wiss.*, **2**, Wien–New York, S. 237–243.
- Zapfe H.* 1969. Die Stratotypen des Anis, Tuval und Nor. und ihre Bedeutung für die Biostratigraphie und Biostratonomie der Alpenen Trias. — *Ann. Inst. Geol. Publ. Hungarici*, **54**, fasc. 2, S. 579–605.
- Zeiss A.* 1969a. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung. — *Paläontol. Z.*, **43**, H. 1/2, S. 13–27.
- Zeiss A.* 1969b. Dimorphismus bei Ammoniten des Unter-Tithon. Mit einigen allgemeinen Bemerkungen zum Dimorphismus – Problem. — In: Sexual dimorphism in fossil Metazoa and taxonomic implications. G.E.G. Westermann (Ed.). Intern. Union. Geol. Sci. Ser. A, N 1, p. 155–164.
- Ziegler B.* 1967. Ammoniten-Ökologie am Beispiel Oberjura. — *Geol. Rundschau*, **56**, H. 2, S. 439–464.











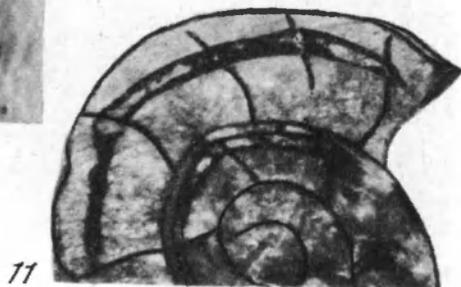
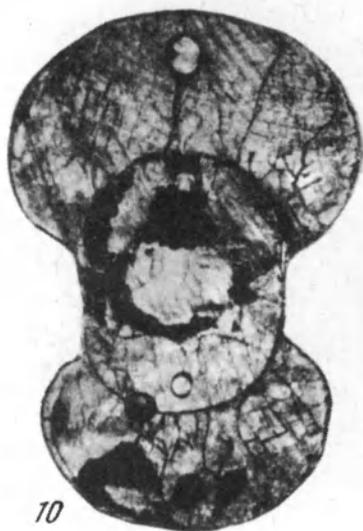
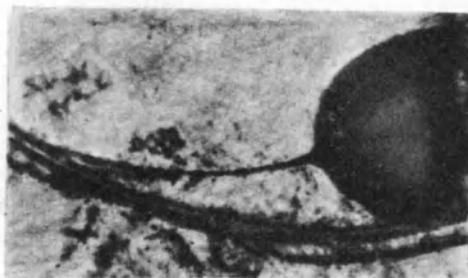
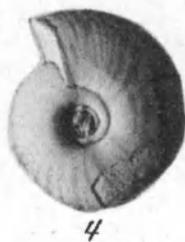
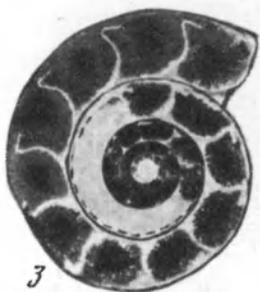
2

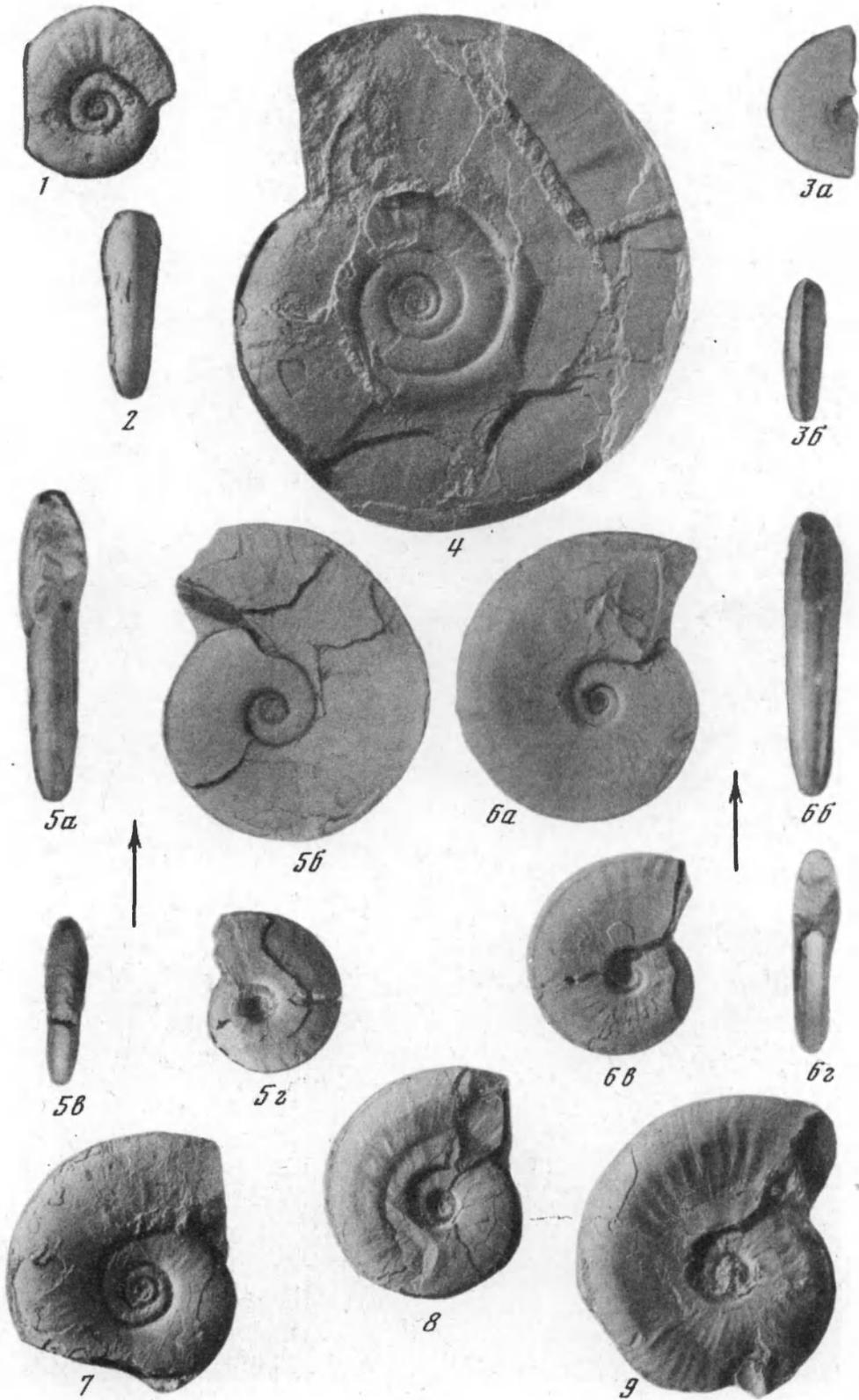
1

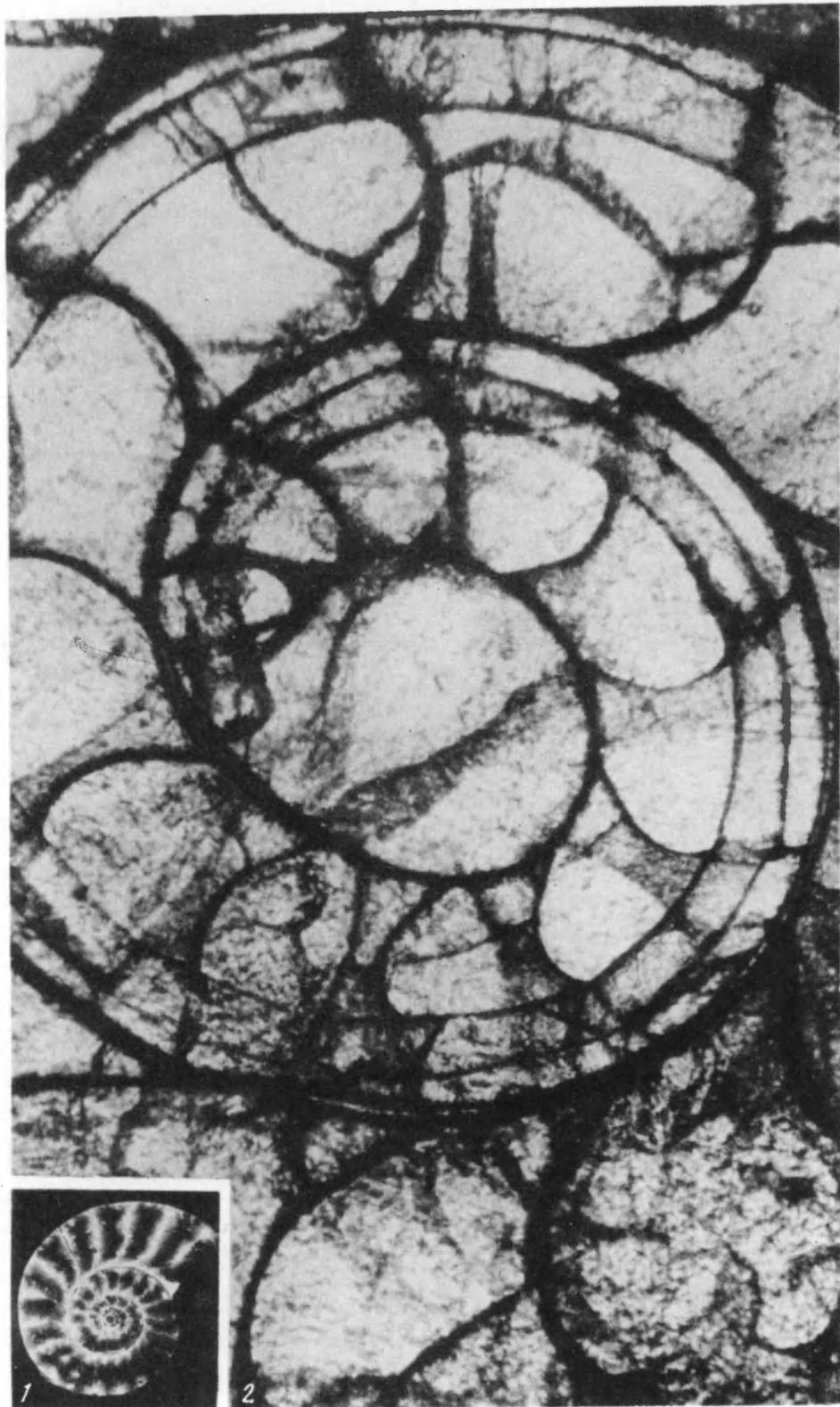
3a

3б

3б









1a



1b



2



3a



3b



4



5



6



7a



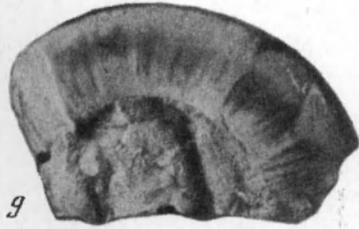
7b



8a



8b



9



10



1



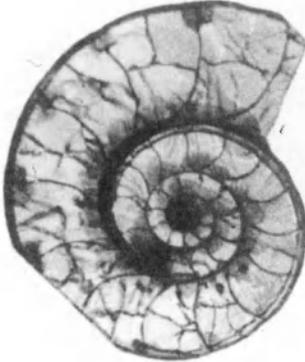
2



3



4



5



6



7



10



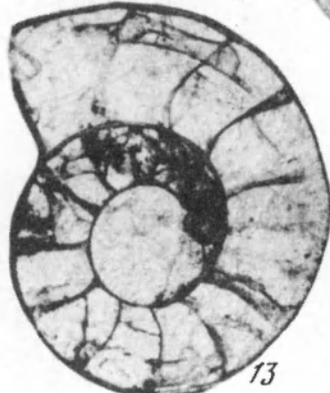
8



9



11



13



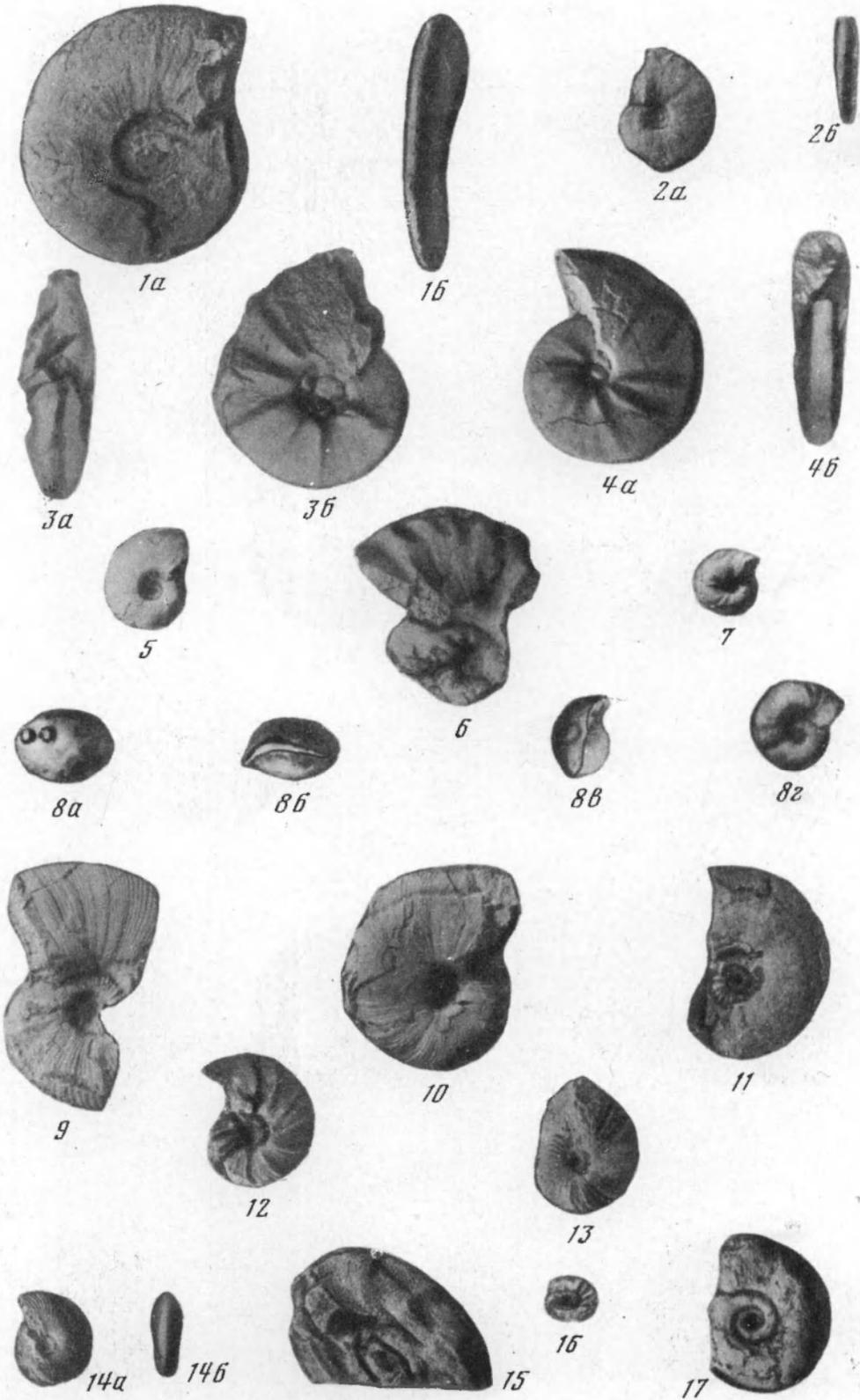
12a

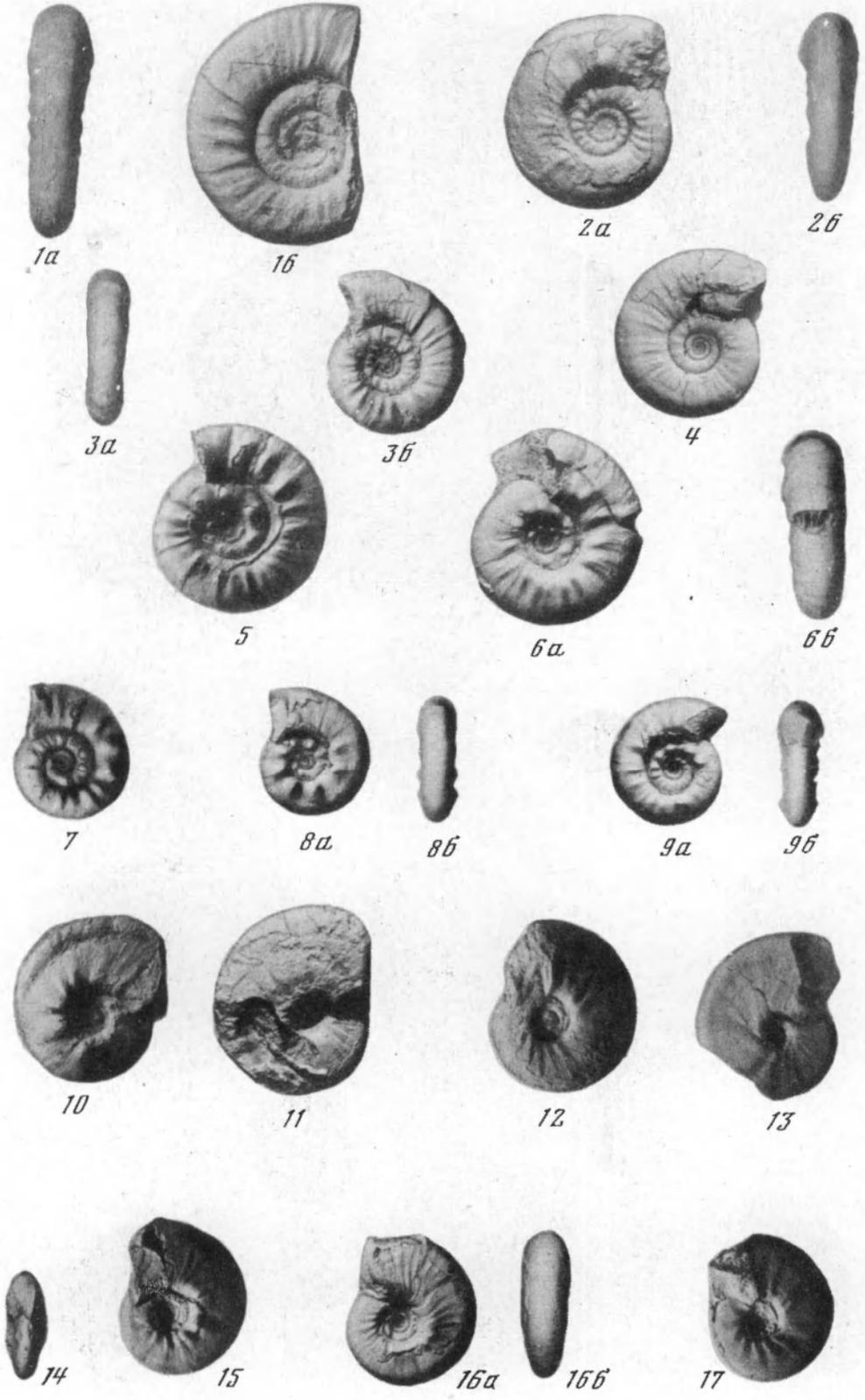


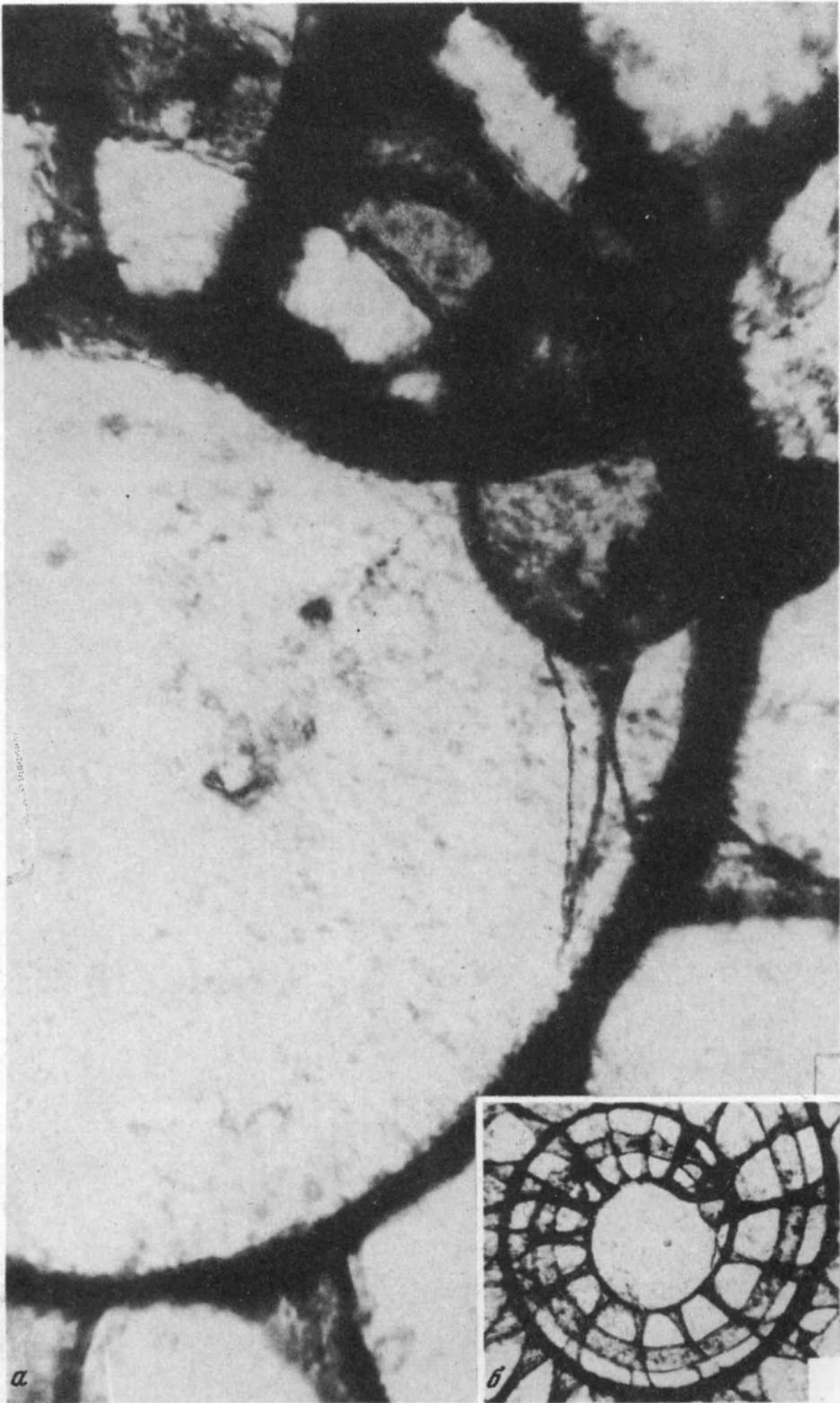
12b

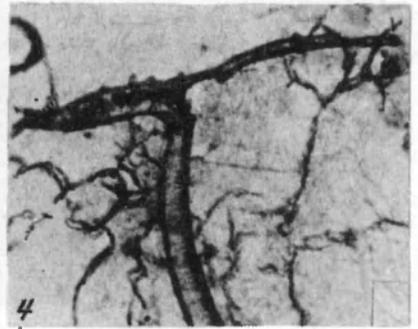
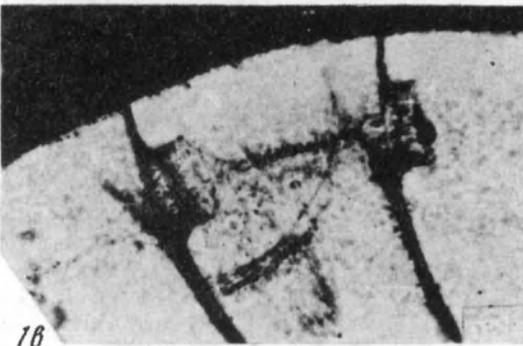
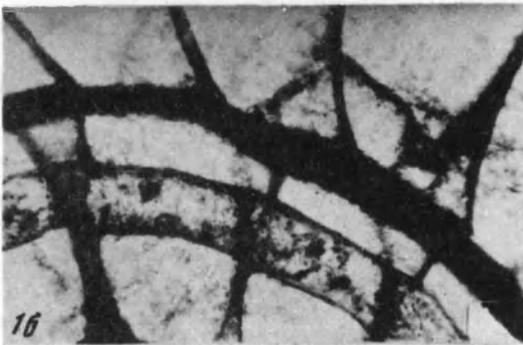
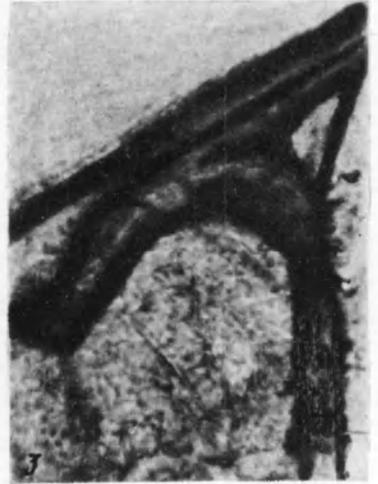
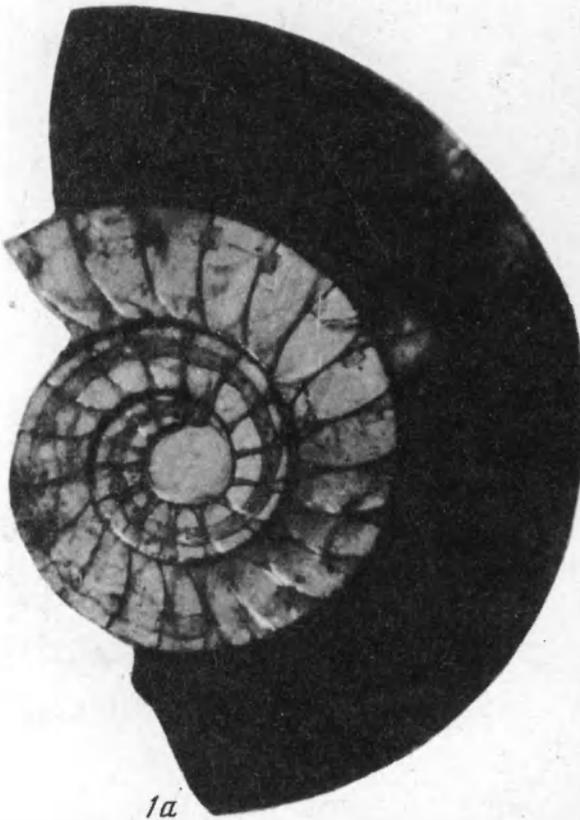


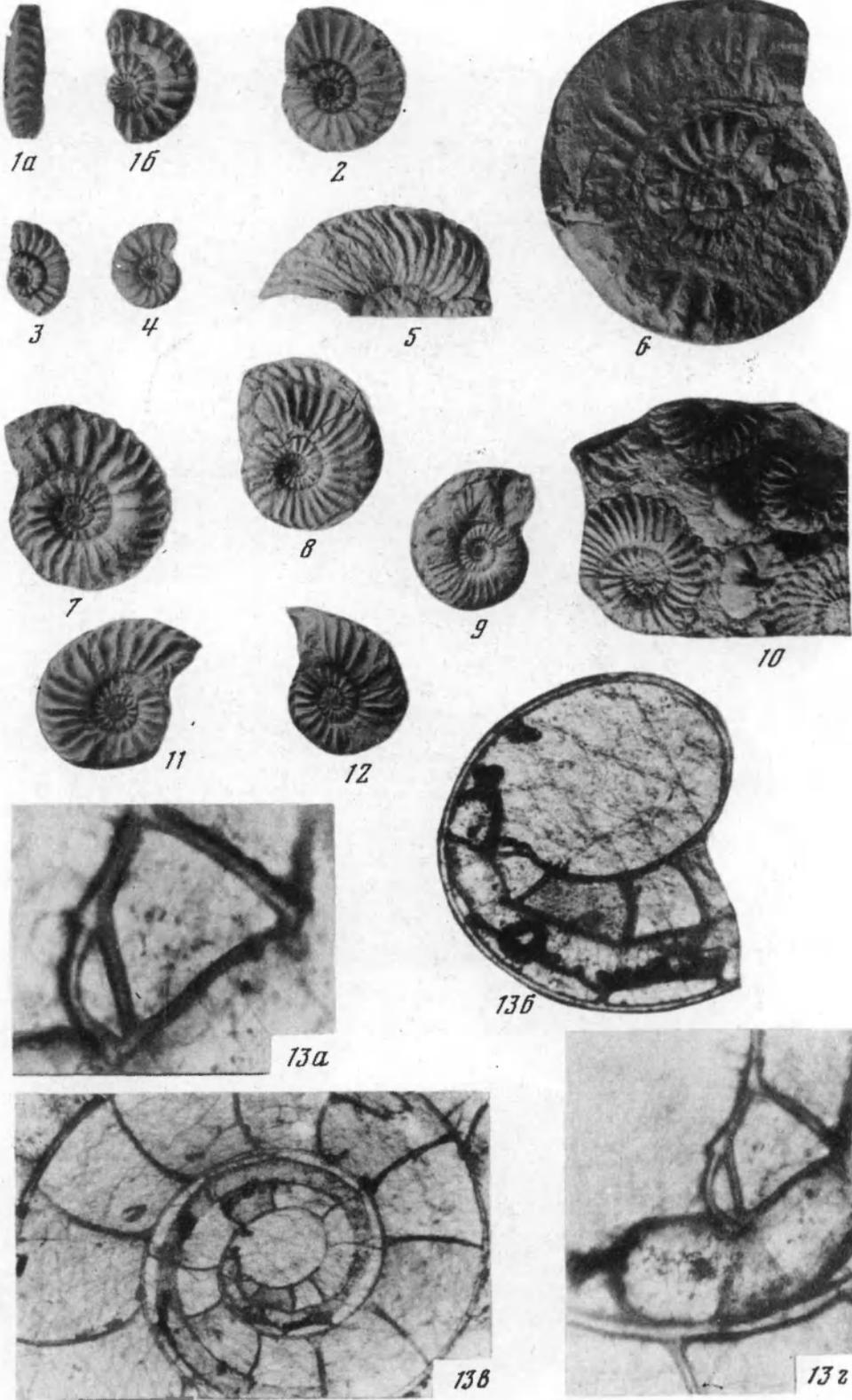
14

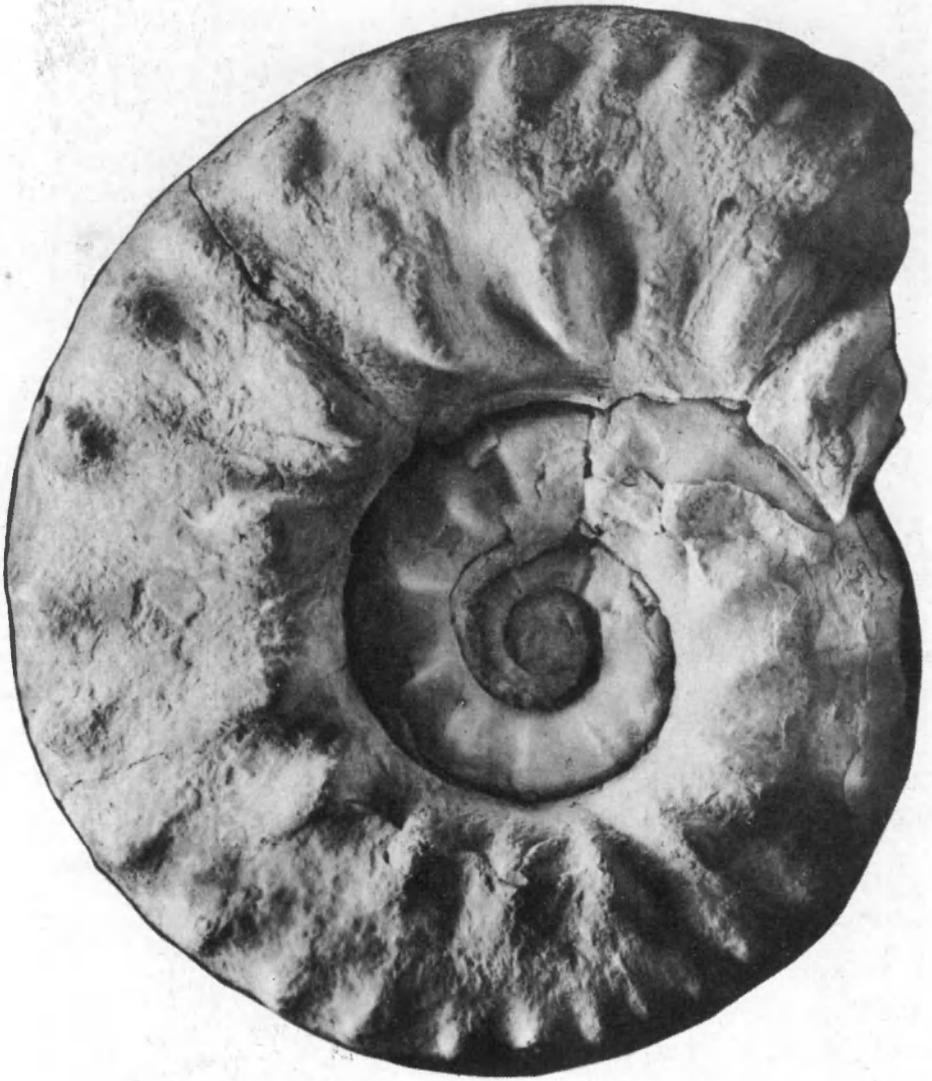








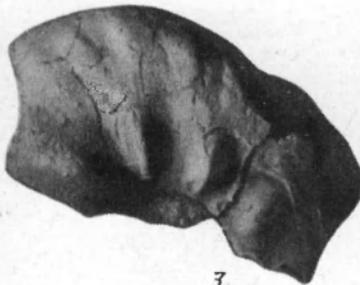




1



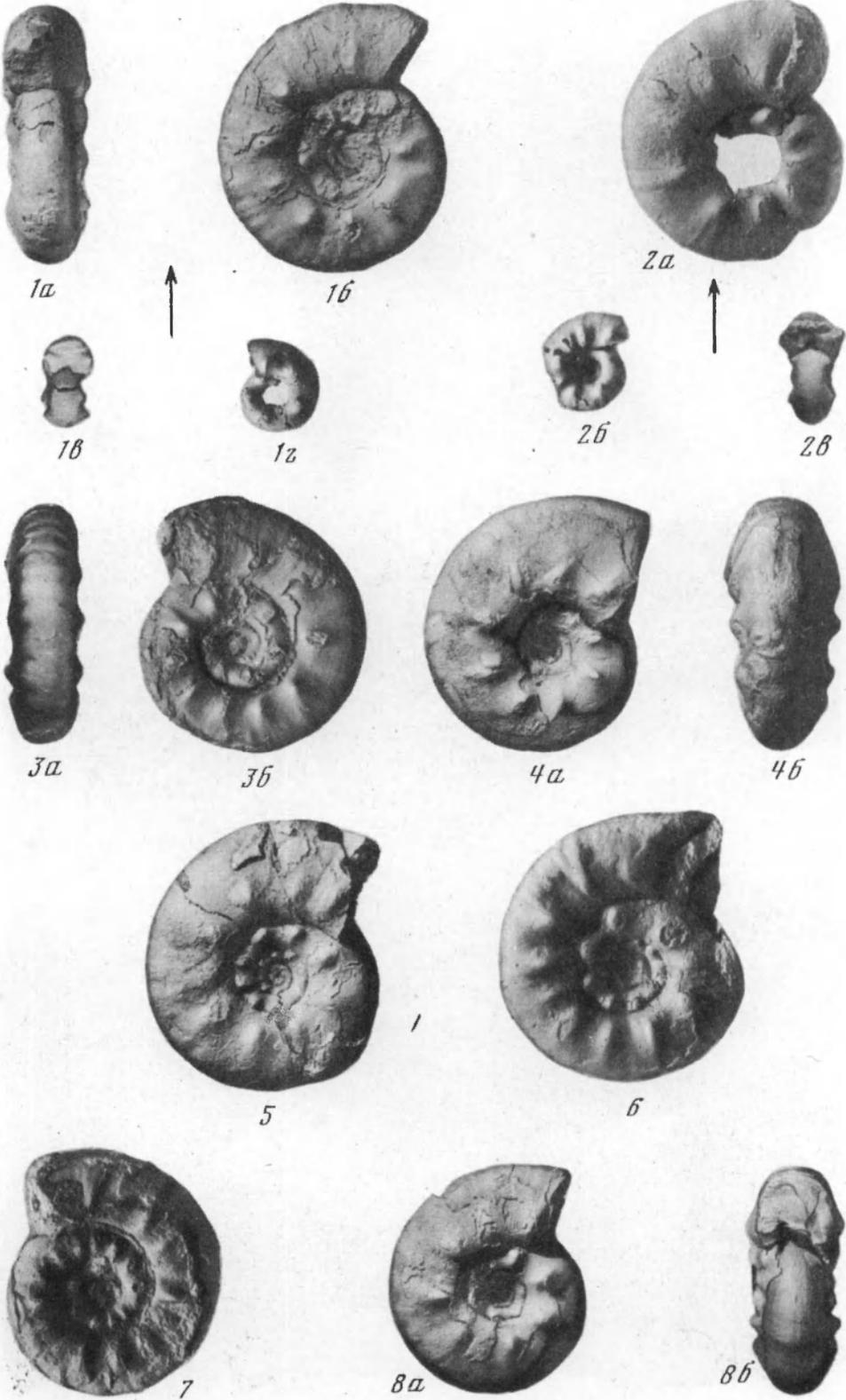
2

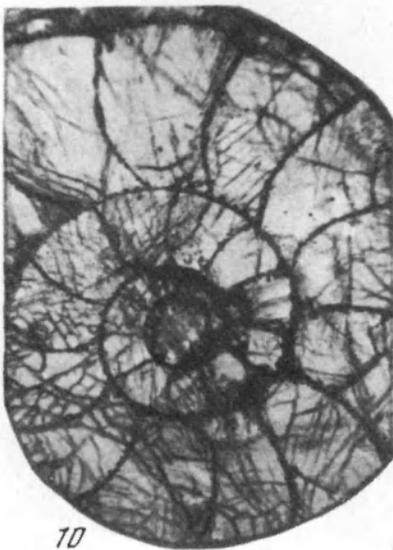
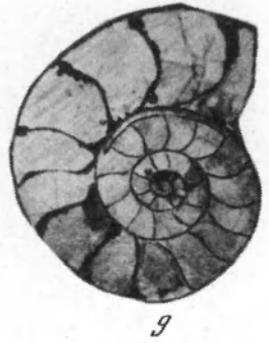
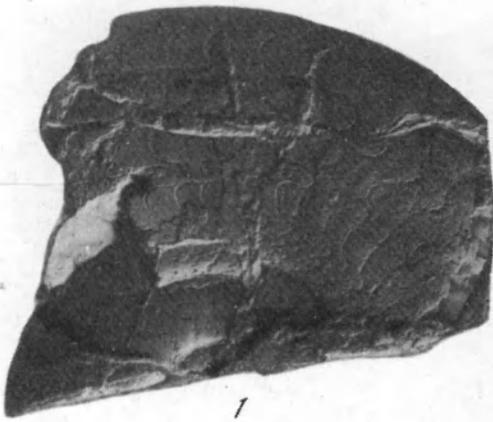


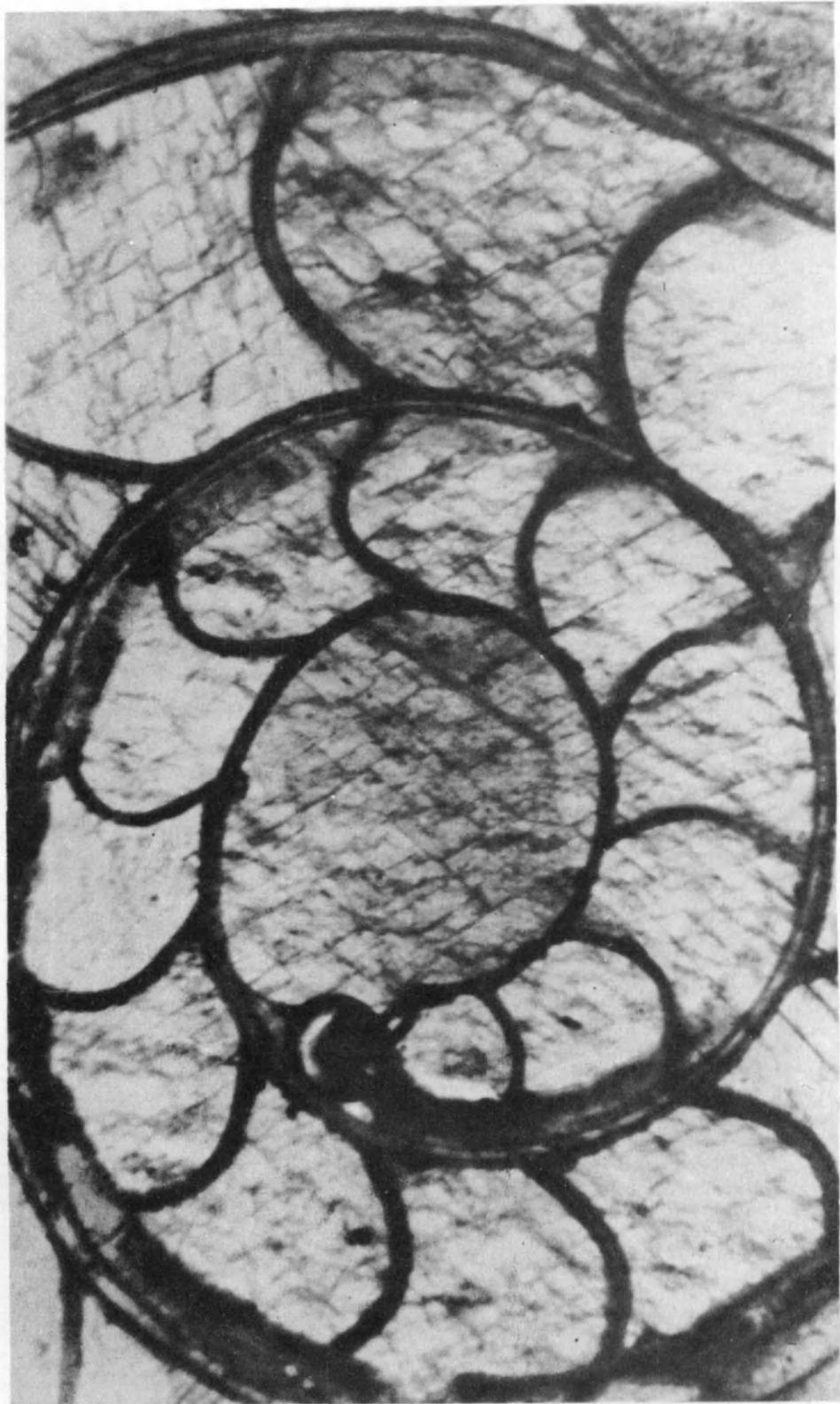
3



4







ОБЪЯСНЕНИЕ ТАБЛИЦ

Т а б л и ц а I

- Во всех случаях, кроме фиг. 2 и 4, размеры в натуральную величину
- Ф и г. 1. *Pleuromutilus ruskiensis* sp. nov.; голотип № 90/801; Южное Приморье, о-в Русский, бухта Чернышева; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*
- Ф и г. 2, 3, 5, 6. *Pleuromutilus olenekensis* sp. nov.; 2 – экз. № 613/802, сифон и септальные трубки ретрохоатинового типа (х 6); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 3 – экз. № 614/802; местонахождение и возраст те же; 5 – экз. № 615/802; побережье Оленекского залива; возраст тот же; 6 – голотип № 601/802; р. Оленек, ручей Менгилях; возраст тот же
- Ф и г. 4. *Gryoceras* sp.; экз. 616/802, сифон занимает промежуточное положение между центральным и субдорсальным (х 12); Южное Приморье, о-в Русский, бухта Чернышева; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*

Т а б л и ц а II

- Во всех случаях, кроме фиг. 6, размеры в натуральную величину
- Ф и г. 1–6. *Trematoceras* cf. *campanile* (Mojs.); 1 – экз. № 31/802; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*. 2 – экз. № 32/802, местонахождение и возраст те же; 3 – экз. № 617/802; местонахождение и возраст те же; 4 – экз. № 400/802; местонахождение и возраст те же; 5 – экз. № 618/802; местонахождение и возраст те же; 6 – экз. № 619/802, внутреннее строение фрагмокона (х 6); местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 7. *Episageceras dalailamae* Diener; экз. № 4/805; Восточное Верхоянье, бассейн Томпо, р. Бургаганджа; индский ярус, зона *Vavilovites turgidus*
- Ф и г. 8–12. *Pseudosageceras boreale* sp. nov.; 8 – голотип № 605/802; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 9 – экз. № 621/802; местонахождение и возраст те же; 10 – экз. № 624/802; побережье Оленекского залива; возраст тот же; 11 – экз. № 622/802; р. Оленек, ручей Менгилях; возраст тот же; 12 – экз. № 623/802; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а III

- Ф и г. 1, 2. *Otoceras boreale* Spath; внутреннее строение раковины; 1 – экз. № 96/803; Восточное Верхоянье, р. Сеторым; индский ярус, слои с *Otoceras boreale*; поперечное сечение (х 6), 2 – экз. № 97/803, медиальное сечение, наблюдаются трубки ретрохоанитового типа (х 25), местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а IV

- Во всех случаях, кроме фиг. 4, размеры в натуральную величину
- Ф и г. 1. *Vavilivates* (*Vavilovites*) *kuluensis* Yu. Zakharov; голотип № 1/804; верховья Колымы, р. Кенъличи, индский ярус, зона *Vavilovites kuluensis*
- Ф и г. 2–6. *Kingites korostevi* sp. nov.; 2 – голотип № 3/805, Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; индский ярус, зона *Vavilovites turgidus*; 3 – экз. № 8/805, местонахождение и возраст те же; 4 – экз. № 2/805; 4а – протококс, цекум, просифон и четыре начальных камеры фрагмокона (х 130), 4б – внутреннее строение начальных оборотов раковины, заметен ретрохоанитовый тип септальных трубок (х 13), местонахождение и возраст те же; 5 – экз. № 14/805, местонахождение и возраст те же; 6 – экз. № 15/805, местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 7–8. *Koninkites* cf. *krafftii* Spath; 7 – экз. № 9/805, Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; индский ярус, зона *Vavilovites turgidus*; 8 – экз. № 10/805, местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а V

- Во всех случаях размеры в натуральную величину
- Ф и г. 1–3. *Clypeoceras astachovae* sp. nov.; 1 – экз. № 626/802; Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива; аякский ярус, слои с *Clypeoceras astachovae*; 2 – экз. № 627/802, форма септы; местонахождение и возраст те же; 3 – голотип № 628/802: 3а, б – фрагмокон, 3в – жилая камера; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а VI

- Ф и г. 1-6. *Prosphingites czekanowskii* Mojsisovics; 1 — экз. № 629/802, эволютоконх (х 1); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 — экз. № 630/802, инволютоконх (х 1), местонахождение и возраст те же; 3 — экз. № 631/802, медиальное сечение. Хорошо заметны трубки прохонитового типа (х 1); местонахождение и возраст те же; 4 — экз. № 632/802 (х 1), побережье Оленекского залива, возраст тот же; 5 — экз. № 633/802, поперечное сечение (х 6), местонахождение и возраст те же; 6 — экз. № 634/802 (х 1), местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 7. *Prosphingites* sp.; экз. № 635/802 (х 1); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*
- Ф и г. 8. *Prosphingites hexagonalis* Yu. Zakharov; экз. № 72/801: 8а — протоконх и первый оборот фрагмокона (х 42), 8б — цекум и просифон (х 260); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива, севернее мыса Ком-Пихо-Сахо, аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*
- Ф и г. 9. *Prosphingites ovalis* Kiparisova; экз. № 699/801, протоконх (х 24,4); Южное Приморье, восточное побережье Уссурийского залива в районе станции Шимеуза; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*
- Ф и г. 10, 11. *Owenites koeneni* Hyatt et Smith; 10 — экз. № 700/801, протоконх и два оборота фрагмокона, заметно привентральное положение сифона (х 46); Южное Приморье, Восточное побережье Уссурийского залива у мыса Ком-Пихо-Сахо; аякский ярус, зона *Hedenstroemia bosphorensis*; 11 — экз. № 701/801, привентральное положение сифона в пределах начальных оборотов фрагмокона (х 25); Южное Приморье, о-в Русский, бухта Аякс, возраст тот же

Т а б л и ц а VII

Во всех случаях размеры в натуральную величину

- Ф и г. 1,2. *Ophiceras (Ophiceras)* sp. 1; 1 — экз. № 11/805; Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; индский ярус, зона *Vavilovites turgidus*; 2 — экз. № 12/805, местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 3. *Vishnutes cf. decipiens* Spath; экз. № 98/803; Восточное Верхоянье, р. Сеторым, индский ярус, слои с *Vishnutes cf. decipiens*
- Ф и г. 4-9. *Nordophiceras schmidtii* (Mojsisovics); 4 — экз. № 107/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 5 — экз. № 636/802, эволютоконх, изменение степени эволютности в онтогенезе; местонахождение и возраст те же; 6 — экз. № 102/802, инволютоконх, изменение степени эволютности в онтогенезе; местонахождение и возраст те же; 7 — экз. № 137/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 8 — экз. № 118/802, инволютоконх, местонахождение и возраст те же; 9 — экз. № 2/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а VIII

- Ф и г. 1,2. *Nordophiceras schmidtii* (Mojsisovics); 1 — экз. № 637/802, внутреннее строение фрагмокона (х 1); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 — экз. № 415/802, протоконх и начало фрагмокона (х 150); местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а IX

Во всех случаях размеры в натуральную величину

- Ф и г. 1-4. *Nordophiceras euomphalus* (Keys.); 1 — экз. № 100/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 — экз. № 144/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 3 — экз. № 145/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 4 — экз. № 147/802, инволютоконх, местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 5,6. *Nordophiceras aff. alexeevae* Popov; 5 — экз. № 13/805; Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; аякский ярус, слои с *Dieneroceras*; 6 — экз. № 14/805, местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 7,8. *Karangattites popovi* sp. nov.; 7 — голотип № 158/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 8 — экз. № 157/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 9,10. *Karangattites?* sp.; 9 — экз. № 15/805; Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 10 — экз. № 16/805; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а X

Во всех случаях, кроме фиг. 5 и 13, размеры в натуральную величину

- Ф и г. 1-5. *Svalbardiceras sibiricum* (Mojsisovics); 1 — экз. № 165/802, эволютоконх, Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 — экз. № 171/802, эволютоконх, местонахождение и возраст те же; 3 — экз. № 201/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 4 — экз. № 203/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 5 — экз. № 638/802, внутреннее строение фрагмокона (х 6); местонахождение и возраст те же

- Ф и г. 6,7. *Svalbardiceras asiaticum* sp. nov.; 6 — голотип № 226/802; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 7 — экз. № 235/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 8—14. *Arctomeekoceras rotundatum* (Mojs.); 8 — экз. № 249/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 9 — экз. № 260/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 10 — экз. № 250/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 11 — экз. № 639/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 12 — экз. № 264/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 13 — экз. № 640/802, инволютоконх, внутреннее строение начальных оборотов раковины (х 46); местонахождение и возраст те же; 14 — экз. № 263/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а X I

Во всех случаях, кроме фиг. 8, размеры в натуральную величину

- Ф и г. 1. *Prionolobus* sp., экз. № 12/805; Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; аякский ярус, слон с *Dieneroceras*
- Ф и г. 2. *Prionolobus* sp. nov.; экз. № 7/808; верховья Колымы, р. Кеньеличи; индский ярус, зона *Vavilovites kulensis*
- Ф и г. 3,4. *Arctopronites prontchischevi* sp. nov.; 3 — голотип № 244/802; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 4 — экз. № 247/802; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 5. *Arctopronites ovalis* (Buriĭ et Zharnikova); экз. № 702/801; Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*
- Ф и г. 6. *Wasatchites vlasovi* Buriĭ et Zharnikova; экз. № 703/801; Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*
- Ф и г. 7. *Gurleyites* sp.; экз. № 631/802; Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*
- Ф и г. 8. *Subcolumbites multiformis* Kiparisova; 8a — в — протоконх, на его поверхности заметен ряд бугорков (х 40), 8г — первый оборот фрагмокона, стрелкой указано положение непнионического пережима (х 17,5); Южное Приморье, о-в Русский, мыс Житкова; русский ярус, зона *Subcolumbites multiformis*
- Ф и г. 9—13. *Anasibirites nevolini* Buriĭ et Zharnikova; 9 — экз. № 704/801, эволютоконх; Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*; 10 — экз. № 705/801, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 11 — экз. № 706/801, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 12 — экз. № 707/801, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 13 — экз. № 708/801, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 13 — экз. № 708/801, инволютоконх; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 14. *Anasibirites* sp.; экз. № 628/801; Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*
- Ф и г. 15,16. *Anasibirites?* sp.; 15 — экз. № 709/801, Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*; 16 — экз. № 725/801; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 17. *Xenocelites subevolulus* Spath; экз. № 13/805; Восточное Верхоянье, р. Бургаганджа; аякский ярус, слон с *Dieneroceras*

Т а б л и ц а X I I

Во всех случаях размеры в натуральную величину

- Ф и г. 1—4. *Xenocelites glacialis* (Mojsisovics); 1 — экз. № 20/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 — экз. № 643/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 3 — экз. № 18/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 4 — экз. № 267/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 5—9. *Olenekites spiniplicatus* (Mojsisovics); 5 — экз. № 352/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 6 — экз. № 363/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 7 — экз. № 1/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 8 — экз. № 19/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 9 — экз. № 28/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 10—17. *Subolenekites altus* (Mojsisovics); 10 — экз. № 644/802, эволютоконх; Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 11 — экз. № 645/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 12 — экз. № 646/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 13 — экз. № 647/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 14 — экз. № 275/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 15 — экз. № 648/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 16 — экз. № 649/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 17 — экз. № 650/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а XIII

Olenekites spiniplicatus (Mojsisovics); экз. № 422/802: а – протоконх, просифон, цекум и начальные камеры фрагмокона (х 540), б – внутреннее строение первого оборота фрагмокона (х 62); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Т а б л и ц а XIV

- Ф и г. 1,2. *Olenekites spiniplicatus* (Mojsisovics); 1 – экз. № 422/802: 1а – фрагмокон и жилая камера (последняя заполнена обломочным материалом темного цвета) (х 36); 1б – положение сифона в конце первого оборота, у первичного (непионического) валика (х 156,2), 1в – септальные трубки ретроаанитового типа конца второго оборота (х 156,2); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 – экз. № 377/802, протоконх и начальные обороты фрагмокона (х 47,7); местонахождение и возраст те же
- Ф и г. 3,4. *Subolenekites altus* (Mojsisovics); 3 – экз. № 447/802, дорсальная часть септальной трубки амфиоанитового типа (х 104); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 4 – экз. № 655/802, дорсальная часть септальной трубки амфиоанитового типа (х 115); местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а XV

- Ф и г. 1–13. *Sibirites eichwaldi* Mojsisovics; 1 – экз. № 665/802, эволютоконх (х 1); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; 2 – экз. № 666/802; инволютоконх (х 1); местонахождение и возраст те же; 3 – экз. № 667/802, эволютоконх (х 1); местонахождение и возраст те же; 4 – экз. № 668/802, инволютоконх (х 1); 5 – экз. № 669/802, обломок жилой камеры эволютоконха (х 1), местонахождение и возраст те же; 6 – экз. № 670/802, эволютоконх (х 1), местонахождение и возраст те же; 7 – экз. № 671/802, инволютоконх (х 1); местонахождение и возраст те же; 8 – экз. № 672/802, инволютоконх (х 1), местонахождение и возраст те же; 9 – экз. № 673/802, инволютоконх (х 1), местонахождение и возраст те же; 10 – экз. № 673–677/802, захоронение, в котором преобладают *Sibirites* (х 1); местонахождение и возраст те же; 11 – экз. № 11/808, инволютоконх (х 1); верховья Колымы, р. Кеньеличи; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 12 – экз. № 12/808, инволютоконх (х 1); местонахождение и возраст те же; 13 – экз. № 449/802: 13а – три начальных септы фрагмокона (х 420), 13б – протоконх и начальные камеры фрагмокона (х 117), 13в – внутреннее строение двух начальных оборотов фрагмокона (х 46), 13г – цекум и начальные септы (х 260); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*

Т а б л и ц а XVI

- Ф и г. 1. *Keyserlingites miroshnikovi* Buriј et Zharnikova; экз. № 714/801 (х 0,9); Южное Приморье, о-в Русский, мыс Житкова; русский ярус, зона *Neocolumbites insignis*, 40–50 м ниже подошвы зоны *Subcolumbites multiformis*
- Ф и г. 2–4. *Keyserlingites middendorffi* (Keys.); 2 – экз. № 13/808, эволютоконх (х 1); верховья Колымы, р. Кеньеличи; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*, 3 – экз. № 14/808, инволютоконх (х 1); местонахождение и возраст те же; 4 – экз. № 15/808, инволютоконх (х 1); местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а XVII

Во всех случаях размеры в натуральную величину

- Ф и г. 1–8. *Keyserlingites middendorffi* (Keys.); 1 – экз. № 81/802, эволютоконх, изменение формы раковины в онтогенезе, Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*; 2 – экз. № 678/802, инволютоконх, изменение формы раковины в онтогенезе; местонахождение и возраст те же; 3 – экз. № 82/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 4 – экз. № 79/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 5 – экз. № 679/802, эволютоконх; местонахождение и возраст те же; 6 – экз. № 80/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 7 – экз. № 680/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же; 8 – экз. № 78/802, инволютоконх; местонахождение и возраст те же

Т а б л и ц а XVIII

- Ф и г. 1. *Anaxenaspis aff. orientalis* (Diener); экз. № 695/802 (х 1); Арктическая Сибирь, р. Оленек, ручей Менгилях; русский ярус, зона *Olenekites spiniplicatus*
- Ф и г. 2–6. *Burijites skorochodi* (Buriј et Zharnikova); 2 – экз. № 715/801 (х 1); Южное Приморье, р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*; 3 – экз. № 716/801 (х 1), местонахождение и возраст те же; 4 – экз. № 717/801 (х 1); местонахождение и возраст те же; 5 – экз. № 718/801 (х 1); местонахождение и возраст те же; 6 – экз. № 719/801 (х 1); местонахождение и возраст те же

- Ф и г. 7. *Leiophyllites* sp.; экз. № 1/809 (x 1); Малый Хинган, хр. Большие Чурки, карьер у пос. Баб-
стово; анизийский ярус, слой с *Leiophyllites*
- Ф и г. 8,9. *Grambergia taimyrensis* Popow; 8 — экз. № 446/802, протоконх и начальный оборот фрагмо-
кона, обращает на себя внимание небольшая высота начальных камер, положение сифона
привентральное и вентральное (x 46); Арктическая Сибирь, побережье Оленекского залива,
1,8 км западнее пос. Станнах-Хочо, анизийский ярус, слой с *Arctohungarites*; 9 — экз. № 696/
802, форма гидростатических камер раковины в медиальном сечении (x 6); местонахожде-
ние и возраст те же
- Ф и г. 10. *Arctohungarites*? sp.; экз. № 697/802, начальные обороты фрагмокона (x 24,4); Арктичес-
кая Сибирь, побережье Оленекского залива, 1,8 км западнее поселка Станнах-Хочо; анизий-
ский ярус, слой с *Arctohungarites*
- Ф и г. 11,12. *Subalbanites miribilis* gen. et sp. nov.; 11 — голотип № 720/801 (x 2); Южное Приморье,
р. Артемовка; аякский ярус, зона *Anasibirites nevolini*; 12 — экз. № 721/801 (x 2); местона-
хождение и возраст те же

Т а б л и ц а XIX

Phyllocladiscites basarginensis Yu. Zakharov; экз. № 722/801, протоконх и начальные обороты
фрагмокона, отчетливо видны шаровидный цекум и просифон (x 132); Южное Приморье,
мыс Басаргин; анизийский ярус, зона *Phyllocladiscites basarginensis*

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	5
 <i>ЧАСТЬ ПЕРВАЯ</i>	
МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМА, ФИЛОГЕНИЯ АММОНОИДЕЙ РАННЕГО ТРИАСА И ПРОБЛЕМЫ СТРАТИГРАФИИ, БИОГЕОГРАФИИ И КЛИМАТОЛОГИИ	7
 <i>Глава первая</i>	
История изучения биостратиграфии и аммоноидей нижнего триаса Сибири и Дальнего Востока	—
 <i>Глава вторая</i>	
Значение раннетриасовых аммоноидей Востока СССР для обоснования международной стратиграфической шкалы	9
Значение палеобиогеографических данных для решения проблемы ярусного расчленения нижнего отдела триаса	10
Общие замечания	—
Расчеты степени различия трех подразделений нижнего триаса и интерпретация их результатов	12
Стратотипические и руководящие разрезы аякского и русского ярусов	16
Корреляции отложений индского, аякского и русского ярусов на территории Востока СССР	24
Южное Приморье	—
Малый Хинган	25
Верховья Колымы	27
Верхоянье	31
Арктическая Сибирь (низовья р. Оленек и побережье Оленекского залива)	36
 <i>Глава третья</i>	
Морфология, таксономическое и функциональное значение некоторых основных признаков триасовых аммоноидей	44
Гидростатический аппарат	—
Морфология и таксономическое значение основных структур	—
О последовательности формирования первичных элементов скелета аммоноидей	74
Способы онто-филогенетических изменений некоторых признаков внутреннего строения раковины аммоноидей	75
Функциональное значение гидростатического аппарата современных цефалопод	77
Эволюция гидростатического аппарата аммоноидей раннего мезозоя	79
Лопастные линии	82
К вопросу о корреляционных связях между отдельными органами и признаками аммоноидей	112
 <i>Глава четвертая</i>	
Особенности роста раковин раннетриасовых аммоноидей	114
Характеристика постэмбриональных периодов роста аммоноидей	—
Изменения формы устья раковины некоторых триасовых аммоноидей	119
Некоторые данные об особенностях онтогенетического изменения скульптуры раннетриасовых аммоноидей	120
О связи между ростом и морфогенезом отдельных элементов скелета аммоноидей	121
Характеристика стадий постэмбрионального развития аммоноидей с учетом особенностей роста	—
 <i>Глава пятая</i>	
Возможные признаки полового диморфизма аммоноидей	123
Признаки полового диморфизма современных цефалопод	—
Диморфизм раннетриасовых цератитов	124
Интерпретация продолжительности жизни аммоноидей на основе изучения задержек в их росте	128

<i>Глава шестая</i>	
К вопросу об образе жизни триасовых амmonoидей	134
Об образе жизни современных цефалопод	—
Об образе жизни амmonoидей	135
Интерпретация некоторых данных по распределению амmonoидей в отложениях нижнего триаса на примере разреза р. Оленек	137
<i>Глава седьмая</i>	
Система и филогенетические связи раннетриасовых амmonoидей	141
<i>Глава восьмая</i>	
Значение результатов рентгеноструктурного и масс-спектрометрического анализов раковин амmonoидей для решения некоторых проблем зоогеографии и климатологии раннего мезозоя	158
Материал	—
Методика исследования	—
Минералогический состав раковин раннетриасовых амmonoидей Востока СССР	159
Зависимость содержания стронция, магния и некоторых других элементов от минералогического состава раковины	160
Изотопный состав кислорода в веществе раковин раннетриасовых моллюсков Арктической Сибири, Верхоянья, Приморья и Запада США	161
Особенности диагенеза арагонитовых раковин	—
О солености вод Бореального бассейна в раннем триасе	163
Предполагаемые температуры вод Бореального бассейна в раннем триасе	165
<i>Глава девятая</i>	
Особенности миграции и географической дифференциации амmonoидей раннего триаса	167
Выводы	171
 <i>ЧАСТЬ ВТОРАЯ</i>	
ОПИСАНИЕ РОДОВ И ВИДОВ ЦЕФАЛОПОД	174
Литература	187
Объяснение таблиц	216

CONTENTS

Preface	5
-------------------	---

PART ONE

MORPHOLOGY, ECOLOGY, CLASSIFICATION, PHYLOGENY OF LOWER TRIASSIC AMMONOIDS AND SOME STRATIGRAPHICAL, BIOGEOGRAPHICAL AND CLIMATOLOGICAL PROBLEMS	7
--	---

Chapter one

History of study of Siberia and Far East Lower Triassic biostratigraphy and ammonoids	—
---	---

Chapter two

Significance of East USSR Lower Triassic ammonoids for the basing of International Stratigraphical Scale	9
Significance of palaeobiogeographical data for the solution of Lower Triassic stage subdivision	
General considerations	10
Calculation of the distinction degree of three Lower Triassic subdivisions and interpretation of these results	12
Stratotypic and leading sections of Axaxian and Russian stages	16
Correlation Induan, Axaxian and Russian stages on East USSR territory	24
South Primorye	—
Low Khingan	25
The Upper Kolyma	27
Verkhoyansk Region	31
Arctic Siberia (Lower Olenek River and coast of Olenek bay)	36

Chapter three

Morphology, taxonomical and functional significance of some basic ammonoid characters	44
Hydrostatic apparatus	—
Morphology and taxonomical significance of the basic structures	—
On the forming sequence of ammonoid skeleton primary elements	74
Modes of onto-phylogenetic alteration of some internal structure characters	75
Functional significance of the hydrostatic apparatus of recent cephalopods	77
Evolution of the hydrostatic apparatus of Early Mesozoic ammonoids	79
Suture lines	82
On the correlative connections between separate ammonoid organs and characters	112

Chapter four

Growth peculiarities of the Lower Triassic ammonoid shells	114
Postembryonic periods of ammonoid growth	—
Alteration of the mouth shape of some Triassic ammonoid shells	119
Some data on ontogenetic alteration of ammonoid sculpture	120
On the connection between growth and morphogenesis of separate skeleton elements	121
Characteristic of postembrional development with allowance of growth peculiarities	—

Chapter five

Possible sex dimorphism in Lower Triassic ammonoids	123
Sex dimorphism in the recent cephalopods	—
Dimorphism in Lower Triassic ceratitoids	124
Interpretation of the ammonoid life duration on the basis of growth delay study	128

Chapter six

On the mode of Triassic ammonoid life	134
On the mode of recent cephalopod life	—
On the mode of ammonoid life	135
Interpretation of some data on ammonoid distribution in Lower Triassic sediments after the exemple of Olenek River section	137

<i>Chapter seven</i>	
Classification and phylogenetic connections of the Lower Triassic ammonoids	141
<i>Chapter eight</i>	
X-ray and O ¹⁸ /O ¹⁶ isotopic analyses of ammonoid shells and some problems of zoogeography and climatology of Early Mesozoic	158
Material	—
Method of investigation	—
Mineralogical composition of some East USSR Lower Triassic ammonoid shells	159
Dependence of the strontium, magnesium and some others element contents on shell mineralogical composition	160
Oxygen isotopic composition of some Lower Triassic mollusc shells of Arctic Siberia, Verkhoyansk Region, Primorje and West USA	161
Diagenetic peculiarities of the aragonite shells	—
On the salinity of Lower Triassic Boreal basin waters	163
Supposed temperatures of the Lower Triassic Boreal basin waters	165
<i>Chapter nine</i>	
Peculiarities of Lower Triassic ammonoid migration and geographical differentiation	167
Basic theses	171
PART TWO	
DESCRIPTION OF THE NEW TAXA	174
References	187
Explanation of plates	216

Юрий Дмитриевич Захаров
РАННЕТРИАСОВЫЕ АММОНОИДЕИ ВОСТОКА СССР

*Утверждено к печати Биолого-почвенным институтом
Дальневосточного научного центра Академии наук СССР*

Редактор издательства *А.В. Гамаюнова*. Художник *С.Б. Генкина*
Художественный редактор *А.Н. Жданов*. Технический редактор *Н.А. Посканная*

ИБ № 7362

Подписано к печати 3.2.78. Т — 04146. Усл.печ.л. 19,6 + 0,7 вкл. Уч.-изд.л. 22,6
Формат 70 x 108 1/16. Бумага офсетная № 1. Тираж 600 экз. Тип. зак.899. Цена 3р.40к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94^а
1-я типография издательства "Наука", 199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

3 р. 40 к.

№20
6/X-78



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»